

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**UM NOVO REGISTRO DE *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971
(ARCHOSAURIFORME, PROTEROCHAMPSIDAE) PARA O TRIÁSSICO MÉDIO SUL-
RIO-GRANDENSE E CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SISTEMÁTICA DE
PROTEROCHAMPSIDAE**

Tiago Raugust

ORIENTADOR: Dr. Cesar Leandro Schultz.

BANCA EXAMINADORA: Dr. Fernando Novas

Dr. José Eduardo Figueiredo Dornelles

Dr. Max Cardoso Langer

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO APRESENTADA COMO
REQUISITO PARA A OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM
GEOCIÊNCIAS.

Porto Alegre – 2009

Raugust, Tiago

Um novo registro de *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (archosauriforme, proterochampsidae) para o triásico médio sul-rio-grandense e considerações acerca da sistemática de proterochampsidae / Tiago Raugust. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2009.

140 f. : il.

Dissertação (mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2009.

Orientação: Prof. Dr. César Leandro Schultz

1. Proterochampsidae. 2. *Chanaresuchus bonapartei*. 3. Sistemática. 4. Ontogenia. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Luciane Scoto da Silva CRB 10/1833

“O sr. Bridge, organista de Westminster, compôs um hino fúnebre para o enterro de Darwin... Bridge escolheu um dos grandes ensinamentos bíblicos e não consigo imaginar versos mais apropriados...

“Feliz é o homem que encontra sabedoria e alcança o entendimento...

**Ele é mais precioso do que rubis,
e tudo o que tens não pode se comparar a ele.
O tempo que passa está em sua mão direita
e em sua mão esquerda estão riquezas e honra.
Seus modos são gentis e seus caminhos são de paz.”**

-MODIFICADO POR BRIDGE A
PARTIR DE PROVÉRBIOS, 3:13-17

...Eu só gostaria que o sr. Bridge tivesse acrescentado a linha seguinte (Provérbios, 3:18) – o ensinamento mais famoso que também é por acaso a metáfora mais usada para a evolução!

Para os que conseguem alcançá-la, ela é a árvore da vida.”

**Stephen Jay Gould
(Pilares do Tempo)**

*Para **Geraldo Roberto Raugust,**
Izar Alice Raugust e Mateus dos
Santos Raugust dedico este trabalho.
*Obrigado por me amarem!**

AGRADECIMENTOS

Em primeiríssimo lugar quero agradecer a Deus e minha família, à qual também dedico este trabalho, pelo amor, apoio e confiança oferecido ao longo de minha vida, independente das minhas escolhas, sendo também verdadeiros amigos. Amo vocês!

Ao Dr. Cesar Schultz, meu orientador, pelo conhecimento transmitido e pela avaliação prestada com objetividade e clareza, além da calma e paciência que demonstrou nos meus constantes questionamentos.

Igualmente sou grato a cinco pessoas em especial que não se negaram a abrir as portas para mim na paleontologia. Ao professor Marcos Machado por me despertar o interesse neste tema na época em que eu ainda cursava faculdade, ao colega Rodrigo Carrilho pela grande amizade, à Ana Maria Ribeiro e Jorge Ferigolo por me proporcionarem um estágio na época do curso de graduação, e à Marina Bento Soares pela cordialidade em me receber na UFRGS, sendo a primeira pessoa a qual pedi auxílio nesta instituição e que me deu todo o suporte necessário para ingresso neste universo de pesquisa.

Aos colegas de departamento Téo V. de Oliveira, Pablo G. Rodrigues, Bianca M. Mastranonio, Bruno A. Arantes, Paula.C. Dentzien-Dias, Cristina Bertoni-Machado e igualmente aos colegas da Fundação zoobotânica pela boa convivência.

Aos bolsistas Flávio A. Pretto, Bruno L. D. Horn e Felipe Kislowski, que desde o início demonstram grande interesse por paleontologia, e ao colega Sérgio F. Cabreira pela amizade e apoio.

Aos meus colegas de sala, com os quais tive maior convivência, Alexandre L. Campos, pelos esclarecimentos no funcionamento do GPS e companheirismo nas horas de café. À Ana Emilia Q. de Figueiredo, que ingressou no mestrado junto comigo e foi minha colega em todas as disciplinas de vertebrados ministradas por Schultz, e ao Daniel C. Fortier, pela permuta de arquivos, pelo auxílio prestado em qualquer assunto relacionado a computadores, e pela ótima convivência.

Agradeço também a Juan Carlos Cisneros pelos auxílios e introdução no tema do desenho científico, além dos esclarecimentos prestados sobre a estratigrafia da África do Sul, e à Martim Ezcurra por ceder diversas imagens dos táxons aferidos neste trabalho.

Ao Artista Ronaldo Gemerasca da Silva pelo auxílio na confecção de modelos em resina do material UFRGS PV 0877 T, e ao Servidor Público da UFRGS, Sr. Luiz Flávio Lopes, pela ajuda nos trabalhos de fotografia.

Ao mestrando do PPGE0 Renato B. Macedo, ao doutorando Rodrigo R. Cancelli, ambos meus colegas desde o graduação, e às mestrandas Juliane M. de Souza e Vanessa Machado pela amizade e apoio.

Finalmente, aos Doutores Fernando Novas, Max Cardoso Langer e José Eduardo Figueiredo Dornelles, por aceitarem compor a banca examinadora deste trabalho.

RESUMO

O presente trabalho apresenta a descrição do espécime UFRGS PVT-0877-T, constituído por fragmentos de crânio, de mandíbula, os dois fêmures, uma tíbia e um centro vertebral. O espécime em questão foi coletado no afloramento Schoenstadt, em Santa Cruz do Sul, em níveis atribuídos à Biozona de Traversodontídeos (Ladiniano), da Formação Santa Maria, e foi diagnosticado como pertencente à espécie *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971, constituindo-se no registro mais recente, em termos bioestratigráficos, deste táxon para o triássico sul-brasileiro. O agrupamento constituído por *C. bonapartei*, *Rhadinosuchus gracilis* Huene 1938, *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946, *Chanaresuchus* sp. Dornelles 1995, *Proterochampsa nodosa* Barberena 1982, *Poterochampsia barrionuevoi* Reig 1958, *Gualosuchus reigi* Romer 1971 e *Tropidosuchus romeri* Arcucci 1990, foi aqui reunido sob o nome Proterochampsidae, visando manter o princípio da estabilidade, dada a extensiva utilização do termo. Entretanto, constatou-se a necessidade de uma análise filogenética do grupo interno dos proterocampsídeos, para avaliar a possibilidade de existência de mais de uma linhagem dentro deste grupo, bem como avaliar o status taxonômico de algumas formas tradicionalmente não proterocampsídeas, mas que possam vir a serem interpretadas como tais (e.g: *Acallosuchus rectori* Murry & Long, 1989; *Elaphrosuchus rubidgei* Broom 1946), o que implicaria, também, em uma ampliação da distribuição bioestratigráfica do clado. Finalmente, o estudo comparativo aqui efetuado entre UFRGS PVT-0877-T e os demais proterocampsídeos constatou a necessidade de serem realizados estudos mais detalhados referentes à ontogenia dos componentes do grupo, uma vez que existem várias referências, na literatura, sugerindo que alguns dos táxons atualmente estabelecidos (e.g. *Rhadinosuchus*) se tratem, em realidade, de formas juvenis. Nesse contexto, foi sugerida, no presente trabalho, a investigação da hipótese de que *Cerritosaurus binsfeldi* possa constituir-se numa forma juvenil de *Chanaresuchus bonapartei*.

ABSTRACT

This dissertation presents a description of the specimen UFRGS PVT-0877-T, consisting of fragments of skull, part of the jaw, two femurs, one tibia and a vertebral center. Such specimen was collected at the “Schoenstadt Outcrop”, in Santa Cruz do Sul City, in levels assigned to the Biozone of Traversodontidae (Ladinian), Santa Maria Formation, and was identified as *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971, being the most recent record of this taxon to the South Brazilian Triassic. The group that includes *C. bonapartei*, *Rhadinosuchus gracilis* Huene 1938, *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946, *Chanaresuchus* sp. Dornelles 1995, *Proterochampsa nodosa* Barberena 1982, *Proterochampsa barrionuevoi* Reig 1958, *Gualosuchus Reig* Romer 1971 and *Tropidosuchus romeri* Arcucci 1990 was held here under the name Proterochampsidae, to maintain the principle of stability, given the extensive use of that term. However, some additional studies are required, regarding to this group: 1) a phylogenetic analysis of the internal group of proterocampsids, in order to check its monophily; and 2) a re-evaluation of some other forms not commonly attributed to the proterocampsids but that may be interpreted as such (eg: *Acallosuchus rector* Murry & Long, 1989; *Elaphrosuchus rubidgei* Broom 1946), which would also change the biostratigraphic range of the group. Finally, the comparative study made here between UFRGS PVT-0877-T and other proterocampsids show that more detailed studies concerning the ontogeny of the components of the group are needed, since there are some references in the literature, suggesting that some of the taxa currently established (e.g. *Rhadinosuchus*) could be, in fact, juveniles. In this context, it was suggested, in this work, the hypothesis that *Cerritosaurus binsfeldi* might be a juvenile of *Chanaresuchus bonapartei*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	1
3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO PERÍODO TRIÁSSICO.....	2
3.1. Os depósitos triássicos no Sul do Brasil.....	4
3.2. A litoestratigrafia do Triássico Sul-Rio-Grandense.....	8
3.3. A Bioestratigrafia do Triássico Sul-Riograndense.....	14
4. O REGISTRO DE PROTEROCAMPSÍDEOS NA BIOZONA DE TRAVERSODONTÍDEO.....	27
5. CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SISTEMÁTICA DE PROTEROCAMPSIDAE.....	30
5.1. Histórico - pré-cladística – dos proterocampsídeos.....	32
5.2. A questão da monofilia de proterocampsídeos e sua composição.....	41
5.2. 5.3. Os Proteocampsídeos dentro do universo cladístico.	43
5.4. Proterochampsidae X Rhadinosuchidae X Proterochampsia X Cerritosauridae.....	54
6. OS PROTEROCHAMPSIDAE (COMPOSIÇÃO).	56
6.1. <i>Proterochampsia barrionuevoi</i> Reig 1958.....	56
6.2. <i>Proterochampsia nodosa</i> Barberena 1982.....	62
6.3. <i>Tropidosuchus romeri</i> Arcucci 1990.....	66
6.4. <i>Chanaresuchus bonapartei</i> Romer 1971.....	70
6.4.1. <i>Chanaresuchus sp.</i> (formas brasileiras).....	79
6.5. <i>Cerritosaurus binsfeldi</i> Price 1946.....	84
6.6. <i>Rhadinosuchus gracilis</i> Huene 1938.....	89
6.7. <i>Gualosuchus reigi</i> Romer 1971.....	90
6.8. <i>Elaphrosuchus rubidgei</i> Broom 1946.....	93
6.9. <i>Acallosuchus rectori</i> Murry & Long 1989.....	96
7. CONSIDERAÇÕES ACERCA DO MATERIAL DE ESTUDO UFRGS PV 0877 T.....	98
7.1. Sistemática.....	98
7.2. Métodos.....	98
7.3. Material (generalidades).....	99
8. OSTEOLOGIA.....	101
8.1. Crânio.....	101
8.2. Pós-Crânio.....	109
9. CONCLUSÕES.....	112
10. Referências Bibliográficas.....	114
11. ANEXOS.....	128

1. INTRODUÇÃO

Os Proterochampsidae são um grupo de arcossauriformes que apresentam uma distribuição exclusivamente sul-americana, do Meso ao Neotriássico do Brasil e da Argentina. Os componentes deste clado (*Cerritosaurus*, *Proterochampsa*, *Tropidosuchus*, *Gualosuchus*, *Chaneresuchus* e *Rhadinosuchus*) possuem, no que tange a adaptações para hábitos aquáticos, uma série de caracteres diagnósticos, tais como longirrostria, crânio achatado dorso-ventralmente, posição dorsal das órbitas, palato secundário curto e posição dorsal das aberturas externas da narina (Kischlat, 2000).

Com a implantação dos estudos filogenéticos, observou-se um consenso, no seu posicionamento filogenético, como grupo-irmão de Archosauria, sendo um integrante da linhagem dos Archosauriformes (Reptilia).

No entanto, ainda é necessário que seja efetuado um tratamento filogenético testável para o grupo interno de Proterochampsidae, bem como uma avaliação acerca da composição do clado, visto que, nas análises acerca dos arcossauriformes, o grupo Proterochampsidae nunca comportou a totalidade das formas historicamente referidas a ele.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho consiste de um estudo mais detalhado do material UFRGS PV-0877-T, composto por elementos cranianos e pós-cranianos, assumido previamente (Machado & Kischlat, 2003) como um Rhadinosuchidae indeterminado da Biozona de Traversodontídeos (Ladiniano), da Formação Santa Maria (Bacia do Paraná- Brasil).

O objetivo principal é o de alcançar uma diagnose específica para o espécime em questão, por meio de uma descrição osteológica comparativa com os demais proterocampsídeos.

Secundariamente, pretende-se discutir a validade dos integrantes do grupo interno dos proterocampsídeos (incluindo formas usualmente não incluídas no mesmo, mas com potencial para tanto), bem como dos caracteres que tem sido listados para este agrupamento, através de uma análise histórica dos trabalhos que, de alguma forma, permearam este tema.

3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO PERÍODO TRIÁSSICO.

O sistema Triássico tem esse nome baseado em um conjunto de rochas que foi subdividido em três partes, na Alemanha, denominadas Bunter (=Triássico Inferior, com sedimentação continental), Muschelkalk (Triássico Médio, marinho) e Keuper (=Triássico Superior, novamente continental), que correspondem, geocronologicamente, aos períodos Eo, Meso e Neotriássico (Schultz, 2005).

O Triássico (248,2 - 205,7 Ma) foi o período caracterizado pela existência do supercontinente Pangea (de acordo com a nomenclatura de Alfred Wegener)¹ resultado da amalgamação da Laurásia e do Gondwana, que iniciou-se no Neopaleozóico e estendeu-se até o limite Permo-Triássico (Zerfass, 2003) (Figura 3).

A área emersa da Pangea (Fig. 1) superou, pela primeira vez na histórica geológica, a área oceânica – calcula-se que o supercontinente tenha alcançado 1320m acima do nível absoluto do mar (Windley, 1977 *apud* Zerfass, 1998) – sendo responsável também por eventos que resultaram em uma mudança paleobiótica significativa.

¹ A primeira proposta de um supercontinente primitivo situa-se na obra *Physikalische Abhandlung von der vormaligen Verknüpfung und Absonderung der alten und neuen Welt, und der Bevölkerung Westindiens (Dissertação física sobre a anterior união e separação do Velho e Novo Mundo e o povoamento das Índias Ocidentais)* de Johhan Wilhelm Karl Adolph von Honvlez-Ardenn, conhecido como barão von Hüpsch-Lonzen, em 1764, que relatava acerca da união e posterior cisão do Velho Mundo (Europa, Ásia e África) e do Novo Mundo (Índias Ocidentais ou América), bem como o povoamento deste último por homens e animais a partir do primeiro. Contudo, somente no início do século 20, a idéia de uma união de massas de terra em um supercontinente retornaria, através da teoria da deriva continental de A. L. Wegener (Papavero *et alii*, 2003).



Figura 1: Modificado de Zeffass (2003). Reconstituição da Pangeia dividido em Gondwana e Laurásia.

Três zonas climáticas foram estabelecidas para o Pangeia no Triássico (Fig. 2): (1) uma zona úmida, em baixas latitudes; (2) uma zona sazonalmente, úmida em latitudes intermediárias, na qual situava-se a região sul do Brasil, naquela época; e (3) uma zona árida nas latitudes mais elevadas (Holz & Scherer., 1998).

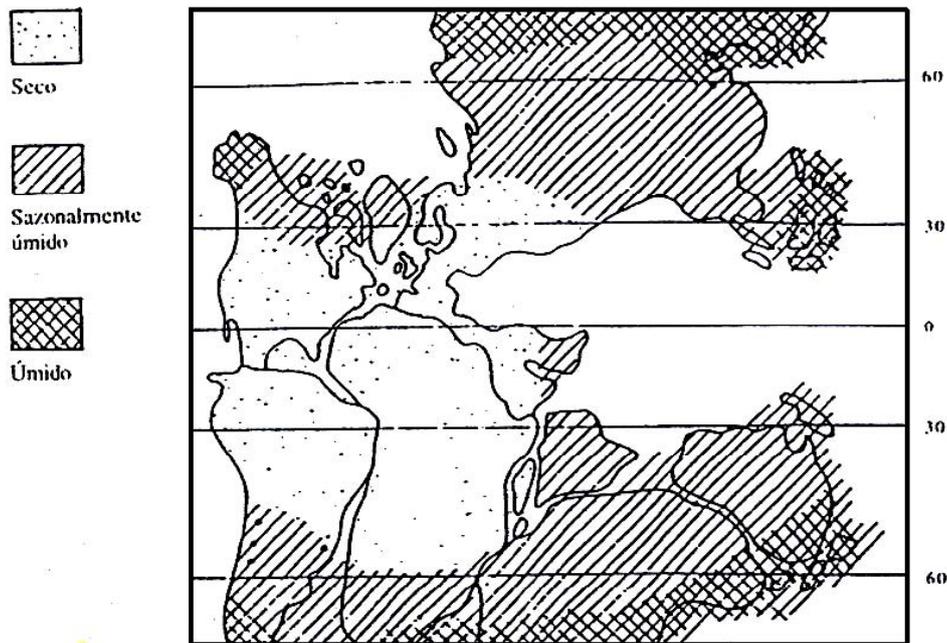


Figura 2: Proposta das zonas climáticas do Triássico (Retirado de Holz & Scherer, 1998).

