

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Anatomia endocraniana de Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria): variação ontogenética e relações alométricas em *Clevosaurus brasiliensis* (Triássico Superior, Brasil) e *Sphenodon punctatus*

Lívia Roese Miron

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada

Ribeirão Preto - SP

2022

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Anatomia endocraniana de Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria): variação ontogenética e relações alométricas em *Clevosaurus brasiliensis* (Triássico Superior, Brasil) e *Sphenodon punctatus*

Lívia Roese Miron

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientadora: Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou

Ribeirão Preto - SP

2022

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

FICHA CATALOGRÁFICA

Miron, Livia Roese

Anatomia endocraniana de Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria):
variação ontogenética e relações alométricas em *Clevosaurus brasiliensis*
(Triássico Superior, Brasil) e *Sphenodon punctatus*

X p. 91 :il

Dissertação de Mestrado, apresentada ao Departamento de Biologia
da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto,
Universidade de São Paulo - Área de Concentração: Biologia Comparada

Orientadora: Hsiou, Annie Schmaltz

1. Rhynchocephalia. 2. Paleoneuroanatomia. 3. Cavidades
endocranianas. 4. Relação cérebro-cavidade cerebral. 5. Ontogenia.

Nome: MIRON, Livia Roese

Título: Anatomia endocraniana de Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria): variação ontogenética e relações alométricas em *Clevosaurus brasiliensis* (Triássico Superior, Brasil) e *Sphenodon punctatus*

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Biologia Comparada.

Aprovada em:

Banca Examinadora

Profa. Dra. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Profa. Dra. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento _____

AGRADECIMENTOS

Eu quero agradecer primeiro à Annie S. Hsiou, por ter aceitado me orientar, e por me ajudar sempre que necessário. Agradeço ao Marc Jones, por fornecer a maioria dos espécimes utilizados neste estudo, por toda a assistência ao longo do desenvolvimento do projeto e pelas contribuições valiosíssimas à sua realização. Não posso deixar de agradecer também à Vera Cassia Cicilini de Luca, da secretaria do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Sua disposição e paciência para resolver problemas burocráticos e responder todo tipo de dúvidas em relação ao mestrado foi de imensa ajuda.

Sou grata às agências de fomento que permitiram que esta pesquisa fosse desenvolvida: ao CNPq (processo n. 130381/2020-9, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) e à FAPESP (processo n. 2020/06819-5, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo).

Minha família foi fundamental para estar onde estou hoje. Agradeço a todos eles, tios, primos, padrasto, agregados, por ter me incentivado desde sempre. Quero deixar um agradecimento especial aos meus avós (Abigail, Lourdes, Vivaldino e Benjamin), às minhas tias (Aline e Viviane), ao meu primo do coração (Léo) e ao meu pai, que sempre acreditou em mim e de quem o apoio significa muito. Um agradecimento muito especial vai para a minha mãe; não tenho nem palavras para explicar o quão fundamental ela foi para todo este processo, me apoiando na decisão de vir para Ribeirão Preto e em tudo o que já quis fazer desde que eu me conheço.

Agradeço também aos amigos que me fizeram companhia (mesmo que por meios digitais) e deixaram este período um pouco melhor, considerando as dificuldades e isolamento de 2020 e 2021. Especialmente Deia e Julia, nossas conversas (e incontáveis horas de jogo) ajudaram muito. E, por último, eu agradeço ao José. Um pouco pelas contribuições ao trabalho, mas mais ainda pelo companheirismo e apoio incondicional. Tua companhia (e dos gatos) foi fundamental para manter o meu chão nesses dois anos. Sem ti essa dissertação não teria saído!

RESUMO

MIRON, L. R. **Anatomia endocraniana de Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria): variação ontogenética e relações alométricas em *Clevosaurus brasiliensis* (Triássico Superior, Brasil) e *Sphenodon punctatus***. 2022. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2022).

As cavidades endocranianas de espécies viventes e fósseis, tais quais a cerebral, labirinto endósseo e nasais, podem informar não apenas sobre ecologia e capacidades sensoriais dos vertebrados, mas também sobre a história evolutiva de sua neuroanatomia. Porém, a correspondência entre o cérebro e sua cavidade varia taxonomicamente, e, conseqüentemente, seu potencial informativo. Atualmente representado apenas por *Sphenodon punctatus* (a “tuatara”), endêmico da Nova Zelândia, Rhynchocephalia era o clado mais diversificado de Lepidosauria na primeira metade do Mesozoico. No Triássico Superior da Rio Grande do Sul (Brasil), *Clevosaurus brasiliensis* é um rincocefálio particularmente abundante (Sequência Candelária, Formação Caturrita, Zona Assembleia de *Riograndia*, Noriano). Apesar da anatomia do cérebro de *S. punctatus* ser relativamente conhecida, não há até o momento descrição da morfologia de suas cavidades endocranianas, nem das de rincocefálios fósseis. Assim, este estudo buscou: (i) descrever a anatomia e variação ontogenética das cavidades endocranianas de *S. punctatus*; (ii) descrever a cavidade cerebral de *C. brasiliensis* e compará-la à espécie vivente; e (iii) investigar a correspondência entre cavidade cerebral e cérebro em *S. punctatus*. Foram analisados um espécime de *C. brasiliensis* e sete espécimes de *S. punctatus* entre recém-eclodidos a adultos. Os moldes endocranianos foram gerados através de segmentação digital a partir de suas Tomografias Computadorizadas. Regressões lineares de suas medidas foram utilizadas para investigar seu crescimento alométrico. Também, o Coeficiente de Encefalização Reptiliano (REQ) foi calculado para *S. punctatus*. A cavidade cerebral de Rhynchocephalia apresenta uma organização linearizada, compreendendo: trato olfatório estreito e bulbo expandido; prosencéfalo e mesencéfalo expandidos lateral e ventralmente; e *medulla oblongata* de faces laterais praticamente paralelas. O volume e morfologia geral da cavidade cerebral de *S. punctatus* refletem fracamente seu cérebro (apenas 30% da cavidade são ocupados pelo cérebro),

mas as medidas de comprimento total, do trato olfatório, do rombencéfalo e mesencéfalo são muito semelhantes entre os modelos. Assim, ao estudar a correspondência entre cérebro e cavidade endocraniana na espécie, diferenças regionais devem ser consideradas. O REQ de *S. punctatus* variou de 0.759 em um juvenil para 1.29 em um adulto maior quando a massa do cérebro foi considerada 30% do volume da cavidade cerebral. Porém, é provável que o cérebro preencha mais de 30% da cavidade cerebral em juvenis; logo, a massa cerebral estimada para este espécime e seu REQ foram provavelmente subestimados. Durante a ontogenia, a cavidade cerebral de *S. punctatus* torna-se mais alongada, estreita e menos dorsoventralmente curvada. A região dos hemisférios cerebrais se expande lateralmente, e a superfície ventral do rombencéfalo passa de côncava nos juvenis para convexa nos adultos. A cavidade cerebral de *C. brasiliensis* apresenta características adultas e juvenis de *S. punctatus*, sendo curta como nestes e estreita como naqueles, mas sua angulação dorsoventral é mais retilínea e volume total é proporcionalmente menor. *Clevosaurus brasiliensis* é um rincocefálio de porte muito pequeno, e apresenta características cranianas consideradas típicas de juvenis em *S. punctatus*. Assim, a similaridade da cavidade cerebral de *C. brasiliensis* com um juvenil de *S. punctatus* pode ser não apenas uma consequência da alometria, mas também uma manifestação da morfologia peramórfica da espécie vivente.

Palavras – chave: Rhynchocephalia. Paleoneuroanatomia. Cavidades endocranianas. Relação cérebro-cavidade cerebral. Ontogenia.

ABSTRACT

MIRON, L. R. **Endocranial anatomy of Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria): ontogenetic variation and allometric relationships in *Clevosaurus brasiliensis* (Upper Triassic, Brazil) and *Sphenodon punctatus***. 2022. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2022).

The endocranial cavities of living and fossil species, such as the brain and nasal cavities and endosseous labyrinth, can inform not only about the ecology and sensory capacities of vertebrates, but about the evolutionary history of their neuroanatomy. However, the correspondence between the brain and its cavity, and, therefore, its informative potential, varies taxonomically. Nowadays represented only by *Sphenodon punctatus* (the “tuatara”), endemic of New Zealand, Rhynchocephalia was the most diversified clade of Lepidosauria in the first half of Mesozoic. In the Upper Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil), *Clevosaurus brasiliensis* is a rhynchocephalian particularly abundant (Caturrita Formation, Assemblage Zone of *Riograndia*, Norian). Despite the anatomy of the brain of *S. punctatus* being relatively well known, there is no description of its endocranial cavities so far, nor of any fossil rhynchocephalians. Therefore, this study aimed to: (i) describe the anatomy and ontogenetic variation of the endocranial cavities (endocasts) of *S. punctatus*; (ii) describe the endocast of *C. brasiliensis* and compare it to the living species; and (iii) investigate the correspondence between endocast and brain in *S. punctatus*. One specimen of *C. brasiliensis* and seven specimens of *S. punctatus* between hatchlings and adults were analysed. The endocasts were generated through Computed Tomography and digital segmentation. Linear regressions of their measurements were utilized to investigate their allometric growth. Also, The Reptilian Encephalization Quotient (REQ) was calculated for *S. punctatus*. The brain endocast of Rhynchocephalia presents a linearized organization, comprising narrow olfactory tract and expanded bulb; forebrain and midbrain expanded laterally and ventrally; and *medulla oblongata* with lateral surfaces practically parallel. The volume and general morphology of the brain cavity of *S. punctatus* reflect the brain poorly (only 30% of the brain cavity are occupied by the brain), but the measurements of total length, olfactory tract length and forebrain and midbrain length are very similar between models. Thus, when studying the

correspondence between brain and endocast of the species, regional differences must be considered. The REQ of *S. punctatus* varied between 0.759 in a juvenile to 1.29 in a bigger adult when the brain mass was considered 30% of the endocast volume. However, it is likely that the brain fills more than that in juveniles, and, therefore, the brain mass and REQ of the juvenile are very likely underestimated. During its ontogeny, the brain cavity of *S. punctatus* becomes longer, narrower, and more dorsoventrally curved. The cerebral hemispheres expand laterally, and the ventral surface of the hindbrain goes from concave in the juveniles to convex in the adults. The endocast of *C. brasiliensis* presents characteristics from adults and juveniles of *S. punctatus*, being short as in the former and narrow as in the latter, but its dorsoventral angulation is lower and total volume is proportionally lower. *Clevosaurus brasiliensis* is a rhynchocephalian of very small size, and it presents cranial characteristics considered typical of juvenile *S. punctatus*. Therefore, the similarity between the endocast of *C. brasiliensis* and a juvenile of *S. punctatus* may be not only a consequence of allometry, but also a manifestation of the peramorphic morphology of the living species.

Key Words: Rhynchocephalia. Paleoneuroanatomy. Endocasts. Brain to endocast relationship. Ontogeny.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
1.1 Informações preliminares sobre Rhynchocephalia	11
1.2 <i>Sphenodon punctatus</i>	13
1.3 Rhynchocephalia na América do Sul	15
1.4 <i>Clevosaurus</i> e o clado Clevosauridae	16
1.4.1 <i>Clevosaurus brasiliensis</i>	18
1.5 Estudos ontogenéticos em Rhynchocephalia	19
1.6 Tomografia Computadorizada e cavidades endocranianas	20
1.7 Limitações e correspondência cérebro - cavidade cerebral	21
1.8 Anatomia endocraniana de Lepidosauria	23
2 OBJETIVOS	25
2.1 Objetivo geral	25
2.2 Objetivos específicos	25
3 MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1 Materiais	26
3.2 Métodos	27
3.2.1 Tomografia computadorizada e geração dos moldes endocranianos	27
3.2.2 Medidas e análises alométricas	29
3.2.3 Coeficiente de Encefalização Reptiliano	33
4 RESULTADOS	35
4.1 Descrição do molde da cavidade cerebral de <i>Clevosaurus brasiliensis</i>	35
4.2 Descrição e ontogenia dos moldes endocranianos de <i>Sphenodon punctatus</i> ..	36
4.2.1 Cavidade cerebral e nervos cranianos	36
4.2.2 Labirinto endósseo	44
4.3 Relações alométricas	46
4.3.1 Alometria em <i>Sphenodon punctatus</i>	46
4.3.2 Comparação <i>Sphenodon punctatus</i> e <i>Clevosaurus brasiliensis</i>	50
4.4 Relação cérebro – cavidade cerebral em <i>Sphenodon punctatus</i>	55
4.5 Coeficiente de encefalização	57
5 DISCUSSÃO	59
5.1 As cavidades endocranianas de <i>Sphenodon punctatus</i>	59
5.1.1 Cérebro	59
5.1.2 Relação cérebro - cavidade cerebral	60
5.1.3 Observações sobre o labirinto endósseo	61

5.1.4 Coeficiente de encefalização	62
5.2 Variação ontogenética, relações alométricas e heterocronia	64
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	67
REFERÊNCIAS	69

1 INTRODUÇÃO

1.1 Informações preliminares sobre Rhynchocephalia

Os rincocefálios (Lepidosauria, Rhynchocephalia) constituem um grupo de répteis cujas características cranianas incluem a ausência do osso lacrimal, a presença de uma fileira de dentes no palatino adjacente à fileira maxilar, a implantação dentária tipicamente acrodonte e a adição de dentes na porção posterior da mandíbula (Reynoso, 1996; Evans, 1988, 2008). Apesar de sua diversidade atual estar restrita a uma espécie da Nova Zelândia (*Sphenodon punctatus*), os rincocefálios constituíam membros comuns nas faunas continentais de vertebrados da primeira metade da Era Mesozoica (Fraser, 1986; Whiteside, 1986; Fraser e Benton, 1989; Evans, 1992; Wu, 1994; Evans e Jones, 2010; Herrera-Flores et al., 2018; Hsiou et al., 2019; Romo-de-Vivar et al., 2020), dominando o registro fóssil de Lepidosauria do período (Apesteguía e Novas, 2003; Apesteguía et al., 2014; Romo-de-Vivar-Martínez e Soares, 2015). As cerca de 50 espécies fósseis conhecidas até o momento apresentam uma considerável diversidade de formas, tamanho corporal, hábitos e dietas (Whiteside, 1986; Reynoso, 2000; Apesteguía e Novas, 2003; Jones, 2008; Evans e Jones, 2010; Rauhut et al., 2012; Chambi-Trowell et al., 2019).

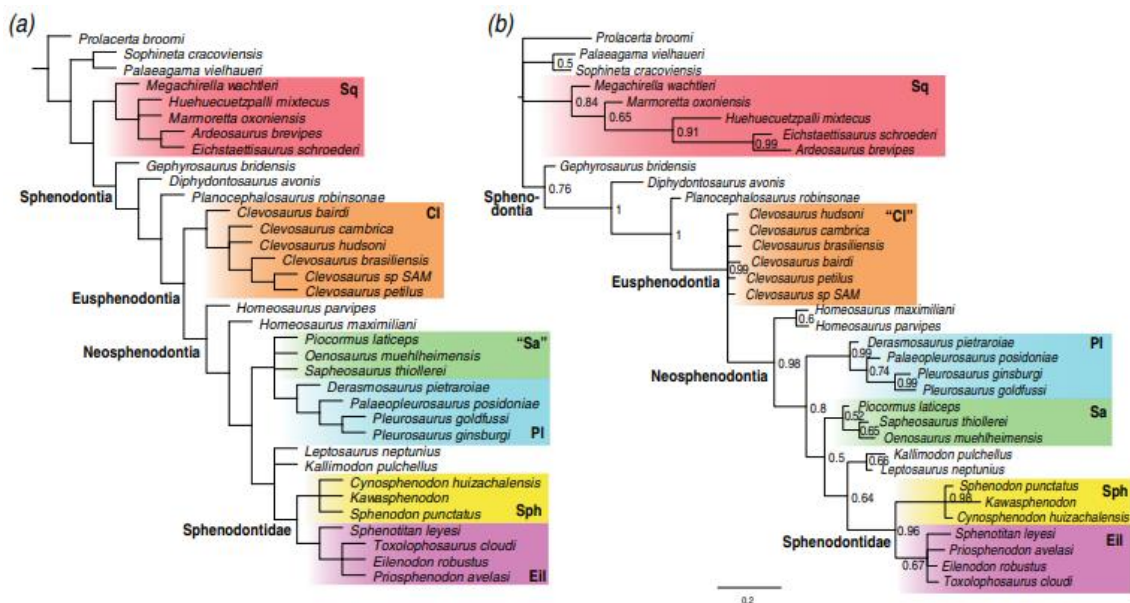
Estudos utilizaram evidências fósseis e moleculares para estimar que a origem de Rhynchocephalia ocorreu próximo ao limite Permiano-Triássico (Hsiou et al., 2019; Gemmel et al., 2020; Simões et al., 2020). Sua diversificação taxonômica e morfológica provavelmente ocorreu cedo em sua história evolutiva, com uma rápida separação ainda no Triássico entre as formas não-Eusphenodontia de Eusphenodontia (Apesteguía et al., 2012; Romo-de-Vívar et al., 2020). Um estudo recente observou que as taxas de evolução de tamanho corporal do clado eram consideravelmente mais aceleradas que nos Squamata, pelo menos até o início do Cretáceo Superior (Herrera-Flores et al., 2021).

Um segundo pulso de diversificação por volta do Carniano (Triássico Superior) teria resultado na divergência entre os clados Clevosauridae e Neosphenodontia (Hsiou et al., 2019). Apesteguía et al. (2012) sugerem que outro evento de radiação no Jurássico Inferior teria dado origem a duas linhagens (uma na Laurásia e outra na Gondwana) que teriam substituído parte das formas anteriores, como Clevosauridae. Durante o Cretáceo, Rhynchocephalia permaneceu um táxon relativamente diverso na Gondwana, mas

encontrava-se em declínio ou extinção na Laurásia (Apesteguía e Novas, 2003; Jones et al., 2009; Apesteguía e Jones, 2012; Apesteguía et al., 2014, 2021). Apenas duas linhagens sobreviveram ao limite Cretáceo-Paleógeno: Opisthodontia, na Patagônia, e Sphenodontinae, sendo que no Neógeno apenas a última ainda estava presente (Apesteguía e Novas, 2003; Jones et al., 2009; Apesteguía et al., 2014). Segundo Apesteguía et al. (2014), a sobrevivência de rincocefálios na Patagônia à extinção em massa do Cretáceo-Paleógeno, juntamente com outros táxons tipicamente mesozoicos, corroboraria a ideia de que o local foi menos afetado por esta extinção do que as regiões laurásicas.

Apesar de ocasionalmente ser utilizado de forma quase intercambiável com Sphenodontia *sensu* Benton 1985 (Simões et al., 2020), Rhynchocephalia Gauthier et al. 1988 é um clado mais inclusivo composto por Sphenodontia + *Gephyrosaurus* (o único rincocefálio não-esfendonte). Um exemplo de uma filogenia recente para Rhynchocephalia pode ser visto na **Figura 1**, retirada de Simões et al. (2020).

Figura 1. Análises filogenéticas de máxima parcimônia e análise Bayesiana de Rhynchocephalia. (a), Árvore de consenso estrito de 12 árvores (274 passos cada) sob máxima parcimônia de pesos iguais. (b), Árvore de consenso por regra da maioria da análise de inferência Bayesiana. Números nos nós indicam probabilidades posteriores. **Legenda:** **Cl**, Clevosauridae; **Eil**, Eilenodontinae; **Pl**, Pleurosauridae; **As**, Saphaosauridae; **Sph**, Sphenodontinae; **Sq**, Squamata.



Fonte: Simões et al., 2020, Figura 2.

De modo geral, as relações filogenéticas internas de Rhynchocephalia permanecem mal resolvidas (Apesteguía e Novas, 2003; Jones, 2008; Apesteguía et al.,

2012, 2014, 2021; Martínez et al., 2013; Apesteguía e Carballido, 2014; Hsiou et al., 2015, 2019; Romo-de-Vívar et al., 2020; Simões et al., 2020; Chambi-Trowell et al., 2021). Alguns clados têm sido mais consistentemente recuperados nas análises filogenéticas, como Eusphenodontia, definido como “o clado menos inclusivo contendo *Polysphenodon muelleri*, *Clevosaurus hudsoni*, e *Sphenodon punctatus*” (Simões et al., 2020; Apesteguía et al., 2021; Chambi-Trowell et al., 2021). Este seria composto por Clevosauridae (ver discussão no item 1.4) e Neosphenodontia, definido por Herrera-Flores et al. (2018) como “o clado mais inclusivo contendo *S. punctatus*, mas não *C. hudsoni*”.

1.2 *Sphenodon punctatus*

Sphenodon punctatus (conhecido pelo nome vernacular “tuatara”), é o único representante vivente de Rhynchocephalia. A espécie é um réptil de porte médio, consideravelmente longevo (com indivíduos atingindo os 80 anos), determinação de sexo dependente de temperatura e maior atividade noturna (Cree, 2014). Sua maturidade sexual é tardia, ocorrendo após os 14 anos, e a reprodução é lenta, com as fêmeas colocando ovos aproximadamente uma vez a cada dois a cinco anos (Cree, 1994; Jones e Cree, 2012). A espécie é endêmica de ilhas da Nova Zelândia, distribuída em aproximadamente 35 populações (Cree, 2014).

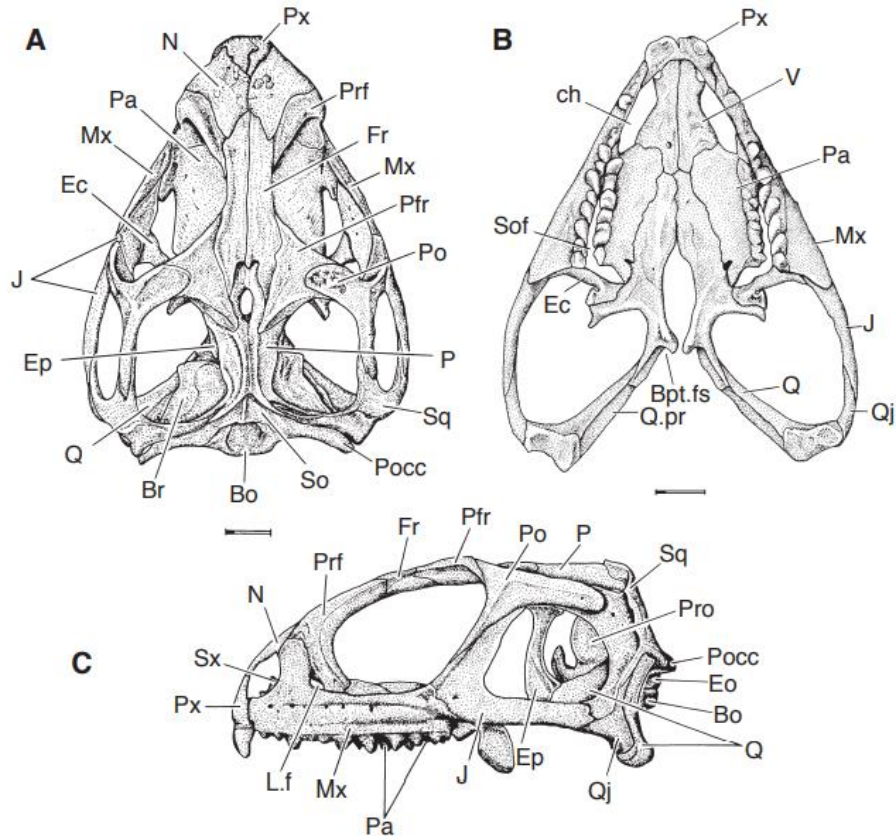
Os fósseis mais antigos assinalados à *S. punctatus* datam de cerca de 30.000 anos (Jones e Cree, 2012). Um estudo genômico estima que as populações atuais foram isoladas umas das outras no Último Máximo Glacial, há aproximadamente 18 mil anos (Gemmell et al., 2020). Evidências fósseis indicam que a espécie costumava ser abundante em ambas as principais ilhas da Nova Zelândia, mas estas populações começaram a declinar com a introdução humana (e de mamíferos associados, como ratos e cachorros) nas ilhas há aproximadamente 800 anos (MacAvoy et al., 2007; Jones e Cree, 2012). Apesar de a população mais abundante conter cerca de 30.000 indivíduos (Ilha Stephens, Takapourewa), a maioria das populações de tuatara contém apenas dezenas ou poucas centenas de animais (Cree e Butler, 1993). Atualmente, a espécie é reconhecida como ameaçada de extinção devido a fatores como a perda de hábitat, doenças, aquecimento global e predação, potencializados por seu modo reprodutivo e de vida (Cree, 2014).

A tuatara é por vezes associada ao rótulo de “fóssil vivo”, por seu suposto conservadorismo morfológico, lentas taxas evolutivas e ocupação de um morfoespaço

próximo à “média de Rhynchocephalia” (Herrera-Flores et al., 2017; Simões et al., 2020). Porém, essa categorização é considerada equivocada por muitos autores (Jones e Cree, 2012; Meloro e Jones, 2012; Vaux et al., 2019; Lidgard e Love, 2021). Sabe-se que os rincocefálios apresentam uma considerável diversidade morfológica (Jones, 2008; Evans e Jones, 2010; Rauhut et al., 2012; Chambi-Trowell et al., 2019) e que *Sphenodon punctatus* apresenta uma série de características derivadas para o clado (Evans, 2003; Jones, 2008, 2009). Além disso, o termo “fóssil vivo” é criticado por sua subjetividade e ausência de valor biológico (Vaux et al., 2019; Lidgard e Love, 2021).

Sphenodon punctatus apresenta pronunciado dimorfismo sexual, sendo que machos possuem crânios consideravelmente maiores que fêmeas (Herrel et al., 2010). O crânio da espécie é amplo, triangular em vista dorsal e ventral e quase quadrangular em vista lateral, com arcos temporais completos e um quadrado fixo (Evans, 2008) (**Figura 2**). O grau de ossificação do seu basicrânio é consideravelmente menor do que em Squamata (Säve-Söderbergh, 1947); além disso, parte da porção medial da cápsula ótica não é ossificada, de modo similar ao visto em diápsidos basais (Evans, 1986; Gower e Weber, 1998). A espécie constitui o único lepidossauro vivo a apresentar uma fenestra temporal inferior completamente fechada (Günther, 1867; Romer, 1956), uma característica derivada secundariamente (Whiteside, 1986).

Figura 2. Crânio de *Sphenodon punctatus* (LDUCZ X.804) em vista (A) dorsal, (B) ventral (basicrânio removido) e (C) lateral. **Legenda:** Bo, basioccipital; **Bpt.fs**, fossa basipterigóide; **Br**, caixa craniana; **ch**, coana; **Ec**, ectopterigóide; **Ep**, epipterigóide; **Eo**, exoccipital; **Fr**, frontal; **J**, jugal; **L.f**, forame lacrimal; **Mx**, maxilar; **N**, nasal; **P**, parietal; **Pa**, palatino; **Pfr**, pós-frontal; **Po**, pós-orbital; **Pocc**, processo paraoccipital; **Prf**, pré-frontal; **Pro**, proótico; **Px**, pré-maxilar; **Q**, quadrado; **Qj**, quadradojugal; **Q.pr**, processo quadrado; **So**, supraoccipital; **Sq**, esquamosal; **Sx**; **V**, vômer. **Escala:** 5 mm.



Fonte: Evans, 2008.

O conjunto dessas e outras características contribuiu historicamente para a utilização de *S. punctatus* como um “arquétipo de lepidossauro” (e.g. Baur, 1894; Abbie 1934; Edinger 1951; Reiner and Northcutt, 2000), mas o conhecimento atual da diversidade de Rhynchocephalia demonstra que a espécie não ocupa este papel (e.g. Evans, 2003). Entretanto, seu estudo continua relevante, especialmente por constituir o único membro vivo de um dos seis grandes clados de Amniota (i.e., Mammalia, Testudinata, Crocodylia, Aves, Squamata e Rhynchocephalia).

1.3 Rhynchocephalia na América do Sul

Na América do Sul, os rincocefálios são encontrados na Argentina e no Brasil. Na Argentina, o registro fóssil é bem conhecido para o Mesozoico da região da Patagônia,

principalmente no Cretáceo Superior, onde são encontrados opistodontes e táxons próximos a *Sphenodon* (Apesteguía e Novas, 2003; Simón e Kellner, 2003; Apesteguía, 2005; Apesteguía e Rougier, 2007; Apesteguía e Jones, 2012; Apesteguía e Carballido, 2014). Também há registros para o Triássico (Martínez et al., 2013), Jurássico (Apesteguía et al., 2012) e Paleógeno (Apesteguía et al., 2014).

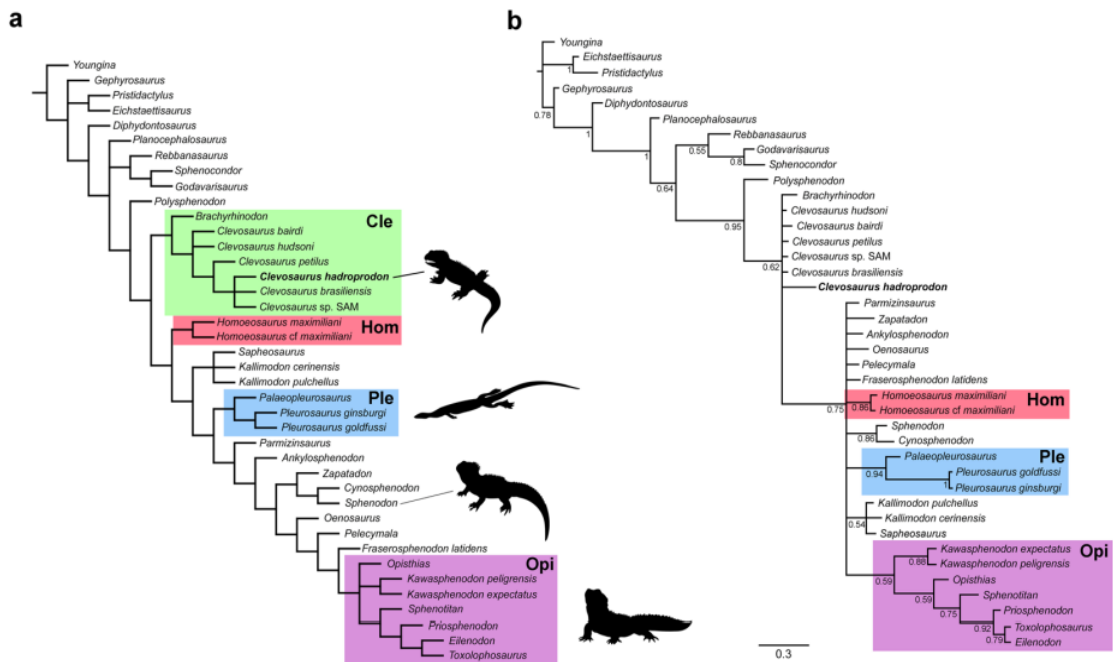
Já no Brasil, a representação de Rhynchocephalia restringe-se aos sedimentos do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. São encontradas duas espécies de clevosaurídeos: *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues, 2006 (Formação Caturrita, Zona Assembleia [ZA] de *Riograndia*, Noriano) e *Clevosaurus hadroprodon* Hsiou et al., 2019 (Sequência Candelária, Formação Santa Maria, ZA de *Hyperodapedon*, Carniano), além de dois prováveis Eusphenodontia basais: *Lanceirosphenodon bonapartei* Romo-de-Vívar et al., 2020 (Sequência Candelária, Formação Caturrita, ZA de *Riograndia*, Noriano) e *Microsphenodon bonapartei* Chambi-Trowell et al., 2021 (ZA de *Riograndia*, Noriano). Estas espécies, juntamente com *Sphenotitan leyesi* Martínez et al., 2013, um opistodonte da Formação Quebrada del Barro, Argentina (Triássico Superior, Noriano), são os únicos rincocefálios conhecidos para o Triássico da América do Sul.

1.4 *Clevosaurus* e o clado Clevosauridae

Dentre os rincocefálios do início do Mesozoico, um dos gêneros mais diversificados era *Clevosaurus* Swinton, 1939, com espécies registradas do Triássico Superior ao Jurássico Inferior da América do Norte, América do Sul, Europa, África do Sul e China (Fraser, 1982, 1986, 1988, 1993; Sues et al., 1994; Wu, 1994; Sues e Reisz, 1995; Säilä, 2005; Bonaparte e Sues, 2006; Jones 2006; Klein et al., 2015; Keeble et al., 2018; Hsiou et al., 2019), com uma possível ocorrência no Jurássico Superior do México (Reynoso e Cruz, 2014). Atualmente, sete espécies são reconhecidas para o clado: *Clevosaurus hudsoni* Swinton, 1939, *Clevosaurus bairdi* Sues e Reisz, 1995, *Clevosaurus convalis* Säilä, 2005, *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues, 2006, *Clevosaurus sectumsemper* Klein et al., 2015, *Clevosaurus cambrica* Keeble et al., 2017 e *Clevosaurus hadroprodon* Hsiou et al., 2019. Outras espécies previamente propostas (e.g. *Clevosaurus mcgilli*, *Clevosaurus petilus*, *Clevosaurus wangi* e *Clevosaurus latidens*) tiveram sua validade posteriormente questionada (Jones, 2006; Martínez et al., 2013; Hsiou et al., 2015, 2019; Herrera-Flores et al., 2018).

Clevosaurus faz parte de um clado proposto formalmente por Bonaparte e Sues (2006) chamado Clevosauridae. As características cranianas deste clado incluem (i) comprimento da região antorbital representando $\frac{1}{4}$ ou menos do comprimento do crânio; (ii) comprimento da fenestra temporal inferior maior que $\frac{1}{4}$ do comprimento do crânio; (iii) processo pré-maxilar do maxilar reduzido ou ausente; e (iv) maxilar excluído da margem posterior da narina externa em *Clevosaurus* (Reynoso, 1996; Bonaparte e Sues, 2006). Apesar de nem sempre isso ocorrer (e.g. análises bayesianas em Herrera-Flores et al., 2018, e Hsiou et al., 2019 [Figura 3]), o status monofilético de Clevosauridae é comumente recuperado em análises filogenéticas, geralmente como o grupo mais basal de Eusphenodontia ou “crown-esfenodontes” (Apesteguía e Carballido, 2014; Herrera-Flores et al., 2017; Romo-de-Vívar et al., 2020; Simões et al., 2020; Apesteguía et al., 2021).

Figura 3. Análise filogenética de Rhynchocephalia através de dois critérios distintos. (a) Topologia resultante do consenso estrito de oito árvores mais parcimoniosas (249 passos cada) (CI=0.43; RI=0.69); (b) árvore consenso de *majority-rule* derivada da análise Bayesiana. Valores dos nós representando probabilidades posteriores. Notar que Clevosauridae *sensu* Bonaparte e Sues (2006) não foi recuperado como um grupo monofilético em ambas as análises e o gênero *Clevosaurus* não foi recuperado como monofilético na topologia Bayesiana. **Legenda:** Cle, Clevosauridae; Hom, Homeosauridae; Pleu, Pleurosauridae; Opi, Ophistodontia.



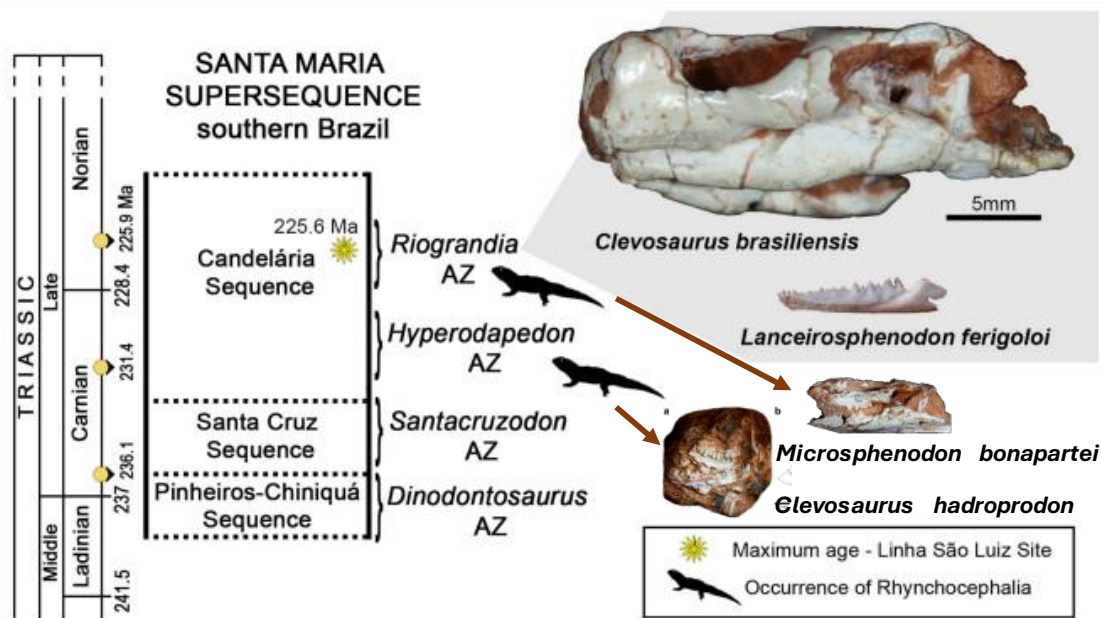
Fonte: Hsiou et al., 2019.

Tradicionalmente, Clevosauridae incluiria os gêneros monoespecíficos *Polysphenodon* Fraser e Benton, 1989 (Triássico Superior, Alemanha) e *Brachirhynodon* Fraser e Benton, 1989 (Triássico Superior, Reino Unido) (suportado por Bonaparte e Sues, 2006; Arantes, 2009; Hsiou et al., 2015). Porém, diversas análises filogenéticas têm considerado *Polysphenodon* externo a Clevosauridae (Fraser e Benton, 1989; Wilkinson e Benton, 1996; Herrera-Flores et al., 2018; Hsiou et al., 2019; Romo-de-Vivar et al., 2020; Kligman et al., 2021), e o status monofilético de *Clevosaurus* e *Brachyrhinodon* é mais constantemente recuperado (e.g. Apesteguía e Novas, 2003; Martínez et al., 2013; Apesteguía e Cabarllido, 2014; Apesteguía et al., 2014; Herrera-Flores et al., 2017). De modo geral, as relações filogenéticas entre as espécies de *Clevosaurus* também permanecem mal resolvidas (Hsiou et al., 2015, 2019; Herrera-Flores et al., 2018; Romo-de-Vivar et al., 2020).

1.4.1 *Clevosaurus brasiliensis*

A espécie *Clevosaurus brasiliensis* é o rincocefálio mais abundante do Triássico Superior do Brasil. Ela é encontrada nos sedimentos da Formação Caturrita (Sequência Candelária), ZA de *Rio-grandia*, Noriano (225.42 ± 0.37 Ma; Langer et al., 2018) (**Figura 4**). Seu porte é consideravelmente pequeno, menor do que a maioria dos demais esfenodontes (Arantes et al., 2009). Elementos ósseos comumente encontrados e mais bem preservados são maxilares e dentários isolados (Romo-de-Vivar-Martínez e Soares, 2015). Em relação à morfologia, *C. brasiliensis* distingue-se dos demais *Clevosaurus* por apresentar a combinação dos estados de caracteres: (i) região anterorbital muito curta (cerca de 20% do comprimento do crânio); (ii) pterigoide com duas fileiras longitudinais de dentes e três ou quatro dentes adicionais posicionados posterolateralmente à fileira lateral (ou três fileiras de dentes em outra interpretação - Hsiou et al., 2015); e (iii) maxilar adulto com dois dentes flangeados, seguidos por um ou dois dentes menores subcônicos (Bonaparte e Sues, 2006).

Figura 4. Crono e bioestratigrafia das unidades do Triássico com Zonas Assembleia (AZ) do sul do Brasil, com a ocorrência de rincocefálios em destaque: holótipos de *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0748-T), *Clevosaurus hadroprodon* (MMACR PV-027-T), *Lanceirosphenodon bonapartei* (CAPPA/UFSM 0226) e *Microsphenodon bonapartei* (UFRGS-PV-0972-T). Materiais fora de escala. As idades (Ma) da coluna seguem Gradstein et al. (2012).



Fonte: Romo-de-Vivar et al, 2020 (modificado).

1.5 Estudos ontogenéticos em Rhynchocephalia

De modo geral, estudos que investiguem a ontogenia de Rhynchocephalia ainda são escassos, sendo que a maior parte se concentra em *Sphenodon punctatus* (Dendy, 1899; Harrison, 1901; Howes e Swinnerton, 1901; Robinson, 1976; Rieppel, 1992). Dendy (1899) descreveu o desenvolvimento anatômico do embrião de *S. punctatus* a partir de poucos dias após a postura dos ovos, até o estágio S (final da incubação / logo após a eclosão). Em relação ao esqueleto, há considerável documentação entre os estágios P (embrionário) e T (juvenil) (Howes e Swinerton, 1901; Rieppel, 1992), com informações a respeito da mandíbula e substituição dentária estendendo-se até o adulto (Harrison, 1901; Robinson, 1976; Reynoso, 2003).

Por outro lado, a ontogenia de rincocefálios fósseis é praticamente desconhecida, restringindo-se principalmente a breves observações a respeito de características juvenis e possível variação ontogenética em algumas espécies (e.g. Fraser, 1988; Reynoso, 1996; 1997; Reynoso e Clark, 1998; Jones, 2008; Apesteguía e Carballido, 2014). Os dois principais estudos a investigarem diretamente este aspecto em rincocefálios fósseis possuem como foco a descrição dos padrões de crescimento e variação da mandíbula e

dentição em *Cynospheodon huizachalensis* (Reynoso, 2003) e *Clevosaurus brasiliensis* (Romo-de-Vivar-Martínez e Soares, 2015).

1.6 Tomografia Computadorizada e cavidades endocranianas

A Tomografia Computadorizada (CT) é uma técnica que permite a geração digital de modelos tridimensionais de tecidos e estruturas dos organismos (Balanoff et al., 2016; Allemand et al., 2017). Além disso, ela pode ser utilizada para reconstruir de forma não destrutiva a morfologia de cavidades internas do crânio, como a cerebral (contendo o cérebro e estruturas associadas), as nasais, o labirinto endósseo (contendo o ouvido interno), os seios pneumáticos timpânicos e paranasais e os canais neurovasculares (Balanoff et al., 2016). A partir da segmentação digital de uma série paralela de imagens bidimensionais (i.e., tomogramas), os moldes endocranianos são gerados na interface entre o esqueleto e a cavidade adjacente (que em espécimes vivos é preenchida por tecidos moles e fluidos), representando assim a correspondência osteológica para estes tecidos (Walsh e Knoll, 2011; Balanoff et al., 2016; Allemand et al., 2017).

A utilização de CT facilitou consideravelmente o estudo das cavidades endocranianas, visto que anteriormente este estava restrito à rara ocorrência natural moldes endocranianos ou à sua geração manual com cera ou látex (Dempster, 1935; Jerison, 2012). Assim, apesar de ainda escasso para alguns táxons, o número de estudos com moldes digitais aumentou significativamente nos últimos anos, especialmente para clados como mamíferos (e.g. Ferreira et al., 2022), aves (e.g. Balanoff et al., 2013), crocodilos (e.g. Hu et al., 2021) e dinossauros não-avianos (e.g. Müller et al., 2021).

Moldes endocranianos podem prover uma variedade de informações a respeito não apenas da neuroanatomia dos táxons estudados, como também suas capacidades sensoriais, ecologia e comportamento (Butler e Hodos, 1996; Jerison, 1973; Witmer et al., 2003; Walsh et al., 2009; Sakai et al., 2011 a,b; Walsh e Knoll, 2011; Corfield et al., 2012, 2015; Sales e Schultz, 2014; Yi e Norell, 2015; Carril et al., 2016; Paulina-Carabajal e Currie, 2017; Lautenschlager et al., 2018; Dudgeon et al., 2020; Early et al., 2020; Serrano-Martínez et al., 2020). Além disso, estes moldes também podem apresentar sinais filogenéticos ou caracteres filogeneticamente relevantes (e.g. Northcutt, 1984, 1985; Lyras e van der Geer, 2003; Striedter, 2005; Macrini, 2006; Macrini et al., 2007; Allemand et al., 2017; Evers e Benson, 2019).

A cavidade cerebral oferece uma estimativa do tamanho do cérebro, e, portanto, pode ser utilizada para inferir seu tamanho relativo (mas ver item 1.7). A principal medida para avaliar tamanho relativo do cérebro é o coeficiente de encefalização (EQ), correspondendo à relação do tamanho real do cérebro e o esperado a partir do tamanho corporal (Jerison, 1973). Equações para o cálculo de EQ já foram obtidas para diferentes táxons, considerando a particularidade de cada linhagem (e.g. Jerison, 1973, para mamíferos; Hurlburt, 1996, para répteis não-avianos). O EQ é por vezes utilizado para inferir capacidades cognitivas em vertebrados extintos e viventes (Jerison, 1973; Hopson, 1977, 1980; Lefebvre et al., 2004; Marino, 2002) (mas ver item 1.7 para breve discussão de suas limitações).

Em espécies extintas, a não ser por sua rara ocorrência natural (e.g. Triviño et al., 2018), a geração de moldes endocranianos digitais é a única maneira de acessar aproximações da morfologia de órgãos como cérebro. Além de potencialmente informar sobre sua ecologia e capacidades sensoriais (Witmer et al., 2003; Sales e Schultz, 2014; Lautenschlager et al., 2018; Dudgeon et al., 2020; Early et al., 2020; Serrano-Martínez et al., 2020), o estudo dos moldes endocranianos de espécies fósseis pode oferecer informações acerca da emergência da disparidade e história evolutiva da neuroanatomia dos vertebrados (e.g. Rowe et al., 2011; Balanoff et al., 2013; Benoit et al., 2017).

A variação da morfologia da cavidade cerebral ao longo da ontogenia das espécies é documentada para alguns grupos, como mamíferos (Macrini et al., 2007; Ferreira et al., 2022), crocodilos (Hurlburt et al., 2013; Dufeu e Witmer, 2015; Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019; Dumont et al., 2020; Lessner e Holliday, 2020; Hu et al., 2021), aves (Watanabe et al., 2019; Hu et al., 2021), e dinossauros não-avianos (Lautenschlager e Hubner, 2013). Destes estudos, a grande maioria é com espécies viventes, pois a obtenção de vários espécimes fósseis de uma mesma espécie em estágios ontogenéticos distintos nem sempre é possível. Alguns exemplos incluem Dumont et al. (2020), com crocodilos, e Lautenschlager e Hubner (2013), com dinossauros ornitíscios.

1.7 Limitações e correspondência cérebro - cavidade cerebral

É importante ressaltar que existem limitações quanto ao potencial informativo de moldes endocranianos. Levantar inferências ecológicas e sensoriais a partir da anatomia cerebral nem sempre é preciso, especialmente para espécies extintas, para as quais a ecologia não pode ser atestada. Além disso, simplesmente o volume ou morfologia

externa de regiões anatômicas diferentes pode não ser suficiente para inferir a eficiência de processamento do cérebro (Healy e Rowe, 2007; Sepulcre et al., 2010; Smaers e Soligo, 2013).

Ainda mais relevante é o fato de que o cérebro compartilha a cavidade cerebral com estruturas adjacentes como meninges, nervos cranianos e vasos sanguíneos, e, portanto, suas morfologias não devem ser sinonimizadas (Balanoff e Bever, 2017; Watanabe et al., 2019). Os moldes endocranianos oferecem uma aproximação da morfologia externa do cérebro, sendo que o grau com que este preenche a cavidade cerebral impacta diretamente seu potencial informativo e limitações. Esta correspondência varia consideravelmente entre os vertebrados (Jerison, 1972; Hopson, 1977; Witmer et al., 2008; George e Holliday, 2013), e estudá-la é fundamental para melhorar a interpretação dos moldes endocranianos.

No geral, táxons com alta encefalização (como aves e mamíferos) tendem a possuir uma relação mais próxima entre cérebro e cavidade cerebral (Jerison, 1977; Hopson, 1979; Iwaniuk e Nelson, 2002; Northcutt, 2002; Rowe et al., 2011; Balanoff et al., 2013; Early et al., 2020), mas isso também é visto em outros clados como serpentes e anfisbenas (Olori, 2010; Allemand et al., 2017; Triviño et al., 2018) e alguns membros de Chondrichthyes e Teleostomi (Northcutt, 1977; Kotschal et al., 1998). Uma alta correspondência também já foi hipotetizada para alguns táxons fósseis, como Maniraptoriformes não-avianos, (Osmólska, 2004; Evans, 2005) e Pterosauria (Witmer et al., 2003). Para a maioria dos répteis não-avianos, porém, a correspondência volumétrica entre cérebro-cavidade cerebral é tradicionalmente considerada 50% (Hopson, 1979; Watanabe et al., 2019; Evers et al., 2019). Porém, a única avaliação empírica desta correspondência em répteis não-avianos demonstrou uma grande variação nas 16 espécies estudadas, com valores indo de 35% (*Gekko gecko*) a 97% (*Callopiastes maculatus*) (Kim e Evans, 2014).

A correspondência entre o volume e a morfologia de cérebro e cavidade cerebral também pode variar ao longo da ontogenia (Macrini et al., 2007; Hurlburt et al., 2013; Jirak e Jinacek, 2017; Watanabe et al., 2019). Watanabe et al. (2018), por exemplo, atestaram que o preenchimento da cavidade cerebral respectivamente diminuiu e aumentou ao longo da ontogenia de crocodilos e aves viventes (*Alligator mississippiensis* e *Gallus gallus*). Além disso, diferentes regiões do cérebro podem mostrar graus de proximidade distintos com a cavidade endocraniana, e considerar estas diferenças regionais pode ser mais informativo do que apenas uma relação volumétrica única

(Clement et al., 2015; Jirak e Janacek, 2017; Challands et al., 2020; Dumoncel et al., 2020; Clement et al., 2021).

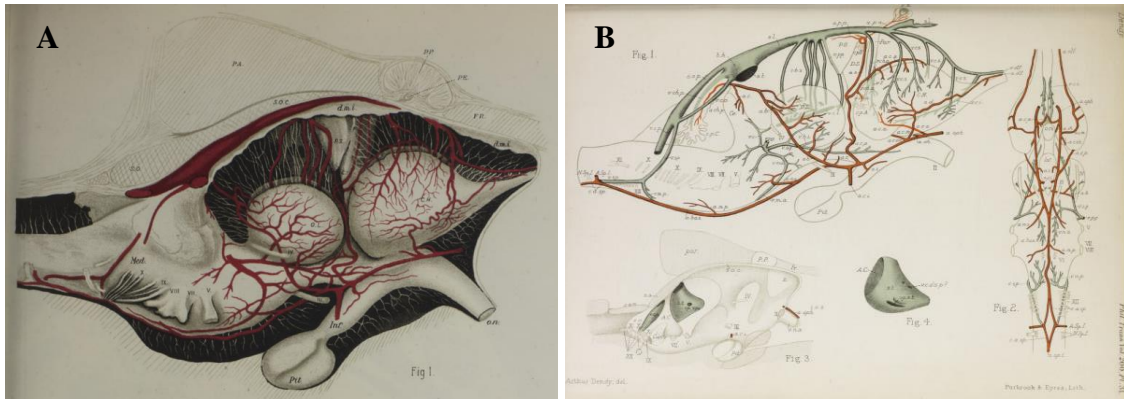
1.8 Anatomia endocraniana de Lepidosauria

Em relação a Lepidosauria, o estudo de moldes endocranianos ainda é incomum. Para Squamata, existem informações para alguns táxons vivos (Bever et al., 2005; Walsh et al., 2009; Olori, 2010; Yi e Norell, 2015; Allemand et al., 2017; Palci et al., 2017; Triviño et al., 2018; Segall et al., 2021), e fósseis (Yi e Norell, 2015; Palci et al., 2017; Triviño et al., 2018). Ainda que estes estudos se concentrem majoritariamente no ouvido interno (Bever et al., 2005; Walsh et al., 2009; Olori, 2010; Yi e Norell, 2015; Palci et al., 2017; Triviño et al., 2018), algumas descrições para a cavidade cerebral estão disponíveis (Olori, 2010; Allemand et al., 2017; Triviño et al., 2018; Segall et al., 2021). Destas, apenas dois trabalhos possuem uma abordagem comparativa, ambos com serpentes: Allemand et al. (2017) constatou a existência de sinais filogenéticos e ecológicos nos moldes analisados, e Segall et al. (2021) encontrou uma correlação entre regiões dos moldes e o período de atividade e hábito de forrageamento das espécies.

Já para Rhynchocephalia, nenhum molde digital das cavidades endocranianas foi descrito até o momento, seja para espécies fósseis ou para *Sphenodon punctatus*. A única cavidade endocraniana do clado cujo molde digital foi brevemente estudado é o ouvido interno de *S. punctatus*, em um estudo que avaliou a capacidade auditiva em diferentes grupos de répteis (Walsh et al., 2009), mas a descrição anatômica não é seu foco. O estudo da neuroanatomia de rincocefálios está restrito a contribuições sobre alguns aspectos do cérebro e estruturas adjacentes de *Sphenodon punctatus*, muitas sob um viés histológico (Dendy 1909, 1911; Durward, 1930; Hindenach, 1931; Abbie 1934; Platel, 1989; Reiner e Northcutt, 2000).

Em seus trabalhos do início do século XX, Dendy (1909, 1911) fez observações detalhadas sobre a anatomia dos órgãos adjacentes (especialmente o complexo pineal e sistema vascular endocraniano) em uma série de espécimes em diferentes estágios ontogenéticos de *Sphenodon punctatus*. Ainda que seu foco não tenha sido a descrição da morfologia cerebral, ele faz importantes contribuições para este conhecimento, especialmente a respeito de sua morfologia geral (**Figura 5A**) e dos tecidos, vasos e estruturas contidos na cavidade cerebral que circundam o cérebro (**Figura 5A-B**).