Evidências sedimentológicas demonstram que, em contraste com a abundância de depósitos eólicos do limite Permo-Triássico da Bacia do Paraná, os depósitos do Meso e Neo-Triássico caracterizam-se por sistemas fluviais e lacustres, indicando condições mais úmidas para este intervalo período (Holz & Scherer, 1998)..

Além do aspecto paleogeográfico singular, houve, durante o Eotriássico, uma substituição gradual da Flora *Glossopteris* pela Flora *Dicroidium* (Guerra-Sommer *et al.*, 2000). Esta mudança não se restringiu apenas à flora, pois o Triássico também foi o período da irradiação dos arcossáurios (culminando com o surgimento dos primeiros dinossáurios) e da origem dos primeiros mamíferos (Zerfass, 1998), sendo que esta biota é documentada, no Brasil, somente nos sedimentos triássicos sul-rio-grandenses.

Portanto, pode-se considerar o Triássico como um evento singular, caracterizado por uma fauna tetrapodiana que remete a origem de grupos biológicos de grande interesse (dinossáurios e mamíferos), associado a uma situação paleogeográfica única, não mais repetida após sua fragmentação, em que poucas barreiras geográficas existiam, gerando um potencial sem paralelos para o intercâmbio biótico global (Shubin *et alii*, 1991). Esta condição paleogeográfica, associada a uma relativa uniformidade climática, teria favorecido a dispersão e o cosmopolitismo tanto de floras como de faunas tetrapodianas. Foi nesse contexto que ocorreu a sedimentação Triássica no Estado do Rio Grande do Sul e a preservação dos materiais fósseis que serão aqui apresentados.

3.1. Os depósitos triássicos no Sul do Brasil.

A Bacia do Paraná, com uma área aproximada de 1.5000.000 Km², e 8.000 m de espessura, é uma típica Bacia intracratônica², situada no centro-leste da América do Sul, que abrange porções dos territórios do Brasil, Argentina³, Uruguai e Paraguai. Nesta área, foram depositadas várias sequências sedimentares e vulcânicas, num intervalo de tempo que abrangeu do Ordoviciano ao Cretáceo (Fig. 3).

² Entende-se por bacias intracratônicas (interiores) aquelas compostas por rochas sedimentares sobre grandes extensões continentais (Rohn, 2004).

³ Na extensão da Argentina, a Bacia é conhecida como Chaco-Paraná possuindo uma história geológica mais ligada ao ambiente de antepaís andino do que intracratônico, como ocorre no Brasil (Machado, 2008).

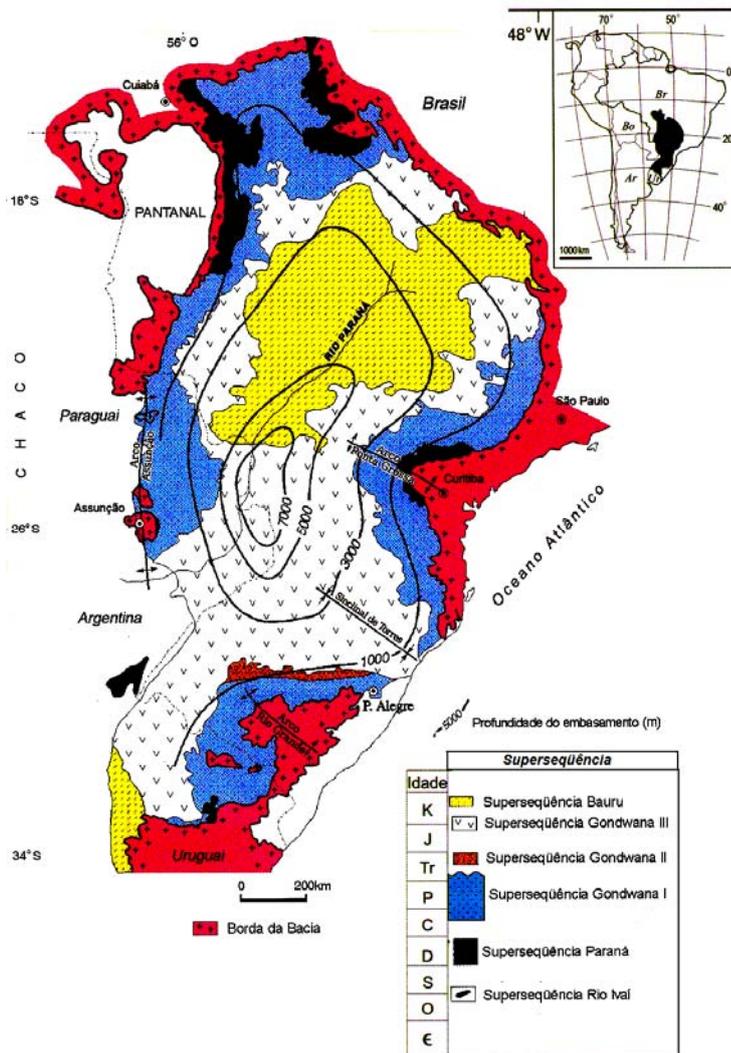


Figura 3: Mapa Geológico da Bacia do Paraná mostrando as áreas de ocorrência de suas seis unidades aloestratigráficas e idades relativas (Modificado de Milani *et alii*, 2007).

Contudo, esta Bacia não esteve isolada desde sua implantação, pois originou-se como um golfo aberto para o Panthalassa, tendo um fechamento progressivo a partir da evolução fanerozóica, até sua continentalização completa (Milani *et alii*, 2007).

Milani *et alii*, (*op. cit.*) estabeleceram uma divisão da referida Bacia em seis unidades aloestratigráficas de segunda ordem, ou supersequências, sendo que o registro total (incluindo os hiatos que separam as supersequências) abrange o intervalo de tempo 450-65 Ma.

As Supersequências Rio Ivaí (O-S), Paraná(D) e Gondwana I(Neo C- Eotri) constituem grandes ciclos transgressivos-regressivos de variação do nível de base, enquanto que Gondwana II, Gondwana III e Bauru documentam sucessões sedimentares continentais e rochas ígneas associadas.

A última incursão marinha na Bacia do Paraná ocorre aproximadamente na metade da Supersequência Gondwana I e está documentada nos sedimentos permianos da Formação Serra Alta.

A partir dos depósitos da Formação Teresina, iniciou-se uma progressiva continentalização, que culmina com os espessos depósitos eólicos da Formação Pirambóia.

Já a Supersequência Gondwana II constitui-se em uma unidade de ocorrência restrita à região central do Estado do Rio Grande do Sul, na qual verifica-se a presença de uma peculiar paleofauna de vertebrados, que tem sido um importante elemento de correlação com seqüências análogas na Argentina e na África (Milani *et alii*, 2007).

Esta similaridade do pacote sul-rio-grandense com os dos locais supracitados, influenciou hipóteses alternativas, como a de Zerfass (2003) que assume a sedimentação continental da região sul da América do Sul como sendo intimamente ligada a orogênese do Gondwanides (Figura 4), ao contrário da idéia tradicional, que relacionava o Triássico sul-rio-grandense à história sedimentar intracratônica da Bacia do Paraná.

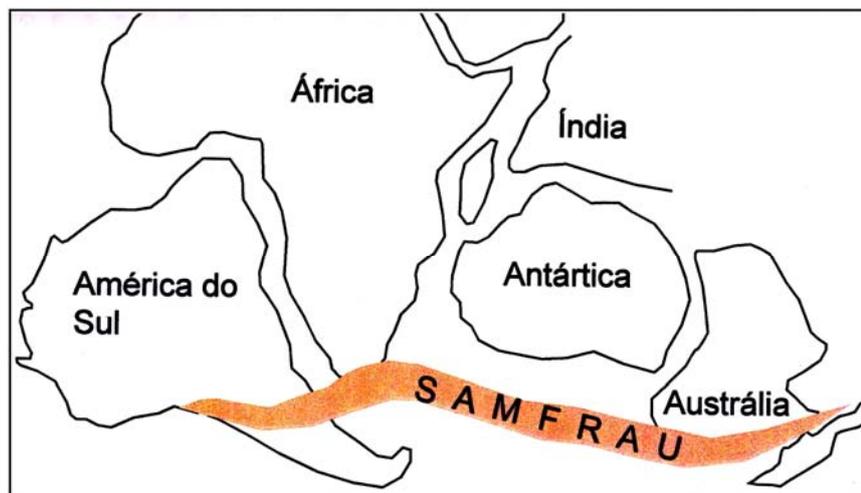


Figura 4: A interação entre a crosta do Pantalassa e a crosta continental do Gondwana produziu um cinturão, composto por um arco magmático e uma faixa de dobramentos, denominada cinturão Gondwanides. Esta designação segue a proposta inicial de Keidel (1917), contudo, na década de 1930, A. L. Dutoit redefiniu esta faixa orogênica, chamando-a de Samfrau (Zerfass, 2003).

De acordo com a nova hipótese, haveria duas fases de sedimentação para este período, (1) uma vasta bacia aluvial no Eotriássico, representadas pela Supersequência Sanga do Cabral (região sul-rio-grandense do Brasi e Uruguai) e pelas seqüências Talampampaia/Tarjados e porção basal dos depósitos de Puesto Viejo (Oeste argentino); (2) uma fase extensional, durante o Meso e Neotriássico, representada pelos depósitos das bacias de Ischigualasto e Cuyo (Oeste da Argentina), algumas pequenas bacias na Patagônia e Norte do Chile e a bacia intracratônica da região sul do Brasil (Supersequência Santa Maria). Estas bacias extensionais estariam diretamente associadas à

transtração do cinturão Gondwanides; Tanto as bacias do Chile e do Oeste da Argentina teriam se desenvolvido a partir do cisalhamento entre o Gondwanides e a plataforma sul-americana. Já as bacias extensionais do Rio grande do Sul (Brasil) e do sul da África foram geradas por zonas de cisalhamento mais distais ao sistema Gondwanides, atuando como zonas de acomodação (Zerfass *et alii*, 2003) (Fig. 5).

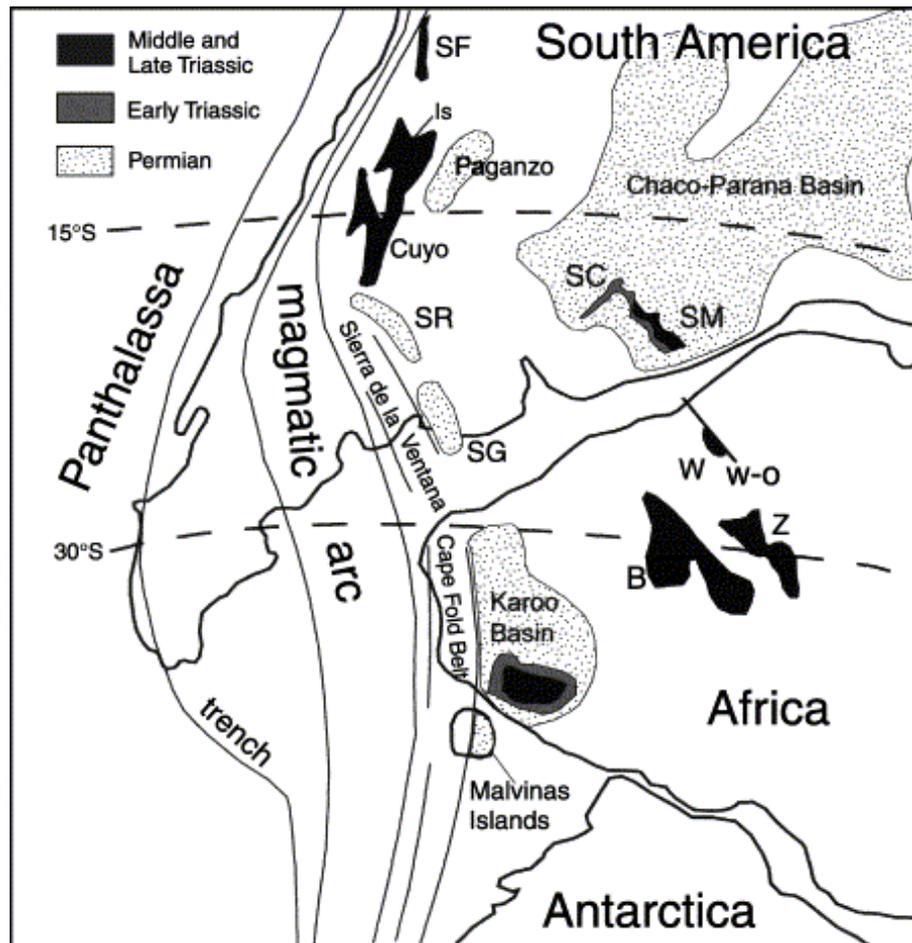


Figura 5. Modelo de geração, por influência tectônica do Cinturão Orogênico Gonwanides, das bacias triássicas da América do Sul e África. Retirado de Zerfass *et alii* 2003. Legendas. B= dep'ositos da regi~ao de Botswana; SC = Sanga do Cabral; SM = Santa Maria; Is = Bacia de Ischigualasto; SF = Bacias de San Felix, La Ternera, La Coipa, Cifuncho e Profeta; SG = Bacia de Sauce Grande; = SR = Bacia de San Rafael-Carapacha; W = Bacia de Waterberg; W-O = Falhamento de Waterberg-Omaruru; Z = Dep'ositos da regi~ao de Zambesi.

3.2. A litoestratigrafia do Triássico Sul-Rio-Grandense.

Um dos primeiros trabalhos de cunho estratigráfico sobre o Triássico sul-rio-grandense foi o de Huene & Stahlecker (1931) que especificaram as características geológicas das áreas fossilíferas de Santa Maria e São Pedro do Sul (Zerfass, 2003). Caracterizaram o espesso pacote de “red beds” (com cerca de 400m segundo os referidos autores) no qual estavam incluídos os fósseis de tetrápodes como “uma possante alternância de argilas vermelhas e arenitos vermelhos e claros, mais ou menos argilosos” (Beltrão & Neumaier 1968).

Para denominar este pacote, Huene & Stahlecker (1931) utilizaram a nomenclatura proposta por White (1908)⁴, em Santa Catarina, na qual todo o pacote de “red beds” era denominado “Camadas Vermelhas do Rio do Rasto”(Fig. 6).

Segundo Huene & Stahlecker (1931), as Camadas Vermelhas do Rio do Rastro, no Rio Grande do Sul, seriam divididas em dois membros: (1) inferior, afossilífero, com predominância de arenitos de origem fluvial, situada sobre a “Série Passa Dois” (embora não tenham observado este limite por falta de tempo). Este membro teria cerca de 300m de espessura, baseado em sondagens e afloraria principalmente no Leste do Estado; (2) superior, rico em tetrápodes fósseis - incluindo rincossáurios, parassúquios, saurísquios, cinodontes e dicinodontes - e crustáceos em suas camadas mais basais (com 40-50m de espessura). Mais para o topo (últimos 50m) passavam a ocorrer troncos silicificados de *Araucarioxylon* em uma matriz constituída por arenitos e argilitos fluviais e eólicos.

Huene & Stahlecker (1931) observaram ainda a existência de uma distinção entre as paleofaunas das localidades por eles estudadas; em São Pedro do Sul ocorria uma associação de cinodontes, dicinodontes e “parassúquios”(tecodontes), enquanto em Santa Maria predominariam os rincossáurios.

⁴ Este foi o primeiro trabalho sistemático sobre a estratigrafia das unidades que constituem a Bacia do Paraná no Estado de Santa Catarina. Foi apresentado sob a forma de um Relatório Final para a Comissão de Carvão daquele Estado, no qual foi definido o “Sistema Santa Catarina”, tendo como seção-tipo a área aflorante ao longo da via da Estrada Nova do Rio do Rasto, a qual liga os municípios de Lauro Muller e São Joaquim. Nesta proposta, houve a divisão do Sistema em três séries: Tubarão, Passa Dois e São Bento. A Série São Bento, era composta pelos pacotes denominados “Camadas Vermelhas do Rio do Rasto” em sua base (consideradas Triássicas em referência ao réptil *Scaphonyx fischeri*, encontrado em sedimentos igualmente avermelhados no estado do Rio Grande do Sul), Grês de São Bento (atualmente Formação Botucatu) e Eruptivas da Serra Geral” (Faccini, 1989). Morais Rego (1930), foi o primeiro autor a subdividir o Grupo Rio do Rasto em “Camadas Santa Maria” nos níveis superiores (devido à peculiaridade dos fósseis de vertebrados e das madeiras petrificadas atribuídas ao Triássico) e “Camadas Serrinha” logo abaixo. Subseqüentemente Gordon Jr. (1947) separou as “Camadas Santa Maria” das “Camadas do Rio do Rasto”.

Segundo Zerfass (1998) uma observação faciológica importante foi mencionada por Huene & Stahlecker: “A porção mais inferior é, em toda a parte, mais rica em arenitos que a superior”. (Beltrão, & Neumaier 1968. p. 42). Isto parece corresponder ao que, posteriormente, foi chamado de “fácies Passo das Tropas”, por Bortoluzzi (1974), sendo, portanto, interpretada como a primeira referência a esta unidade.

HUENE & STAHLERCKER 1931	
TR/Jur	Grês de São Bento (Fm. Botucatu)
<p>TRIÁSSICO</p> <p>SÉRIE SÃO BENTO</p>	<p>Camadas Vermelhas do Rio do Rasto (Fm. Santa Maria)</p> <p>Membro superior (<i>c/ fosseis</i>)</p> <p>Membro Inferior (<i>afossilifero</i>)</p>
P-T	
PERMIANO	<p>SÉRIE PASSA DOIS</p> <p>Estrada Nova</p> <p>Folhelhos de Irati</p>

Figura 6: Subdivisões das Séries Passa Dois e São Bento efetuada por Huene & Stahlecker (1931), conforme a proposta de White (1908). Modificado de Beltrão & Neumaier, 1968.

Posteriormente, outros autores limitaram a amplitude da Formação Santa Maria ao membro superior fossilífero de Huene & Stahlecker (*op. cit.*), enquanto o membro inferior passou a ter diversas denominações (Fig. 7).

von HUENE & Stahlecker (1931)	MAACK (1947)	DELANEY & GOÑI (1963)	GAMERMANN (1973)	BORTOLUZZI (1974)	ANDREIS, BOSSI, MONTARDO (1980)	FACCINI (1989)
Membro inferior (afossilífero) da Fm. ROSARIO DO SUL	Fm. Rio do Rasto	santa maria inf + Fm. RIO PARDO (Yaguari)	parte inferior da Fm. ROSÁRIO DO SUL	Fm. ROSÁRIO DO SUL s.s.	Fm. SANGA DO CABRAL	SEQUÊNCIA I

Figura 7: Algumas das diferentes denominações que foram dadas ao “Membro Inferior Afossilífero das Camadas Vermelhas do Rio do Rasto” de Huene & Stahlecker (1931). Assumiu-se aqui a interpretação de Lavina (1991), na qual o Membro Inferior e a Formação Rio Pardo de Delaney & Goñy (1963) corresponderiam a um mesmo

intervalo estratigráfico, sendo ambos um equivalente lateral da Formação Rio do Rasto. Modificado de Lavina, 1982.

Gordon Jr. (1947), a partir de observações geológicas feitas nos estados de Santa Catarina, Paraná e Rio Grande do Sul e de dados paleontológicos, propôs, pela primeira vez, a desvinculação das “Camadas Santa Maria” das do Rio do Rasto. A “Formação Rio do Rasto” ficou restrita ao permiano, subdividida em um membro superior (Morro Pelado) e outro inferior (Serrinha). No trabalho de Gordon Jr. (*op. cit.*) elevaram-se, pela primeira vez, as “Camadas de Santa Maria” à categoria de formação, com idade triássica e tendo ocorrência restrita ao Estado do Rio Grande do Sul, situando-se entre as Formações Estrada Nova e Botucatu (Zerfass, 2003).

GORDON JR. (1947)		
TRIÁSSICO	SÉRIE SÃO BENTO	Arenito Caiuá Fm. Serra Geral Arenito Botucatu
		Fm. Santa Maria (somente no RS)
PERMIANO	SÉRIE PASSA DOIS	Fm. Rio do Rasto
		Fm. Estrada Nova
		Folhelho Irati

Figura 8: Proposta Estratigráfica de Gordon Jr. (1947) para o pacote Permiano-Triássico no sul da Bacia do Paraná. Modificado de Faccini, 1989.

Alternativamente, Gamermann (1973) erigiu o termo Formação Rosário do Sul⁵, que, segundo o autor, “(...) compreende todas as camadas vermelhas que se situam entre as Formações Estrada Nova e Botucatu”(Gamermann, 1973, p. 5), sendo que tanto o seu contato inferior, com a Formação Estrada Nova, quanto o superior, com a Fm. Botucatu, seriam do tipo transicional (Fig. 9).

⁵A nomeação Rosário do Sul é relativo às melhores exposições (área tipo) localizada no município de Rosário do Sul.

	Gamermann 1973	Schneider <i>et alii.</i> 1974	Bortoluzzi 1974	Andreis, Bossi e Montardo 1980	Faccini 1989
Jurássico	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu	Botucatu S. s. ----- Mb. Caturrita	Fm. Botucatu	SEQ. IV Botucatu
213	FORMAÇÃO ROSÁRIO DO SUL 	Membro Santa Maria	FORMAÇÃO BOTUCATU Fm. SANTA MARIA Fácies Alemoa Fácies Passo das Tropas ----- Fm. Rosário do Sul s.s.	GRUPO ROSÁRIO DO SUL Fm. SANTA MARIA Fácies Alemoa Fácies Passo das Tropas Fm. Sanga do Cabral	SEQ. III Mata (inf.)
TRIÁSSICO		FORMAÇÃO ROSÁRIO DO SUL			SEQ. II Santa Maria
248		GRUPO PASSA DOIS <i>Rio do Rasto</i>	SEQ. I Rio do Rasto/ Sanga do Cabral		
Permiano					

Contatos:

----- gradacional
 _____ discordante

Figura 9: Quadro comparativo de cinco propostas estratigráficas referentes ao Triássico sul-rio-grandense. Gamermann (1973) relata como ausentes no RS as camadas do Rio do Rasto. Contudo Schneider assume o retorno das camadas Rio do Rasto, do Grupo Passa Dois, em sua coluna estratigráfica. Andreis *et alii.* (1980) fazem referência a um possível contato da base da Fm. Sanga do Cabral (que tinha idade compreendida entre Permiano Superior e Triássico Médio) com as camadas vermelhas da Fm. Rio do Rasto em furos de sondagem. Faccini (1989), a modelo dos autores supracitados, assume a presença da Fm. Rio do Rasto no Estado baseado na estratigrafia de Sequências. Modificado de Faccini, 1989.

Até o final da década de 80, os trabalhos eram todos baseados no paradigma da estratigrafia clássica, que tinha como objetivo a descrição e empilhamento das camadas de rocha, sem uma preocupação em reconhecer o processo de gênese ou o mecanismo de controle da deposição. Nesse contexto, freqüentemente eram correlacionados pacotes com litologias semelhantes, acreditando que pertenciam ao mesmo evento de sedimentação, quando na verdade não o eram. Isto gerou uma pluralidade de propostas, muitas vezes antagônicas, como é o caso da Bacia do Paraná que, até 1974, teve cerca de 25 colunas estratigráficas diferentes publicadas (Holz & Simões 2002).

Faccini (1989) foi o primeiro autor a propor um estudo do arcabouço da Bacia do Paraná sob o prisma da estratigrafia de seqüências⁶, que reconhecia o clima, tectônica, eustasia como fatores de

⁶ O ano de 1977 marcou o início da estratigrafia dinâmica, em uma série de artigos da Exxon Research Company que tinha a geração das seqüências sedimentares como globalmente controladas por fenômenos de eustasia, sendo

influência na sedimentação e buscava reconhecer os mecanismos e as causas da ciclicidade envolvidos na origem das seqüências deposicionais⁷ (Holz & Simões 2002). Em seu trabalho, Faccini (*op. cit.*) dividiu o pacote referente ao intervalo Neopermiano-Eocretáceo em quatro seqüências deposicionais, apresentadas (Fig. 9).

Tanto a Seqüência II como a III não foram consideradas correlacionáveis com outras unidades ocorrentes na Bacia do Paraná, principalmente no que se refere ao caso particular do seu conteúdo fossilífero.

Para a Seqüência I, Faccini (*op. cit.*) admitiu, diferentemente de Andreis *et. al.* (1980) que a Fm. Sanga do Cabral e a Fm. Rio do Rasto possuíam um contato gradacional. Além disso, considerou que a parte superior da Fm. Sanga do Cabral e a Formação Pirambóia detinham uma equivalência sedimentológica e temporal, apontando uma idade Triássico Inferior para as porções basais desta última nos estados de São Paulo e Paraná, tomando como base os fósseis ocorrentes no topo da Seqüência I.

A Seqüência II (Santa Maria) caracteriza-se pela presença de pelitos subaquosos vermelhos portadores de uma rica paleofauna de vertebrados, aos quais se interdigitam, na base e no topo, sedimentos arenosos, esbranquiçados, de origem fluvial. Essa seqüência abrange toda a Formação Santa Maria e a parte basal da Formação Caturrita (*sensu* Andreis *et alii*, 1980).

Já a Seqüência III, individualizada pela primeira vez como “Mata”, era constituída essencialmente por um conjunto de arenitos quartzosos, esbranquiçados, fluviais, contendo um notável registro de troncos silicificados. Bortoluzzi (1974) havia se referido à presença destes níveis com troncos, que eram inclusos por ele na porção inferior da Formação Botucatu (Fig. 9), sob a denominação de “Membro Caturrita” (Jurássico).

Posteriormente, Zetrfass (1998), a partir de estudos de fácies sedimentares, bioestratigrafia e petrologia sedimentar, na região de São Pedro do Sul (centro-oeste do Estado do Rio Grande do sul), subdividiu a Formação Santa Maria (*sensu* Gordon Jr. 1947)⁸ em três sucessões separadas por

correlacionáveis entre si. Autores subsequentes contestaram a eustasia como sendo o fator determinante da geração destas seqüências, advogando em prol da tectônica (Pitman, 1978; Watts, 1982; Hubbard *et alii*, 1985 e Miall, 1986). Esta discussão estendeu-se por toda a década de 1980, com os trabalhos da escola eustasista em 1988, marcando o nascimento oficial da estratigrafia de seqüências (Wilgus *et alii*, 1988). Só mais recentemente as duas escolas concordaram que tanto a tectônica como a eustasia são fatores que conferem, junto com o clima, a assinatura de uma bacia sedimentar (Holz & Simões 2002).

⁷ Uma seqüência deposicional é uma sucessão de estratos que possuem a mesma relação genética, sendo limitados, no topo e na base, por discordâncias e suas concordâncias relativas (Scherer *et al.* 2000).

⁸ A Justificativa de Zetrfass (*op. cit.*) na utilização de Formação Santa Maria no sentido empregado por Gordon Jr. (1947), é de que seu trabalho faz referência à sedimentação meso e neotriássica do Rio Grande do Sul, evitando a complexidade terminológica do intervalo estratigráfico em questão.

discordâncias erosivas (Fig. 10). Tanto a Sucessão 1, como a 2, seriam constituídas, respectivamente, em seu topo por níveis pelíticos do Membro Alemoa da Formação Santa Maria (Andreis *et al.* 1980; ou Fácies Alemoa *sensu* Bortoluzzi, 1974); e, em sua base, por níveis areníticos que corresponderiam ao Membro Passo das Tropas (Andreis *et al.* 1980; ou Fácies Passo das Tropas *sensu* Bortoluzzi, 1974).

Zerfass (2003) efetua algumas alterações em sua proposta de 1998 ao renomear as suas sucessões 1, 2 e 3 chamando-as de Sequência Santa Maria 1, 2 e 3, respectivamente. Estas três Sequências integrariam uma única Supersequência Santa Maria. Além disso, o referido autor ampliou a extensão temporal da Sequência Santa Maria 2 ao Noriano, que no trabalho de 1998 era restrita ao Carniano (Fig. 10).

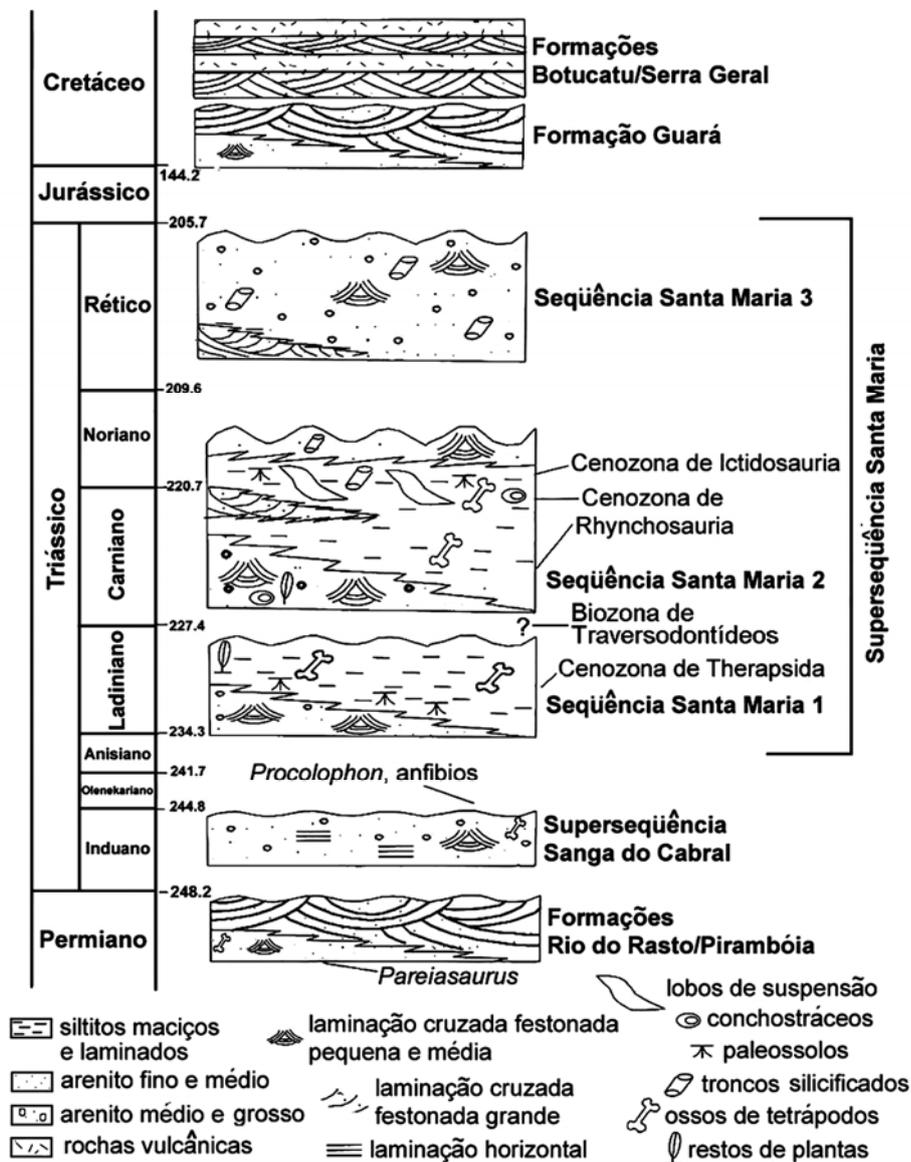


Figura 10. Cronoestratigrafia proposta para Mesozóico do sul do Brasil, associadas à bioestratigrafia proposta para o intervalo (modificado de Zerfass *et alii.*, 2003).

3.3. A Bioestratigrafia do Triássico Sul-Riograndense.

Barberena (1977) estabeleceu, pela primeira vez, uma zonação bioestratigráfica⁹ para a formação Santa Maria *sensu* Bortoluzzi (1974), percebendo que a área de Santa Maria diferencia-se substancialmente das de Pinheiros e Xiniquá¹⁰, em Candelária e São Pedro do Sul, Respectivamente, devido à presença exclusiva de rincossáurios em Santa Maria e de terápsidos dicinodontes em Xiniquá e Pinheiros. Neste trabalho três zonas-associação foram propostas:

- 1) *Rhynchocephalia*¹¹ (pertencente à secção-tipo da formação, na cidade de Santa Maria): rica paleofauna de rincossáurios e ausência de dicinodontes e raras ocorrências de cinodontes. Está fauna de tetrápodes estava exclusivamente contida na fácies Alemoa da Formação Santa Maria, entre as cotas de 90 a 115 m.
- 2) *Therapsida* (áreas de Pinheiro e Xiniquá)¹²: com abundância de terápsidos e tecodontes e ausência de rincossáurios;
- 3) *Dicrodium* (subjacente a segunda zona, na mesma área, relativo à fácies Passo das Tropas): representada por uma paleoflora dominada pelo gênero *Dicrodium*, além de crustáceos, insetos e restos de peixes, inexistindo registro de tetrápodes.

Um diagrama quantitativo, demonstrando os percentuais paleofaunísticos das localidades de Xiniquá¹³, Pinheiros e Santa Maria, efetuado pelo referido autor pode ser verificado na figura 11.

⁹A Bioestratigrafia, ramo da estratigrafia, classifica as camadas fossilíferas com base em caracteres paleontológicos (Mendes, 1982).

¹⁰ Beltrão (1965) refere como sendo impróprio o uso do nome Xiniquá, já que as ravinas fossilíferas situam-se em Rincão dos Colorados, após o Cerro de Xiniquá, mas por ser um termo internacionalmente conhecido, Barberena (1977) manteve seu uso.

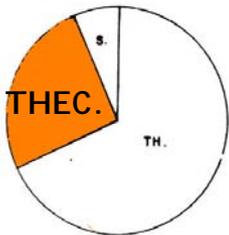
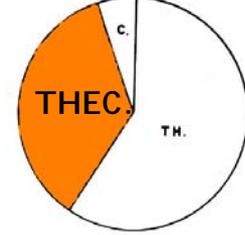
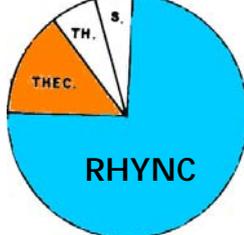
¹¹ Albert Günther (1867) realizou uma detalhada descrição do Tuatara (*Sphenodon*) criando a ordem dos Rhynchocephalia (uma terceira ordem dentro de SQUAMATA), que continha estes e os rincossáurios. Contudo, Osborn (1903) considerou os rincossáurios diferenciados, em nível de ordem, dos Rhynchocephalia, criando o táxon Rhynchosauria, separando-os dos *Sphenodon* (Langer e Schultz, 2000). Entretanto, somente com Benton (1983) é que consensualmente assumiu-se que os rincossáurios (pertencente a Archosauromorpha) não teriam relações especiais de parentesco com *Sphenodon* (um lepidosauromorpha) (Schultz, 1991).