Figura 5. A. Cavidade cerebral, cérebro e estruturas adjacentes de *Sphenodon punctatus* em vista lateral. **Legenda:** C.H., hemisfério cerebral; d.m.i., camada interna da dura-máter; FR., osso frontal; Inf., infundíbulo; Med., medula oblongata; O.L., lobo óptico; o.n., nervo óptico; PA., osso parietal; P.E., olho pineal; Pit., glândula pituitária; P.P., plug parietal; S.O., osso supraoccipital; S.O.C., cartilagem supraoccipital. **B.** Cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* em vista lateral (esquerda) e ventral (direita), com destaque para o sistema vascular endocraniano. Abreviações em Dendy (1909), p. 425.



Fonte: A. Dendy, 1911. B. Dendy, 1909.

A correspondência do volume do cérebro e cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* não foi testada diretamente. O valor amplamente utilizado é que o cérebro ocupa 50% da cavidade cerebral (Jerison, 1973), mas este dado nunca foi testado diretamente. Dendy (1911) aponta (tradução nossa):

We are not concerned here with the topographical relations of the brain and its membranes in other regions, but I may be allowed to lay stress on the extraordinary disparity between the size of the brain and that of the cranial cavity. It follows that the shape of the latter can afford no reliable indication of that of the former.

Para muitos aspectos da anatomia de tecidos moles, *S. punctatus* é o único grupo-externo de comparação para Squamata (Schwenk, 1986; Jones et al., 2009). Logo, a ausência de moldes endocranianos digitais representa uma lacuna conspícua de conhecimento.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

A presente pesquisa tem como objetivo geral descrever e comparar os moldes endocranianos digitais da cavidade cerebral e do ouvido interno de duas espécies de rincocefálios (Lepidosauria, Rhynchocephalia).

2.2 Objetivos específicos

I. Descrever a morfologia dos moldes endocranianos de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia;

II. Investigar a relação de volume e morfologia entre a cavidade endocraniana e o cérebro de *Sphenodon punctatus*;

III. Descrever o molde da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis*;

IV. Investigar as relações alométricas da cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, e entre *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis*.

3 MATERIAL E MÉTODOS

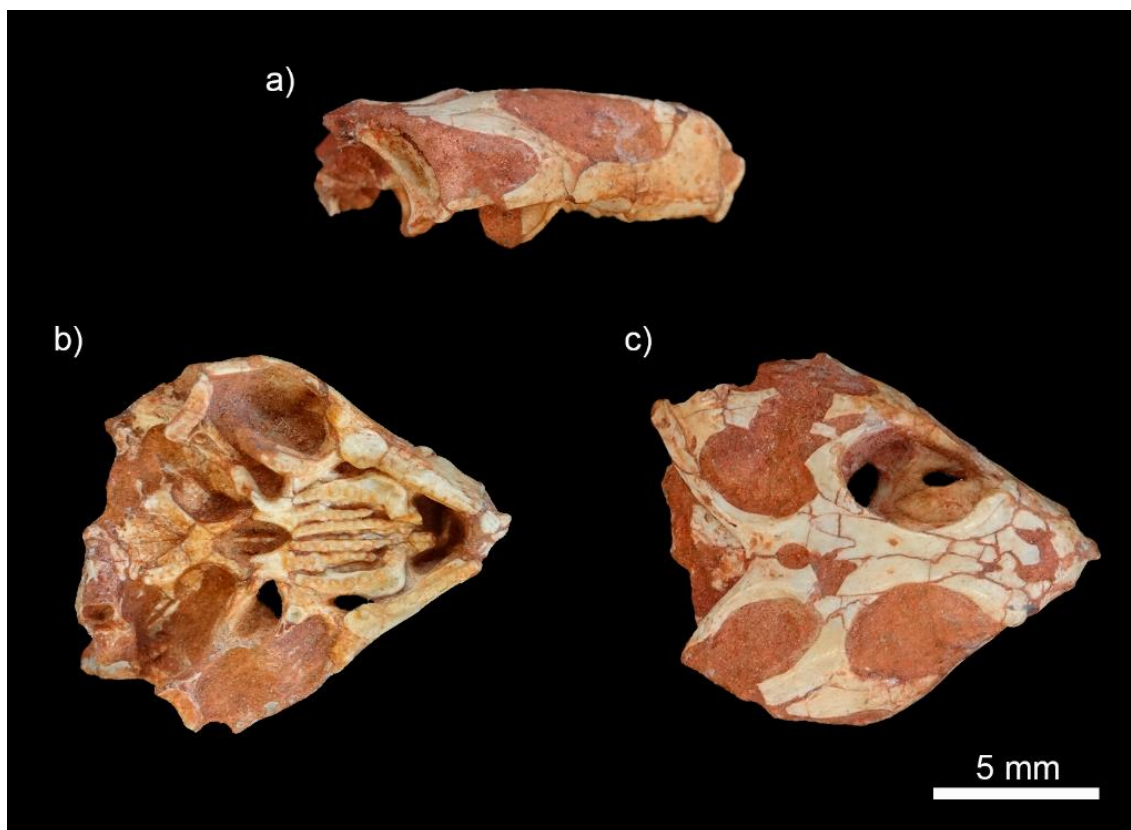
3.1 Materiais

A amostra estudada é composta por um espécime de *Clevosaurus brasiliensis* e sete espécimes de *Sphenodon punctatus*, listados na **Tabela 1**. O espécime MCN-PV 2852 (*C. brasiliensis*; **Figura 7**) é um adulto, o que é visível pelo amplo desenvolvimento de dentina secundária e grau de desgaste da dentição (Hsiou et al., 2015). Os espécimes de *S. punctatus* pertencem a diferentes estágios ontogenéticos (do estágio S, i.e., espécimes recém eclodidos, até adultos). O maior indivíduo é particularmente grande para um *S. punctatus*, indicando que pode ser um adulto muito velho (apesar de não poder ser descartada a possibilidade de tal tamanho constituir apenas variação intraespecífica). A classificação dos estágios ontogenéticos foi feita de acordo com sua documentação prévia em outros estudos (Dendy, 1899; Harrison, 1901; Robinson, 1976; Reynoso, 2003).

Tabela 1. Espécimes de *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis* incluídos no estudo, a coleção onde estão depositados e seu estágio ontogenético.

Espécie	Espécime	Instituição	Estágio ontogenético
<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	MCN-PV 2852	Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, BR)	Adulto
<i>Sphenodon punctatus</i>	LDUCZ x1126	University College London (Londres, UK)	Recém-eclodido (S1/S2)
<i>Sphenodon punctatus</i>	CM 30660	Carnegie Museum of Natural History (Pensilvânia, USA)	Recém-eclodido (S1/S2)
<i>Sphenodon punctatus</i>	KCLZJ 001	King's College London (Londres, UK)	Juvenil (T4)
<i>Sphenodon punctatus</i>	SU1	University College London (Londres, UK)	Adulto
<i>Sphenodon punctatus</i>	YPM 9194	Yale Peabody Museum (Connecticut, USA)	Adulto
<i>Sphenodon punctatus</i>	SAMA 70524	South Australian Museum (Adelaide, Austrália)	Adulto
<i>Sphenodon punctatus</i>	LDUCZ x036	University College London (Londres, UK)	Adulto grande

Figura 6. *Clevosaurus brasiliensis* (espécime MCN-PV 2852), depositado na Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, BR). Vista lateral (a), dorsal (b) e ventral (c). **Escala:** 5 mm.



3.2 Métodos

A pesquisa foi desenvolvida majoritariamente no Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - Universidade de São Paulo (FFCLRP/USP), e por meio de acesso remoto ao computador do mesmo laboratório. As terminologias anatômicas e taxonômicas baseiam-se em estudos prévios nas respectivas áreas (e.g. Dendy, 1901, 1911; Romo-de-Vivar-Martínez e Soares, 2015; Hsiou et al., 2015, 2019).

3.2.1 Tomografia computadorizada e geração dos moldes endocranianos

Todos os espécimes de *Sphenodon punctatus* já haviam sido tomografados previamente a este estudo. As tomografias dos espécimes YPM 9194 e CM 30660 foram obtidas a partir do repositório digital Digimorph.org, com a concessão da Dra. Jessie Maisano (The University of Texas, Austin, USA), responsável pelo depósito dos modelos

na plataforma. Os demais espécimes de *S. punctatus* foram concedidos pelo Dr. Marc Jones (University College London, Londres, UK), a partir do repositório digital Morphosource.org (Duke University, Durham, USA). O espécime MCN-PV 2852 (*Clevosaurus brasiliensis*), depositado na Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, foi tomografado para o presente estudo. Previamente à sua tomografia, o espécime SAMA 70524 havia passado por um processo de diceCT (*Diffusible Iodine-based Contrast-enhanced Computed Tomography*), uma técnica que utiliza uma solução à base de iodo como contraste, que se fixa nos tecidos do espécime e melhora sua visualização. (Gignac et al., 2016; Gignac e Kley, 2018). No contexto do presente estudo, esta técnica permite que o cérebro do espécime seja identificado e segmentado. O local e dados das tomografias podem ser vistos na **Tabela 2**, e suas especificações podem ser vistas na **Tabela 3**.

Tabela 2. Local e características da tomografia dos espécimes do estudo.

Espécime	Responsável	Modalidade	Modelo	Instalações
MCN-PV 2852	Adolpho Herbert Augustin	X-Ray CT	Microtomógrafo de Raios-X Skyscan 1173	Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais (PUCRS)
LDUCZ x1126	Sue Taft	X-Ray CT	Nikon Metrology HMX 160	Department of Engineering (Medical and Biomedical) (University of Hull)
CM 30660	Richard Ketcham	X-Ray CT	-	The University of Texas High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility
KCLZJ 001	Zerina Johansen	X-Ray CT	Nikon Metrology HMX ST 225	Imaging and Analysis Centre (The Natural History Museum)
SU1	Sophie Regnault, John Hutchinson	X-Ray CT	General Electric Lightspeed Pro 16 CT scanner	Queen Mother Hospital for Animals (Royal Veterinary College)
YPM 9194	Richard Ketcham, Matthew Colbert	X-Ray CT	-	The University of Texas High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility
SAMA 70524	Jay Richard Black	Synchrotron Imaging	ANSTO Imaging and Medical Beamline	Australian Synchrotron IMBL
LDUCZ x036	Sue Taft; Susan Evans	X-Ray CT	Nikon Metrology HMX 160	Department of Engineering (Medical and Biomedical) (University of Hull)

Tabela 3. Especificações das tomografias dos espécimes do estudo.

Espécime	Energia (kV)	Corrente (μ A)	Nº de tomogramas	Tamanho do voxel (mm)
MCN-PV 2852	90	80	1828	0.0163
LDUCZ x1126	-	-	902	0.0288
CM 30660	120	200	294	0.0332 x 0.0332 x 0.058
KCLZJ 001	-	-	1935	0.0289
SU1	145	-	1908	0.0931
YPM 9194	120	267	520	0.1094 x 0.1094 x 0.15
SAMA 70524	80	-	2570	0.0315
LDUCZ x036	93	17	992	0.0794

Os moldes digitais da cavidade cerebral, labirinto endósseo e troncos iniciais dos nervos cranianos dos espécimes foram gerados no software Avizo 8.1 (Visage Imaging Richmond) através de segmentação manual com uma mesa digitalizadora. Neste processo, a região de interesse é identificada e selecionada em cada tomograma. No caso das cavidades, estas são marcadas na interface entre esqueleto e cavidade, e, quando não há esqueleto adjacente, os limites são aproximados a partir da diferença de densidade dos tecidos na tomografia. Ao final da segmentação, modelos tridimensionais são gerados e exportados como arquivos PLY.

3.2.2 Medidas e análises alométricas

Para complementar as descrições qualitativas, uma série de medidas foram adquiridas dos modelos (**Tabela 4; Figura 7-9**), baseadas principalmente em Walsh et al. (2009), Lautenschlager e Hubner (2013) e Allemand et al. (2017). Da cavidade cerebral e cérebro de *Sphenodon punctatus*, foram realizadas 13 medições lineares e duas angulares da cavidade cerebral (**Figura 7; Tabela 4**). As mesmas medições foram realizadas para o molde da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis*, com exceção da largura e da altura posterior da glândula pituitária, visto que esta não pôde ser identificada com precisão nesta espécie. Devido à possível variabilidade dependendo da medição, os ângulos das flexões pontina e cefálica (ver definição em Lautenschlager e Hubner, 2013) foram medidos três vezes em cada modelo, e a média foi utilizada. Oito medições foram realizadas exclusivamente do cérebro de *S. punctatus*, visto que sua identificação só foi possível neste modelo (**Figura 7; Tabela 4**). Também foram feitas quatro medições do crânio (**Figura 8; Tabela 4**).

Tabela 4. Medições realizadas dos moldes do cérebro e cavidades endocranianas (cavidade cerebral e labirinto endósseo) dos espécimes do estudo.

Medidas cavidade cerebral e cérebro (mm)	Cérebro (mm)
1 Volume da cavidade cerebral (mm ³) (EV)	15 Volume do cérebro (mm ³) (BV)
2 Comprimento total (EL)	16 Comprimento dos hemisférios cerebrais (CHL)
3 Largura dos hemisférios cerebrais (CHW)	17 Largura dorsal do cerebelo (CBDW)
4 Comprimento do trato olfatório (OTL)	18 Comprimento dos lobos ópticos (OLL)
5 Altura dos bulbos olfatórios (OBH)	19 Altura dos lobos ópticos (OLH)
6 Altura do cerebelo (CBH)	20 Largura dorsal dos lobos ópticos (OLDW)
7 Largura ventral do cerebelo (CBVW)	21 Altura anterior da pituitária (PAH)
8 Comprimento rombencéfalo + mesencéfalo (HML)	22 Largura da base da pituitária / infundíbulo (PW)
9 Largura ventral dos lobos ópticos (OLVW)	
10 Largura da região do ouvido interno (IEW)	Labirinto endósseo (mm)
11 Altura posterior da pituitária (PPH)	23 Comprimento do ducto coclear (LL)
12 Largura da pituitária (PGW)	24 Comprimento canal semicircular anterior (SAL)
13 Flexão pontina (°) (FP)	25 Comprimento canal semicircular posterior (SPL)
14 Flexão cefálica (°) (FC)	26 Comprimento canal semicircular lateral (SLL)

Figura 7. Representação das medições realizadas da cavidade cerebral (em azul) e do cérebro (em laranja) em vista lateral [(a) e (d)], dorsal [(b) e (e)] e ventral [(c) e (f)] dos espécimes do estudo. Legendas podem ser vistas na **Tabela 4**.

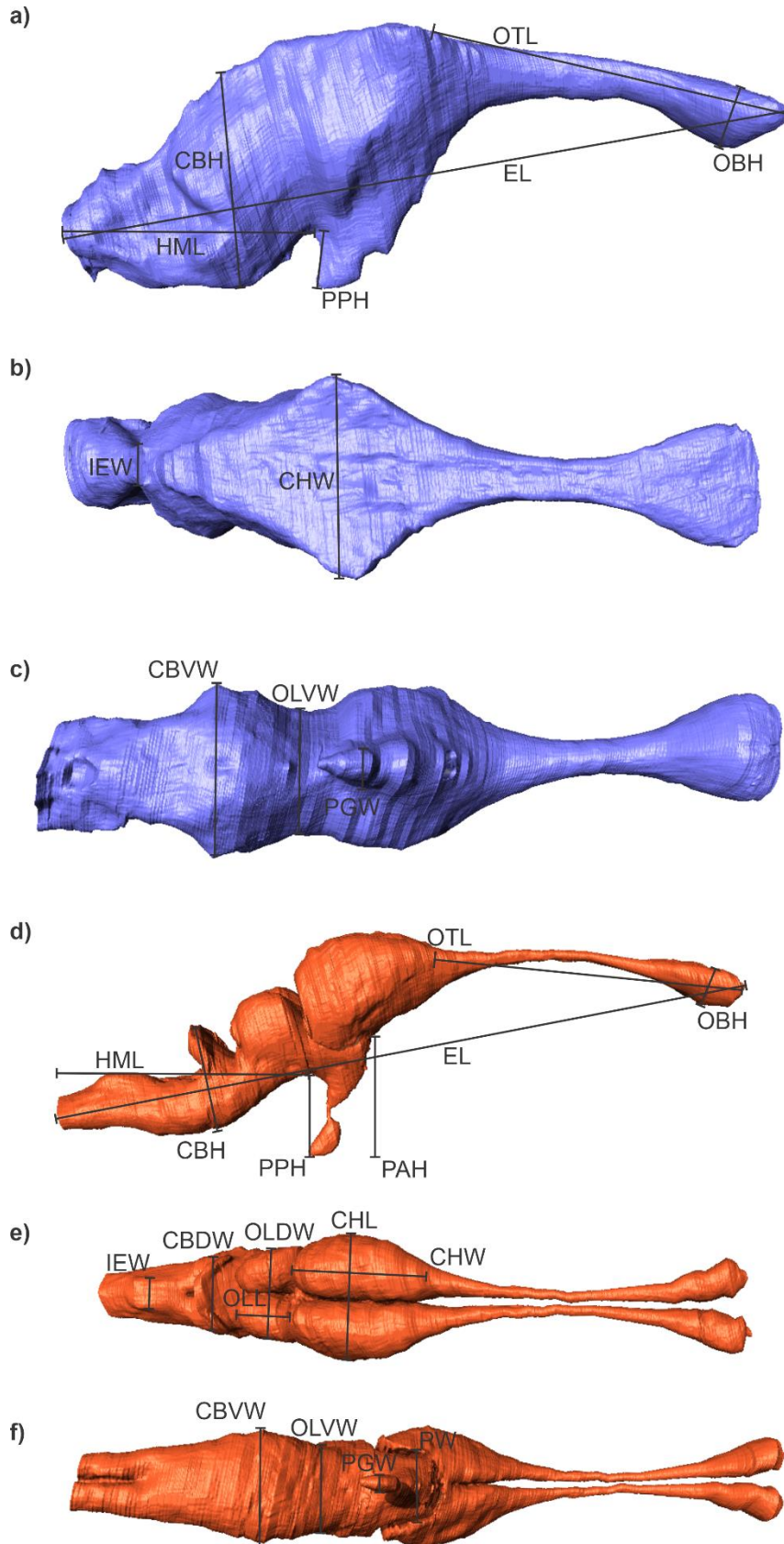
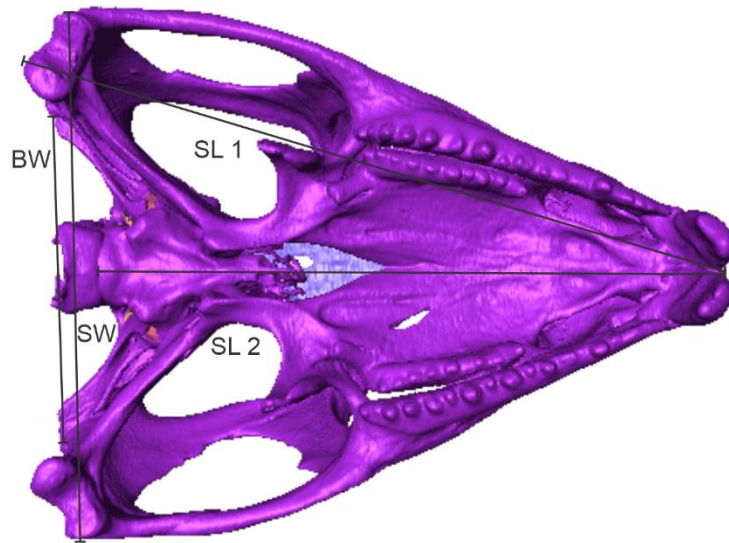
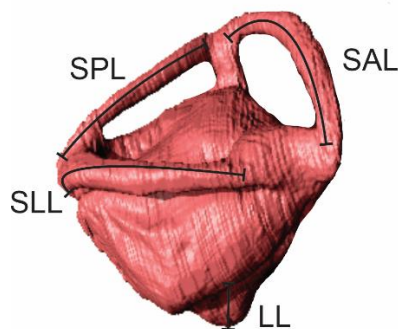


Figura 8. Representação das medidas tiradas do crânio em vista ventral dos espécimes do estudo. **Legenda:** **BW**, largura do basicrânio; **SL1**, comprimento do crânio (pré-maxima – quadrado); **SL2**, comprimento do crânio (pré-maxila – basicrânio); **SW**, largura do crânio. Legendas podem ser vistas na **Tabela 4**.



O volume da cavidade cerebral de todos os espécimes também foi calculado, bem como do cérebro do espécime SAMA 70524. Para *S. punctatus*, foram realizadas quatro medições do ouvido interno, sendo que foi utilizada a média de cada medida entre o ouvido esquerdo e direito (**Figura 9; Tabela 4**). As medições lineares e angulares foram realizadas com as respectivas funções no software Avizo 8.1, assim como a obtenção do volume dos modelos. As medidas curvas (i.e., canais semicirculares) foram realizadas a partir da soma de uma sucessão de medidas lineares consecutivas, acompanhando o formato dos canais.

Figura 9. Representação das medidas realizadas do labirinto endósseo em vista lateral dos espécimes do estudo. **Legenda:** **LL**, comprimento da lagena; **SAL**, comprimento do canal semicircular anterior; **SLL**, comprimento do canal semicircular lateral; **SPL**, comprimento do canal semicircular posterior. Legendas podem ser vistas na **Tabela 4**.



Para analisar o crescimento alométrico dos modelos ao longo da ontogenia de *Sphenodon punctatus*, foram realizadas Regressões Lineares Bivariadas no programa PAST. Todas as variáveis foram logaritmicamente transformadas. As seguintes regressões foram performadas, separadamente: (i) medidas do molde da cavidade cerebral (variáveis dependentes) contra as medidas do crânio (variáveis independentes); (ii) medidas lineares da cavidade cerebral (variáveis dependentes) contra o volume da cavidade cerebral (variável independente); e (iii) demais medidas lineares da cavidade cerebral (variáveis dependentes) contra comprimento total da cavidade (variável independente). Posteriormente, as mesmas regressões foram realizadas com a inclusão do espécime de *Clevosaurus brasiliensis*, para avaliar seu posicionamento em comparação aos espécimes de *S. punctatus*. Adicionalmente às regressões, foram calculadas e comparadas as proporções simples entre estas mesmas medidas nas duas espécies. Todos os gráficos resultantes foram editados no CorelDRAW 2020.

3.2.3 Coeficiente de Encefalização Reptiliano

A encefalização dos espécimes foi calculada a partir da equação de Hurlburt (1996) para o Coeficiente de Encefalização Reptiliano (REQ):

$$(a) \quad REQ = MBr / (0.0155 * MBd^{0.55})$$

Em que MBr é a massa do cérebro em gramas, e MBd é massa corporal em gramas. Os dados de massa corporal não estavam disponíveis para os espécimes, e, portanto, teve que ser estimada. A utilização de funções alométricas é uma das maneiras mais comuns e acessíveis para estimar a massa corporal de espécies fósseis e viventes, visto que necessita de poucas medidas (Köhler et al., 2008). As medidas comprimento e/ou circunferência de ossos longos são amplamente utilizadas nestas equações em diferentes grupos de vertebrados, como mamíferos (Alexander, 1979; Anderson et al., 1985; Gingerich, 1990; Kohler et al., 2008) e répteis não-avianos (Farlow et al., 2005; Hurlburt et al., 2013). Assim, para estimar a massa de *Sphenodon punctatus*, foram utilizadas duas equações: a equação de Anderson et al. (1985), levemente modificada por Alexander (1989) (b), e a equação de Campione e Evans (2012) (c).

$$(b) \quad Mbd = 0.084 * C_{\text{humerus+femur}}^{2.73}$$

$$(c) \quad \log Mbd = (2.749 * \log C_{\text{humerus+fêmur}}) - 1.104$$

Em que Mbd é a massa corporal em gramas, e $C_{\text{humerus+fêmur}}$ é a soma da circunferência do úmero e do fêmur em milímetros. Existem críticas à utilização de equações taxonomicamente generalistas para estimação de massa corporal, mas evidências indicam que a relação entre circunferência femoral e umeral e massa corporal é consideravelmente conservativa em quadrúpedes terrestres (Campione e Evans, 2012; 2020). Assim, apesar de terem sido geradas a partir de dados de mamíferos, as equações (b) e (c) podem representar maneiras acessíveis de estimar a massa em quadrúpedes, especialmente quando não existem equações específicas para o táxon em questão (Campione e Evans, 2020). Apesar de medidas lineares do crânio também poderem ser utilizadas para estimar massa corporal (e.g. Macrini et al., 2007; Ferreira et al., 2022), o número de espécimes do presente estudo é insuficiente para a geração de um modelo. Assim, o REQ de *S. punctatus* foi calculado e discutido a partir dos três espécimes cujos estilopódios estavam disponíveis (um juvenil e dois adultos).

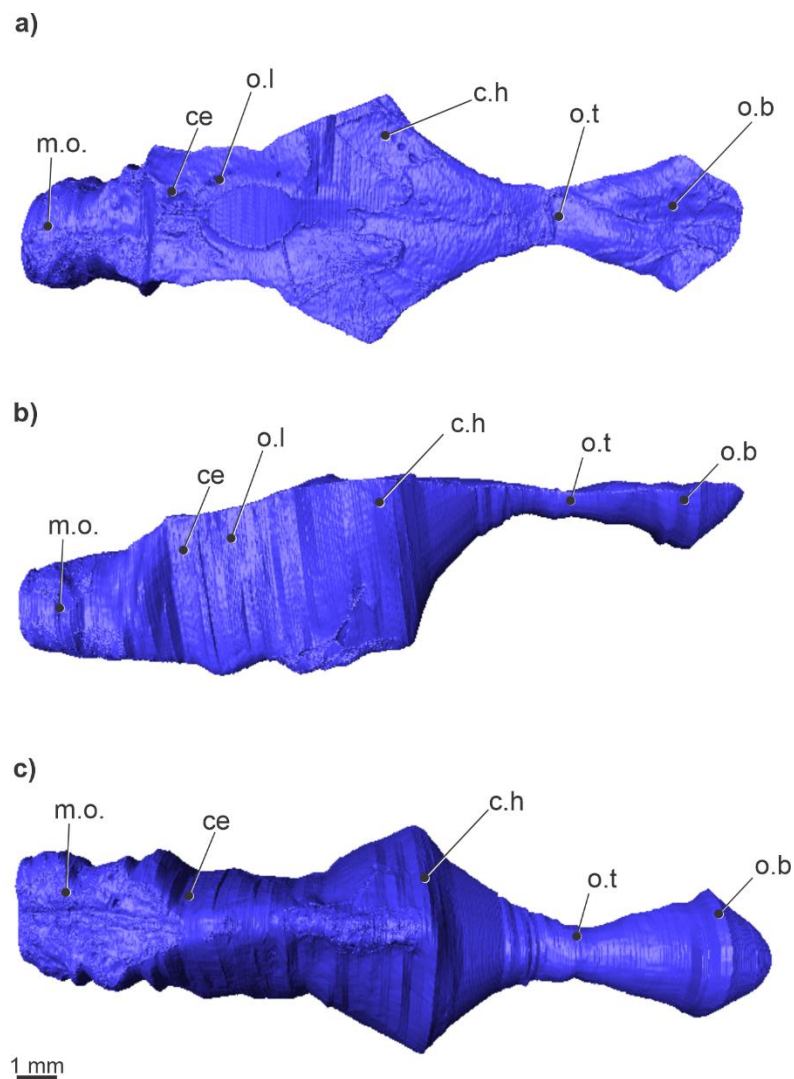
Para estimar a massa do cérebro, foram utilizadas duas proporções do volume da cavidade cerebral: (i) o valor encontrado pelo presente estudo (30%); e (ii) 50%, o valor tipicamente estimado para répteis não-avianos e previamente associado a *Sphendon punctatus*. A variação ontogenética da correspondência entre cérebro e cavidade cerebral não foi avaliada neste estudo. Dessa forma, o valor de 30% pode não representar os espécimes menores, e 50% pode ser uma estimativa mais ontogeneticamente inclusiva (baseando-se no valor encontrado pelos espécimes de tamanho/idade média de *Alligator mississippiensis*; Hurlburt et al., 2013). A densidade específica do cérebro é aproximadamente 1 g/cm³ (Jerison, 1973), apesar da utilização de outros valores próximos para alguns táxons (e.g. humanos [Gompertz, 1902]; cetáceos [Ridgway et al., 2016]). Assim, para a obtenção de massa do cérebro, o volume foi convertido para centímetros cúbicos, multiplicado pelas proporções acima (30% e 50%), e o valor resultante foi considerado a massa em gramas.