¹² A Zona-Associação de *Therapsida* tinha como área-tipo a região de Pinheiros devido à maior abundância de jazigos e melhor preservação em relação à Xiniquá.

¹³ Até 1977, o conteúdo fossilífero da localidade de Xiniquá tinha sido descrito inteiramente por Huene (1935-1942).

UM NOVO REGISTRO DE *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (ARCHOSAURIFORME, PROTEROCHAMPSIDAE) PARA O TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE E CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SISTEMÁTICA DE PROTEROCHAMPSIDAE

Tiago Raugust, 15

TAFONOMIA	XINIQUÁ	PINHEIROS	SANTA MARIA
COTYLOSAURIA ¹⁴		<i>Candelaria barbouri</i> (Price, 1947).	
THERAPSIDA Anomodontia Diconodontia	- <i>Stahleckeria potens</i> (Huene, 1935); - <i>Dinodontosaurus turpior</i> (Huene, 1935); - <i>Dinodontosaurus tener</i> (Huene, 1935).	- <i>Jachalaria candelariensis</i> (Araújo e Gonzaga) ¹⁵ ; - <i>Dinodontosaurus turpior</i> (Huene, 1935); - <i>Barysoma lenzii</i> (Romer & Price, 1944).	
THERAPSIDA Theriodontia Cynodontia	- <i>Chiniquodon theotonicus</i> (Huene, 1936); - <i>Belesodon magnificus</i> (Huene, 1936); - <i>Traversodon stahleckeri</i> (Huene, 1936); - <i>Exaeretodon major</i> (Huene, 1936).	- <i>Chiniquodon</i> sp.; - <i>Belesodon</i> sp.; - <i>Massetognathus ochagaviae</i> (Barberena, 1974).	- <i>Therioherpeton cargini</i> (Bonaparte e Barberena, 1975); - <i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i> (Huene, 1928).
THECODONTIA	- <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (Huene, 1942); - <i>Prestosuchus loricatus</i> (Huene, 1942); - <i>Procerosuchus celer</i> (Huene, 1942).	Materiais ainda não descritos	- <i>Cerritosaurus binsfeldi</i> (Price, 1946); - <i>Hoplitosuchus raii</i> (Huene, 1942); - <i>Rauisuchus tiradentes</i> (Huene, 1942); - <i>Rhadinosuchus gracilis</i> (Huene, 1942).
SAURISCHIA	- <i>Spondylosoma absconditum</i> (Huene, 1942).	Provável ocorrência	- <i>Staurikosaurus pricei</i> (Colbert, 1970).
RHYNCHOCEPHALIA Rhynchosauridae			- <i>Scaphonyx fischeri</i> (Woodward, 1907).
PERCENTUAIS PALEOFAUNÍSTICOS			

¹⁴ Cotylosauria foi um grupamento originalmente proposto por Cope (1880). Em contrapartida, Olson (1947) eliminou esse termo de sua classificação, substituindo-o pela subclasse Parareptilia (composta pelas ordens Diadectia e Chelonia). Contudo, (Romer (1966) continuou a utilizar a nomenclatura Cotylosauria. Entretanto o termo Parareptilia voltou a ser retomada somente com as análises filogenéticas de autores como Gauthier *et al.*, 1988; Laurin & Reisz, 1995; Lee, 1995; deBraga & Rieppel, 1997; Modesto, 2000 e Berman *et al.*, 2000, que propõem um critério classificatório com base em homologies (Cisneros, 2006).

¹⁵ *Jachalaria candelariensis* foi citado indevidamente por Barberena (1977), pois estes materiais só foram descritos formalmente em 1980 por Araújo e Gonzaga. Além disso, este fóssil não ocorre na localidade de Pinheiros e sim nas proximidades do Cerro Botucaraí, num nível estratigráfico muito mais alto.

Figura 11: Quadro retirado de Barberena (1977) onde foi efetuada a primeira proposta de zonação bioestratigráfica para o Triássico da Formação Santa Maria.

Barberena (1977) aponta evidências em defesa de uma extensão lateral para as Zonas-associação de Therapsida e Rhynchocephalia, sendo que a *Zona-Associação de Dicroidium*, seria apenas local. Propôs também que os rincossáurios e dicinodontes nunca tivessem sido contemporâneos e que os primeiros estariam em um nível estratigráfico superior (ocupando a região mais alta da Formação Santa Maria) em comparação com a fauna de terápsidos. Huene (1935-1942) já havia postulado que os rincossáurios e dicinodontes não ocorriam juntos. Para aquele autor, no entanto, esta separação era “horizontal” (os dois táxons ocupavam diferentes áreas geográficas). Barberena (1977) demonstrou ainda que a ordem “Rhynchocephalia” era representada unicamente pela família Rhynchosauridae, sendo *Scaphonyx fischeri* a única espécie presente na Formação Santa Maria.

A fácies Passo das Tropas, por sua vez, que corresponde às camadas mais basais da Formação Santa Maria (Bortoluzzi, 1974) e continha a *Zona-Associação de Dicroidium*, teria conteúdo fóssilífero bastante diferenciado das outras Zonas-Associações propostas, como pode ser verificado na tabela abaixo (Fig. 12).

PLANTAS FÓSSEIS	INSETOS	CONCHOSTRÁCEOS	VERTEBRADOS
<i>Dicroidium sp.</i>			
<i>Bayera sp.</i>	<i>Sanctipaulus mendelsi</i>	<i>Lioestheria sp.</i>	Escamas e restos esqueléticos de peixes, ainda não descritos
<i>Thinnfeldia sp.</i>		<i>Pseudoestheria azambuja</i>	
<i>Sewardia sp.</i>	<i>Triassoblatta cargini</i>	<i>Estherina sp.</i>	
<i>Pachypteris sp.</i>		<i>Palaeolimnadia glenleensis</i>	
<i>Pteruchus sp.</i>			
<i>Zuberia sp.</i>			
<i>Stenorachis sp.</i>			
<i>Schizoneura sp.</i>			
<i>Samaropsis sp.</i>			
<i>Neocalamites sp.</i>			

Figura 12: Tabela que mostra o conteúdo paleontológico da *Zona-Associação Dicroidium* presente na fácies Passo das Tropas. Retirado de Barberena (1977).

A *Zona-Associação de Therapsida*, para Barberena (1977), indicava uma idade-réptil¹⁶ Chañareense Superior, na comparação com as paleofaunas argentinas; A mesma comparação sugeria que a *Zona-Associação de Rhynchocephalia* teria idade Ischigualatense (Triássico Superior).

Posteriormente, Barberena *et al.*, (1985), procurou refinar a sua zonação bioestratigráfica de 1977, através de um tratamento baseado no conceito de Faunas-Locais¹⁷, visto que a presença de diferentes grupamentos fósseis ocorria em afloramentos afastados uns dos outros, de forma localmente restrita, sendo difícil o traçado de bio-horizontes. Neste trabalho, utilizando o arcabouço litoestratigráfico de Andreis *et al.* (1980), os autores propuseram 7 faunas locais, das quais seis ocorriam no Rio Grande do Sul (a Fauna Local da Serra do Cadeado seria a única a ocorrer apenas no Estado do Paraná (Fig. 13).

As Faunas Locais propostas estão representadas na figura 13. A Fauna presente nas litologias da Formação Caturrita (portanto, a de nível estratigráfico mais alto) ocorria nas proximidades do Cerro Botucaraí, em Candelária e foi denominada de Fauna Local de Botucaraí. Já a Fauna local de Alemoa teria composição semelhante à da *Zona-Associação de Rhynchocephalia* (*sensu* Barberena, 1977), situando-se no topo dos sedimentos da Formação Santa Maria e sendo temporalmente situada do neochañareense ao eo-ischigualatense (baseado em opinião pessoal do autor, modificando sua proposta de 1977, referente à idade da Cenozona de *Rhynchocephalia*). Por seu turno, tanto a Fauna Local de Pinheiros, como a de Xiniquá, revelavam a presença da Cenozona¹⁸ de Therapsida (*sensu* Barberena, 1977), de idade Chañareense. Finalmente, a Fauna Local de Catuçaba estaria inclusa nos sedimentos correspondentes à Formação Sanga do Cabral (Eotriássico).

¹⁶ O sistema Triássico, tem esse nome baseado em um conjunto de rochas que foi subdividido em três partes, na Alemanha, denominadas Bunter (=Triássico Inferior, com sedimentação continental), Muschelkalk (Triássico Médio, marinho) e Keuper (=Triássico Superior, novamente continental), que correspondem, geocronologicamente, aos períodos Eo, Meso e Neotriássico (Schultz, 2005). Contudo, no que se refere à organização Geocronologia do Triássico, consta-se uma subdivisão totalmente baseada em invertebrados marinhos, principalmente amonóides e conodontes, por serem séries bem documentadas e com uma espessura sedimentar ampla. Nesse sentido, alternativamente, iniciou-se a utilização dos tetrápodes para fins de correlação devido a maior abundância e cosmopolitismos desse grupo presentes em estratos referentes a América do Sul, Antártica, África, Austrália, Ásia, Europa e América do Norte, sendo uma dessas propostas erigidas por Bonaparte (1966a, 1966b, 1967, 1973, 1985) ao utilizar um sistema de coarctação do triássico, o qual denominou de Idade-Ráptil.

¹⁷ Barberena *et al.* (1985) propôs o as Faunas-Locais segundo o conceito de Simpson (1971), onde a fauna-local traduz um conceito bioestratigráfico informal, que abrange a totalidade de espécies coletadas em algum afloramento ou conjunto de afloramentos, devendo representar elementos que viveram no mesmo tempo geológico e na mesma área, mas não devem representar a totalidade de fósseis de uma determinada unidade estratigráfica.

¹⁸ Barberena *et al.* (1985) usou pela primeira vez o termo “Cenozonas” para se referir às suas Zonas-Associações (Barberena, 1977).

	Andares	Idades réptil	Faunas Locais		Zonas Bio-estratigráficas	Unidades Litoestratigráficas		Cronoestratigrafia	
	Europa	Argentina	Brasil	Argentina	África do Sul	Brasil	Argentina	África do Sul	
T R I Á S S I C O	Rético								
	Noriano	Coloradense		La Esquina		Botucatu		Série	
	Carniano	Ischigualastense	Botucaraí	Ischigualasto		—?—?—?	Los Colorados	Stormberg	
	Ladiniano	Chañareense	Alemoa					Los Rastros	
			Chiniquá						
			Pinheiros	Los Chañares			Santa	Los Chañares	
	Anisiano					Maria			
Scitiano	Puestoviejense		Puesto Viejo	Cynognathus				Série	
		Catuçaba	Agua de Los Burros	Lystrosaurus	—?—?—?	Puesto Viejo		Beaufort Superior	
Permiano Superior	Tatariano								
		Aceguá		Daptocephalus		Rio do		Série	
		Serra do Cadeado		Cistecephalus		Rasto		Beaufort Inferior	

Figura 13: Quadro retirado de Barberena, *et al.* (1985) onde foram propostas 7 faunas locais dos quais apenas um não ocorria no Rio Grande do sul (*e.g.* a Fauna Local da Serra do Cadeado ocorria apenas no Estado do Paraná). Os referidos autores ao erigirem este conceito de Faunas Locais fizeram uso da coluna estratigráfica proposta por Andreis *et al.* (1980).

Schultz & Azevedo (1990) noticiaram a primeira ocorrência de um rincossáurio estratigraficamente abaixo da Fauna Local de Alemoa (*sensu* Barberena *et al.*, 1985). Este exemplar foi denominado de “Rincossauro de Mariante” sendo o primeiro exemplar do grupo dos rincossáurios relacionados à Fauna Local de Pinheiro/Chiniquá, por ter sido encontrado juntamente com restos de *Dinodontosaurus*. Entretanto, tratava-se de uma forma mais primitiva de rincossáurio, semelhante às formas afins do Triássico Médio (Ladiano) da África e Índia (Família Rhynchosauridae), diferente, portanto, dos rincossáurios que ocorrem na Fauna Local de Alemoa (da Família Hyperodapedontidae).

Azevedo *et al.* (1990), realizaram um estudo estatístico sobre o percentual dos táxons ocorrentes nas biozonas propostas por Barberena (1977). Para a Cenozona de Therapsida haveria: dicinodontes (61%), cinodontes (27%), tecodontes (11%), rincossáurios (0,7% = Rincossáurio de Mariante) e procolofonídeos (0,3%). Já a Fauna Local de Alemoa (Cenozona de *Rhynchocephalia*) teria: rincossáurios (92%), cinodontes (2,7%), tecodontes(4,9%) e dinossáurios (0,4%).

Scherer (1994), ao estudar a região de Candelária argumentou que a Fauna local de Botucaraí (Barberena *et alii*, 1985), representada pelos táxons *Jachaleria candelariensis*, *Proterochamposa nodosa*, *Scaphonyx sulcognathus*, *Exaeretodon sp.* e um dente de arcossáurio (Dornelles, 1990) poderia ser cindida em dois níveis distintos. Tanto o dicinodonte *Jachaleria candelariensis* como o dente de arcossáurio, ocorreriam em um novo nível superior (denominado Intervalo de *Jachaleria*)¹⁹; os outros três táxons, por sua vez, foram inclusos nos níveis superiores da Cenozona de Rhynchosauria²⁰.

Schultz (1995), com base nas diferenças taxonômicas existentes entre os vários afloramentos fossilíferos do Triássico do RS, propôs a possibilidade de existência de até 8 diferentes associações fossilíferas, listadas abaixo, da mais antiga para a mais recente, sendo seis delas baseadas em tetrápodes e as outras duas em paleofloras.

Associação 1 = *Procolophon* + anfíbios;

Associação 2 = Rincossauro de Mariante + Dicinodonte (indeterminado)

Associação 3 = Dicinodontes (*Dinodontosaurus* + outros) + cinodontes + tecodontes (rauisuquídeos e cerritosaurídeos), sem rincossáurios;

Associação 4 = Flora *Dicroidium* + restos de peixes;

Associação 5 = Rincossáurios (*Scaphonyx fischeri* + *Hyperodapedon*) + cinodontes (diferentes dos da ASSOCIAÇÃO 3) + tecodontes (fragmentos de ?rauisuquídeos) + dinossáurio (*Staurikosaurus*), sem dicinodontes;

Associação 6 = Rincossáurio (*Scaphonyx sulcognathus*) + cinodonte (*Exaeretodon*, exclusivo deste intervalo) + tecodonte (*Proterochamposa*, exclusivo deste intervalo);

Associação 7 = Dicinodonte *Jachaleria* (exclusivo deste intervalo) + dentes de dinossáurio (indeterminado);

Associação 8 = Flora de Coníferas.

A **Associação 1** (= Fauna Local Catuçaba *sensu* Barberena, 1985a), relacionava-se às litologias da Formação Sanga do Cabral, e as **Associações 2 , 3** (= Cenozona *Therapsida* de

¹⁹ O número diminuto de fósseis coletados para o intervalo de *Jachaleria* e a reduzida extensão lateral do afloramento em questão não satisfaziam as exigências do Código de Nomenclatura Estratigráfica para a proposição de um bio-horizonte formal. Desta forma, o Intervalo de *Jachaleria* foi proposto como uma unidade bioestratigráfica informal (Scherer, 1994).

²⁰ Neste trabalho também, utiliza-se, pela primeira vez, a nomeação Cenozona de “Rhynchosauria”, ao invés de Cenozona de *Rhynchocephalia*, já que o último caiu em desuso.

Barberena, 1977) **5**, **6** (= Cenozona *Rhynchocephalia* de Barberena, 1977) e **7** (= Intervalo de *Jachalera*) correspondem às litologias da Formação Santa Maria (*sensu* Andreis *et al.*, 1980).

Já a **Associação 4** (= Cenozona *Dicroidium* de Barberena, 1977) foi reconhecida em litologias que identificam o Membro Passo das Tropas. Contudo, Schultz (*op. cit.*) adverte que as litofácies que identificam o Membro Passo das Tropas ocorrem em vários pontos (onde não há a associação 4) podendo, assim, representar mais de um evento dentro do pacote pelítico do Membro Alemoa.

A **Associação 8** foi reconhecida em sedimentos atribuídos à Seqüência III (Mata, *sensu* Faccini, 1989). Contudo, há a ressalva da necessidade de uma definição da quantidade de níveis de troncos fósseis existentes e se a variação da composição em cada um destes níveis (sem uma correspondente variação faciológica) seria de caráter paleogeográfico ou se comporiam níveis estratigráficos diferentes.

Historicamente, todas as propostas bioestratigráficas colocavam, por correlação com o que ocorria na Argentina, a existência de um hiato entre as Cenozonas de Therapsida e Rhynchosauria. Abdala *et al.* (2001), ao se deterem na descrição de uma fauna peculiar, proveniente de dois novos afloramentos, especialmente do chamado Afloramento Schoenstadt, nos arredores da cidade de Santa Cruz do Sul, propuseram, com base na mesma, uma nova associação paleofaunística, denominada Biozona de Traversodontídeos, que viria preencher esta lacuna (Fig. 14). Esta nova fauna era dominada pela predominância maciça de cinodontes carnívoros e herbívoros, os quais comportavam cerca de 90% do conteúdo paleofaunístico, além de um único proterocampsídeo (que será descrito no presente trabalho) situação esta que não é apresentada em nenhuma outra localidade fóssilífera triássica do RS. Os materiais provenientes da Biozona de Traversodontídeos foram preliminarmente classificados em “Traversodontídeos dos tipos I, II, III, IV, e V”, além de Chiniquodontídeos. Os traversodontídeos de Tipo I e Tipo II mostraram-se semelhantes aos figurados para uma fauna do Triássico Médio de Madagascar, descrita por Flynn *et al.* (2000). Desta maneira, a similaridade entre as Faunas de Santa Cruz do Sul e Madagascar possibilitou a inferência de uma idade Ladiniana para esta nova fauna sul-americana. Entretanto, esta Cenozona restringe-se a apenas dois afloramentos, um em Santa Cruz do Sul e outro em Venâncio Aires, havendo a necessidade de um maior detalhamento bio, lito e cronoestratigráfico nas áreas aflorantes em questão, a fim de esclarecer se a associação em questão é realmente uma biozona distinta ou apenas uma variação lateral da Cenozona de Therapsida (Langer *et al.*, 2007).

Nesse sentido, Reichel *et al.* (2005) e Machado & Holz (2006) ressaltaram a semelhança verificada, tanto no padrão diagenético quanto na similaridade do sistema deposicional, entre os

afloramentos de Santa Cruz do Sul e de Venâncio Aires (que são, por sua vez, distintos dos demais afloramentos do pacote Meso-Neotriássico do RS). Com base nesses critérios, ambos os trabalhos corroboraram a proposta de Abdala *et al.*, (2001) de que os níveis que contem a Fauna da Biozona de Traversodontídeos são distintos dos demais, inclusive do ponto de vista litológico.

Outra discussão importante do trabalho de Abdala *et al.*, (2001) referiu-se à idade Eonorian atribuída ao Intervalo de *Jachaleria* por Scherer (1994). Segundo Abdala *et. al.* (2001), cálculos de estimativa da taxa de sedimentação da Formação Ischigualasto – que teria durado entre 1 e 4 m.a. – feitos por Rogers *et al.* (1993), restringiriam a datação daquela Formação ao Mesocarniano (e da Biozona de Rhynchosauria por correlação) e não ao Neocarniano, como apontavam trabalhos pretéritos. Uma vez que o dicinodonte *Jachaleria colorata* (da Argentina) ocorre em camadas transicionais entre as Formações Ischigualasto e Los Colorados, estas camadas teriam, então, uma provável idade Neocarniana (assim como o Intervalo de *Jachaleria*, no Brasil, por correlação).

M.y.	BIOSTRATIGRAPHY		LITHOSTRATIGRAPHY	
	Brazilian Triassic	Argentinian Triassic	Paraná Basin (Brazil)	Ischigualasto-Villa Union Basin (Argentina)
212	NORIAN	La Esquina		Los Colorados Formation
220				
	CARNIAN	<i>Jachaleria</i> Interval	Santa Maria Formation	Ischigualasto Formation
228		Rhynchosaur Biozone		
	LADINIAN	Traversodontid Biozone		Los Rastros Formation
234		<i>Dinodontosaurus</i> Biozone		

Figura 14: Quadro retirado de Abdala *et al.* (2001), e sua proposta da Biozona de Traversodontídeos.

Rubert *et al.* (2004), baseados em novas descobertas paleontológicas, propuseram um novo horizonte de correlação para a parte superior da Seqüência II de Faccini (=porção mediana da Formação Caturrita *sensu* Andreis *et. al.*, 1980), denominado Cenozona de Ictidiosauria (Fig. 15), que incluía e ampliava o Intervalo de *Jachaleria* de Scherer (1994). Nesses níveis, além dos já conhecidos materiais de *Jachaleria candelariensis* (Araújo & Gonzaga, 1980) e dos dentes de

arcossáurios indeterminados (Dornelles, 1992b), foram identificados o dinossáurio *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte *et. al.*, 1999), parte do *rostrum* de um fitossáurio (Kishlat & Lucas, 2003) e uma abundante fauna de microvertebrados, dominada por cinodontes ictidossáurios (especialmente *Riograndia guaibensis*) e esfenodontídeos (Ferigolo, 2000), além de um procolofonídeo avançado (*Soturnia caliodon*, Cisneros *et al.*, 2003).

PERÍODO	IDADE RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		CENOZONAS	LITOESTRATIGRAFIA		SEQUÊNCIA DEPOSICIONAL
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL
RÉTICO						MATA	III
		LA ESQUINA					
NORIANO	COLORADENSE				LOS COLORADOS		
CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	BOTUCARAI	CENOZONA DE ICTIDOSAURIA		CATURRITA	II
			ALEMOA	RHYNCHOSAURIA	ISCHIGUALASTO		
LADINIANO	CHAÑARENSE			Biozona de Traversodontídeos	LOS RASTROS	SANTA MARIA	
		LOS CHAÑARES	CHINIQUÁ	THERAPSIDA	LOS CHAÑARES		

Figura 15: Quadro retirado de Rubert *et. al.* (2004) no qual foi proposta a Cenozona de Ictidosauria, que substituiu, além de ampliar, o Intervalo de *Jachaleria* (*sensu* Scherer, 1994).

Os cinodontes presentes nesta nova Zona Associação, considerados como formas avançadas em relação às formas do final do Triássico e até mesmo do Eojurássico, assim como os esfenodontídeos, portadores de caracteres derivados compatíveis com formas Eojurássicas, apontam para uma idade Eonoriana para a Cenozona de Ictidosauria, tal como anteriormente advogada por Schultz *et al.* (2000) para o Intervalo de *Jachaleria*.

Schultz & Soares (2006) propuseram uma mudança nomenclatural para a Cenozona de Ictidosauria, por este ser um nome constituído com base em preceitos pré-cladísticos, alterando-o pra Cenozona de Mammaliomorpha.

Por fim, no que se refere ao que é figurado para a bioestratigrafia triássica do Rio Grande do Sul, através da compilação dos trabalhos de Barberena *et al.* (1993), Scherer (1994), Schultz (1995), Schultz *et. al.* (2000), Abdala *et al.* (2001), Rubert *et al.* (2004), e Schultz *et al.* (1994, 2006),

efetuada por Schultz & Langer (2007), é possível distinguir cinco distintas associações paleofaunísticas listadas abaixo, da mais recente para a mais antiga:

1. **Cenozona de Mammaliamorpha (Neotriássico).** (incluída na porção basal da Formação Caturrita *sensu* Andreis *et al.*, 1980 = porção superior da Sequência II de Faccini = porção superior da Sequência Santa Maria 2 de Zerfass, 2003). Os táxons atualmente conhecidos para esta Cenozona são:

- **Procolofonídeo:**

- *Soturnia caliodon* (Cisneros & Schultz., 2003).

- **Esfenodontídeo (Squamata):**

- *Clevosaurus brasiliensis* (Bonaparte & Sues 2006).

- **Dicinodonte:**

- *Jachaleria candelariensis* (Araújo & Gonzaga, 1980)

- **Cinodontes:**

- *Riograndia guaibensis* (Bonaparte *et al.*, 1999);
- *Irajatherium hernandezi* (Martinelli *et al.*, 2005);
- *Brasilodon quadrangularis* (Bonaparte *et al.*, 2003);
- *Brasilitherium riograndensis* (Bonaparte *et al.*, 2003).

Arcossáurios:

- Fitossáurio indet. (Kischlat & Lucas 2003);
- *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte *et al.*, 1999);
- *Unayasaurus tolentinoi* (Leal *et al.*, 2003);
- *Sacisaurus agudoensis* (Ferigolo & Langer 2006);
- Dentes de arcossáurios indeterminados (Dornelles, 1990).

2. **Cenozona de Rhynchosauria (Neotriássico - Carniano).** Inserida nos níveis referentes ao Membro Alemoa (Bortoluzzi, 1974) = base da Sequência II (Faccini, 1989) = porção média da Sequência Santa Maria 2 de Zerfass (2003). Inclui os táxons:

- **Rincossáurios (Arcossauromorfo):**

- *Hyperodapedon mariensis* (Tupi-Caldas, 1933);
- *H. sanjuanensis* (Sill, 1970);

- *H. huenei* (Langer & Schultz 2000);
- *Scaphonyx sulcognathus* (Azevedo & Schultz 1987);

-Arcosauriformes:

- *Proterochampsia nodosa* (Barberena, 1982);
- *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946);
- *Rhadinosuchus gracilis* (Huene, 1938);

-Arcossáurios:

- *Aetosauroides* sp. (Desojo & Baez 2005);
- *Rauisuchus tiradentes* (Huene, 1938);
- *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970);
- *Saturnalia tupiniquim* (Langer *et al.*, 1999);

-Cinodontes

- *Therioherpeton cagnini* (Bonaparte & Barberena 1975);
- *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena *et al.*, 1987) Bonaparte & Barberena, 2001;
- *Gomphodontosuchus brasiliensis* (Huene, 1928);
- *Exaeretodon riograndensis* (Abdala *et al.*, 2002);
- *Charruodon tetracuspидatus* (Abdala & Ribeiro 2000);

3. **Cenozona de Traversodontídeos (Mesotriássico = Neoladiniano - Eocarniano).** A Fauna representada nesta Cenozona inclui os seguintes táxons:

- Cinodontes:

- *Santacruzodon hopsoni* (Abdala & Ribeiro 2003);
- Traversodontídeos indet. (Abdala *et al.*, 2001);

-Dicinodonte:

- ? *Dinodontosaurus* (Schultz, obs pess.);

-Arcosauriforme:

- Proterochampsídeo indet. (Machado & Kishlat 2003; material descrito no presente trabalho como *Chanaresuchus bonapartei*)

4. **Cenozona de Therapsida (Mesotriássico – Eoladiniano).** Inserida em litogias que correspondem à base da Seqüência II de Faccini (1989) = base da Seqüência Santa Maria 1 de

Zerfass (2003). Esta Associação, também é conhecida como Zona de *Dinodontosaurus* (Barberena *et al.*, 1985 b; Abdala *et al.*, 2001) e os táxons a ela referidos:

- Procolofonídeo:

- *Candelaria barbouri* (Price, 1947);

-Dicinodontes:

- *Stahleckeria potens* (Huene, 1938);
- *Dinodontosaurus pedroanum* (Tupí-Caldas, 1933) (Romer, 1943);

-Cinodontes:

- *Massetognathus achagaviae* (Barberena, 1981);
- *Chiniquodon theotonicus* (Huene, 1938);
- *Traversodon stahleckeri* (Huene, 1938);
- *Luangwa sudamericana* (Abdala & Sá-Teixeira 2004);
- *Protheriodon estudianti* (Bonaparte *et al.*, 2006);

-Rincossáurio:

- Rincossauro de variante (Schultz & Azevedo 1990);

-Arcossauriforme:

- *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971);

-Arcossáurios:

- *Prestosuchus chiniquensis* (Huene, 1938);
- *Barberenasuchus brasiliensis* (Mattar, 1987);
- *Spondylosoma absconditum* (Huene, 1942).

Uma síntese litoestratigráfica e bioestratigráfica dos trabalhos sobre o pacote Meso-Neotriássico sul-riograndense, representando o estágio atual do conhecimento sobre este assunto, é apresentada abaixo (Fig.16).

UM NOVO REGISTRO DE *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (ARCHOSAURIFORME, PROTEROCHAMPSIDAE) PARA O TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE E CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SISTEMÁTICA DE PROTEROCHAMPSIDAE

Tiago Raugust, 26

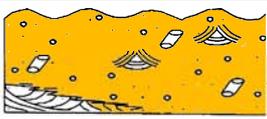
		Seqüências deposicionais		Bioestratigrafia		Litoestratigrafia	
		Zerfass (2003)	Faccini (1989)	Triássico Brasileiro	Triássico Argentino	Bacia do Paraná	Bacia Ischigualasto Villa Union
212 m.a.	Rético	 Seqüência Santa Maria 3	Seqüência III			Mata	
220 m.a.	Noriano	 Seqüência Santa Maria 2			La Esquina		Formação Los Colorados
228 m.a.	Carniano	 Seqüência Santa Maria 1	Seqüência II	Cenozona de Mammaliamorpha	La Chilca	Formação Caturrita	Formação Ischigualasto
				Cenozona de Rhynchosauria	Ischigualasto	Formação Santa Maria	
				Sub-zona de <i>Exaeretodon</i>			
				Sub-zona de <i>Hyperodapedon</i>			
234 m.a.	Ladiniano			Biozona de Traversodontideos			Formação Los Rastros
				Cenozona de Therapsida	Los Chañares		Formação Chañares

Figura 16. Síntese lito e bioestratigráfica do estágio atual do conhecimento do Triássico de Brasil e Argentina.

4. O REGISTRO DE PROTEROCAMPSÍDEOS NA BIOZONA DE TRAVERSODONTÍDEOS

O material UFRGS-PV0877-T, que será apresentado a seguir, foi diagnosticado preliminarmente um Rhadinosuchidae indeterminado (Machado & Kischlat, 2003), sendo que, na presente dissertação, o mesmo passa a ser identificado como *Chanaresuchus bonapartei*. O espécime em questão constitui-se no único registro de arcossauriformes para Biozona de Traversodontídeos até o presente momento e provem do afloramento Schoenstadt, em Santa Cruz do Sul.

Este afloramento (UTM SAD 69 - fuso 22J - 359794 E, 6709033 N) foi descoberto por C.L. Schultz e M.C. Langer, em 1995, na periferia daquele município, distante aproximadamente 150 Km da capital, Porto Alegre, (Fig. 17), à margem oeste da rodovia RS 287, em um terreno baldio, no loteamento Faxinal Velho, ao lado de um santuário religioso que lhe empresta o nome (Machado, *op. cit.*).

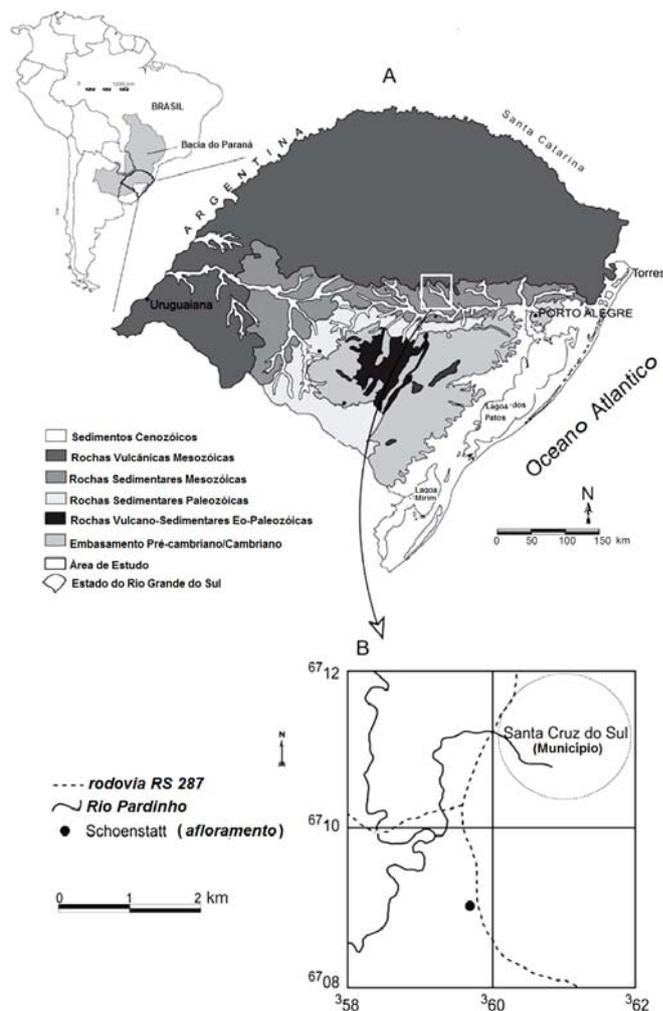


Figura 17: Modificado de Machado & Holz (2006); Localização do afloramento de Schoenstadt no mapa do Estado do Rio Grande do Sul.

Do ponto de vista bioestratinômico, o afloramento de Schoenstadt caracteriza-se pela ocorrência de uma acumulação de diversos restos esqueléticos, geralmente desarticulados, com predomínio de crânios e mandíbulas sobre os elementos de pós-crânio, em um nível pelítico de 10 m de largura, 20 m de comprimento e aproximadamente 5 m de altura (Machado & Holz, 2006). Estes autores verificaram que não há seleção nem orientação dos materiais que indicasse algum tipo de acumulação preferencial por transporte hidráulico, de modo que propuseram a hipótese de uma concentração biogênica (tanatocenose alóctone) para a localidade em questão. O afloramento de Schoenstadt teria sido um local onde predadores/necrófagos super-seletivos acumulavam as partes orgânicas menos nutritivas de suas presas, sendo esta hipótese apoiada pela discrepância numérica entre a quantidade de ossos da cintura escapular sobre a pélvica, bem como pela alta quantidade de sincrânios.

Já o paleoambiente foi interpretado (Machado & Holz, *op. cit.*) como sendo semelhante a um oásis mantido pela variação do nível freático que, quando estava mais alto, suportava a lâmina da água de um, onde paleofauna se concentrava para beber água e se alimentar da vegetação que crescia em seu entorno (Fig. 18).