4 RESULTADOS

4.1 Descrição do molde da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis*

O basicrânio do espécime MCN-PV 2852 encontra-se deslocado à direita do restante do crânio, e alguns de seus ossos, como observado por Hsiou et al. (2019) (basioccipital, exoccipital, supraoccipital, proótico e opistótico), estão danificados ou esmagados. Portanto, estes fatores provavelmente influenciaram aspectos da morfologia destas regiões do molde da cavidade cerebral (**Figura 10**). Também, sua superfície lateral e ventral, a partir do limite anterior do basicrânio ao limite anterior do bulbo olfatório, não faz contato com o esqueleto, e logo é uma aproximação da cavidade cerebral.

Figura 10. Molde digital da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis* (MCN PV 2852) em vista dorsal (a), lateral (b) e ventral (c). **Legenda:** ce., cerebelo; c.h., hemisférios cerebrais; m.o., medulla oblongata; o.b., bulbo olfatório; o.l., lobos ópticos; o.t., trato olfatório. **Escala:** 1 mm.



A cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis* possui uma angulação muito sutil lateralmente, com uma superfície dorsal quase retilínea e região mais posterior (*medulla oblongata*) pouco mais ventral que o restante do modelo (condição possivelmente influenciada pela tafonomia). O trato olfatório apresenta um estreitamento lateral em sua porção média, que rapidamente se expande em direção ao bulbo olfatório anterior. A partir da extremidade posterior do trato, a superfície ventral do modelo projeta-se posteroventralmente e expande-se lateralmente. A glândula pituitária não é identificável na superfície ventral, e os hemisférios cerebrais, lobos ópticos e cerebelo não são distinguíveis entre si.

A região aproximada dos hemisférios cerebrais é muito expandida lateralmente, assumindo formato de losango em vista dorsal, com as extremidades laterais bem pronunciadas. Posteriormente, na região aproximada dos lobos ópticos + cerebelo, o modelo afunila consideravelmente; suas faces laterais passam a ser praticamente paralelas até o início do basicrânio. Nesta região, é possível visualizar a impressão do largo e ovalado forame pineal na face dorsal do modelo. Ventralmente, existe um recesso dorsoventral relativamente longo entre a região dos hemisférios e o início do basicrânio. Visto que este encontra-se deslocado, o comprimento desta região pode estar sendo superestimado. As faces laterais da *medulla oblongata* são aproximadamente paralelas, sua superfície ventral é aproximadamente retilínea. Existe uma constrição lateral em sua porção mais dorsal onde o ouvido interno era acomodado. Devido ao precário estado de preservação dos ossos envolvidos na formação da cápsula ótica (i.e. supraoccipital, proótico e opistótico), o ouvido interno não pôde ser segmentado. Os nervos cranianos do espécime também não puderam ser identificados.

4.2 Descrição e ontogenia dos moldes endocranianos de *Sphenodon punctatus*

4.2.1 Cavidade cerebral e nervos cranianos

De modo geral, a cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* (**Figura 11, 12, 13**) é similar à de *Clevosaurus brasiliensis*. Ela é dorsoventralmente curvada em vista lateral, sendo que os ângulos se tornam mais obtusos ao longo da ontogenia, espelhando o “desenrolamento” do crânio (**Figura 14, 15, 16**). Mesmo nos espécimes maiores, os ângulos das flexões pontina e cefálica ainda são menores que em *C. brasiliensis* (142.42°

e 138.28°, respectivamente, para o maior *S. punctatus*; e 158.02° e 158.05° para *C. brasiliensis* (mas não desconsiderar possível efeito tafonômico no fóssil).

Figura 11. Modelos digitais da cavidade cerebral (a e b), nervos cranianos e ouvido interno (a) e cérebro (c) de *Sphenodon punctatus* (SAMA 70524) em vista lateral. **Legenda:** a.s.c., canal semicircular anterior; c.c., tronco encefálico; ce., cerebelo; c.h., hemisfério cerebral; inf., infundíbulo; lag., lagena; l.s.c., canal semicircular lateral; m.o., medulla oblongata; o.b., bulbo olfatório; o.l., lobo óptico; o.t., trato olfatório; pit., glândula pituitária; p.s.c., canal semicircular posterior; ve., ventrículo; II, V, VI, VII, troncos iniciais dos nervos cranianos (II, óptico; V, trigêmeo; VI, abducente; VII, facial). **Escala:** 5 mm.

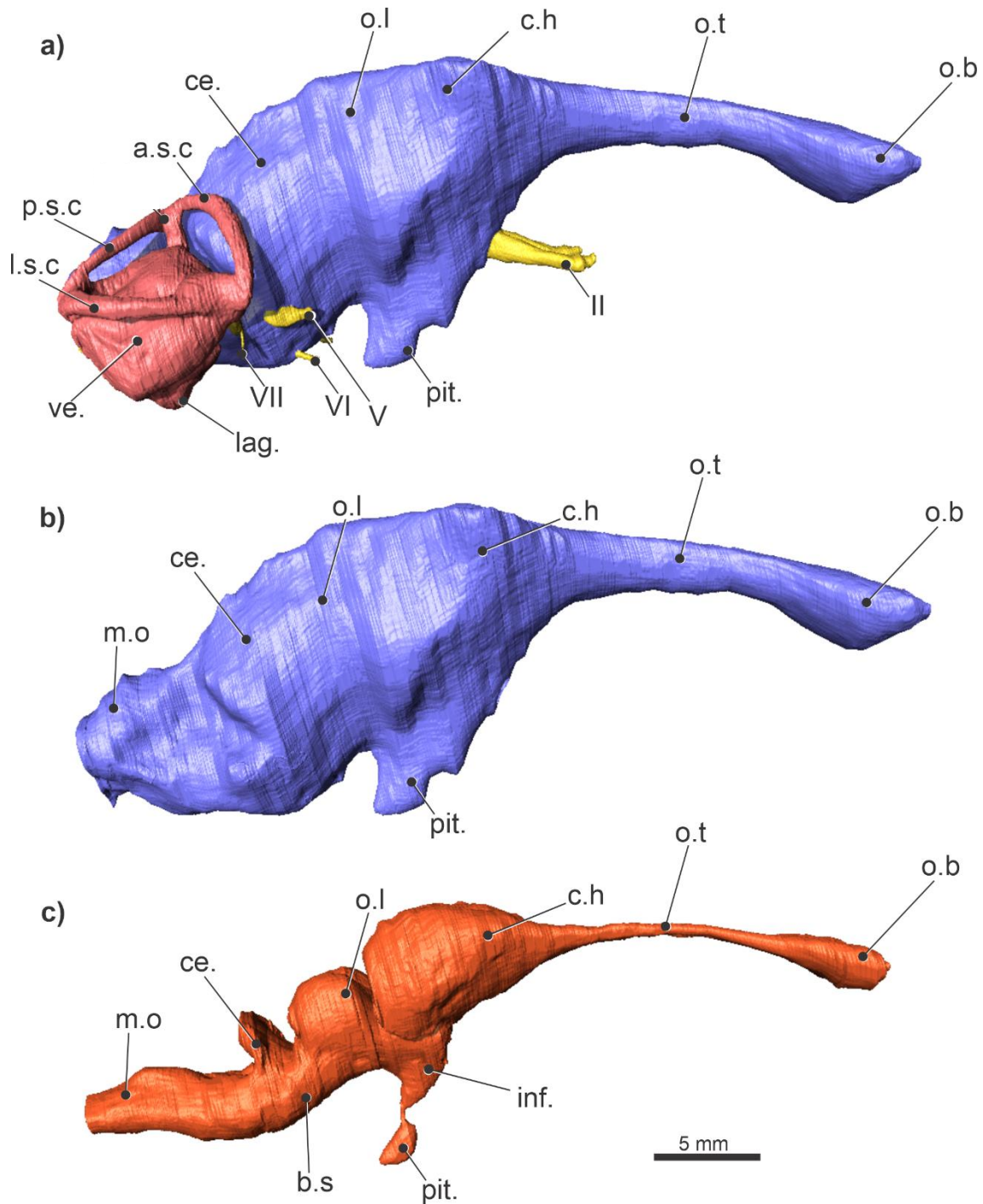


Figura 12. Modelos digitais da cavidade cerebral (a e b), ouvido interno (a) e cérebro (c) de *Sphenodon punctatus* (SAMA 70524) em vista dorsal. **Legenda:** a.s.c., canal semicircular anterior; ce., cerebelo; c.h., hemisfério cerebral; l.s.c., canal semicircular lateral; m.o., *medulla oblongata*; o.b., bulbo olfatório; o.l., lobo óptico; o.t., trato olfatório; p.s.c., canal semicircular posterior; ve., ventrículo. **Escala:** 5 mm.

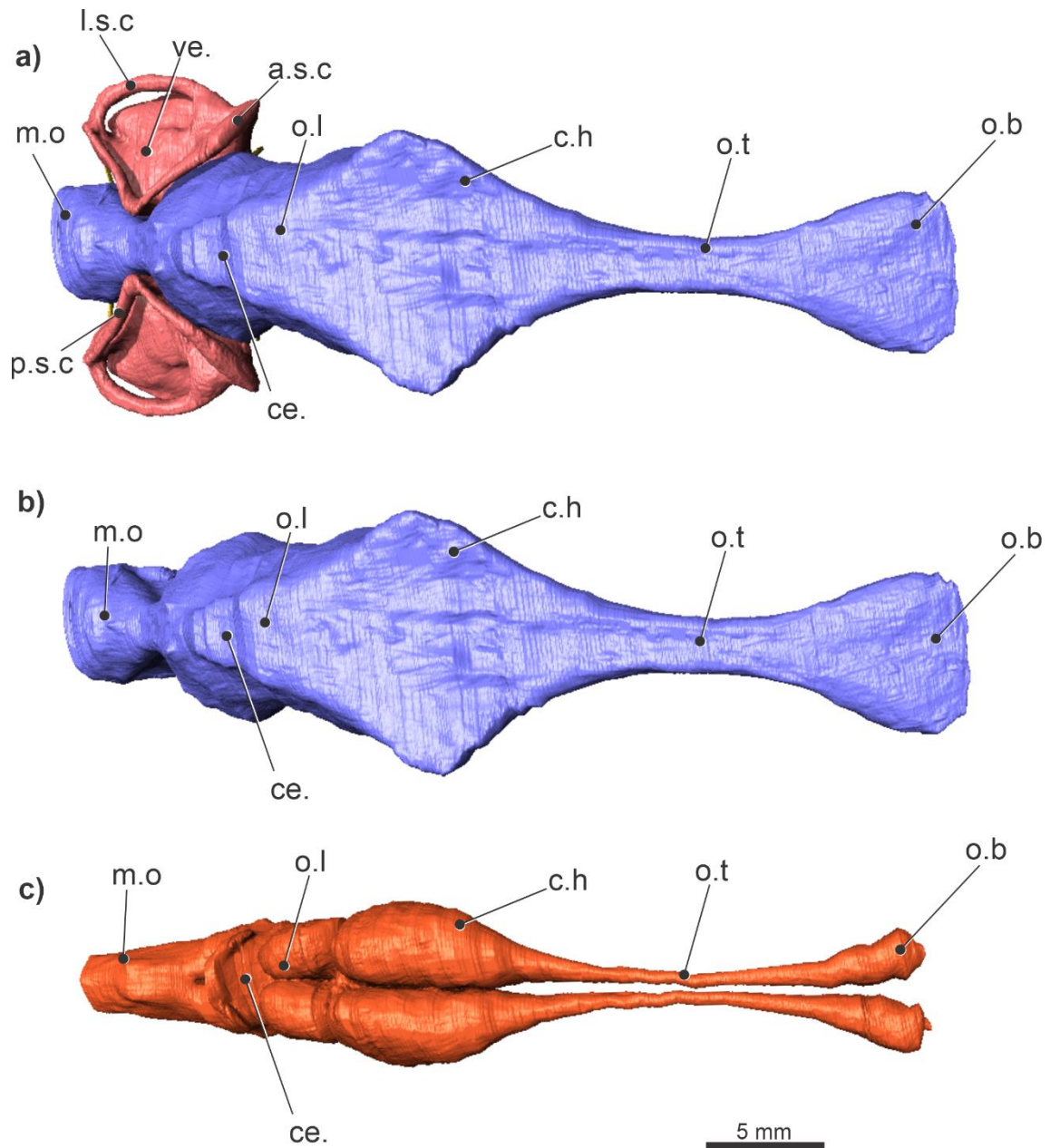


Figura 13. Modelos digitais da cavidade cerebral (a e b), nervos cranianos e ouvido interno (a) e cérebro (c) de *Sphenodon punctatus* (SAMA 70524) em vista ventral. **Legenda:** c.c., tronco encefálico; ce., cerebelo; c.h., hemisfério cerebral; inf., infundíbulo; lag., lagena, m.o., medulla oblongata; o.b., bulbo olfatório; o.l., lobo óptico; o.t., trato olfatório; pit., glândula pituitária; ve., ventrículo; II, V-XII, troncos iniciais dos nervos cranianos (II, óptico; V, trigêmeo; VI, abducente; VII, facial; VIII, vestibulococlear; IX, glossofaríngeo; X, vago; XI, acessório; XII, hipoglosso). **Escala:** 5 mm.

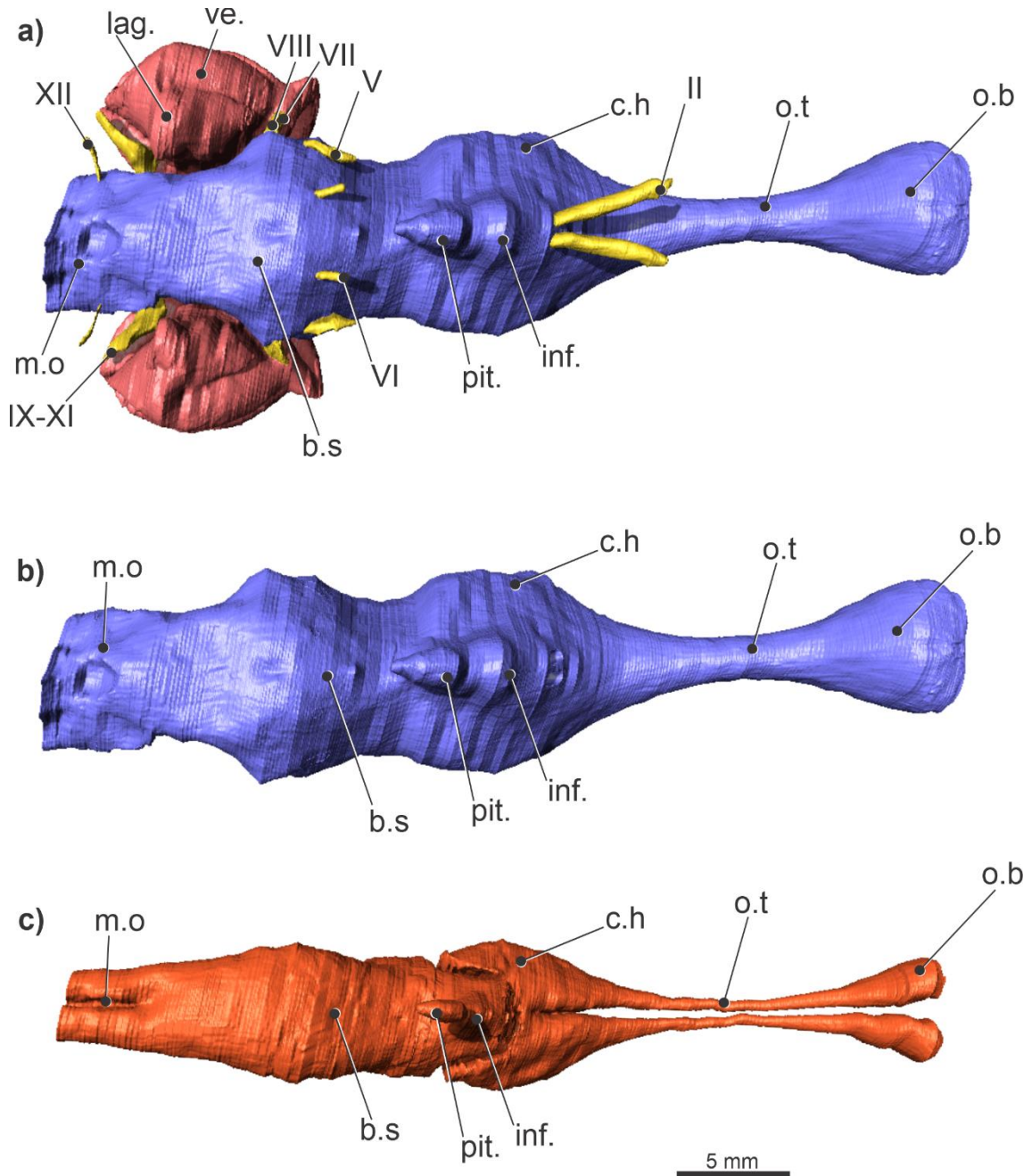


Figura 14. Modelos digitais da cavidade cerebral (azul) e nervos cranianos (amarelo) de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, em vista lateral. **Espécimes:** (a) LDUCZ x1126, estágio S; (b) CM CM 30660, estágio S; (c) KCLZJ 001, estágio T; (d) SU1, adulto; (e) YPM 9194, adulto; (f) SAMA 70524, adulto; (g) LDUCZ x036, adulto. **Escala:** 5 mm.

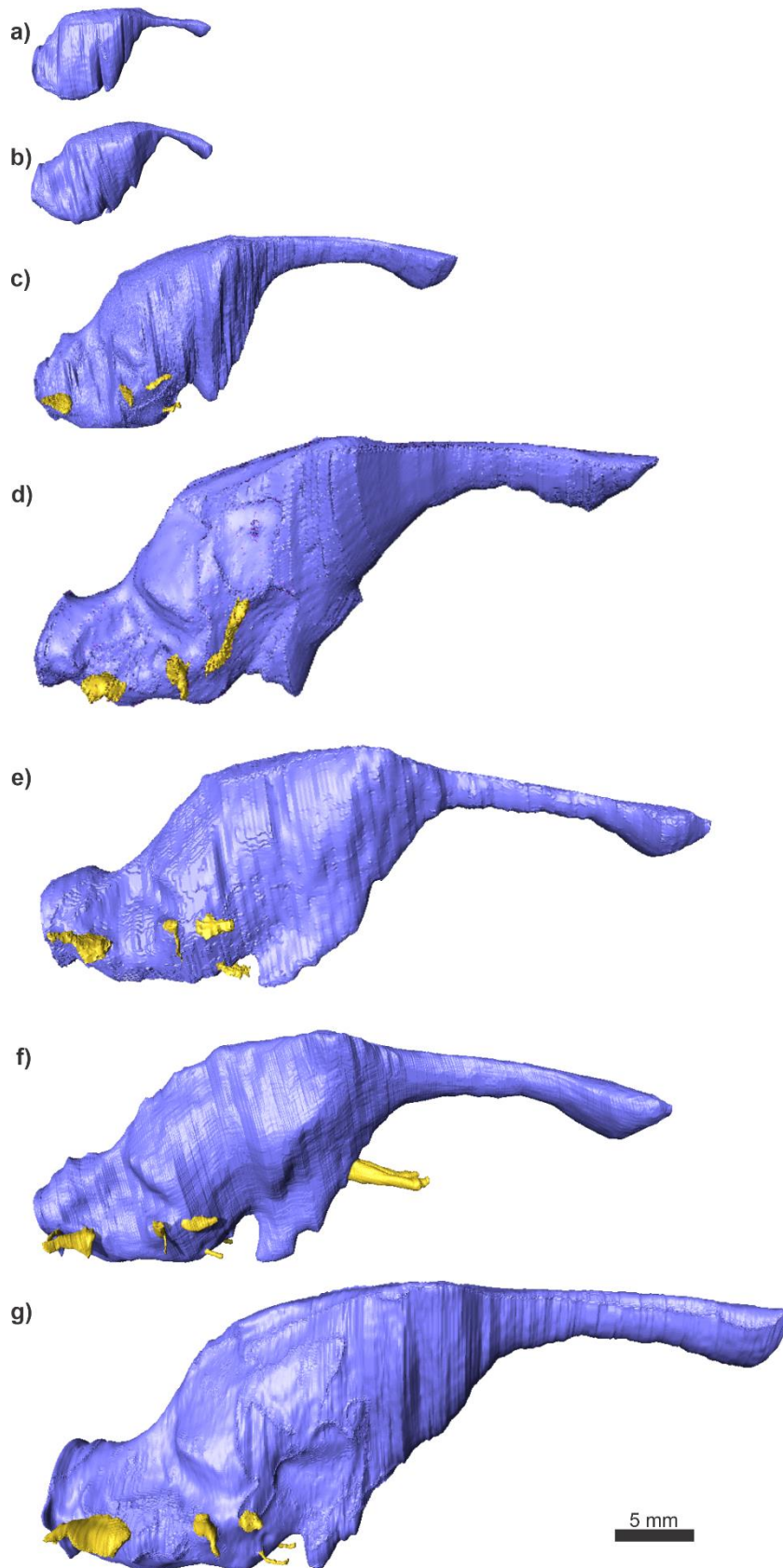


Figura 15. Modelos digitais da cavidade cerebral (azul) e nervos cranianos (amarelo) de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, em vista dorsal. **Espécimes:** (a) LDUCZ x1126, estágio S; (b) CM CM 30660, estágio S; (c) KCLZJ 001, estágio T; (d) SU1, adulto; (e) YPM 9194, adulto; (f) SAMA 70524, adulto; (g) LDUCZ x036, adulto. **Escala:** 5 mm.