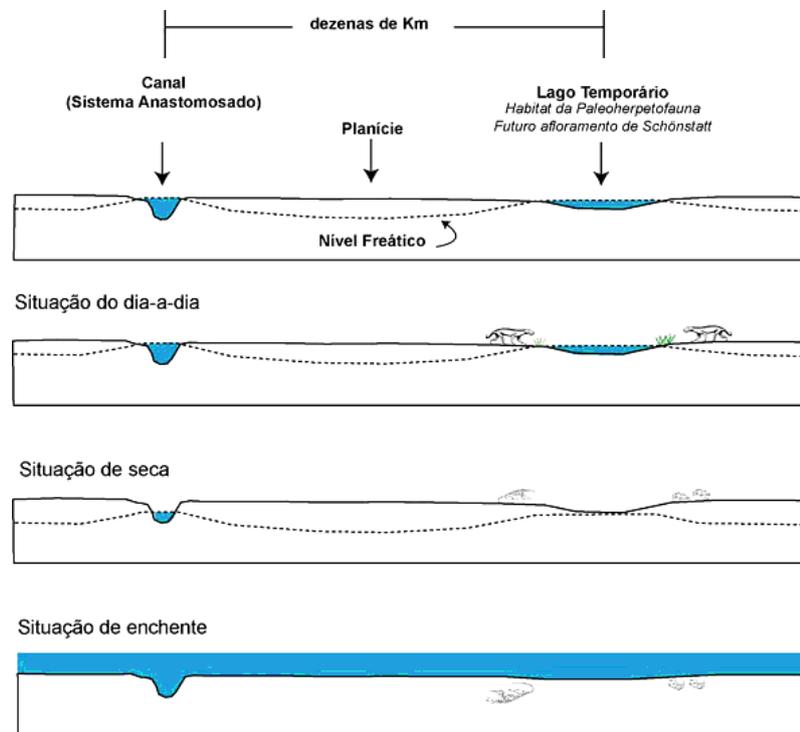


Figura 18: Retirado de Machado (2004). Modelo tafonômico proposto para a concentração fossilífera do afloramento Schonstadt. Após o soterramento, dava-se início a diagênese dos fósseis. Em épocas de nível freático normal, a calcitização era o processo mais comum de fossilização. Seguindo-se a este evento ao ocorrer um período de seca, onde o nível freático baixava novamente, ocorria a deposição de sílica sobre os ossos já carbonatados.

Um perfil geológico do afloramento de Schoenstadt foi levantado (Machado & Holz, *op. cit.*) no qual o pacote como um todo foi caracterizado como sendo uma associação de fácies de canal e planície de inundação. O pacote superior, que fica do leste da rodovia, característico de um sistema de canal, não foi estudado profundamente, uma vez que nele não foram encontrados fósseis até o momento (Fig. 19).

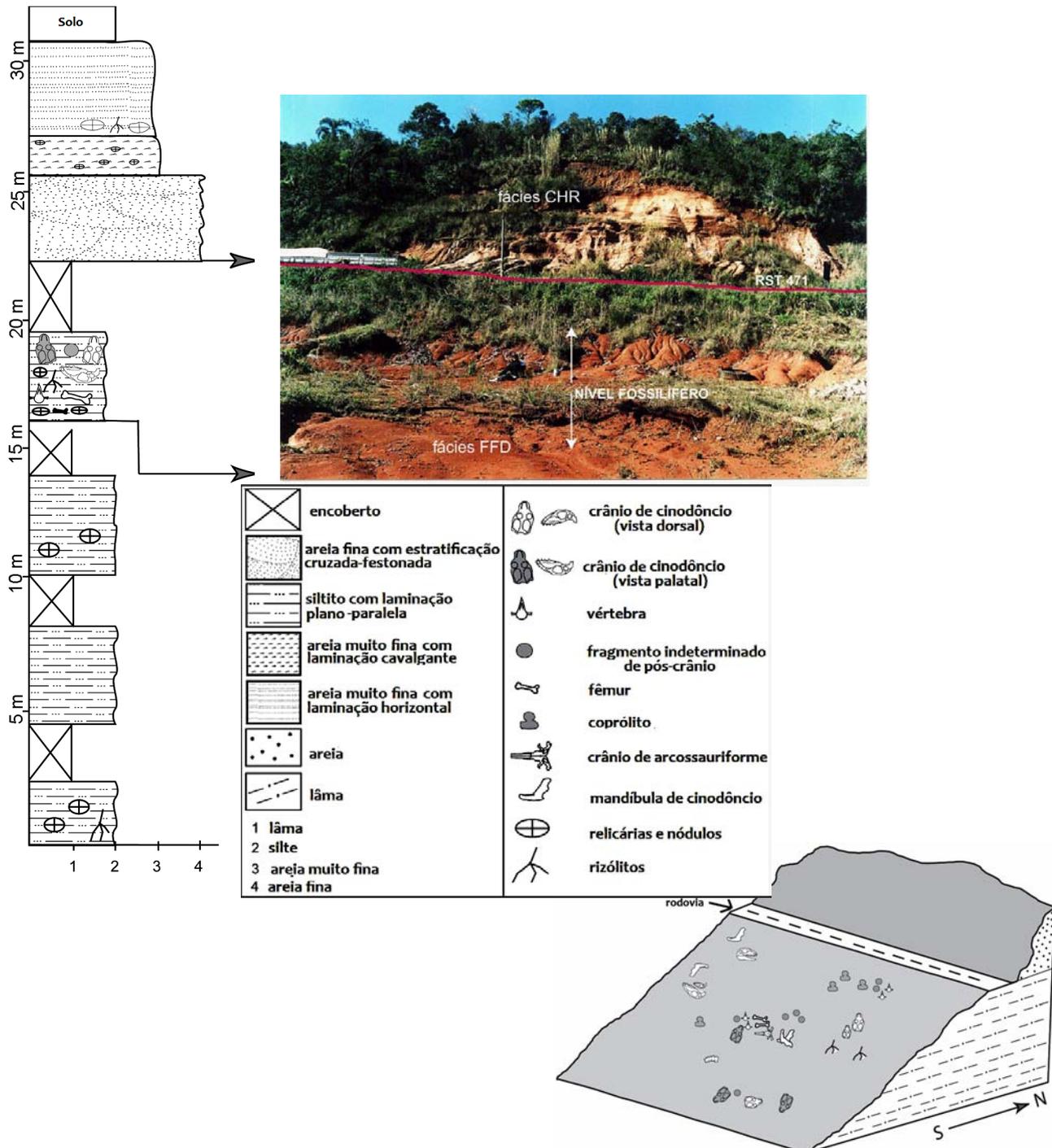


Figura 19: Modificado de Machado & Holz (2006). Perfil estratigráfico da localidade de Schoenstadt. A porção fossilífera é caracterizada por uma fácies FFD (planície de inundação distal) e superiormente, do outro lado da rodovia, por uma fácies CHR (canais fluviais anastomosados).

5. CONSIDERAÇÕES ACERCA DA SISTEMÁTICA DE PROTEROCHAMPSIDAE

Este capítulo objetiva discutir o sistema de classificação específica dos , através de uma abordagem histórica, desde o período pré-cladístico, bem como efetuar uma apresentação geral do grupo e seus integrantes.

Atualmente, a lista de táxons que integra o grupo dos (Familia Proterochampsidae, *sensu* Arcucci, 1996) é constituída pelos gêneros *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, *Proterochampsa*, *Rhadinosuchus* e *Tropidosuchus*. Além destes, dois outros táxons já foram - ou são, dependendo do autor considerado – pertencentes ao mesmo: *Acallosuchus* (*nomen nudum*) e *Elaphrosuchus* (*nomen incertae sedis*).

Dos táxons acima citados, quase todos estão representados apenas no Brasil (Rio Grande do Sul) e Argentina. Contudo, se assumirmos *Elaphrosuchus* e *Acallosuchus* como proterocampsídeos, amplia-se a distribuição geográfica do grupo à América do Norte e ao continente africano, respectivamente.

Da mesma forma, se considerarmos apenas as formas brasileiras e argentinas, a ocorrência de proterocampsídeos restringe-se ao Meso e Neotriássico. Porém, se *Elaphrosuchus* for aceito como membro do grupo, o registro do mesmo se expande para o Eotriássico.

Proterochampsidae é representado por formas quadrúpedes (Arcucci, 1996) possuidoras de caracteres cranianos que inferem a presença de hábitos semi-aquáticos (*e.g.* longirrostría, narinas e órbitas dorsalizadas, crânio achatado dorso-ventralmente). No Brasil, são registrados, na Bacia do Paraná (Formação Santa Maria), os táxons *Rhadinosuchus gracilis* (Huene, 1938), *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946), *Chanaresuchus* sp. (Dornelles, 1995) e *Proterochampsa nodosa* (Barberena, 1982). *Rhadinosuchus*, *Cerritosarus* e *Proterochampsa* têm ocorrência restrita à Cenozona de Rhynchosauria, enquanto que *Chanaresuchus* ocorre nas Cenozonas de Therapsida e de Traversodontídeos.

Na Argentina (Bacia de Ischigualasto), documenta-se *Proterochampsa barrionuevoi* (Reig, 1959) na Formação Ischigualasto, enquanto *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971), *Gualosuchus reigi* (Romer, 1971) e *Tropidosuchus* (Arcucci, 1990) ocorrem na formação Los Chañares.(Fig. 38). Sendo que há também um registro de *Chanaresuchus* para a Formação Ischigualasto (Carniano) (Sill *et al.*, 1994).

PERÍODO	ASSOCIAÇÕES PALEOFAUNÍSTICAS		LITOESTRATIGRAFIA	
	ARGENTINA	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL
Z		CENOZONA DE ICTIDOSAURIA	LOS COLORADOS	CATURRITA
LADINIANO CARNIANO	<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> ISCHIGUALASTO <i>Chanaresuchus bonapartei</i>	<i>Proterochampsia nodosa</i> RHYNCHOSAURIA <i>Cerritosaurus binsfeldi</i> <i>Rhadinosuchus gracilis</i>	SCHIGUALASTO	SANTA MARIA
		Bioz. Traversodontídeos <i>Chanaresuchus bonapartei</i>	LOS RASTROS	
LADINIANO	LOS CHAÑARES <i>Gualosuchus reigi</i> <i>Chanaresuchus bonapartei</i> <i>Tropidosuchus romeri</i>	THERAPSIDA <i>Chanaresuchus sp</i>	LOS CHAÑARES	

Figura 20: Tabela estratigráfica modificada de Rubert & Schultz (2004) mostrando a distribuição bioestratigráfica dos ao longo do Triássico do Brasil e Argentina.

A maior parte dos materiais referidos aos proterocampsídeos é composta por crânio, sendo que tanto *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus romeri*, e *Cerritosaurus binsfeldi*, possuem esqueleto pós-craniano descritos. Contudo, na maioria dos trabalhos filogenéticos sobre as interrelações dos arcossauriformes, são utilizados caracteres referentes à descrição de Romer (1972) sobre o pós-crânio de *Chanaresuchus*.

5.1. Histórico - pré-cladística – dos proterocampsídeos

O primeiro proterocampsídeo listado na literatura foi *Rhadinosuchus gracilis* em um trabalho de Huene (1938) que o incluiu dentro da família Rauisuchidae, pertencente a superfamília Stagonolepoidea da ordem Pseudosuchia²¹.

Price (1946) ao descrever *Cerritosaurus binsfeldi*, incluiu este táxon dentro da ordem Pseudosuchia, em uma família inominada, por sua vez mantendo *Rhadinosuchus gracilis* dentro da família Rauisuchidae. Price (*op. cit.*) tomou como base o sistema classificatório figurado em Huene (1938) que é semelhante ao de Huene (1942), mas sem a superfamília Stagonolepoidea, presente nas propostas anteriores de Huene (Quadro 1).

Price (1946)	
Ordem pseudosuchia	<u>FAMÍLIA Stagonolepidae</u> :? <i>Hoplitosuchus raii</i>
	<u>FAMÍLIA Rauisuchidae</u> : <i>Rauisuchus tiradentes</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> , <i>Prestosuchus loricatus</i> , <i>Rhadinosuchus gracilis</i>
	? FAMÍLIA: <i>Procerosuchus celer</i>
	? FAMÍLIA: <i>Cerritosaurus binsfeldi</i>

Quadro 1: Esquema classificatório adotado por Price na descrição de *Cerritosaurus binsfeldi* em 1946.

Contudo, a primeira proposta de agrupamento que se aproximou do que se compreende atualmente por proterocampsídeos, foi a de Hoffstetter (1955) que criou a família Rhadinosuchidae (Quadro 2), a qual incluía *Rhadinosuchus* (Huene, 1938) e *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946). Hoffstetter (*op. cit.*) ressalta que o primeiro, possivelmente, seria sinônimo do segundo.

²¹ Colbert (1952) utilizou arranjo semelhante ao de Huene (1938), referindo-se a *Rhadinosuchus* como um pseudosúquio dentro de Thecodontia sem identificar, entretanto, a quais categorias estes nomes se referiam

Hoffstetter (1955)			
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Pseudosuchia	SUPER-FAMÍLIA Proterosuchoidea	FAMÍLIA Proterosuchidae “ Erytrosuchidae
		SUPER-FAMÍLIA Elachistosuchoidea	FAMÍLIA Elachistosuchidae (Huene, manuscr.)
		SUPER-FAMÍLIA Stagonolepoidea	FAMÍLIA Aetosauridae (Baur, 1887) “ Stagonolepidae (Huene, 1911) “ Desmotosuchidae “ Rausuchidae (Huene, 1942)
		SUPER-FAMÍLIA Ornithosuchoidea	FAMÍLIA Euparkeriidae (Huene, 1920) “ Ornithosuchidae “ Scleromochilidae “ ? Stegomosuchidae “ Rhadinosuchidae fam. Nov.
		SUPER-FAMÍLIA Sphenosuchoidea	FAMÍLIA Sphenosuchidae “ Pedeticodauridae
	SUBORDEM Phytosauria		FAMÍLIA Phytosauridae (Jaeger, 1828) Lydekker 1888 (= Belodontidae Baur, 1886)

Quadro 2. Esquema da sistemática proposta por Hoffstetter (1955) na proposta da família Rhadinosuchidae.

Huene (1956)²² voltou a posicionar *Cerritosaurus* dentro da Família Rausuchidae, descartando a família Rhadinosuchidae de Hoffstetter. De outro modo, Romer (1956) incluiu *Cerritosaurus* e, com dúvida, *Rhadinosuchus*, dentro da família Ornithosuchidae (Quadro 3) também não fazendo uso da família Rhadinosuchidae.

Romer (1956)			
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia (Pelycosimia)	FAMÍLIA Eythrosuchidae (Proterosuchidae)	
	SUBORDEM Pseudosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae	
		“ Ornithosuchidae	
		“ Sphenosuchidae	
	“ Scleromochlidae		
	“ Aetosauridae		
	“ Stagonolepidae		
SUBORDEM Parasuchia (Phytosauria)	FAMÍLIA Phytosauridae		

Quadro 3. Proposta classificatória da Subclasse Archosauria (Ordem thecodontia) de Romer (1956) o qual coloca *Cerritosaurus* e duvidosamente *Rhadinosuchus* na família Ornithosuchidae.

²² Reig (1961) em um trabalho sobre a posição sistemática da família Rausuchidae mencionou que a concepção utilizada por Huene (1956) foi confusa e teve diversos problemas, por mesclar um critério de classificação icnológico com categorias sistemáticas estritamente zoológicas, agrupando as três famílias Stagonolepidae, Rausuchidae e Aeosauridae na superfamília Chirotherioidea (termo icnológico).

Reig (1958), ao descrever *P. barrionuevoi*, propôs apenas uma diagnose genérica para *Proterochampsia*, interpretando-o como um “réptil crocodilóide de grande tamanho” pertencente à subordem Protosuchia, sendo incluído em uma nova família, sem denominação, que era distinta da que agrupava os gêneros *Protosuchus*, *Erytrochampsia* e *Notochampsia*.

Pouco depois, Reig (1961) retorna a utilizar a família Rhadinosuchidae de Hoffstetter (1955) apesar de os sistemas classificatórios de ambos serem diferentes (Quadro 4). Para Reig (*op. cit.*) os representantes argentinos da ordem Thecodontia eram compostos por *Aetosauroides scagliai*, *Argentinosuchus*, *Saurosuchus galilei*, *Cuyosuchus huenei*, *Chirotherium bairdi*, *Rigalites ischigualastensis*; *Steomosuchidae?*, *Ocoyuntaia arquata*, *Parabatrachopus argentina*. Entretanto este autor não incluiu o táxon *Proterochampsia barrionuevoi* a esta lista por atribuí-lo a ordem Crocodilia.

Reig (1961)		
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia	FAMÍLIA Proterosuchidae Huene, 1908-1914. “ Erytrosuchidae Watson, 1917 “ Garjainiidae Ochev, 1958 “ VjushKoviidae Huene, 1960
	SUBORDEM Ornithosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae Huene, 1920 “ Ornithosuchidae Huene, 1908-14 “ Erpetosuchidae Huene, 19 “ Rhadinosuchidae Hoffstetter, 1955 “ Raiusuchidae Huene, 1942 “ Stegomosuchidae Huene, 1922 “ Scleromochilidae, Huene, 1914 “ Sphenosuchidae, Huene, 1922. “ Pedeticodauridae, van Hoepen, 1915 “ Elachistosuchidae Huene, 1956
	SUBORDEM Desmotosuchia	FAMÍLIA Aetosauridae Baur, 1887 “ Stagonolepidae Agassiz, 1843
	SUBORDEM Parasuchia	FAMÍLIA Phytosauridae Lydekker, 1888

Quadro 4. Utilização da família Rhadinosuchidae (Hofstetter, 1955) por Reig (1961). Reig (*op. cit.*) também inclui *P. barrionuevoi* (Reig, 1958) na ordem Crocodilia.

Bonaparte (1975) relata que Orlov *et al.* (1964) alternativamente chegou a incluir *Cerritosaururs binsfeldi* dentro da família Ornithosuchidae, junto a outras formas como *Euparkeria*, *Ornithosuchus*, *Browniella*, *Parringtonia*, *Mandasuchus*, *Teleocrater*, *Erpetosuchus*, *Saltoposuchus* e *Hesperosuchus*.