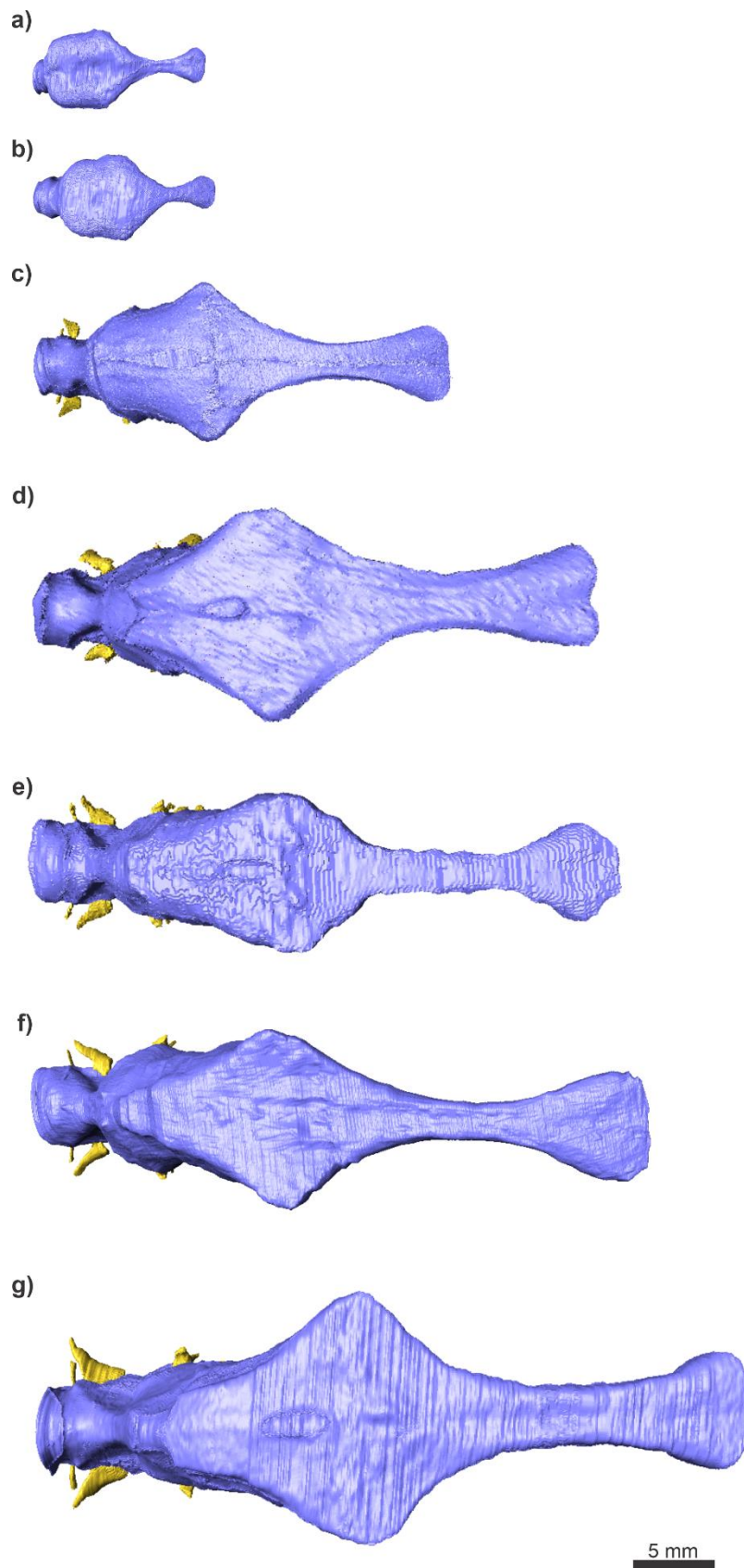
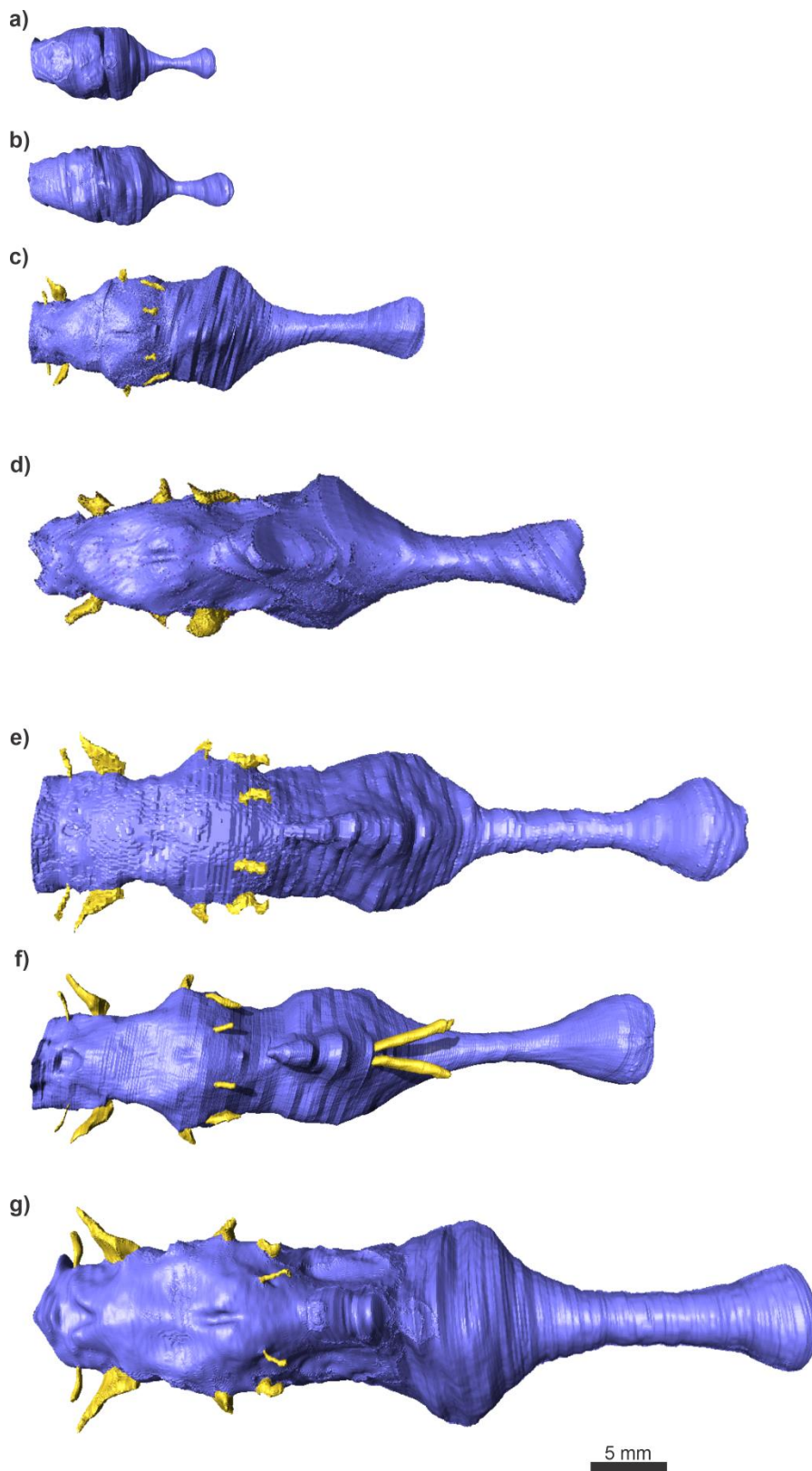


Figura 16. Modelos digitais da cavidade cerebral (azul) e nervos cranianos (amarelo) de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, em vista ventral. **Espécimes:** (a) LDUCZ x1126, estágio S; (b) CM CM 30660, estágio S; (c) KCLZJ 001, estágio T; (d) SU1, adulto; (e) YPM 9194, adulto; (f) SAMA 70524, adulto; (g) LDUCZ x036, adulto. **Escala:** 5 mm.



O trato olfatório é estreito, terminando anteriormente em um bulbo expandido ventral e lateralmente. Nos juvenis, esta região estreita é curta, alongando-se durante a ontogenia (**Figura 14, 15, 16**). Assim como na espécie fóssil, as faces ventrais e laterais do modelo, desde a extremidade anterior até o início do basicrânio, não são circundadas por esqueleto; porém, pela diferença de densidade dos tecidos nos espécimes viventes, sua identificação e segmentação é muito mais precisa. A partir do limite posterior do trato olfatório, a superfície ventral do modelo direciona-se posteroventralmente até a glândula pituitária, sendo que esta face é mais verticalizada nos juvenis. A partir desta superfície ventral, anterior e dorsal à glândula, parte o nervo óptico (nervo II) (**Figura 14, 16**).

A região da glândula pituitária é facilmente identificável, mas seu limite exato com o restante do modelo da cavidade não é visível. Seu limite posterior é praticamente vertical, formando um recesso que a separa do rombencéfalo. Nos dois espécimes menores (LDUC x1126 e CM 30660), este recesso é praticamente imperceptível, e nos maiores ele vai se tornando mais pronunciado (**Figura 14**). Posteriormente a este recesso, a superfície ventral do rombencéfalo, em contato com o basicrânio, varia ao longo da ontogenia: nos indivíduos mais jovens ela é arredada e côncava, e o desenvolvimento de uma reentrância em sua porção média a torna praticamente convexa nos adultos (**Figura 14**).

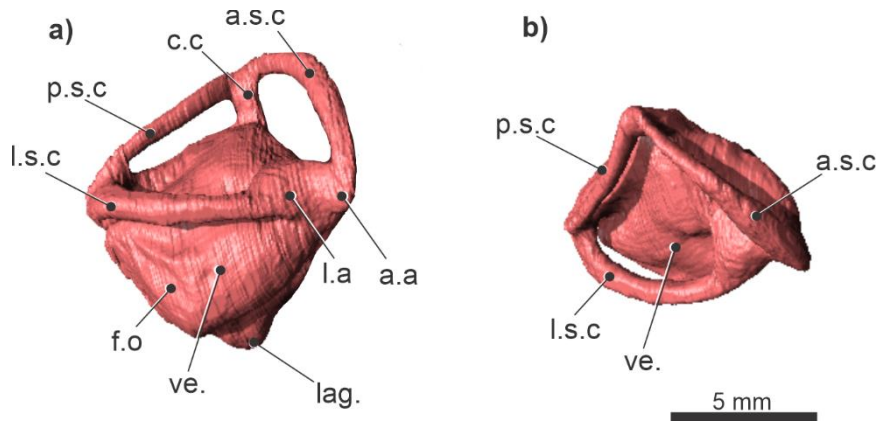
Assim como em *Clevosaurus brasiliensis*, os hemisférios cerebrais, lobos ópticos e cerebelo não são identificáveis no modelo da cavidade endocraniana. A face dorsal do prosencéfalo + mesencéfalo é mais trapezoide nos indivíduos mais jovens, com uma face anterior maior e leve constrição medial (**Figura 15**). Conforme os espécimes crescem, esta face anterior se desenvolve em “abas” lateralmente pronunciadas, até atingir um formato de losango nos adultos, similar a *C. brasiliensis*. Nesta superfície é possível visualizar a impressão do forame pineal em alguns espécimes (**Figura 15**). A porção ventral da região dos hemisférios cerebrais e do cerebelo são expandidas lateralmente; entre elas há uma constrição lateral, na região ventral dos lobos ópticos. Nos espécimes menores, esta constrição é praticamente inexistente; ao longo da ontogenia, ela vai se tornando mais pronunciada e anteroposteriormente alongada (**Figura 16**). As faces laterais da *medulla oblongata* são aproximadamente paralelas; dorsalmente, elas apresentam uma constrição lateral que acomoda a *common crus* do ouvido interno, entre os canais semicirculares anterior e posterior. Nos juvenis, essa constrição é mais sutil, assim como no adulto de *C. brasiliensis*, e é acentuada nos adultos (**Figura 15**).

Os troncos iniciais dos nervos cranianos só foram segmentados nos cinco maiores indivíduos de *Sphenodon punctatus*, visto que as regiões necessárias para sua identificação ainda não haviam ossificado propriamente nos dois mais jovens. A organização dos nervos no indivíduo juvenil e nos adultos é muito similar (**Figura 14**), e, portanto, estes serão discutidos de forma geral. Os nervos XII, XI-IX, VIII, VII e V partem ventrolateralmente do rombencéfalo, aproximadamente da mesma altura horizontal (**Figura 11**). O nervo hipoglosso (XII) parte da porção mais dorsal da *medula oblongata*. Logo anterior a este, há o conglomerado dos nervos acessório (XI), vago (X) e glossofaríngeo (IX), acomodados adjacentes a um recesso na superfície posteromedial do ouvido interno. Anteriormente, na altura vertical aproximada do cerebelo, há uma projeção lateral marcada na porção ventrolateral do rombencéfalo, de onde partem os nervos facial (VII) e vestibulococlear (VIII). O nervo trigeminal (V) está localizado levemente anterior e dorsal a estes. O estreito nervo abducente (VI) parte da mesma altura vertical de V, mas mais ventral. Excepcionalmente no espécime SAMA 70524, é possível visualizar o espesso nervo óptico (II), que sai anteriormente à superfície ventral anterior à glândula pituitária em direção aos globos oculares (**Figura 11**).

4.2.2 Labirinto endósseo

A cápsula ótica em *Sphenodon punctatus* é formada pelo proótico, opistótico e supraoccipital, mas não é totalmente ossificada. Na junção medial destes três ossos, há uma grande lacuna oval preenchida por tecido conectivo (Evans, 2008), praticamente em contato com a cavidade cerebral. Devido à falta de ossificação da cápsula nos dois espécimes mais jovens, seu ouvido interno não pôde ser segmentado. A morfologia do ouvido dos cinco espécimes restantes é muito similar, variando principalmente em tamanho (**Tabela 5**; ver descrições das medidas na **Figura 9** e **Tabela 4**), e, portanto, sua descrição será feita de forma unificada (**Figura 17**).

Figura 17. Ouvido interno direito de um *Sphenodon punctatus* adulto (SAMA 70524), em vista lateral (a) e dorsal (b). **Legenda:** a.a., ampola anterior; a.s.c., canal semicircular anterior; c.c., *common crus*; f.o., forame oval; l.a., ampola lateral; lag., lagena, l.s.c., canal semicircular lateral; p.s.c., canal semicircular posterior; ve., ventrículo. **Escala:** 5 mm.



O vestíbulo (composto pelo sáculo e pelo utrículo, responsáveis pela detecção de movimentos verticais e horizontais, respectivamente), possui formato ovalado em vista dorsal, e quase losangular em vista lateral. Em sua face posterolateral é possível ver a impressão deixada pelo largo forame oval. Os três canais semicirculares (responsáveis pela detecção de movimentos angulares) são delgados e facilmente distinguíveis. O canal semicircular lateral, o mais longo dos três, é praticamente horizontal ao plano da cabeça, apresentando o formato de um arco amplo. Entre ele e o canal semicircular anterior, há uma expansão que corresponde às ampolas lateral e anterior. O canal semicircular anterior também apresenta forma de arco, direcionando-se dorsomedialmente e depois apenas medialmente conforme avança posteriormente. Ele forma um ângulo de aproximadamente 45° (em vista dorsal) com o plano sagital da cabeça. O canal anterior é unido ao canal semicircular posterior pela *common crus*, um curto canal vertical que se direciona ventralmente ao vestíbulo. O canal semicircular posterior é o mais curto dos três; ele é quase retilíneo, e descende posteriormente até encontrar a extremidade posterior do canal lateral. A lagena (= cóclea) é relativamente curta, partindo da região do sáculo e direcionando-se ventromedialmente.

Tabela 5. Medidas do ouvido interno de cinco espécimes de *Sphenodon punctatus* (um juvenil, KCLZJ 001, e quatro adultos). **Legenda:** a.s.c., canal semicircular anterior; lag., lagena; l.s.c., canal semicircular lateral; p.s.c., canal semicircular posterior.

Espécime	Comprimento l.s.c. (mm)	Comprimento a.s.c. (mm)	Comprimento p.s.c. (mm)	Comprimento lag. (mm)
KCLZJ 001	5.07	4.03	3.14	1.66
SU1	5.96	6.81	4.86	2.13
YPM 9194	5.93	7.1	4.37	2.02
SAMA 70524	5.89	6.92	4.64	2.43
LDUCZ x036	7.69	7.74	6.28	3.03

4.3 Relações alométricas

4.3.1 Alometria em *Sphenodon punctatus*

Ao longo da ontogenia de *Sphenodon punctatus*, todas as medidas da cavidade cerebral aumentaram conforme o crânio cresceu (**Tabela 6; Tabela 7; exemplo na Figura 18**). Similarmente, todas as medidas lineares da cavidade cerebral apresentaram relação positiva em relação ao seu volume. O aumento do volume da cavidade é aproximadamente isométrico em relação ao aumento do crânio (**Tabela 8**). Por outro lado, medidas lineares como comprimento total (EL), comprimento do trato olfatório (OTL), comprimento rombencéfalo + mesencéfalo (HML), largura dos hemisférios cerebrais (CHW) e larguras das regiões ventrais dos lobos ópticos (OLVW) e do cerebelo (CBVW) apresentaram uma alometria negativa em relação ao crânio (i.e., crescimento proporcionalmente menor ao aumento do crânio) (**Figura 19**).

Figura 18. Regressão linear dos valores log-transformados do volume da cavidade cerebral (EV) (mm³) contra o comprimento do crânio (pré-maxila – quadrado; SL1) (mm) de *Sphenodon punctatus*. Dados da regressão (declive, intercepto, r²) indicados no gráfico, e intervalo de confiança assinalado em cinza.

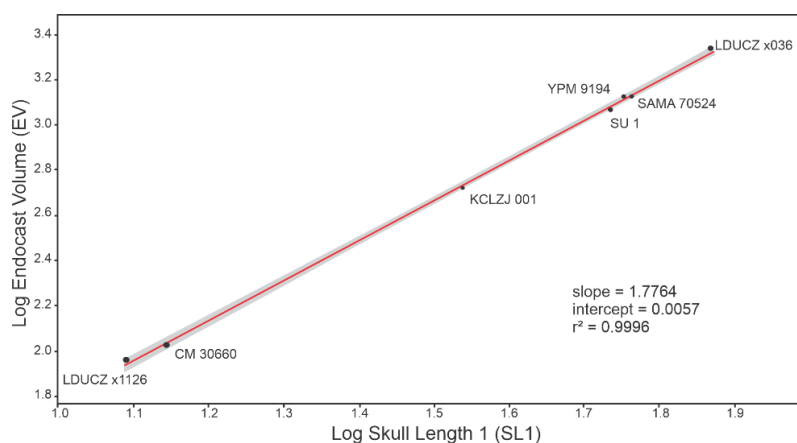


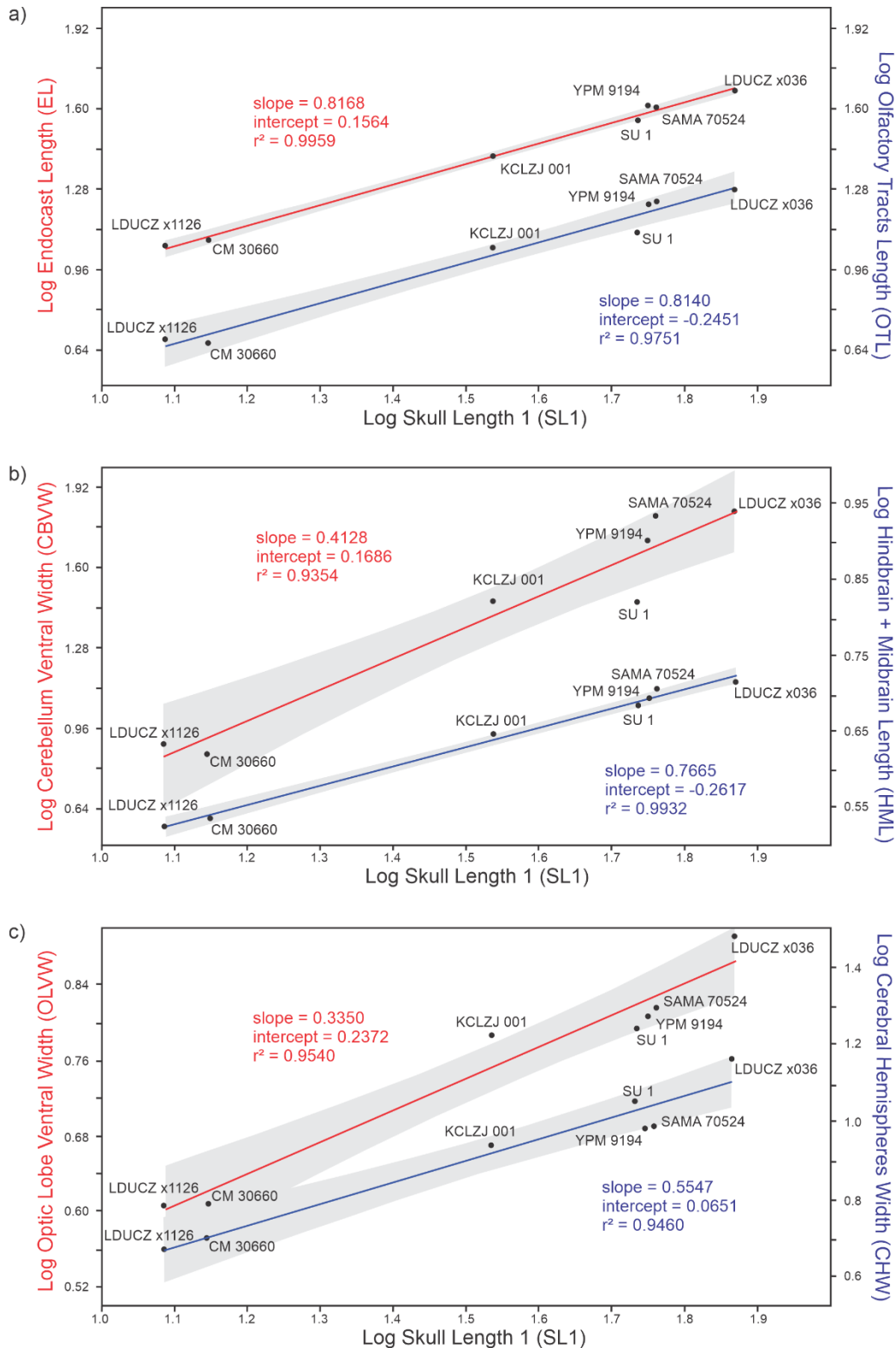
Tabela 6. Medidas da cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus*. **Legenda:** **CBH**, altura dos hemisférios cerebrais; **CBVW**, largura ventral da região do cerebelo; **CHW**, largura dos hemisférios cerebrais; **EL**, comprimento da cavidade cerebral; **EV**, volume da cavidade cerebral; **FC**, flexão cefálica; **FP**, flexão pontina; **HML**, comprimento do rombencéfalo + mesencéfalo; **IEW**, largura da região do ouvido interno; **OBH**, altura do bulbo olfatório; **OLVW**, largura ventral da região dos lobos ópticos; **OTL**, comprimento do trato olfatório; **PPH**, altura posterior da glândula pituitária; **PW**, largura da glândula pituitária.

Medida (mm)	LDUCZ x1126	CM 30660	KCLZJ 001	SU1	YPM 9194	SAMA 70524	LDUCZ x036
EV (mm ³)	89.836	108.502	521.410	1185.216	1325.077	1350.367	2221.937
EL	11.30	12.05	25.83	35.7	41.02	40.13	46.8
CHW	4.71	5.0	8.66	11.28	9.62	9.71	14.53
OTL	4.65	4.46	10.81	12.46	16.22	16.57	18.65
OBH	0.98	1.17	2.15	3.62	2.82	3.15	3.79
CBH	5.08	5.44	9.53	12.71	12.75	12.91	15.91
CBVW	4.31	4.16	6.64	6.61	8.01	8.6	8.73
HML	3.76	3.99	8.7	11.36	11.97	13.09	14.01
OLVW	4.05	4.06	6.12	6.22	6.40	6.53	7.78
IEW	1.37	1.97	2.45	2.21	2.72	2.18	2.44
PPH	0.37	0.52	1.61	2.5	2.18	3.27	2.76
PW	0.71	0.45	1.23	2.07	0.97	1.24	2.68
FP (°)	124.94	126.82	136.88	139.37	144.78	145.35	142.42
FC (°)	122.37	117.36	125.15	133.43	135.33	131.67	138.28

Tabela 7. Medidas do crânio de *Sphenodon punctatus*. **Legenda:** **BW**, largura do basicrânio; **SL1**, comprimento do crânio (pré-maxila – limite posterior do quadrado); **SL2**, comprimento do crânio (pré-maxila – limite posterior do basicrânio); **SW**, largura do crânio.

Medida (mm)	LDUCZ x1126	CM 30660	KCLZJ 001	SU1	YPM 9194	SAMA 70524	LDUCZ x036
SL1	12.23	14	34.43	54.37	56.3	57.69	73.93
SL2	13.62	14.75	33.47	49.84	51.81	52.21	66.1
SW	9.16	10.63	25.43	43.41	44.23	42.65	53.39
BW	7.65	8.21	15.48	30.67	31.02	27.98	33.93

Figura 19. Regressão linear dos valores log-transformados do comprimento do crânio (pré-maxila – quadrado; SL1) plotado contra (a) comprimento da cavidade cerebral (EL), comprimento do trato olfatório (OTL), (b) largura da região ventral do cerebelo (CBVW), comprimento rombencéfalo + mesencéfalo (HML), e (c) comprimento da região ventral dos lobos ópticos (OLVW) e largura dos hemisférios cerebrais (CHW). Representação de duas regressões por gráfico; eixo, reta e dados da regressão (declive, intercepto, r^2) identificados com a mesma cor (vermelho ou azul) em cada gráfico, e intervalo de confiança assinalado em cinza.



O aumento das medidas de largura (CHW, OLVW, CBVW e IEW) apresentou uma alometria negativa em relação ao comprimento total da cavidade ao longo da ontogenia (i.e., ainda que os valores absolutos de largura do modelo tenham aumentado, seu aumento foi menor que o do comprimento da cavidade) (regressões na **Figura 20**; crescimento proporcional observável na **Tabela 9**). Ou seja, ao longo da ontogenia, o modelo da cavidade endocraniana torna-se mais estreito e alongado.

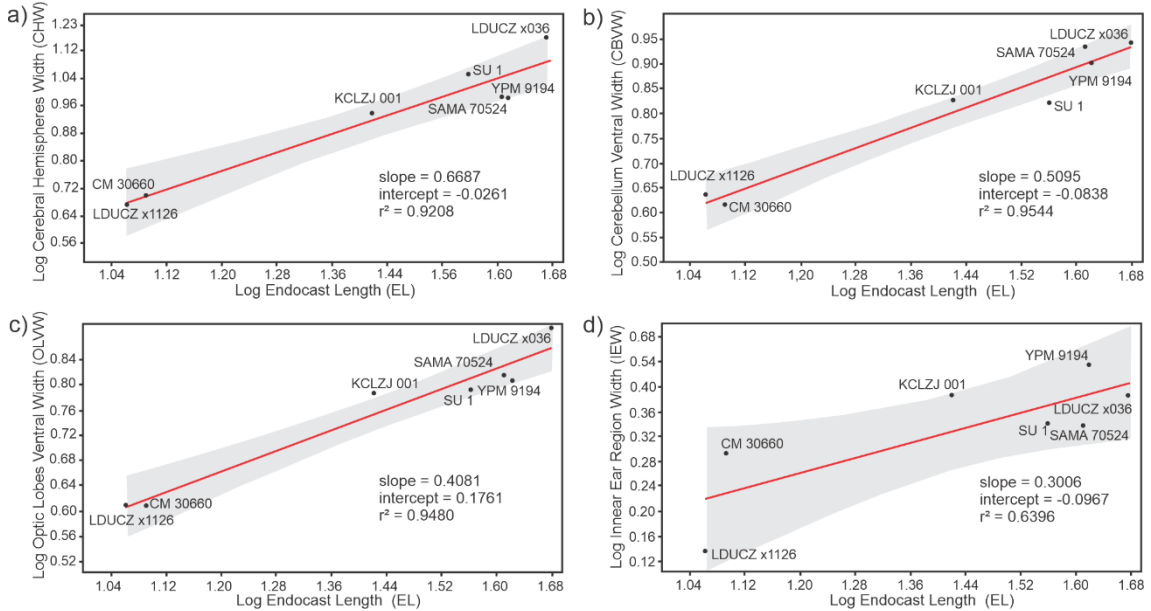
Tabela 8. Proporção simples do volume da cavidade cerebral pelo comprimento do crânio de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, e de *Clevosaurus brasiliensis* (em amarelo). **Legenda:** EV, volume da cavidade cerebral; SL1, comprimento do crânio.

Espécime	SL1 / EV
LDUCZ x1126	0.56
CM 30660	0.56
KCLZJ 001	0.57
SU1	0.56
YPM 9194	0.56
SAMA 70524	0.56
LDUCZ x036	0.56
MCN PV 2851	0.62

Tabela 9. Proporção de medidas de largura pelo comprimento total da cavidade endocraniana de *Sphenodon punctatus* ao longo de sua ontogenia, e de *Clevosaurus brasiliensis* (em amarelo). **Legenda:** CBVW, largura da região ventral do cerebelo; CHW, largura dos hemisférios cerebrais; EL, comprimento total da cavidade cerebral; IEW, largura dorsal da região do ouvido interno; OLVW, largura da região ventral dos lobos ópticos.

Espécime	CHW/EL	OLVW/EL	CBVW/EL	IEW/EL
LDUCZ x1126	0.42	0.36	0.38	0.12
CM 30660	0.41	0.34	0.35	0.16
KCLZJ 001	0.34	0.24	0.26	0.09
SU1	0.32	0.17	0.19	0.06
YPM 9194	0.23	0.16	0.20	0.07
SAMA 70524	0.24	0.16	0.21	0.05
LDUCZ x036	0.31	0.17	0.19	0.05
MCN PV 2851	0.32	0.17	0.17	0.07

Figura 20. Regressão linear dos valores log-transformados do comprimento da cavidade cerebral (EL) plotado contra (a) largura dos hemisférios cerebrais (CHW), (b) largura da região ventral do cerebelo (CBVW), (c) largura da região ventral dos lobos ópticos (OLVW), e (d) largura dorsal da região do ouvido interno (IEW). Dados da regressão (declive, intercepto, r^2) em cada gráfico, e intervalo de confiança assinalado em cinza.



4.3.2 Comparação *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis*

As medidas da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis* (Tabela 10) majoritariamente se encaixam nas regressões lineares de *Sphenodon punctatus* em dois cenários: (i) próximas à reta, entre os dois espécimes menores e o juvenil de tamanho intermediário, mais próximas aos primeiros; e (ii) entre os dois espécimes menores e o juvenil, mas abaixo da reta. O cenário (i) ocorre nas regressões entre comprimento do crânio e EL, OTL, HML e altura do bulbo olfatório (OBH) (Figura 21); entre o volume da cavidade e EL, OTL, HML, CHW, OBH (Figura 22); e entre o comprimento da cavidade e OTL, HML, CHW e OBH (Figura 23). Estes resultados mostram que, pelo menos para estas medidas, a cavidade cerebral de *C. brasiliensis* é extremamente similar, em tamanho e proporções internas, ao esperado para um juvenil de *Sphenodon punctatus* de mesmo tamanho.

Tabela 10. Medidas do crânio e cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis* (MCN PV 2852). **Legenda:** **BW**, largura do basicrânio; **CBH**, altura dos hemisférios cerebrais, **CBVW**, largura ventral da região do cerebelo; **CHW**, largura dos hemisférios cerebrais; **EL**, total da cavidade cerebral; **EV**, volume total da cavidade cerebral; **FC**, flexão cefálica; **FP**, flexão pontina; **HML**, comprimento do rombencéfalo + prosencéfalo; **IEW**, largura da região dorsal do ouvido interno; **OBH**, altura do bulbo olfatório; **OLVW**, largura ventral da região dos lobos ópticos; **OTL**, comprimento do trato olfatório; **SL1**, comprimento do crânio (pré-maxila – limite posterior do quadrado); **SL2**, comprimento do crânio (pré-maxila – limite posterior do basicrânio); **SW**, largura do crânio.

Medida	Estrutura	Valor (mm)	Medida	Estrutura	Valor (mm)
SL1	Crânio	20.13	OBH	Cav. cerebral	1.390
SL2	Crânio	22.44	CBH	Cav. cerebral	4.110
SW	Crânio	20.76	CBVW	Cav. cerebral	3.210
BW	Crânio	14.52	HML	Cav. cerebral	5.830
EV	Cav. cerebral	124.882 (mm ³)	OLVW	Cav. cerebral	3.080
EL	Cav. cerebral	18.500	IEW	Cav. cerebral	1.360
CHW	Cav. cerebral	5.980	FP	Cav. cerebral	158.02 (°)
OTL	Cav. cerebral	7.200	FC	Cav. cerebral	158.05 (°)

Figura 21. Regressão linear dos valores log-transformados do comprimento do crânio (pré-maxila – quadrado; SL1) plotado contra (a) comprimento rombencéfalo + mesencéfalo (HML), (b) comprimento do trato olfatório (OTL), (c) altura dos bulbos olfatórios (OBH), e (d) comprimento da cavidade cerebral (EL) de *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis* (MCN 2852). Dados de cada regressão (declive, intercepto, r²) presentes nos gráficos, e intervalo de confiança assinalado em cinza.

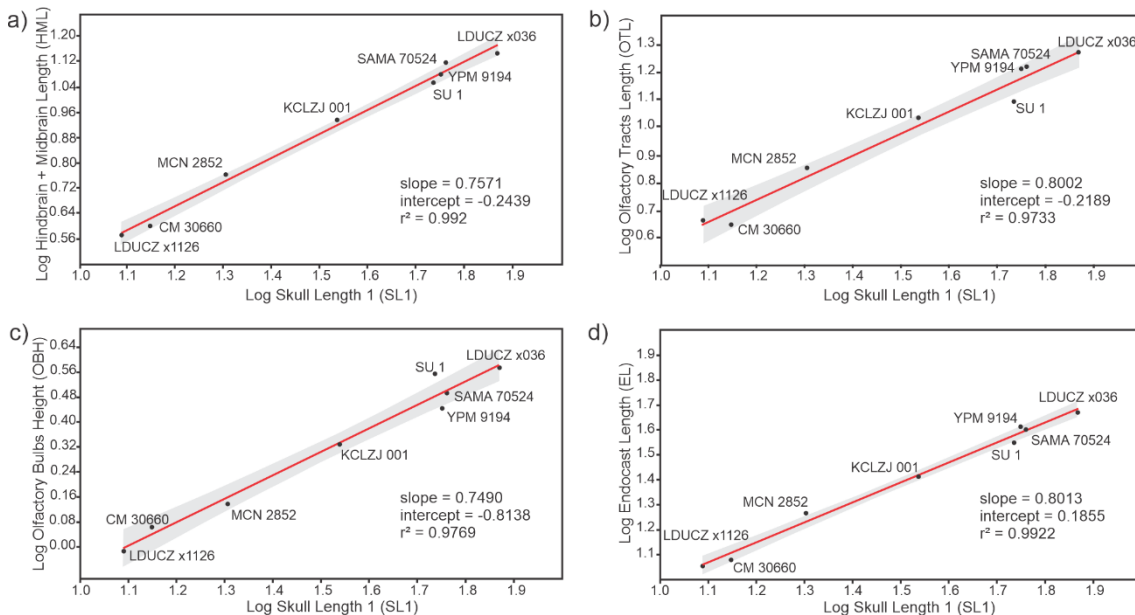


Figura 22. Regressão linear dos valores log-transformados do volume da cavidade cerebral (EV) plotado contra (a) comprimento da cavidade cerebral (EL), (b) comprimento do trato olfatório (OTL), (c) altura dos bulbos olfatórios (OBH), (d) comprimento do rombencéfalo + mesencéfalo (HML) e (e) largura dos hemisférios cerebrais (CHW) de *Sphenodon punctatus* e *Clevoasaurus brasiliensis* (MCN 2852). Dados de cada regressão (declive, intercepto, r^2) presentes nos gráficos, e intervalo de confiança assinalado em cinza.

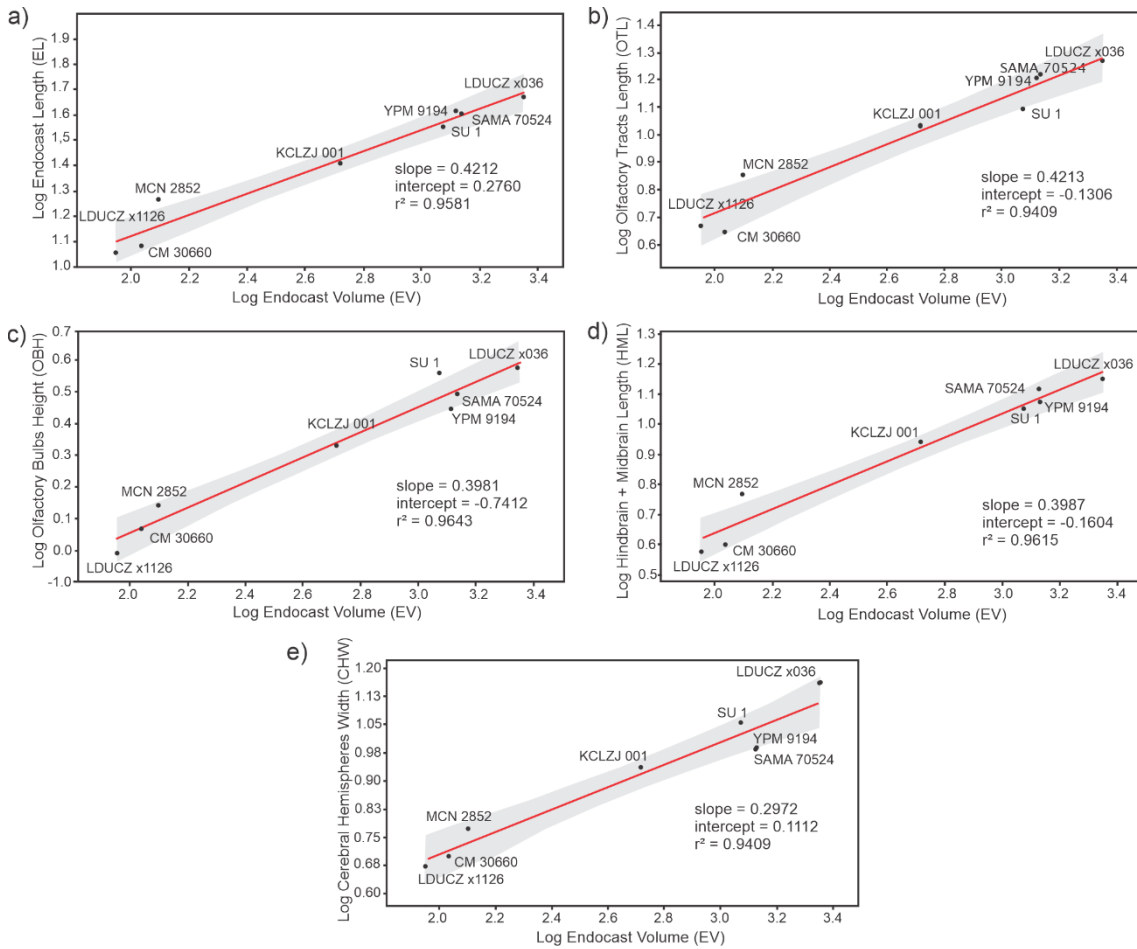
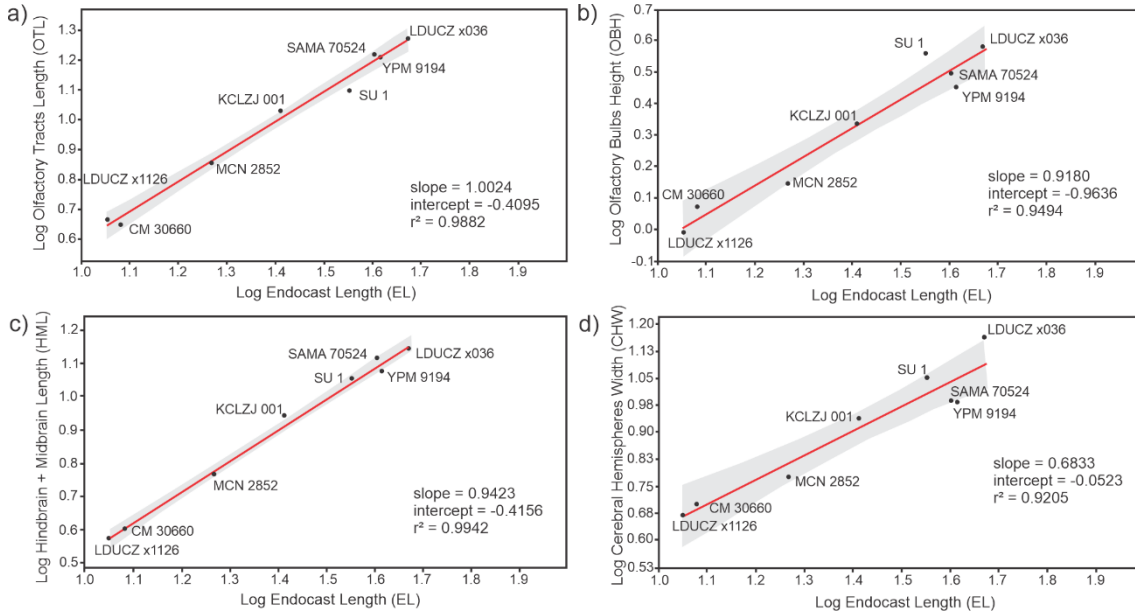
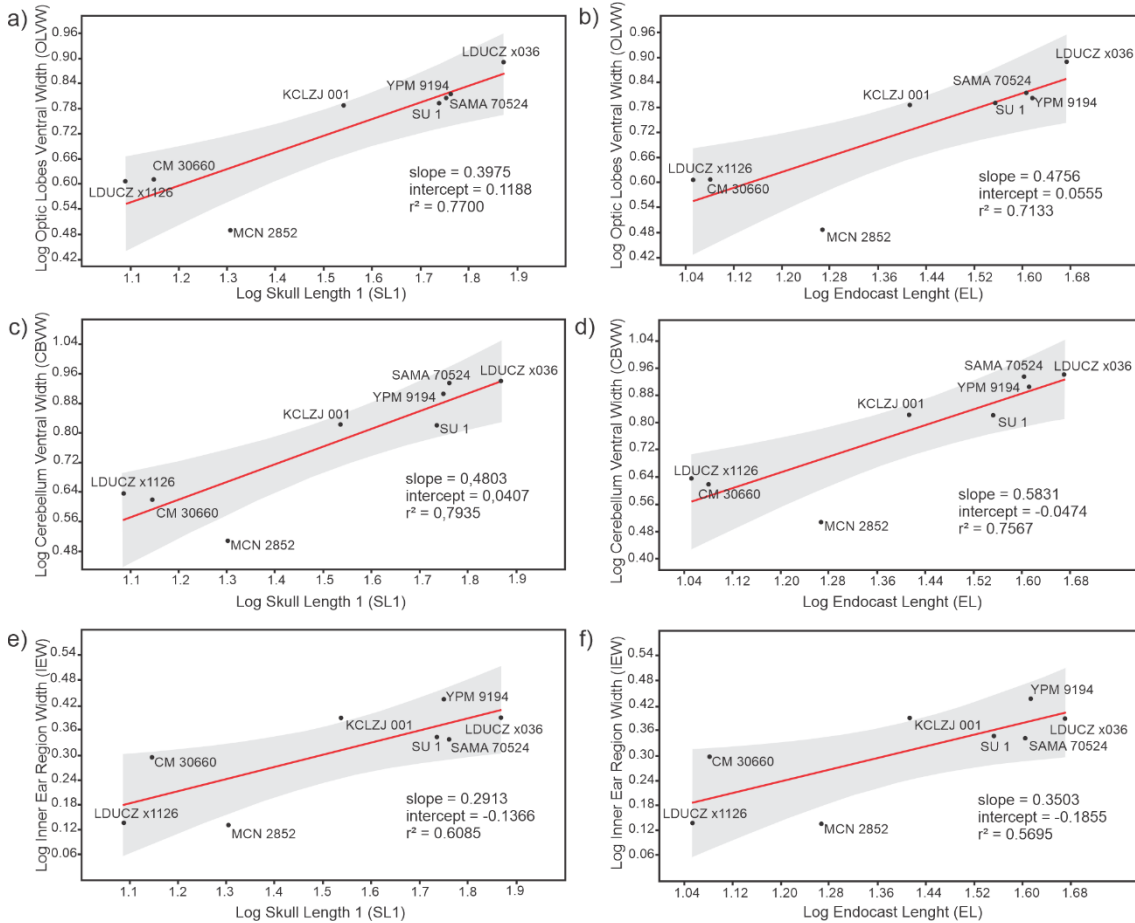


Figura 23. Regressão linear dos valores log-transformados do comprimento da cavidade cerebral (EL) plotado contra (a) comprimento do trato olfatório (OTL), (b) altura dos bulbos olfatórios (OBH), (c) comprimento rombencéfalo + mesencéfalo (HML) e (d) largura dos hemisférios cerebrais (CHW) de *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis* (MCN 2852). Dados de cada regressão (declive, intercepto, r^2) presentes nos gráficos, e intervalo de confiança assinalado em cinza.



Entretanto, esta similaridade não é perfeita: o cenário (ii), que implica que as medidas referentes são proporcionalmente menores, é encontrado quando OLVW, CBVW e IEW são regredidos no comprimento do crânio e comprimento da cavidade cerebral (**Figura 24**). Ou seja, de forma geral, a largura da cavidade endocraniana de *Clevosaurus brasiliensis* (com exceção da largura máxima na região dos hemisférios cerebrais) é menor do que o esperado para um *S. punctatus* juvenil de mesmo tamanho.

Figura 24. Regressões lineares dos valores log-transformados da largura da região ventral dos lobos ópticos (OLVW) (a, b), largura da região ventral do cerebelo (CBVW) (c, d) e largura da região do ouvido interno (IEW) (e, f) plotadas contra o comprimento do crânio (SL1) (a, c, e) e comprimento da cavidade cerebral (EL) (b, d, f) de *Sphenodon punctatus* e *Clevosaurus brasiliensis* (MCN 2852). Dados de cada regressão (declive, intercepto, r^2) presentes nos gráficos, e intervalo de confiança assinalado em cinza.



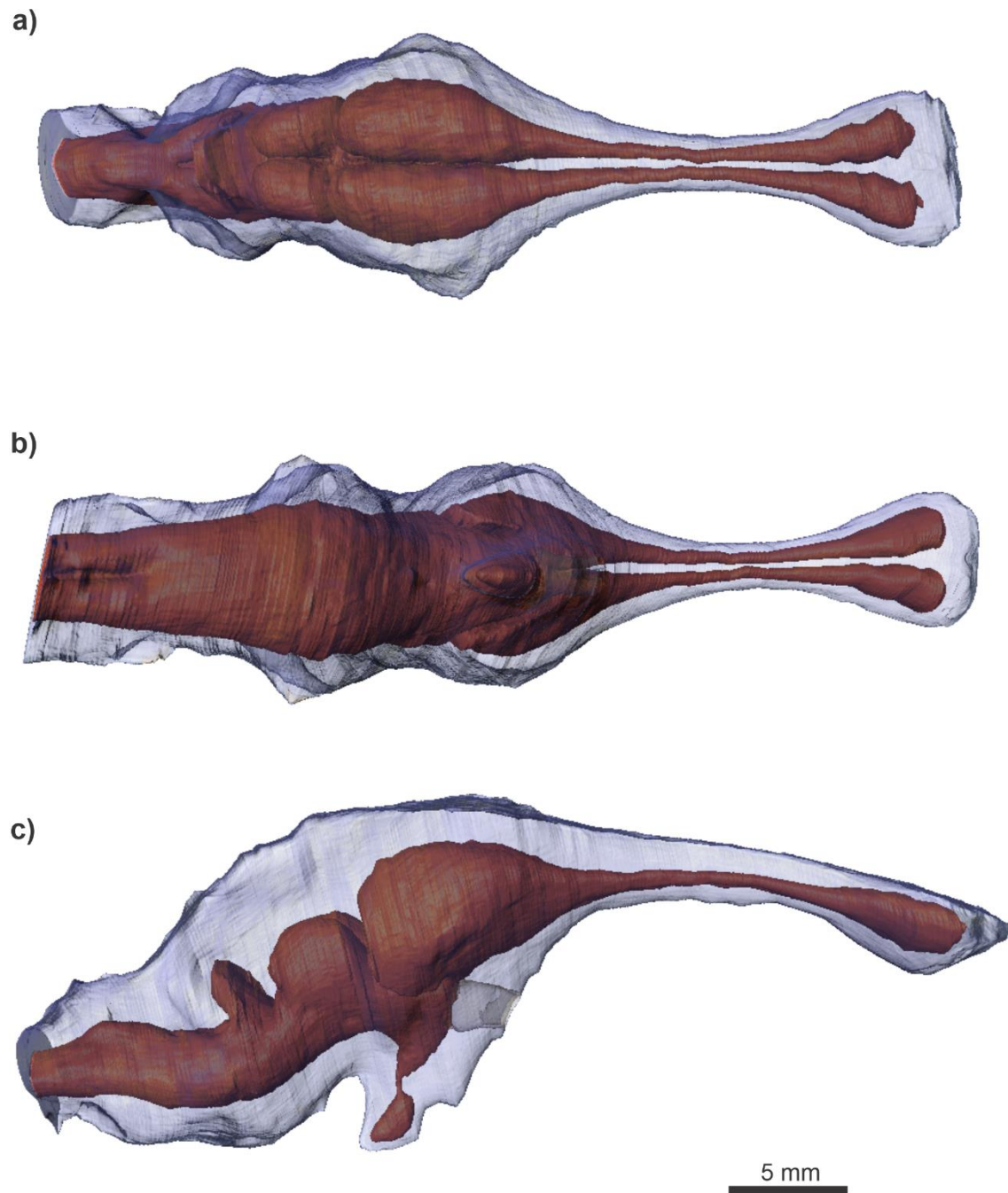
Quando analisadas as proporções destas medidas de largura com o comprimento total da cavidade (**Tabela 9**), os valores de *Clevosaurus brasiliensis* se aproximam dos adultos de *Sphenodon punctatus*. Portanto, ainda que o comprimento total e das diferentes regiões da cavidade cerebral sejam muito similares entre *C. brasiliensis* e os juvenis de *S. punctatus*, a relação largura / comprimento do fóssil é mais próxima aos adultos da espécie vivente. O dado mais discrepante entre as espécies é o volume da cavidade endocraniana em relação ao tamanho do crânio: como observado na **Tabela 8**, o valor para *Clevosaurus brasiliensis* é menor do que todos os espécimes de *Sphenodon punctatus*.

4.4 Relação cérebro – cavidade cerebral em *Sphenodon punctatus*

Em muitos aspectos, a cavidade endocraniana não reflete a anatomia do cérebro de *Sphenodon punctatus* (**Figura 11, 12, 13; Figura 25**). Este não preenche totalmente a cavidade cerebral – seu volume representa aproximadamente 30% desta (**Tabela 11**). Os hemisférios cerebrais, lobos ópticos e cerebelos, não discerníveis no modelo da cavidade, são marcadamente separados no cérebro. Neste, o trato olfatório consideravelmente mais estreito é bipartido. Contínua à esta bipartição, uma profunda fissura inter-hemisférica medial separa os hemisférios cerebrais e lobos ópticos (**Figura 12**).

Os hemisférios cerebrais são aproximadamente ovais em vista dorsal; seu limite posteroventral é marcado por uma sutura que o separa do bulbo da glândula pituitária. As expansões laterais responsáveis pelo formato de losango desta região não fazem parte do cérebro (visível na **Figura 25**), e provavelmente correspondem ao espessamento de seu envoltório cartilaginoso e outras estruturas externas. A região que liga a glândula pituitária ao cérebro (infundíbulo) é muito tênue, e a glândula é menor do que o modelo da cavidade indica. Posteriormente, uma fissura profunda separa os hemisférios dos lobos ópticos. Estes também são ovais em vista dorsal, mas menores que os hemisférios, e são relativamente contínuos ao tronco encefálico. Eles são separados do cerebelo por uma lacuna ampla. O cerebelo, levemente côncavo anteroposteriormente, projeta-se posteriormente a partir da *medulla oblongata*. Em vista ventral, as regiões dos hemisférios e cerebelo são levemente expandidas lateralmente, com uma constrição sutil na altura dos lobos ópticos; porém, estas características são bem menos marcadas que no modelo da cavidade endocraniana. A *medulla oblongata* afunila lateralmente conforme se direciona posteriormente; em sua face ventral, há uma fissura medial pronunciada, tentativamente onde a artéria espinal inferior é acomodada (ver Dendy, 1909).

Figura 25. Modelos da cavidade cerebral (azul, em transparência) e do cérebro (laranja) de *Sphenodon punctatus* (SAMA 70524) em vista dorsal (a), ventral (b) e lateral (c). **Escala:** 5 mm.



Apesar destas diferenças topológicas, algumas medidas apresentam um grau alto de similaridade entre o modelo da cavidade endocraniana e do cérebro (**Tabela 11**). O comprimento total, comprimento do trato olfatório, comprimento rombencéfalo + mesencéfalo e largura da região do ouvido interno apresentam uma correspondência de 90% a 100%. Além disso, a extremidade ventral da glândula pituitária é muito próxima

entre os modelos (**Figura 25**). O restante das medidas mostrou uma correspondência variável entre 70% e 50% (**Tabela 11**).

Tabela 11. Medidas da cavidade cerebral e do cérebro de *Sphenodon punctatus* (SAMA 70524), e proporção cérebro / cavidade cerebral. **Legendas:** CBDW, largura dorsal do cerebelo; CBH, altura do cerebelo; CBVW, largura dorsal do cerebelo; CHL, comprimento dos hemisférios cerebrais; CHW, largura dos hemisférios cerebrais; EL, comprimento da cavidade cerebral; EV, volume da cavidade cerebral; HML, comprimento rombencéfalo + mesencéfalo; IEW, largura dorsal da região do ouvido interno; OBH, altura dos bulbos olfatórios; OLDW, largura dorsal dos lobos ópticos; OLH, altura dos lobos ópticos; OLL, comprimento dos lobos ópticos; OLVW, largura ventral dos lobos ópticos; OTL, comprimento do trato olfatório; PAH, altura anterior da pituitária; PGW, largura do bulbo da pituitária; PPH, altura posterior da pituitária; PW, largura da pituitária.

Medida (mm)	Cavidade cerebral	Cérebro	Cérebro/Cavidade
EV (mm ³)	1350.36734	404.96	0.29988877
EL	40.13	38.85	0.968103663
CHW	9.71	6.75	0.695159629
CHL	-	8.16	-
OTL	16.57	15.98	0.964393482
OBH	3.15	2.08	0.66031746
CBH	12.91	5.96	0.46165763
CBDW	-	4.51	-
CBVW	8.6	5.5	0.639534884
HML	13.09	14.19	1.084033613
OLL	-	3.93	-
OLH	-	5.74	-
OLDW	-	5.37	-
OLVW	6.53	4.4	0.67381317
IEW	2.18	2.18	1
PPH	3.27	4.98	1.52293578
PAH	-	7.68	-
PW	-	3.28	-
PGW	1.24	0.88	0.709677419

4.5 Coeficiente de encefalização

Os resultados das estimativas de massa corporal (baseadas nas equações (a) e (b) do item 3.2.3), estimativas de massa do cérebro com as proporções de 30% e 50% do volume da cavidade cerebral, e cálculos de REQ de três espécimes de *Sphenodon punctatus* estão na **Tabela 12**. Visto que as estimativas de massa com ambas as equações foram muito similares, a equação de Campione e Evans (2012) foi utilizada para o cálculo

do REQ. Quando a massa do cérebro foi considerada 30% do volume da cavidade cerebral, o REQ do menor espécime (KCLZJ 001, um juvenil T4, de comprimento de crânio 4.43 mm) foi de 0.759, e dos dois adultos (SU1, comprimento de crânio 54.37 mm; e SAMA 70524, comprimento de crânio 57.69 mm) foi 0.925 e 1.29, respectivamente. Já quando a massa cerebral foi considerada 50%, o REQ do espécime juvenil foi de 1.264, e o dos adultos foi de 1.542 e 2.15, respectivamente.

Tabela 12. Estimativas de massa corporal (**MBd**) (com base em Anderson et al., 1985, e Campione e Evans, 2012), massa cerebral (**MBr**) (considerando 30% e 50% do volume da cavidade cerebral) e Coeficiente de Encefalização Reptiliano (**REQ**) de *Sphenodon punctatus*.