Sill (1967) ao apresentar novos materiais de *P. barrionuevoi*, erigiu a família Proterochampsidae, com base nesta única espécie (conceito monoespecífico). Nesse mesmo trabalho, Sill (*op. cit.*) relacionou a família Proterochampsidae com a origem dos crocodilianos, à modelo do que Reig (1958, 1961) já tinha feito com o gênero *Proterochampsia*. Sill (*op. cit.*) criou ainda uma subordem, denominada Archaeosuchia, que abarcava as famílias Notochampsidae (*Notochampsia* e *Erythrochampsia*) e Proterochampsidae, ambas pertencentes à ordem Crocodilia.

Vale ressaltar, com base no exposto, que primeira proposição formal de uma família Proterochampsidae coube a William Sill e não a Romer (1966), como registra a bibliografia. Ocorreu que os dois trabalhos foram escritos na mesma época e Romer (*op. cit.*) adotou, em seu manuscrito de 1966, a família Proterochampsidae, tal como proposta por Sill. Contudo, o trabalho deste último autor acabou sendo publicado apenas no ano seguinte (Sill, 1967).

Além disso, Romer (*op. cit.*) também inclui *Cerritosaurus binsfeldi* e duvidosamente *Rhadinosuchus gracilis* dentro da família Erpetosuchidae (Subordem Pseudosuchia) (Quadro 5).

Romer (1966)		
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia	FAMÍLIA Chasmatosauridae " Erithrosuchidae
	SUBORDEM Pseudosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae " Erpetosuchidae (<i>Cerritosaurus</i> , <i>?Rhadinosuchus</i> , entre outros) " Teleocrateridae " Elachistosuchidae " Prestosuchidae
	SUBORDEM Aetosauria	FAMÍLIA Aetosauridae (Stagonolepidae)
	SUBORDEM Phytosauria	FAMÍLIA Phytosauridae

Quadro 5. Proposta classificatória de Romer (1966) que interpreta *Cerritosaurus* e *Rhadinosuchus* como componentes dos Pseudosuchia, e adota o sistema classificatório apresentado subsequentemente por Sill (1967) de *Proterochampsia barrionuevoi* na ordem Crocodilia (família Proterochampsidae, subordem Archaeosuchia).

Bonaparte (1970) propôs a família Cerritosauridae, que baseava-se apenas em *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946, sugerindo que esta poderia ter antecedido a família Proterochampsidae (Sill, 1967). Desse modo, as duas famílias estariam ligadas à origem dos crocodilos, semelhante ao que propusera Sill (1967) para Proterochampsidae. No mesmo trabalho, Bonaparte (1970) referiu-se a *Rhadinosuchus gracilis* como um táxon de categoria incerta, mas apontando que caracteres da região pré-orbital, além da mandíbula e seu tamanho, sugeriam afinidades com *Cerritosaurus*.

Em 1971 duas novas propostas na avaliação dos foram publicadas por Bonaparte e Romer.

Bonaparte (1971) criou a infraordem Proterochampsia (Quadro 6), composta pelas famílias Proterochampsidae (*Proterochampsia barrionuevoi*) e Cerritosauridae (*Cerritosaurus binsfeldi*). Proterochampsia seria composto por formas adaptadas ao ambiente aquático, tendo *Cerritosaurus* como o começo desta linha adaptativa, que culminaria em *Proterochampsia*. No mesmo trabalho, o autor apresentou uma ilustração (ver fig. 48 de Bonaparte, 1971, neste trabalho) na qual estão incluídos os três espécimes que, segundo ele, representariam a família Cerritosauridae. Um deles era o próprio holótipo de *Cerritosaurus binsfeldi*, enquanto os dois outros eram materiais que pertenceriam a gêneros indeterminados da Fauna de Los Chañares. Ao que parece, seriam os mesmos exemplares que foram diagnosticados como *Gualosuchus* e *Chanaresuchus bonapartei* por Romer (1971).

Bonaparte (1971)			
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia		FAMÍLIA Proterosuchidae
			FAMÍLIA Erythrosuchidae
	SUBORDEM Pseudosuchia	Infraordem Ornithosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae
			“ Ornithosuchidae
			“ Rausuchidae?”
			“ Pallisteriidae?
			“ Teleocrateridae?
			“ Scleromochliidae?
		Infraordem Sphenosuchia	FAMÍLIA Triasolestidae
			“ Sphenosuchidae
	Infraordem Proterochampsia	FAMÍLIA Cerritosauridae	
		“ Proterochampsidae	
SUBORDEM Aetosauria		FAMÍLIA Stagonolepidiidae	
SUBORDEM Parasuchia		FAMÍLIA Phytosauridae	

Quadro 6. Esquema classificatório de Bonaparte (1971) e sua preposição da infraordem Proterochampsia.

Romer (1971), apresentou dois novos táxons, *Gualosuchus reigi* e *Chanaresuchus bonapartei* e optou por ampliar a composição original da família Proterochampsidae (Sill, 1967), incluindo nesta, além de *Proterochampsia barrionuevoi*, *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946) e os novos táxons por ele descritos.

Posteriormente, em 1972b, Romer adicionou, com dúvidas, também o táxon *Procerosuchus* (Huene 1938)²³ e *Rhadinosuchus gracilis* (Huene, 1938) à família Proterochampsidae.

Além disso, Romer (1971), observou que Proterochampsidae teria um mosaico de caracteres derivados e primitivos. Exemplos do primeiro tipo seriam: posição dorsal das narinas, perda do pós-frontal e do forame parietal, estrutura da porção anterior do palato e uma avançada estrutura mandibular. Por outro lado, caracteres conservadores incluiriam – por exemplo - o pequeno tamanho da abertura anterorbital, a posição posterior do *suspensorium*, a presença de uma articulação basipterigóide e a retenção da vacuidade interpterigóide e de dentículos palatais.

Romer (*op. cit.*) ao comentar o trabalho de Charing & Reig (1970) a respeito da filogenia de proterossúquios, cita que dos 27 caracteres apresentados, pelo menos cinco deles são modificados em Proterochampsidae, já que estes últimos mostram:

- ausência do pós-frontal e forame pineal;
- posição não-terminal das narinas externas;
- presença de uma tênue projeção posterior do esquamosal, que ultrapassa a cabeça do quadrado (presente, entretanto em *Chasmatosaurus*);
- formação de um incipiente palato secundário;
- que a presença ou ausência do epipterigóide é desconhecida.

Por outro lado, em diversos outros aspectos, de acordo com Romer (*op. cit.*), os caracteres listados por Charig & Reig (*op. cit.*) mostram similaridades entre Proterochampsidae e Proterosuchia:

- presença de um pós-parietal medial;
- presença de um pré-frontal bem desenvolvido;
- presença de um parietal curto e largo;
- pré-maxila exclui a maxila na constituição da borda da narina externa;
- tamanho moderado da vacuidade anterorbital;
- fenestra dorsotemporal marcadamente dorsalizada;
- fenestra ventrotemporal com borda posterior em forma de “V”;
- pequeno desenvolvimento da cápsula ótica;

²³ *Procerosuchus celer* foi originalmente interpretado por Huene (1936a, 1936b, 1938) como um Pseudosuchia. Em trabalhos posteriores, este táxon foi assumido como um provável integrante da família Ornithosuchidae (Romer, 1956) ou da família Prestosuchidae (Romer, 1966). Mais recentemente, há uma tendência em interpretá-lo como integrante da família Raurisuchidae (e.g., Huene 1956, Krebs 1965, Krebs 1976, Chatterjee 1985, Carrol 1988).

- articulação da mandíbula bem atrás do côndilo mandibular;
- vacuidade interpterigóidea presente;
- dentes marginais mais ou menos isodontes;
- inserção dentária subtecodonte.

A esta longa lista de caracteres primitivos Romer (*op. cit.*) ainda adicionou a presença de uma articulação basipterigóide, e retenção de dentículos palatais, e com base em todas estas características, considerou que seria mais coerente o posicionamento da família Proterochampsidae dentro de Proterosuchia.

O citado autor argumentou ainda que, exceto pelo aparato nasal, seriam necessárias pequenas mudanças para transformar *Chasmatosaurus* em um proterocampsídeo (*eg.* redução da curvatura ventral do focinho, perda do pós-frontal e modificação da porção posterior da mandíbula). Sendo assim, considerou a possibilidade de que os proterocampsídeos tenham descendido de um ancestral proterossúquio semelhante à *Chasmatosaurus*,²⁴ refutando pretéritas relações com crocodilomorfos²⁵ ou fitossáurios²⁶. Ainda no mesmo trabalho, Romer (1971) não viu evidências significativas para suportar a relação de qualquer Proterochampsidae com os crocodilomorfos, pois os primeiros, na melhor das hipóteses, portavam caracteres que estão presentes em antecessores remotos de Crocodilia mas que também são observáveis em ancestrais tecodontes de um modo geral. Assumi que o único caráter que embasaria uma relação crocodiliana para o grupo seria a presença de um palato secundário ainda pouco desenvolvido; mas pensava ser provável que o desenvolvimento desta estrutura fosse um paralelismo com os ancestrais diretos dos crocodilianos, por representar uma especialização para o hábito de vida anfíbio.

Bonaparte (1978; conforme Barberena, 1982) baseado em características diferenciais existentes na altura da região temporal, ornamentações e tamanho das dimensões cranianas, manteve a família Proterochampsidae baseada apenas em *Proterochampsia barrionuevoi*, mas propôs uma nova combinação para a composição da Família Cerritosauridae, ao incluir nesta, além de *Cerritosaurus*, os táxons *Chanaresuchus* e *Gualosuchus*. Barberena (1982) referiu ainda que

²⁴ Walker (1968), semelhantemente, já havia avaliado semelhanças entre *Cerritosaurus* e *Chasmatosaurus*, relacionando *Cerritosaurus* aos crocodilomorfos.

²⁵ Reig (1959, 1961), Romer (1966), Bonaparte (1967), e Sill (1967, 1968) relacionaram *Proterochampsia* à origem dos crocodilianos.

²⁶ Walker (1968, 1970) relacionou *Proterochampsia* aos fitossáurios.

Bonaparte (1978) acreditava que estes quatro gêneros provavelmente teriam derivado da família Proterosuchidae (Subordem Proterosuchia).

Barberena (1982) apresentou um novo espécime de *Proterochampsia* (*P. nodosa*) para a Bacia do Paraná (Formação Santa Maria), Triássico Superior (Carniano), Cenozona de Rhynchosauria. Neste trabalho, Barberena (1982) divergiu de Bonaparte (1978) quanto à evolução do grupo, argumentando que, estratigraficamente, *Cerritosaurus* integraria níveis mais superiores do que *Gualosuchus* e *Chanaresuchus*, não podendo ser, neste caso, viável a caracterização deste táxon com um ancestral, mas sim como uma forma conservadora, estruturalmente próxima ao ancestral comum de Cerritosauridae e Proterochampsidae. Dessa forma, o referido autor considerou a família Cerritosauridae constituída apenas por *Cerritosaurus* e a família Proterochampsidae composta por *Gualosuchus-Chanaresuchus-Proterochampsia*. Esta última família, em sua avaliação, apresentava uma progressiva adaptação ao ambiente aquático, sendo o gênero *Proterochampsia* o representante que refletiria o maior grau de adaptação desta linhagem nesse aspecto.

Em 1982a, Bonaparte (Quadro 7) expandiu a abrangência da infraordem Proterochampsia (Bonaparte, 1971) ao incluir nesta a família Proterosuchidae.

Bonaparte (1982a)			
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia	Infraordem Proterochampsia	FAMÍLIA Proterosuchidae “ Cerritosauridae “ Proterochampsidae
		Infraordem Rausuchia	FAMÍLIA Erythrosuchidae “ Rausuchidae
	SUBORDEM Pseudosuchia		FAMÍLIA Euparkeriidae “ Ornithosuchidae “ Lagosuchidae “ Scleromochlidae
	SUBORDEM Sphenosuchia		FAMÍLIA Trialestidae “ Sphenosuchidae “ Erpetosuchidae
	SUBORDEM Aetosauria (Desmotosuchia)		FAMÍLIA Doswelliidae “ Stagonolepididae
	SUBORDEM Phytosauria (Parasuchia)		FAMÍLIA Phytosauridae

Quadro 7. Proposta de Bonaparte (1982a) onde há a ampliação da composição da infraordem Proterochampsia, e também da família Cerritosauridae.

Bonaparte (1984) (Quadro 8) reutilizou, semelhantemente ao que fora proposto por este mesmo autor em 1971, a Infraordem Proterochampsia restringida apenas às famílias Proterochampsidae (Sill, 1967) e Cerritosauridae. Contudo, utilizou esta última com um sentido ampliado (*sensu* Bonaparte 1978, 1982^a). Além disso, propôs o reposicionamento da infraordem Proterochampsia para dentro da subordem Erythrosuchia, que era caracterizada por ser constituída por “primitivos tecodontes quadrúpedes, de tarso crurotarsal e planígrados, sem uma tendência ao bipedalismo”.

Bonaparte (1984)				
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia		FAMÍLIA	Proterosuchidae
	SUBORDEM Erythrosuchia	Infraordem Rausuchia	FAMÍLIA	Erythrosuchidae
			“	Rausuchidae
		Infraordem Proterochampsia	FAMÍLIA	Cerritosauridae
		“	Proterochampsidae	

Quadro 8. Proposta de Bonaparte (1984) o qual fez alterações sugeridas preteritamente por ele no trabalho de 1982. Acreditava que a família Rausuchidae derivava de Erythrosuchidae, baseado no que é sugerido por Romer (1972b) e Sill (1974).

5.2. A questão da monofilia de proterocampsídeos e sua composição.

Alguns integrantes de Proterochampsidae foram relacionados à linhagem dos fitossáurios (Walker, 1968, 1970) e crocodilianos (Reig, 1958, 1961; Romer 1966; Bonaparte 1967; Sill 1967, 1968). Romer (1971) ao contrário, pensava que os Proterochampsidae derivavam de um “ancestral Proterosuchia”, sendo que Cruickshank (1979), em seu estudo baseado na evolução do tornozelo de arcossáurios primitivos aliou *Chanaresuchus* a *Euparkeria*. Entretanto Chatterjee (1982, p. 319) criticou o estudo de Cruickshank (*op. cit.*) mencionando que a região da articulação astrágalo-calcâneo mostra-se muito fragmentada em *Chanaresuchus*, colocando em questão a proposta de Cruickshank.

Com o a aplicação de metodologias cladísticas ao grupo dos arcossauriformes (Gauthier, 1984, 1986; Benton, 1999, 2004; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Jull, 1994; Gower & Wilkinson, 1996) observou-se uma tendência no posicionamento filogenético de proterocampsídeos como grupo-irmão do clado Archosauria (grupo-coronal). Assim sendo, o clado pró-*Proterochampsia* foi denominado de Proterochampsidae²⁷.

Arcucci (1990), ao descrever a forma argentina *Tropidosuchus romeri* da formação Los Chañares, assumiu o grupo Proterochampsidae como sendo constituído por *Cerritosaurus*, *Gualosuchus*, *Chanaresuchus* e *Tropidosuchus*, alterando o conceito original de Sill (1967), tal como fizera Romer (1971, 1972b), ao reunir outros gêneros dentro da família Proterochampsidae.

Existem também as formas tradicionalmente não tratadas como proterocampsídeos, mas que são passíveis de um tratamento filogenético dentro deste universo. Kishlat (1996) sugere a interpretação de *Elaphrosuchus rubidgei* (Broom, 1946) como um possível Proterochampsidae (ver discussão no capítulo 6.8 deste trabalho), o que estenderia a distribuição do grupo ao Eotriássico (Grupo Beaufort, Formação Balfour, Série Palinglloof, localidade Barendskraa, Zona de Lystrosaurus).

Além de *Elaphrosuchus*, seria necessário verificar a validade do táxon *Acallosuchus rectori* (Murry, P. A. & Long, R. A., 1989) apontado como um possível proterocampsídeo do Grupo Chinle, Membro Blue Mesa (Neotriássico-Carniano superior) do Arizona.

²⁷ A composição do clado Proterochampsidae varia conforme o autor. Para Gauthier (1984) o mesmo era representado pelos gêneros *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* e *Proterochampsia*. Sereno (1990) citou estes mesmos gêneros, com exceção de *Cerritosaurus* (mas não especificou em que outro agrupamento este estaria incluído), enquanto Sereno & Arcucci (1991) adicionaram mais um proterocampsídeo (na época ainda indeterminado, mas possivelmente *Tropidosuchus*, que ainda estava sob preparação) como membro deste clado.

Nesse sentido, há uma tendência na aceitação da hipótese da monofilia de Proterochampsidae (e.g.. Arcucci, 1989; Benton & Clark, 1988; Kischlat & Schultz, 1999; Kischlat, 1999). Contudo, deve-se buscar uma melhor resolução quanto à composição deste clado, bem como da ontogenia dos seus integrantes (já que alguns destes podem vir a ser reconhecidos apenas como estágios juvenis de outros táxons).

Além disso, deve ser ressaltado que, até o presente momento, nenhum tratamento filogenético testável para o grupo interno (*ingroup*) de Proterochampsidae foi efetuado e, nas análises acerca dos arcossauriformes, o clado Proterochampsidae não comportou a totalidade das formas preteritamente referidas a ele (as espécies brasileiras *Rhadinosuchus gracilis* e *Proterochampsia nodosa*, por exemplo, mostram-se preteridas nessas análises).