Medida	KCLZJ 001	SU1	SAMA 70524
MBd (g) (Anderson et al., 1985)	112.2422	345.5431	239.812
MBd (g) (Campione e Evans, 2012)	110.5687	343.0654	237.4879
MBr (g) (50%)	0.2607	0.5926	0.6752
MBr (g) (30%)	0.1564	0.3556	0.4051
REQ (MBr 50%)	1.2642	1.5416	2.1502
REQ (MBr 30%)	0.7585	0.925	1.2901

5 DISCUSSÃO

5.1 As cavidades endocranianas de *Sphenodon punctatus*

5.1.1 Cérebro

O cérebro de *Sphenodon punctatus* é relativamente conhecido (Dendy 1909, 1911; Durward, 1930; Hindenach, 1931; Abbie, 1934; Edinger, 1951; Platel, 1989; Reiner e Northcutt, 2000), e sua descrição detalhada não faz parte dos objetivos do presente estudo. Portanto, nesta seção será descrita brevemente sua morfologia geral, com foco em características relevantes para a discussão da relação entre cavidade cerebral e cérebro. O cérebro de *S. punctatus* reconstruído no presente estudo está de acordo com o descrito previamente para a espécie, sendo formado por uma sequência consecutiva, relativamente linear (com grau variante de angulação) das regiões do prosencéfalo (incluindo hemisférios cerebrais e trato olfatório), mesencéfalo (cápsula ou lobos ópticos, associados à visão, entre outros papéis) e rombencéfalo (contendo as regiões do cerebelo e *medulla oblongata*).

Sua organização geral é similar à de outros répteis não-avainos, principalmente crocodilos (e.g. Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019), Testudines (e.g. Ferreira et al., 2018; Lautenschlager et al., 2018) e Squamata (e.g. Allemand et al., 2017; Triviño et al., 2018; Hoops et al., 2018). Entre estes, o cérebro da tuatara assemelha-se mais ao de *Crocodylia* em características como forma geral e um trato olfatório alongado, estreito e expandido anteriormente, em contraste ao que ocorre em Serpentes, nas quais a estrutura costuma ser mais curta e de largura mais uniforme entre pedúnculo e bulbo (Allemand et al., 2017; Segall et al., 2021). Neste clado, a cavidade cerebral também costuma ser mais retilínea (Allemand et al., 2017; Triviño et al., 2018), provavelmente refletindo o formato do crânio adaptado para seu modo de vida. Uma das principais características que distingue *Sphenodon punctatus* é o tamanho aparente dos hemisférios cerebrais e lobos ópticos, menos expandidos que em *Crocodylia* (ver Watanabe et al., 2019) e Squamata (ver Hoops et al., 2018; Allemand et al., 2017).

5.1.2 Relação cérebro - cavidade cerebral

O molde da cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* não recupera diversos aspectos morfológicos de seu cérebro. Ainda que um certo grau de encolhimento do cérebro seja esperado para um espécime depositado há anos em solução líquida, a correspondência volumétrica entre os modelos é ainda menor que o previamente utilizado para *S. punctatus* (i.e., 50%; Jerison, 1973; Hopson, 1979), aproximando-se do encontrado para *Gekko gecko* (Kim e Evans, 2014) e *Alligator mississippiensis* adultos (Hurlburt et al., 2013). A utilização deste dado pode melhorar futuras estimativas de massa cerebral em rincocefálios fósseis a partir de suas cavidades endocranianas.

É importante mencionar que a correspondência cérebro-cavidade cerebral pode variar ontogeneticamente (Hurlburt et al., 2013; Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019) e sexualmente em espécimes com dimorfismo sexual pronunciado (Hurlburt et al., 2013), como *Sphenodon punctatus* (Herrel et al., 2010). A tendência para répteis não avianos é a diminuição desta correspondência ao longo da ontogenia (ainda que padrões diferentes possam ser observados para táxons como Aves; ver Watanabe et al., 2019), causada geralmente pelo crescimento mais acelerado da cavidade em relação ao cérebro. Hurlburt et al. (2013), por exemplo, encontraram que esta proporção decaiu de 68% para 32% ao longo da ontogenia de Crocodylia, ao passo que Jirak e Janacek (2017) observaram uma variação ainda maior (87% nos mais jovens a 29% nos maiores adultos). Watanabe et al. (2018), ao incluírem espécimes mais jovens (incluindo embriões), observaram uma variação de 99% a 52%. No presente estudo, esta correspondência foi testada apenas para um espécime adulto. Portanto, é importante considerar que o valor encontrado provavelmente não se aplica a espécimes de *S. punctatus* mais jovens. Ainda assim, este dado representa um avanço considerável na estimativa de correspondência entre cérebro e cavidade cerebral em Rhynchocephalia.

De todas as medidas dos modelos da cavidade cerebral e cérebro, a de menor correspondência foi a altura da região do cerebelo (aproximadamente 46.17%). Isto também é visível nos modelos do cérebro e cavidade em transparência (**Figura 25**), onde uma grande distância separa os modelos nesta região. De fato, Dendy (1911) nota que o espaço subdural (abaixo da dura-máter) é mais extenso na região dorsal da cavidade em comparação à sua face ventral. Este espaço possui inúmeros ligamentos de tecidos conectivos que suspendem o cérebro, ligando à dura-máter e pia-máter (Dendy, 1911). Dorsalmente, entre os hemisférios cerebrais e os lobos ópticos, o saco pineal também

ocupa um espaço considerável do espaço subdural. Assim, a superfície dorsal do modelo da cavidade cerebral não reflete a morfologia do cérebro, em especial posteriormente aos hemisférios cerebrais. O modelo da cavidade também reflete fracamente o cérebro em sua largura, observado não apenas na sobreposição dos modelos (**Figura 25**), como também na correspondência relativamente baixa entre as medidas de largura dos hemisférios cerebrais, lobos ópticos e cerebelo (entre 60% e 70%; **Tabela 11**).

Porém, alguns aspectos da cavidade endocraniana recuperaram com certa proximidade a morfologia cerebral. A superfície ventral da glândula pituitária e do trato olfatório e (em menor grau) a face dorsal dos hemisférios cerebrais mostraram-se relativamente próximas do cérebro. Um padrão similar é visto em crocodilos, em que a região do prosencéfalo na cavidade cerebral é mais próxima do cérebro em comparação ao mesencéfalo e rombencéfalo (Watanabe et al., 2019; Dumont et al., 2020). Adicionalmente, as medidas de comprimento total e de algumas subdivisões do cérebro (especificamente trato olfatório e região do rombencéfalo + mesencéfalo), bem como a largura da região do ouvido interno, foram muito similares entre os dois modelos.

Diferenças regionais na correspondência entre cérebro e cavidade endocraniana já foram observadas em táxons como Crocodylia (Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019; Dumont et al., 2020), Testudines (Evers et al., 2019), Lissamphibia (Challands et al., 2020; Clement et al., 2021) e sarcopterígeos basais (Clement et al., 2015; Challands et al., 2020). O mesmo ocorre em *Sphenodon punctatus*, e, dessa forma, os moldes de sua cavidade cerebral (e possivelmente os de rincocefálios fósseis) podem ser utilizados para aproximar certos aspectos da morfologia cerebral.

5.1.3 Observações sobre o labirinto endósseo

A forma do ouvido interno pode estar associada a características ecológicas em alguns táxons, como hábitat, capacidade auditiva e postura ativa (Serenio et al., 2007; Walsh et al., 2009; Yi e Norell, 2015; Palci et al., 2017; Evers et al., 2019; Bronzati et al., 2021). Por exemplo, vestibulos esféricos estão normalmente presentes em serpentes semiaquáticas e fossoriais, enquanto espécies terrestres e generalistas tendem a ter vestibulos expandidos, mas não tanto quanto as outras formas (Yi e Norell, 2015; Palci et al., 2017). E outros répteis diferentes padrões podem ocorrer: em crocodilos, por exemplo, existem três organizações básicas de ouvido interno para táxons pelágicos, terrestres e semiaquáticos (Schwab et al., 2021), enquanto em tartarugas adaptações ao hábitat

aquático são vistas em determinadas espécies (Evers et al., 2019). *Sphenodon punctatus* possui um vestíbulo expandido e arredondado, canais semicirculares longos e estreitos, e um ducto coclear curto e quase cônico. Este tipo de ducto coclear, também visto em muitos escamados (ver Olori, 2010; Yi e Norell, 2015; Palci et al., 2017), está relacionado à audição de baixa frequência (Manley, 1972; Walsh et al., 2009). Análises anteriores já mostraram que de fato *S. punctatus* possui uma boa audição para sons abaixo de 2000 Hz recebido através do ar ou substrato (Gans e Wever, 1976), apesar da ausência de uma membrana timpânica (Evans, 2016).

É importante mencionar que o labirinto endósseo (i.e., o espaço interno deixado pela cápsula ótica) contém o labirinto membranoso (o ouvido interno propriamente dito), mas não reflete sua morfologia com exatidão. Em tartarugas, por exemplo, o labirinto endósseo superestima a largura dos canais semicirculares e subestima seu comprimento, apesar de refletir com maior precisão sua direção e orientação planar (Evers et al., 2019). Logo, o labirinto endósseo de *Sphenodon punctatus* descrito neste estudo é uma aproximação do ouvido interno da espécie, e a relação de correspondência entre as duas estruturas permanece não testada para a espécie.

5.1.4 Coeficiente de encefalização

O Coeficiente de Encefalização Reptiliano (REQ) variou entre os três espécimes analisados. Nos dois adultos, apesar de ambos pertencerem a mesma faixa de tamanho, a massa corporal estimada foi consideravelmente diferente. As equações utilizadas para tal estimativa utilizaram medidas de circunferência estilopodial; a diferença no REQ dos espécimes provavelmente foi influenciada pela variação intraespecífica destas medidas. Assim, os valores encontrados no presente estudo para o REQ de *Sphenodon punctatus* são aproximações, e provavelmente um valor mais representativo será obtido com a utilização de um número maior de espécimes. Ainda assim, os valores estão dentro do plausível (ver Hurlburt et al., 2013), que encontraram um espectro de variação de 0.402 a 2.404 do REQ de 62 espécies de répteis não-avianos).

O espécime juvenil apresentou um REQ consideravelmente menor que os adultos. Este padrão entraria em conflito com o observado para outros répteis não-avianos (Hurlburt et al., 2013) e até mamíferos (Macrini et al., 2007; Ferreira et al., 2022), em que o REQ costuma decair com a ontogenia. Porém, o coeficiente de encefalização pode ser artificialmente subestimado se a massa do cérebro for subestimada ou a massa corporal

for superestimada (Gingerich, 2016; Dumont et al. 2020). Como discutido no item 5.1.2, o grau de preenchimento da cavidade cerebral pelo cérebro varia consideravelmente ao longo da ontogenia de répteis não-avianos (Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019). Ainda que isso não tenha sido testado diretamente neste estudo, provavelmente este é o caso para *Sphenodon punctatus*; portanto a massa do cérebro do espécime juvenil provavelmente corresponde a mais de 30% do volume utilizado para o cálculo do seu REQ, e este estaria sendo subestimado. De fato, quando utilizada a proporção de 50% (observada em jacarés de tamanho intermediário; Hurlburt et al., 2013), o REQ do juvenil aproxima-se dos adultos. Assim, ainda que o REQ dos espécimes adultos encontrado aqui possa ser relativamente representativo para *S. punctatus* desta idade, seu valor para espécimes mais jovens provavelmente só poderá ser calculado mais precisamente com base no molde endocraniano se a proporção entre cérebro e cavidade cerebral for estudada em diferentes estágios ontogenéticos.

O REQ de *Clevosaurus brasiliensis* não foi calculado no presente estudo, mas os dados aqui obtidos, bem como dados adicionais de mais espécimes de *Sphenodon punctatus*, podem contribuir para este cálculo no futuro. Ainda que alguns autores sugiram que a estimativa de massa de espécies extintas deva ser realizada com uma gama filogeneticamente ampla de dados de espécies viventes (e.g. Calder, 1996; Reynolds, 2002), outros afirmam que predições mais precisas são obtidas apenas ao utilizar espécies viventes de forma e morfologia consideravelmente similar (Christiansen, 2004; Gingerich, 1990; Hurlburt, 1999; Farlow et al., 2005). Apesar da diferença considerável de tamanho, o fêmur de *C. brasiliensis* exibe o mesmo padrão típico geral observado em *Sphenodon punctatus*, além de outras espécies fósseis como *Planocephalosaurus*, *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon* (Arantes et al., 2009). Assim, uma equação obtida a partir das medidas dos estilopódios de *S. punctatus* poderia ser utilizada para estimar sua massa corporal.

Com a aplicação do valor de correspondência volumétrica de 30% do cérebro e cavidade cerebral, a massa de *Clevosaurus brasiliensis* também pode ser estimada para a espécie, e, com o conjunto destes dados, seu REQ poderia ser calculado. De fato, dados de espécies viventes já foram utilizados para estimar coeficientes de encefalização de espécies extintas (e.g. Hurlburt et al., 2013). O presente estudo encontrou que o volume da cavidade cerebral de *C. brasiliensis* é menor que em *Sphenodon punctatus* proporcionalmente ao crânio, podendo indicar que sua encefalização também seria menor. Porém, tal inferência é puramente especulativa, não apenas pois o REQ da espécie

fóssil não foi calculado, mas também porque não é possível descartar a possibilidade de subestimação do volume de sua cavidade cerebral devido à imprecisão de seus limites ventrolaterais e deformação tafonômica.

5.2 Variação ontogenética, relações alométricas e heterocronia

Apesar do baixo número amostral, a presença de espécimes em estágios ontogenéticos marcadamente distintos permitiu a observação de algumas tendências inegavelmente ontogenéticas na morfologia da cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus*. Ao longo da ontogenia, o volume da cavidade cerebral aumenta de forma aproximadamente constante em relação ao aumento do crânio. Porém, sua forma varia consideravelmente; ela se torna mais estreita, alongada e menos dorsoventralmente convexa. Seu trato olfatório também aumenta de comprimento relativo, o que provavelmente é um efeito do alongamento da região pré-orbital e diminuição do tamanho da órbita ao longo da ontogenia da espécie (Howes e Swinerton, 1901; Rieppel, 1992).

O alongamento, estreitamento e linearização da cavidade cerebral é uma tendência observada na ontogenia de diferentes clados como mamíferos (Macrini et al., 2007), crocodilos (Jirak e Janacek, 2017; Watanabe et al., 2019; Dumont et al., 2020; Hu et al., 2021) e dinossauros não-avianos (Lautenschlager e Hubner, 2013). Outras características de *S. punctatus*, particularmente o aumento do comprimento do trato olfatório e do rombencéfalo e a diminuição da convexidade da superfície ventral da *medulla oblongata*, também ocorre em crocodilos (Watanabe et al., 2019; Hu et al., 2021). Portanto, não apenas a morfologia geral, mas também os padrões de variação ontogenética da cavidade endocraniana de Rhynchocephalia assemelham-se muito a este clado.

De modo geral, a cavidade cerebral do adulto de *Clevosaurus brasiliensis* é muito similar em tamanho e proporções internas ao esperado para um juvenil de *Sphenodon punctatus* de mesmo tamanho. Uma idade adulta pode ser confiantemente assinalada ao espécime fóssil devido ao desenvolvimento extenso de dentina secundária e alto grau de desgaste dentário (Hsiou et al., 2015). *Clevosaurus brasiliensis* possui um tamanho muito reduzido, menor que a maioria dos rincocéfálios (Bonaparte e Sues, 2006; Arantes, 2009; Hsiou et al., 2015). Assim, a similaridade da cavidade cerebral da espécie fóssil com um juvenil de *S. punctatus* de mesmo tamanho pode ser pelo menos parcialmente explicada pela alometria das espécies.

Porém, esta relação não é exata: uma das principais exceções é a largura geral, menor do que o esperado para um *S. punctatus* juvenil e mais próxima dos adultos, conferindo um aspecto mais estreito à cavidade de *C. brasiliensis*. A organização retilínea e pouco dorsoventralmente curvada da cavidade de *C. brasiliensis* também a distingue dos modelos fortemente curvados dos juvenis de *S. punctatus*. Além disso, o formato losangular da face dorsal da região dos hemisférios cerebrais da espécie fóssil só é visto nos adultos da tuatara. Assim, a cavidade cerebral de *C. brasiliensis* apresenta um mosaico de características juvenis e adultas da espécie vivente.

Apesar da tendência ontogenética de diminuição da convexidade dorsoventral da cavidade cerebral em *Sphenodon punctatus*, a cavidade de *Clevosaurus brasiliensis* é ainda mais retilínea que nos maiores *S. punctatus* (apesar de esta condição poder ser exagerada pela deformação tafonômica e deslocamento do basicrânio no espécime). Uma organização mais linearizada da cavidade cerebral é, de modo geral, a condição plesiomórfica para tetrápodes (Jerison, 1973). A observação de uma cavidade endocraniana mais tubular e retilínea em espécies fósseis se comparadas a linhagens mais recentes já foi observada para táxons como crocodilos e tartarugas (Lautenschlager et al., 2018; Dumont et al., 2020). Assim, esta organização em *C. brasiliensis* pode também manifestar a presença de um cérebro mais plesiomórfico em relação à espécie vivente.

Muitas mudanças pelas quais o crânio de *Sphenodon punctatus* passa ao longo da ontogenia, como o alongamento da área pós-orbital e etmonasal, diminuição do tamanho da órbita e desenvolvimento de uma crista parietal, ecoam as observadas ao longo da evolução de rincocefálios (Howes e Swinerton, 1901; Rieppel, 1992; Jones, 2008). A curta região anterorbital e as amplas cavidades orbitais presentes em *C. brasiliensis* são vistas apenas nos juvenis de *S. punctatus* (Rieppel, 1992; Arantes et al., 2009; Bonaparte e Sues, 2006). No mesmo sentido, o teto craniano aproximadamente retilíneo de *C. brasiliensis* e outras espécies como *Polysphenodon* (Carroll, 1985), *Gephyrosaurus* (Evans, 1980), *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986) e *Homeosaurus* (Gauthier et al., 1988) é similar ao teto craniano amplo e abobadado de tuataras recém-eclodidas (Dendy, 1899; Fraser, 1988; Rieppel, 1992; Bonaparte e Sues, 2006). *Clevosaurus brasiliensis* também retém no adulto o osso supratemporal (Robinson, 1973; Fraser, 1988; Bonaparte e Sues, 2006), que é incorporado ao esquamosal cedo na ontogenia de *S. punctatus* (Rieppel, 1992).

Estas características demonstram que a morfologia craniana de *Sphenodon punctatus* é peramórfica em relação a rincocefálios fósseis como *Clevosaurus*

brasiliensis, visto que se desenvolve “além” do que ocorre nestas espécies (ver McNamara, 2012). A alta longevidade e a maturidade sexual tardia de *S. punctatus* também são características tipicamente relacionadas à hipermorfose (tipo de peramorfose em que o período de crescimento dos organismos é estendido em relação a linhagens ancestrais), suportando a manifestação de tal fenômeno na espécie. Dessa forma, a similaridade da cavidade endocraniana de *C. brasiliensis* com juvenis de *S. punctatus* pode ser resultado conjunto de processos heterocrônicos e da alometria das espécies, visto que a heterocronia frequentemente leva à mudança nas relações alométricas dos organismos (McNamara, 2012). É importante ressaltar que a comparação de *S. punctatus* com *C. brasiliensis*, um rincocefálio diminuto e com características cranianas particularmente juvenis, salientam ainda mais a morfologia peramórfica da espécie vivente. Assim, estudos com outras espécies fósseis poderão elucidar a influência da heterocronia e da alometria na morfologia endocraniana de Rhynchocephalia.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo compreende a primeira descrição da morfologia das cavidades endocranianas (cerebral e labirinto endósseo) de Rhynchocephalia através de técnicas digitais. A pesquisa observou que: (i) a variação ontogenética da cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* reflete a morfologia do crânio e apresenta tendências observadas em outros répteis não-avianos (i.e., alongamento, estreitamento e desenrolamento); (ii) a cavidade cerebral de *Sphenodon punctatus* não reflete o volume e a morfologia do cérebro, mas recupera aspectos como seu comprimento total e de algumas subdivisões; e (iii) a cavidade endocraniana de *Clevosaurus brasiliensis* apresenta uma mistura de características de *S. punctatus* de diferentes idades, aproximando-se mais dos juvenis.

A morfologia da cavidade cerebral de Rhynchocephalia apresenta o padrão reptiliano não-aviano básico, assemelhando-se especialmente a Crocodylia. A correspondência entre a cavidade e o cérebro, ainda menor do que o previamente utilizado para o clado, também é próxima do encontrado para crocodilos adultos. Porém, a recuperação de algumas características do cérebro indica que a cavidade cerebral de Rhynchocephalia não pode ser descartada como uma ferramenta para estudos neuroanatômicos comparativos no clado. Assim, o presente estudo corrobora a noção de que é mais informativo discutir a correspondência entre o cérebro e cavidade cerebral considerando diferenças regionais e outras medidas além de apenas volume (Clement et al., 2015; Jirak e Janacek, 2017; Challands et al., 2020; Dumoncel et al., 2020; Clement et al., 2021).

O coeficiente de encefalização de *Sphenodon punctatus* encontrado está dentro do esperado para répteis não-avianos, mas um valor mais preciso provavelmente só será obtido com a inclusão de mais espécimes. Também, ao estimar a massa do cérebro para o cálculo do coeficiente de encefalização, é necessário considerar a variação ontogenética de sua ocupação da cavidade cerebral por este. É muito provável que a correspondência cérebro – cavidade cerebral varie consideravelmente na ontogenia de Rhynchocephalia, e, portanto, avaliar esta relação em uma amostra ontogeneticamente ampla contribuirá para este tipo de cálculo.

A similaridade da morfologia da cavidade cerebral de *Clevosaurus brasiliensis* com juvenis de *Sphenodon punctatus* mostra que esta é influenciada pela alometria e tamanho das espécies, além de indicar que a morfologia peramórfica de *S. punctatus* (i.e.,

desenvolvimento “além” do último estágio ontogenético de diversas espécies fósseis) se estende a sua neuroanatomia. Por outro lado, diferenças marcantes entre as espécies, como a angulação dorsoventral e o volume relativo da cavidade cerebral, demonstram a existência de uma diversidade morfológica na anatomia cerebral de Rhynchocephalia. Assim, este estudo expande o conhecimento da morfologia de rincocefálios e da neuroanatomia de Lepidosauria, além de corroborar que *Sphenodon punctatus* é uma espécie com uma morfologia derivada para Rhynchocephalia, e não representa o estado plesiomórfico de Amniota.

REFERÊNCIAS

- Abbie, A. A., 1934. The morphology of the fore-brain arteries, with especial reference to the evolution of the basal ganglia. *Journal of Anatomy*, 68(Pt 4), 433.
- Alexander, R. M., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O., e Wathuta, E. M. (1979). Allometry of the limb bones of mammals from shrews (Sorex) to elephant (Loxodonta). *Journal of Zoology*, 189(3), 305-314.
- Alexander R. M., 1989. *Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants* New York: Columbia University Press.
- Allemand, R., Boistel, R., Daghfous, G., Blanchet, Z., Cornette, R., Bardet, N., Vincent, P., Houssaye, A., 2017. Comparative morphology of snake (Squamata) endocasts: evidence of phylogenetic and ecological signals. *Journal of anatomy*, 231(6): 849-868.
- Anderson J. F., Hall-Martin A., Russell D. A., 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds, and dinosaurs. *J Zool Soc Lond A*, 207:53-61.
- Apesteguía, S. A., 2005. Late Campanian sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from northern Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*. 4:663–669.
- Apesteguía, S., Carballido, J.L., 2014. A new eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. *J Vertebr Paleontol*. 34:303–317.
- Apesteguía, S., Garberoglio, F. F., e Gómez, R. O., 2021. Earliest Tuatara Relative (Lepidosauria: Sphenodontinae) from Southern Continents. *Ameghiniana*, 58(5), 416-441.
- Apesteguía, S., Gómez, R.O., Rougier, G.W., 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. *Zool J LinnSoc*. 166:342–360.

Apesteguía, S., Gómez, R.O., Rougier, G.W., 2014. The youngest South American rhynchocephalian, a survivor of the KPg extinction. *Proc R Soc B*. 281:1–6.

Apesteguía, S., Jones, M.E.H., 2012. A Late Cretaceous tuatara (Lepidosauria: Sphenodontinae) from South America. *CretacRes*. Elsevier Ltd. 34: 154–160.

Apesteguía, S., Novas, F.E., 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*. 425: 609–612.

Apesteguía, S., Rougier, G.W., 2007. A Late Campanian sphenodontid maxilla from Northern Patagonia. *Am Museum Novit*. 3581: 1–11.

Arantes, B., Soares, M., Schultz, C., 2009. *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: anatomia pós-craniana e relações filogenéticas [*Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul: postcranial anatomy and phylogenetic relationship]. *Rev Bras Paleontol*. 12: 43–54.

Balanoff, A.M., Bever, G.S., 2017. The role of endocasts in the study of brain evolution. *Evolution of Nervous Systems*, 2 (V.1): 223–241.

Balanoff, A.M., Bever, G.S., Colbert, M.W., Clarke, J.A., Field, D.J., Gignac, P.M., Ksepka, D.T., Ridgely, R.C., Smith, N.A., Torres, C.R., Walsh, S., Witmer, L.M., 2016. Best practices for digitally constructing endocranial casts: examples from birds and their dinosaurian relatives. *Journal of Anatomy*, 229: 173-190.

Balanoff, A. M., Bever, G. S., Rowe, T. B., e Norell, M. A., 2013. Evolutionary origins of the avian brain. *Nature*, 501(7465), 93-96.

Baur, G., 1894. The relationship of the lacertilian genus *Anniella*, Gray. *Proceedings of the United States National Museum*.

Benoit, J., Fernandez, V., Manger, P. R., e Rubidge, B. S., 2017. Endocranial casts of pre-mammalian therapsids reveal an unexpected neurological diversity at the deep evolutionary root of mammals. *Brain, behavior and evolution*, 90(4), 311-333.

Benton, M. J., 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84(2), 97-164.

Bever, G. S., Bell, C. J., e Maisano, J. A., 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Palaeontologia Electronica*, 8(1), 1-36.

Bonaparte, J.F., Sues, H.D., 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Paleontology*. 49:917–923.

Butler, A., Hodos, W., 1996. *Comparative Vertebrate Neuroanatomy. Evolution and Adaptation*. New York: Wiley-Liss.

Calder, W. A. (1996). *Size, function, and life history*. Courier Corporation.

Campione, N. E., e Evans, D. C. (2012). A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC biology*, 10(1), 1-22.

Campione, N. E., e Evans, D. C. (2020). The accuracy and precision of body mass estimation in non-avian dinosaurs. *Biological Reviews*, 95(6), 1759-1797.

Carril, J., Tambussi, C. P., Degrange, F. J., Benitez Saldivar, M. J., e Picasso, M. B. J., 2016. Comparative brain morphology of Neotropical parrots (Aves, Psittaciformes) inferred from virtual 3D endocasts. *Journal of anatomy*, 229(2), 239-251.

Carroll, R. L., 1985. A pleurosauroid from the Lower Jurassic and the taxonomic position of the Sphenodontia. *Palaeontographica Abteilung A*, 189: 1 – 28.

Challands, T. J., Pardo, J. D., e Clement, A. M. (2020). Mandibular musculature constrains brain–endocast disparity between sarcopterygians. *Royal Society open science*, 7(9), 200933.

Chambi-Trowell, S.A., Whiteside, D.I., Benton, M.J., 2019. Diversity in rhynchocephalian *Clevosaurus* skulls based on CT reconstruction of two Late Triassic species from Great Britain. *Acta Palaeontol Pol.* 64 (1):41–64.

Chambi-Trowell, S. A., Martinelli, A. G., Whiteside, D. I., Vivar, P. R. R. D., Soares, M. B., Schultz, C. L., ... e Rayfield, E. J. (2021). The diversity of Triassic South American sphenodontians: a new basal form, clevososaurs, and a revision of rhynchocephalian phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-34.

Christiansen P., Fariña R. A., 2004. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Hist Biol*, 16:85-92.

Clement, A. M., Nysjö, J., Strand, R., e Ahlberg, P. E., 2015. Brain–endocast relationship in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*, elucidated from tomographic data (Sarcopterygii: Dipnoi). *PLoS One*, 10(10), e0141277.

Clement, A. M., Mensforth, C. L., Challands, T. J., Collin, S. P., e Long, J. A. (2021). Brain Reconstruction Across the Fish-Tetrapod Transition; Insights from Modern Amphibians. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 160.

Corfield, J. R., Price, K., Iwaniuk, A. N., Gutiérrez-Ibáñez, C., Birkhead, T., e Wylie, D. R., 2015. Diversity in olfactory bulb size in birds reflects allometry, ecology, and phylogeny. *Frontiers in Neuroanatomy*, 9, 102.

Corfield, J. R., Wild, J. M., Parsons, S., e Kubke, M. F., 2012. Morphometric analysis of telencephalic structure in a variety of neognath and paleognath bird species reveals regional differences associated with specific behavioral traits. *Brain, Behavior and Evolution*, 80(3), 181-195.

Cree, A., 1994. Low annual reproductive output in female reptiles from New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 21(4), 351-372.

Cree, A., 2014. *Tuatara: Biology and Conservation of a Venerable Survivor*. Canterbury Univ. Press.

Cree, A., Butler, D., 1993. *Tuatara Recovery Plan (Sphenodon spp.) Threatened species recovery plan series No.9*. Department of Conservation, Wellington.

Dendy, A., 1899. Outlines of the development of the Tuatara, *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. *Quarterly Journal of Microscopical Sciences*. 42:1–72.

Dendy, A., 1909. "X. The intracranial vascular system of *Sphenodon*." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 200.262-273: 403-426.

Dendy, A., 1911. On the structure, development and morphological interpretation of the pineal organs and adjacent parts of the brain in the tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 201, 226–331.

Dempster, W. T., 1935. The brain case and endocranial cast of *Eryops megacephalus* (Cope).

Dudgeon, T. W., Maddin, H. C., Evans, D. C., e Mallon, J. C., 2020. The internal cranial anatomy of *Champsosaurus* (Choristodera: Champsosauridae): Implications for neurosensory function. *Scientific reports*, 10(1), 1-20.

Dufeu, D. L., e Witmer, L. M., 2015. Ontogeny of the middle-ear air-sinus system in *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). PLoS One, 10(9), e0137060.

Dumoncel, J., Subsol, G., Durrleman, S., Bertrand, A., de Jager, E., Oettlé, A. C., ... e Beaudet, A., 2021. Are endocasts reliable proxies for brains? A 3D quantitative comparison of the extant human brain and endocast. Journal of Anatomy, 238(2), 480-488.

Dumont Jr, M. V., Santucci, R. M., de Andrade, M. B., e de Oliveira, C. E. M., 2020. Paleoneurology of *Baurusuchus* (Crocodyliformes: Baurusuchidae), ontogenetic variation, brain size, and sensorial implications. The Anatomical Record.

Durward, A., 1930. The cell masses in the forebrain of *Sphenodon punctatum*. Journal of anatomy, 65(Pt 1), 8.

Early, C. M., Iwaniuk, A. N., Ridgely, R. C., e Witmer, L. M., 2020. Endocast structures are reliable proxies for the sizes of corresponding regions of the brain in extant birds. Journal of Anatomy, 237(6), 1162-1176.

Edinger, T., 1951. The brains of the Odontognathae. Evolution, 6-24.

Evans, S. E., 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. Zoological journal of the Linnean Society, 70(3), 203-264.

Evans, S. E., 1986. The braincase of *Prolacerta broomi* (Reptilia, Triassic). N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 173 (2): 181 - 200.

Evans, S. E., 1988. The early history and relationships of the Diapsida. In: Benton, MJ (ed) The phylogeny and classification of the tetrapods. Oxford University Press, Oxford.

Evans, S. E., 1992. A sphenodontian (Reptilia: Lepidosauria) from the Middle Jurassic of England. Neues Jahrb Geol Paläontol Monatshefte. (8):449–457.

Evans, S. E., 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Reviews*, 78(4), 513-551.

Evans, D. C., 2005. New evidence on brain-endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(3).

Evans, S. E., 2008. The skull of lizards and tuatara. *Biology of the Reptilia*, 20, 1-347.

Evans, S. E., 2016. The lepidosaurian ear: variations on a theme. In *Evolution of the Vertebrate Ear* (Springer, Cham), pp. 245-284.

Evers, S. W., e Benson, R. B., 2019. A new phylogenetic hypothesis of turtles with implications for the timing and number of evolutionary transitions to marine lifestyles in the group. *Palaeontology*, 62(1), 93-134.

Evans, S. E., Jones, M. E., 2010. The origin, early history, and diversification of lepidossauromorph reptiles. In *New aspects of Mesozoic biodiversity* (pp. 27-44). Springer, Berlin, Heidelberg.

Evers, S. W., Neenan, J. M., Ferreira, G. S., Werneburg, I., Barrett, P. M., e Benson, R. B., 2019. Neurovascular anatomy of the protostegid turtle *Rhinochelys pulchriceps* and comparisons of membranous and endosseous labyrinth shape in an extant turtle. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(3), 800-828.

Farlow, J. O., Hurlburt, G. R., Elsey, R. M., Britton, A. R., e Langston Jr, W., 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2), 354-369.

Ferreira, G. S., Iori, F. V., Hermanson, G., e Langer, M. C., 2018. New turtle remains from the Late Cretaceous of Monte Alto-SP, Brazil, including cranial osteology, neuroanatomy and phylogenetic position of a new taxon. *PalZ*, 92(3), 481-498.

Ferreira, J. D., Dozo, M. T., Bubadué, J. M., e Kerber, L., 2022. Morphology and postnatal ontogeny of the cranial endocast and paranasal sinuses of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), the largest living rodent. *Journal of Morphology*.

Fraser, N. C., 1982. A new rhynchocephalian from the British Upper Trias. *Palaeontology*. 25(4):709–725.

Fraser, N. C., 1986. New Triassic sphenodontids from south-west England and a review of their classification: *Palaeontology*, v. 29, p. 165–186.

Fraser, N. C., 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 321:125–178.

Fraser, N. C. 1993. A new sphenodontian from the early Mesozoic of England and North America: implications for correlating early Mesozoic continental deposits. 135–139. In LUCAS, S. G. and MORALES, M. (eds). *The nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, 3, 478: 135-139.

Fraser, N. C., Benton, M. J., 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and the relationships of the sphenodontids. *Zool J Linn Soc*. 96: 413–445.

Gans, C., Wever, E. G., 1976. Ear and hearing in *Sphenodon punctatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 73(11), 4244-4246.

Gauthier, J. A., R. Estes, K. de Queiroz, 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha, p. 15-98. In R. Estes and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford, California, 631 p.

Gemmell, N. J., Rutherford, K., Prost, S., Tollis, M., Winter, D., Macey, J. R., ... e Stone, C., 2020. The tuatara genome reveals ancient features of amniote evolution. *Nature*, 584(7821), 403-409.

George, I. D., e Holliday, C. M., 2013. Trigeminal nerve morphology in *Alligator mississippiensis* and its significance for crocodyliform facial sensation and evolution. *The Anatomical Record*, 296(4), 670-680.

Gignac, P. M., Kley, N. J., Clarke, J. A., Colbert, M. W., Morhardt, A. C., Cerio, D., ... e Witmer, L. M., 2016. Diffusible iodine-based contrast-enhanced computed tomography (diceCT): an emerging tool for rapid, high-resolution, 3-D imaging of metazoan soft tissues. *Journal of anatomy*, 228(6), 889-909.

Gignac, P. M., e Kley, N. J., 2018. The utility of diceCT imaging for high-throughput comparative neuroanatomical studies. *Brain, behavior and evolution*, 91, 180-190.

Gingerich, P. D., 1990. Prediction of body mass in mammalian species from long bone lengths and diameters.

Gingerich, P. D., 2016. Body weight and relative brain size (encephalization) in Eocene Archaeoceti (Cetacea). *Journal of Mammalian Evolution*, 23(1), 17-31.

Gompertz, R. H. C., 1902. Specific gravity of the brain. *The Journal of physiology*, 27(6), 459.

Gower, D. J., e Weber, E., 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodylians. *Biological Reviews*, 73(4), 367-411.

Günther, A., 1867. Additions to the knowledge of Australian reptiles and fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, 20, 45–68.

Harrison, H.S., 1901. *Hatteria punctata* its dentitions and its incubation period. *Anatomizcher Anzeiger* 20:145–158.

Healy, S. D., e Rowe, C., 2007 Gower, D. J., e Weber, E., 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodylians. *Biological*

Reviews, 73(4), 367-411. A critique of comparative studies of brain size. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274(1609), 453-464.

Herrel, A., Moore, J. A., Bredeweg, E. M., e Nelson, N. J., 2010. Sexual dimorphism, body size, bite force and male mating success in tuatara. Biological Journal of the Linnean Society, 100(2), 287-292.

Herrera-Flores, J.A., Stubbs, T. L., Benton, M. J., 2017. Macroevolutionary patterns in Rhynchocephalia: is the tuatara (*Sphenodon punctatus*) a living fossil? Palaeontology, 60(3), 319-328.

Herrera-Flores, J.A., Stubbs, T.L., Elsler, A., Benton, M.J., 2018. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. Jour Paleont. 92: 734–742.

Herrera-Flores, J. A., Elsler, A., Stubbs, T. L., e Benton, M. J., 2021. Slow and fast evolutionary rates in the history of lepidosaurs. Palaeontology.

Hindenach, J. C. R., 1931. The cerebellum of *Sphenodon punctatum*. Journal of anatomy, 65(Pt 3), 283.

Hoops, D., Desfilis, E., Ullmann, J. F., Janke, A. L., Stait-Gardner, T., Devenyi, G. A., ... e Keogh, J. S., 2018. A 3D MRI-based atlas of a lizard brain. Journal of Comparative Neurology, 526(16), 2511-2547.

Hopson, J. A., 1977. Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles. Annual Review of Ecology and Systematics, 8(1), 429-448.

Hopson, J. A. 1979. Paleoneurology; pp. 39–146 in C. Gans, R. G. Northcutt, and P. S. Ulinski (eds.), Biology of the Reptilia, vol. 9: Neurology A. Academic Press, New York.

Hopson, J. A., 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. *Palaeontologia Africana*, 25, 181–201.

Howes, G.B., Swinnerton, H.H., 1901. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of Lonton*. 16(Pt.1):1–74.

Hsiou, A. S, França, M.A.G., Ferigolo, J., 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *PLoS One*. 10(9):e0137523.

Hsiou, A. S., Nydam, R. L., Simões, T. R., Preto, F. A, Onary, S., Martinelli, A. G., Liparini, A., Romo-de-Vivar-Martínez, P.R., Soares, M. B., Schultz, C. L., Caldwell, M. W., 2019. A new clevosaurid from the triassic (carnian) of Brazil and the Rise of Sphenodontians in Gondwana. *Scientific Reports*, 9:11821.

Hu, K., King, J. L., Romick, C. A., Dufeu, D. L., Witmer, L. M., Stubbs, T. L., ... e Benton, M. J., 2021. Ontogenetic endocranial shape change in alligators and ostriches and implications for the development of the non-avian dinosaur endocranium. *The Anatomical Record*, 304(8), 1759-1775.

Hurlburt, G. R., 1996. Relative brain size in recent and fossil amniotes: determination and interpretation (p. 250). Toronto: University of Toronto.

Hurlburt, G. R., 1999. Comparison of body mass estimation techniques, using recent reptiles and the pelycosaur *Edaphosaurus boanerges*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2), 338-350.

Hurlburt, G. R., Ridgely, R. C., e Witmer, L. M., 2013. Relative size of brain and cerebrum in tyrannosaurid dinosaurs: an analysis using brain-endocast quantitative relationships in extant alligators. *Tyrannosaurid paleobiology*, 1-21.

Iwaniuk, A. N., e Nelson, J. E., 2002. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), 16-23. Jerison, H.J., 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.

Jerison, H.J., 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press.

Jerison, H.J., 1977. The theory of encephalization. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 299, 146–160.

Jerison, H. J., 2012. Digitized fossil brains: neocorticalization. *Biolinguistics*, 6(3-4), 383-392.

Jirak, D., e Janacek, J., 2017. Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny. *PloS one*, 12(6), e0178491.

Jones, M.E.H., 2006. The Early Jurassic *Clevosaurs* from China (Diapsida: Lepidosauria). In Harris JD, Lucas SG, Spilmann JA, Lockley MG, Milner ARC, Kirkland JJ ed. *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 37: 548–562

Jones, M.E.H., 2008. Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). *Journal of Morphology* 269:945–966.

Jones, M.E.H., Cree, A., 2012. Tuatara. *Current Biology*, 22(23), R986-R987.

Jones, M. E., Tennyson, A. J., Worthy, J. P., Evans, S. E., e Worthy, T. H., 2009. A sphenodontine (Rhynchocephalia) from the Miocene of New Zealand and palaeobiogeography of the tuatara (*Sphenodon*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660), 1385-1390.

Keeble, E., Whiteside, D. I., e Benton, M. J., 2018. The terrestrial fauna of the Late Triassic Pant-y-ffynnon Quarry fissures, South Wales, UK and a new species of

Clevosaurus (Lepidosauria: Rhynchocephalia). Proceedings of the Geologists' Association, 129(2), 99-119.

Kim, R.; Evans, D; 2014. Relationships among brain, endocranial cavity, and body sizes in reptiles. In: Program and Abstracts, 74th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology; November 5 – 8, 2014; Berlin, Germany; p. 159.

Klein, C. G., Whiteside, D. I., de Lucas, V. S., Viegas, P. A., e Benton, M. J., 2015. A distinctive Late Triassic microvertebrate fissure fauna and a new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from Woodleaze Quarry, Gloucestershire, UK. Proceedings of the Geologists' Association, 126(3), 402-416.

Kligman, B. T., McClure, W. C., Korbitz, M., e Schumacher, B. A., 2021. New sphenodontian (Reptilia: Lepidosauria) from a novel Late Triassic paleobiota in western North America sheds light on the earliest radiation of herbivorous lepidosaurs. Journal of Paleontology, 95(4), 827-844.

Köhler, M., Moyá-Solà, S., Esteban-Trivigno, S., 2008. Morphological variables and associated individual body weight for bovids. New equations for body mass predictions. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst, Band, 105: 103-136.

Kotrschal, K., Van Staaden, M. J., e Huber, R., 1998. Fish brains: evolution and environmental relationships. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 8(4), 373-408.

Langer, M. C., Ramezani, J., Da Rosa, Á. A., 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. Gondwana Research, 57, 133-140.

Lautenschlager, S., Ferreira, G. S., e Werneburg, I., 2018. Sensory evolution and ecology of early turtles revealed by digital endocranial reconstructions. Frontiers in Ecology and Evolution, 6, 7.

Lautenschlager, S., e Hübner, T., 2013. Ontogenetic trajectories in the ornithischian endocranium. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 2044-2050.

Lefebvre L., Reader S. M., Sol D., 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain Behav Evol*, 63:233–246.

Lessner, E. J., e Holliday, C. M., 2020. A 3D ontogenetic atlas of *Alligator mississippiensis* cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles. *The Anatomical Record*.

Lidgard, S., e Love, A. C., 2021. The living fossil concept: reply to Turner. *Biology e Philosophy*, 36(2), 1-16.

Lyras G.A., van der Geer A.A.E., 2003. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zool J Linn Soc* 138:505–522.

MacAvoy, E. S., McGibbon, L. M., Sainsbury, J. P., Lawrence, H., Wilson, C. A., Daugherty, C. H., e Chambers, G. K., 2007. Genetic variation in island populations of tuatara (*Sphenodon* spp) inferred from microsatellite markers. *Conservation Genetics*, 8(2), 305-318.

Macrini, T. E. 2006. The evolution of endocranial space in mammals and non-mammalian cynodonts.

Macrini, T.; Rougier, G.; Rowe, T., 2007. Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in therians. *The Anatomical Record*, v. 290: 875– 892.

Manley, G. A., 1972. A review of some current concepts of the functional evolution of the ear in terrestrial vertebrates. *Evolution*, 26(4), 608-621.

Marino, L., 2002. Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain, behavior and evolution*, 59(1-2), 21-32.

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Colombi, C.E., Praderio, A., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A., Abelin, D., Alcober, O., 2013. A new sphenodontian (Lepidosauria:Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and early origin of herbivore ophistodontians. *Proceedings of the Royal Society B*, 280: 20132057.

McNamara, K. J., 2012. Heterochrony: the evolution of development. *Evolution: Education and Outreach*, 5(2), 203-218.

Meloro, C., Jones, M.E.H., 2012. Tooth and cranial disparity in the fossil relatives of *Sphenodon* (Rhynchocephalia) dispute the persistent 'living fossil' label. *Journal of Evolutionary Biology* 25:2194–2209.

Müller, R. T., Ferreira, J. D., Pretto, F. A., Bronzati, M., e Kerber, L., 2021. The endocranial anatomy of *Buriolestes schultzi* (Dinosauria: Saurischia) and the early evolution of brain tissues in sauropodomorph dinosaurs. *Journal of Anatomy*, 238(4), 809-827.

Northcutt, R. G., 1977. Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. *American Zoologist*, 17(2), 411-429.

Northcutt R.G., 1984. Evolution of the vertebrate central nervous system: Patterns and processes. *Am Zool* 24:701–716.

Northcutt R.G., 1985. The brain and sense organs of the earliest vertebrates: Reconstruction of a morphotype. In: Foreman RE, Gorbman A, Dodd JM, Olsson R, editors. *Evolutionary Biology of Primitive Fishes*. New York: Plenum. pp 81–112.

Northcutt R.G., 2002. Understanding vertebrate brain evolution. *Integr Comp Biol* 42, 743–756.

Olori, J.C., 2010. Digital Endocasts of the Cranial Cavity and Osseous Labyrinth of the Burrowing Snake *Uropeltis woodmasoni* (Alethinophidia: Uropeltidae). *Copeia*, 1:14-26.

Osmólska, H., 2004. Evidence on relation of brain to endocranial cavity in oviraptorid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49(2).

Palci, A., Hutchinson, M.N., Caldwell, M.W., Lee, M.S.Y., 2017. The morphology of the inner ear of squamate reptiles and its bearing on the origin of snakes. *Royal Society Open Science*, 4: 170685.

Paulina-Carabajal, A., e Currie, P. J. (2017). The braincase of the theropod dinosaur *Murusraptor*: osteology, neuroanatomy, and comments on the paleobiological implications of certain endocranial features. *Ameghiniana*, 54(5), 617-640.

Platel, R., 1989. Anatomy of the brain of the New Zealand Gray *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae). A quantitative study of the principal subdivisions of the brain. *Journal Fur Hirnforschung*, 30(3), 325-337.

Rauhut, O. W. M., Heyng, A. M., López-Arbarello, A., Hecker, A., 2012. A new rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. *PLoSOne*, v.7, no.e46839. doi:10.1371/ journal.pone.0046839

Reiner, A., e Northcutt, R. G., 2000. Succinic dehydrogenase histochemistry reveals the location of the putative primary visual and auditory areas within the dorsal ventricular ridge of *Sphenodon punctatus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 55(1), 26-36.

Reynolds, P. S., 2002. How big is a giant? The importance of method in estimating body size of extinct mammals. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 321-332.

Reynoso V. H., 1996. Early Cretaceous Lepidosauria (Reptilia: Diapsida) from central México and the phylogeny of Lepidosauriformorphs. Ph.D. Thesis, McGill University. p.297.

Reynoso, V. H., 1997. A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1), 52-59.

Reynoso, V. H., 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), central Mexico. *Journal of Paleontology*, 74(1), 133-148.

Reynoso, V. H., 2003. Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia) *Can. J. Earth Sci.* 40:609–619.

Reynoso, V. H., e Clark, J. M., 1998. A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca formation of Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(2), 333-339.

Reynoso, V. H., Cruz, J. A., 2014. Mesozoic lepidossauromorphs of Mexico: a review and discussion of taxonomic assignments. *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*, 4-44.

Ridgway, S. H., Carlin, K. P., Van Alstyne, K. R., Hanson, A. C., e Tarpley, R. J., 2016. Comparison of dolphins' body and brain measurements with four other groups of cetaceans reveals great diversity. *Brain, Behavior and Evolution*, 88(3-4), 235-257.

Rieppel, O., 1992. The skull in a hatchling of *Sphenodon punctatus*. *Journal of Herpetology*, 26(1), 80-84.

Robinson, P. L., 1973. A problematic reptile from the British Upper Trias. *Journal of the Geological Society*, 129(5), 457-479.

Robinson, P.L., 1976. How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In *Bellairs Ad'A, Cox C Bed. Morphology and biology of Reptiles*. Academic Press. London.pp.43–64.

Romer, A. S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press.

Romo-de-Vívar, P.R, Martinelli, A.G., Hsiou, A.S., Soares, M.B., 2020. A New Rhynchocephalian from the Late Triassic of Southern Brazil Enhances Eusphenodontian Diversity. *J Syst Palaeont.* DOI: 10.1080/14772019.2020. 1732488.

Romo-de-Vivar-Martínez, P.R., Soares, M. B., 2015. Dentary morphological variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PLoS One.* 10(3): e0119307.

Rowe, T. B., Macrini, T. E., e Luo, Z. X., 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *science*, 332(6032), 955-957.

Säilä, L.K., 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. *Palaeontology.* 48:817–831.

Sakai, S. T., Arsznov, B. M., Lundrigan, B. L., e Holekamp, K. E., 2011 (a). Virtual endocasts: an application of computed tomography in the study of brain variation among hyenas. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225, E160.

Sakai, S. T., Arsznov, B. M., Lundrigan, B. L., e Holekamp, K. E., 2011 (b). Brain size and social complexity: a computed tomography study in hyaenidae. *Brain, behavior and evolution*, 77(2), 91-104.

Sales, M. A., e Schultz, C. L., 2014. Paleoneurology of *Teyumbaita sulcognathus* (Diapsida: Archosauromorpha) and the sense of smell in rhynchosauroids. *Palaeontologia Electronica*, 17(1), 15A.

Säve-Söderbergh, G., 1947. Notes on the braincase in Sphenodon and certain Lacertilia.

Schwab, J. A., Young, M. T., Herrera, Y., Witmer, L. M., Walsh, S. A., Katsamenis, O. L., Brusatte, S. L., 2021. The braincase and inner ear of ‘*Metriorhynchus*’ cf. ‘*M. brachyrhynchus*’ – implications for aquatic sensory adaptations in crocodylomorphs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(1), e1912062.

Schwenk, K., 1986. Evolutionary morphology of the lepidosaur tongue (Squamata, feeding, Lacertilia, Sphenodon, anatomy). Tese de doutorado.

Segall, M., Cornette, R., Rasmussen, A. R., e Raxworthy, C. J., 2021. Inside the head of snakes: influence of size, phylogeny, and sensory ecology on endocranium morphology. *Brain Structure and Function*, 226(7), 2401-2415.

Sepulcre, J., Liu, H., Talukdar, T., Martincorena, I., Yeo, B. T., e Buckner, R. L., 2010. The organization of local and distant functional connectivity in the human brain. *PLoS computational biology*, 6(6), e1000808.

Serrano-Martínez, A., Knoll, F., Narváez, I., Lautenschlager, S., e Ortega, F., 2021. Neuroanatomical and neurosensorial analysis of the Late Cretaceous basal eusuchian *Agaresuchus fontisensis* (Cuenca, Spain). *Papers in Palaeontology*, 7(1), 641-656.

Simões, T. R., Caldwell, M. W., e Pierce, S. E. 2020. Sphenodontian phylogeny and the impact of model choice in Bayesian morphological clock estimates of divergence times and evolutionary rates. *BMC biology*, 18(1), 1-30.

Simón, M.E., Kellner, A.W.A., 2003. New sphenodontid (Lepidosauria, Rhynchocephalia, Eilenodontidae) from the Candeleros Formation, Cenomanian of Patagonia, Argentina. *Bol Mus Nac Nov Série, Geol Rio Janeiro*. 68:1–12.

Smaers, J. B., e Soligo, C., 2013. Brain reorganization, not relative brain size, primarily characterizes anthropoid brain evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1759), 20130269.

Striedter GF. 2005. *Principles of Brain Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 436 pp.

Sues, H. D., Reisz, R., 1995. First record of the early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. *J Paleont.* 69(1):123–126. DOI:10.1017/S0022336000026974

Sues, H. D., Shubin, N. H., Olsen, P. E., 1994. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14, 327–340.

Swinton, W. E., 1939. A new Triassic rhynchocephalian from Gloucestershire. *Annals and Magazine of Natural History*, (11) 4.

Triviño, L.N., Albino, A.M., Dozo, M.T., Williams, J.D., 2018. First Natural Endocranial Cast of a Fossil Snake (Cretaceous of Patagonia, Argentina). *The Anatomical Record* 301:9-20.

Vaux, F., Morgan-Richards, M., Daly, E. E., e Trewick, S. A., 2018. Tuatara and a new morphometric dataset for Rhynchocephalia: Comments on Herrera-Flores et al. *Palaeontology*, 1-14.

Walsh, S. A., Barrett, P. M., Milner, A. C., Manley, G., e Witmer, L. M., 2009. Inner ear anatomy is a proxy for deducing auditory capability and behaviour in reptiles and birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660), 1355-1360.

Walsh, S.A., Knoll, M.A., 2011. Directions in palaeoneurology. *Palaeontol Assoc* 86, 263–279.

Watanabe, A., Gignac, P. M., Balanoff, A. M., Green, T. L., Kley, N. J., e Norell, M. A., 2019. Are endocasts good proxies for brain size and shape in archosaurs throughout ontogeny? *Journal of Anatomy*, 234(3), 291-305.

Whiteside, D. I., 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 312(1156): 379–430.

Wilkinson, M. and Benton, M. J., 1996. Sphenodontid phylogeny and the problems of multiple trees. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 1–16.

Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J., e Rowe, T., 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture, and behaviour. *Nature*, 425(6961), 950-953.

Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L., Semones, M.C., 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In: Endo, H., Frey, R. (Eds.), *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer-Verlag Tokyo, Tokyo, pp. 67–88).

Wu, X. C., 1994. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia. Pp. 38-69 in Fraser NC, Sues H-D, (eds), *In the Shadow of the Dinosaurs*. Cambridge: Cambridge University Press.

Yi, H., Norell, M.A., 2017. The burrowing origin of modern snakes. *Sci. Adv.*, 1: e1500743.