5.3. Os Proteocampsídeos dentro do universo cladístico.

Gauthier (1984) e Gauthier *et alii* (1988) propõem o nome “Archosauriformes” para o clado constituído por Proterosuchia, Erytrosuchia e Proterochampsia (Fig. 21); neste trabalho de 1984 observa-se que o autor utilizou o nome Proterochampsia para se referir aos gêneros *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* e *Proterochampsia*, colocando-os como o grupo-irmão de Archosauria²⁸, baseado em oito sinapomorfias pós-cranianas (as quais, em trabalhos posteriores, mostraram-se também presentes em outros arcossauriformes).

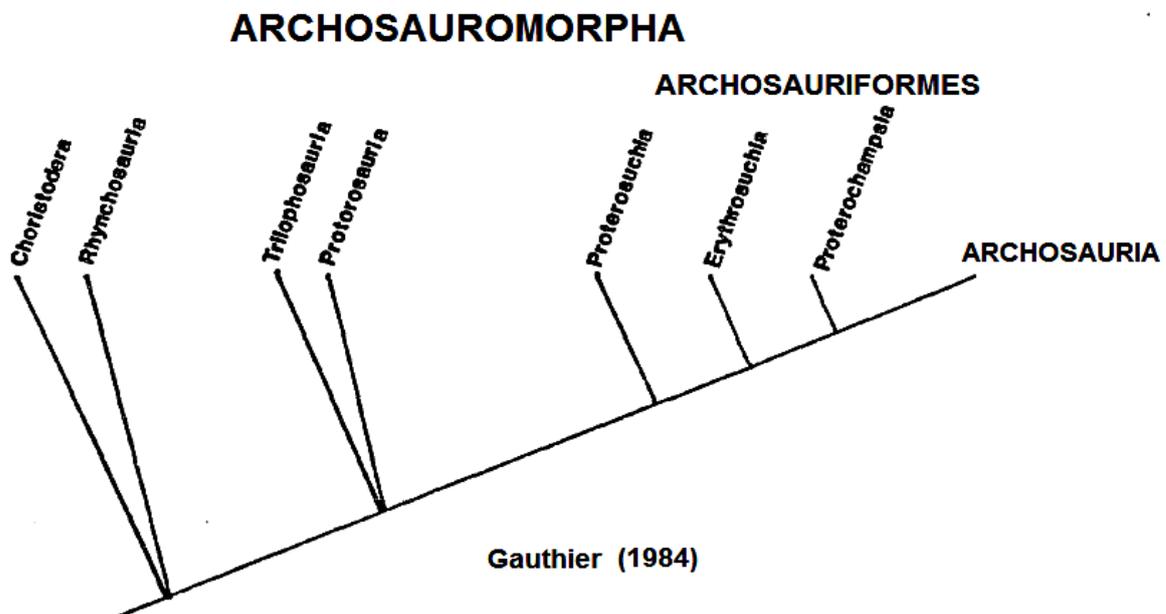


Figura 21. Cladograma apresentado por Gauthier (1984) e a proposta de Archosauriformes.

Benton & Norman (1988) listaram 8 sinapomorfias na caracterização de Proterochampsidae, sendo estas: (1) crânio muito baixo; (2) narinas externas fendiformes; (3) fenestra anterorbital pequena e posteriormente situada; (4) perda de posfrontais (paralelismo com Crocodylia); (5) crista occipital em forma de V; (6) fenestra mandibular lateral grande; (7) dígitos dos pés III e IV finos, e II é mais robusto; (8) metatarsal V é reduzido a um “tubérculo” sem falanges

²⁸ Gauthier (1984, 1986) inaugurou o conceito de Archosauria (grupo-coronal = *sensu strictu*) como sendo o clado referente aos táxons descendentes do mais recente antecessor comum das aves e dos crocodilos. Segundo Kishlat (1996) esta idéia, onde se adota um sentido mais amplo para Archosauria (incluindo os proterossúquios) e um mais restrito (que inclui somente o ancestral mais recente de crocodilianos e aves) é uma das propostas mais aplicadas no momento, o que levou diversos autores a tratarem sob o mesmo nome dois agrupamentos: “arcossáurios ancestrais” (*early archosaurs*) e os “arcossáurios estritos” (*crown-group archosaurs*), ou Archosauria *lato sensu* e Archosauria *strictu sensu*.

Tropidosuchus) possuiriam uma fileira de osteodermas mediais, enquanto *Euparkeria* e, possivelmente, *Cerritosaurus*, possuiriam fileiras de osteodermas paramediais.

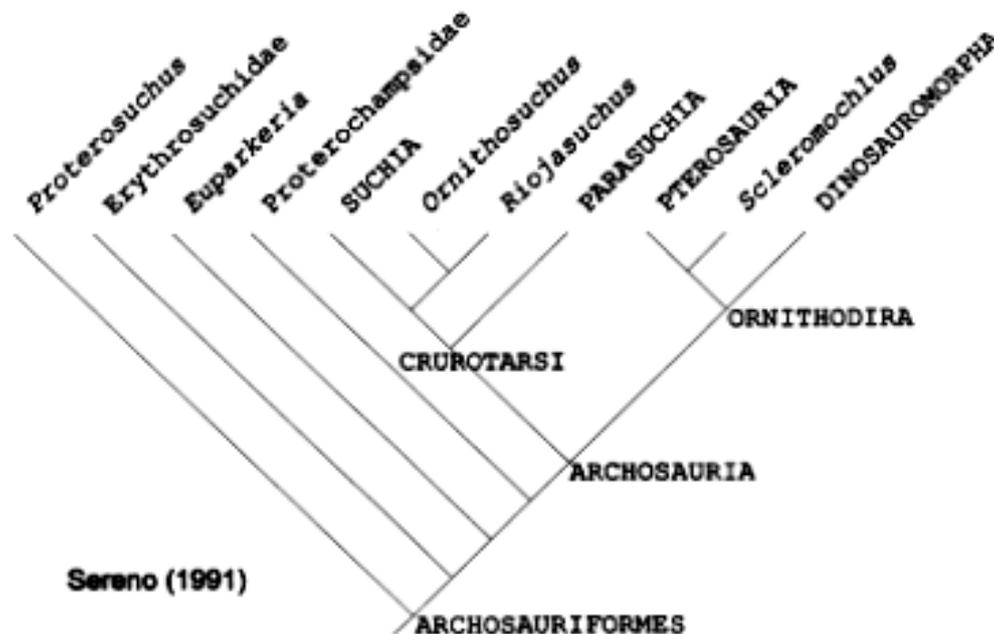


Figura 24. Cladograma de Sereno (1991) e a resolução do clado Crurotarsi.

Contudo, Parrish (1993) relata que a ausência do forame parietal, assinalada como uma sinapomorfia de proterocampsídeos e arcossaurios, também está presente em eritrossúquidas. No mesmo trabalho, aquele autor listou apenas dois caracteres na união de Proterochampsidae com os demais acoossáurios (*strictu sensu*) sendo a primeira delas inédita: (1) Entrada da artéria carótida interna pelo forame que se situa no basiesfenóide, lateral ao processo basipterigóide, por oposição à condição plesiomórfica de Amniota, onde a carótida interna entra pelo basiesfenóide em sua superfície ventral, através do processo basipterigóide (Fig. 25); (2) ausência de intercentros vertebrais pós-axiais (baseado em Gauthier, 1986).

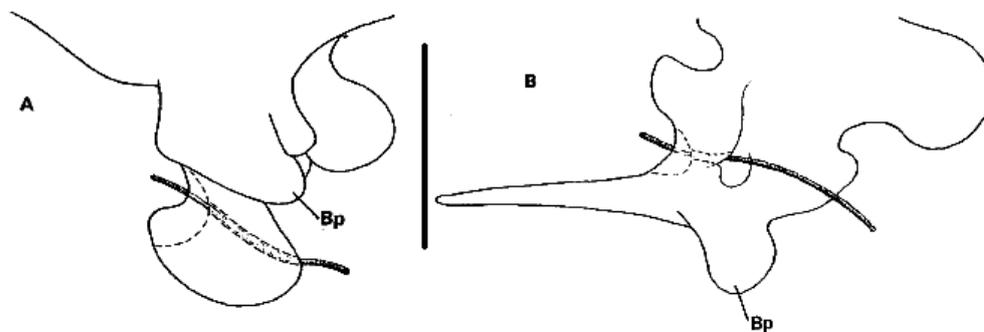


Figura 25. Retirado de Parrish (1993). A. condição plesiomórfica para Archosauriformes, onde a entrada para a carótida interna posiciona-se lateralmente e ventralmente ao processo basipterigóide. B, caráter derivado de Proterochampsidae e Archosauria, com a entrada da artéria dorsal e lateral ao processo basipterigóide.

Gauthier (1994) (Fig. 26) inclui novamente, como anteriormente fizera Benton & Clark (1988), o gênero *Doswellia* em sua análise, o que acabou gerando uma politomia em parte do clado Archosauriformes. Contudo, não é apresentada nenhuma matriz de dados para a verificação de quais caracteres foram responsáveis por esta distribuição. Colocou, também, *Trilophosaurus* como grupo irmão de arcossauriformes ao invés dos protorossáurios.

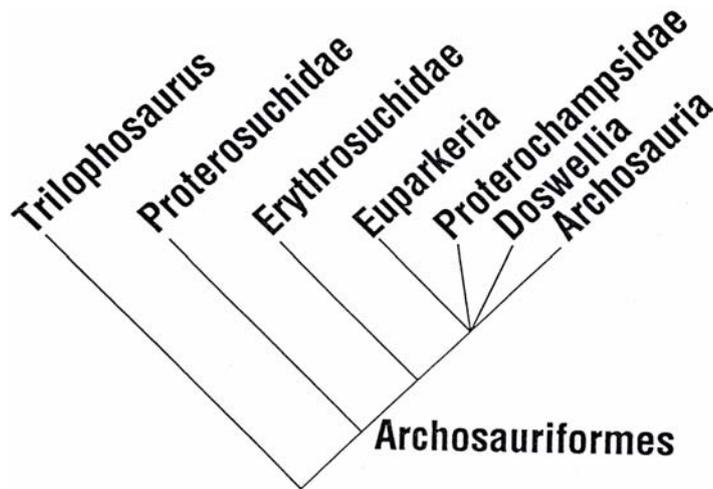


Figura 26. Relações filogenéticas entre os arcossauriformes. Retirado de Gauthier, 1994.

Jull (1994) (Fig. 27), ao revisar diversos trabalhos que tratavam das relações entre arcossáurios (*e.g.*, Gauthier 1986; Gauthier *et al.* 1988; Benton & Clark 1988; Benton 1990; Sereno 1990, e Parrish 1993) e dinossáurios basais (Novas 1992; Sereno & Novas 1992), utilizou *Youngina*, *Prolacerta* e Rhynchosauria como grupos-externos, julgou o caráter “pélvis notavelmente trirradiada” para Archosauria (grupo-coronal *sensu* Benton & Clark, 1988) como pouco efetivo, e opinou que *Chanaresuchus* teria apenas uma fileira de osteodermos mediais, como afirmara anteriormente Sereno (1991), acrescentando que nem clavículas ou interclavículas foram encontradas nos espécimes atribuídos a este gênero.

Jull (*op. cit.*) avaliou ainda que *Gualosuchus* seria o único gênero, dentro de Proterochampsidae, a possuir a fenestra antorbital em uma depressão, colocando este caráter (fossa antorbital em conexão com a fenestra antorbital) como duvidoso (?) para Proterochampsidae. Verificou também que o caráter “a ausência de forame parietal” (*sensu* Benton & Clark, 1988) utilizada na união de Proterochampsidae + Archosauria (clado coronal), também era constatado em *Euparkeria*. E que o caráter “dígito V reduzido a um tubérculo sem falanges” listado por Benton & Norman (1988) é compartilhado não somente por Proterochampsidae, mas também ocorre em *Gracilisuchus* + Pterosauria + dinosauriformes (exceto *Herrerasaurus* e, com dúvidas, em

Lagosuchus). Além disso, Jull (*op. cit.*) interpretou ainda que o caráter “ausência do pós-frontal³²” em Proterochampsídeos, está também presente em pterossáurios, Crocodylomorpha e em todo o clado Ornithodira (com dúvidas para *Lagosuchus*).

Finalmente, Jull (1994) lista as seguintes sinapomorfias na união de Proterochampsia com os demais arcossáurios : (1) ausência de intercentros pós-axiais³³; (2) faces crurais contíguas no astrágalo; (3) Exoccipital e opistótico fusionados; (4) comprimento do dígito V do pé menor que o do dígito I .

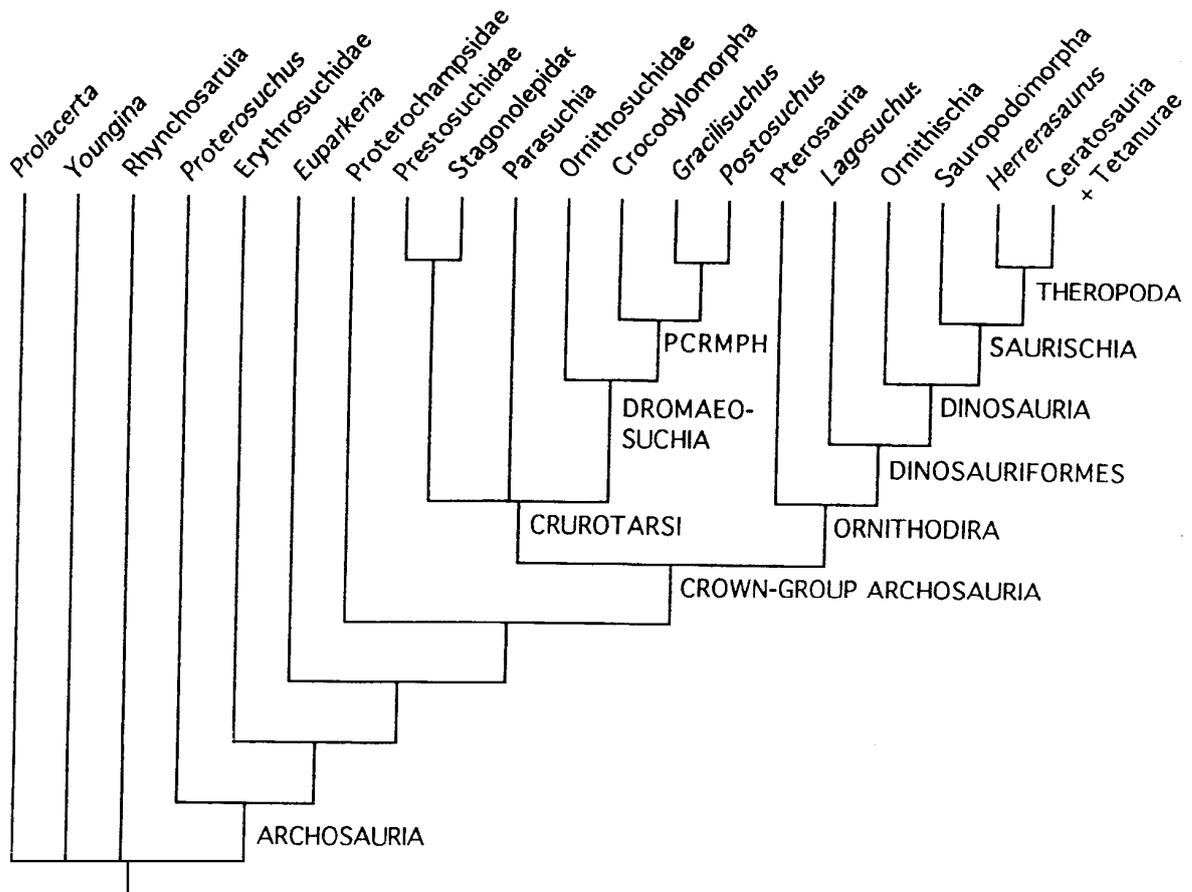


Figura 27. Cladograma retirado de Jull (1994), no qual se manteve o posicionamento de Proterochampsidae como grupo-irmão de Archosauria (grupo-coronal).

Benton (1999) propôs dois novos nomes (Avesuchia e Avemetatarsalia) para o clado que trata das relações de arcossáurios (Fig. 28), na tentativa de romper com a utilização de um mesmo nome – Archosauria - fazendo referencia a dois agrupamentos (Archosauria *latu sensu* e

³² Este caráter foi assinalado pela primeira vez por Benton & Norman (1988) na caracterização dos Proterochampsidae. Sereno (1991) interpretou que esta estrutura foi perdida, independentemente, em súquios e dinossáurios.

³³ Jull (1994) assinala esse caráter como presente também em *Rhynchosauria*, onde possivelmente foi codificado como convergência.

Archosauria strictu sensu). Para tanto, Benton (*op. cit.*) propôs uma substituição do nome Archosauria (grupo coronal) por Avesuchia, um táxon de base nodal incluindo Avemetatarsalia (clado incluindo todos os avesúquios mais próximos aos dinossáurios do que dos crocodilianos) e Crurotarsi mais todos os seus descendentes. Neste trabalho de 1999, Neste trabalho, porém, Benton não especificou, em alguns nós, quais caracteres eram responsáveis pela representação gráfica obtida em sua hipótese, nem qual a composição adotada para Proterochampsidae.

Em outro trabalho posterior (Benton, 2004), porém, este autor detalhou quais seriam as cinco sinapomorfias que uniriam proterochampsidae a Avesuchia: (1) presença de um basiesfenóide horizontal; (2) forame para a carótida lateral ao basiesfenóide; (3) tubérculo do basiesfenóide com uma depressão semilunar em sua face lateral; (4) intercentros pós-axiais ausentes; (5) faces crurais do astrágalo contíguas. Entretanto, também neste trabalho não foram discriminados os componentes de Proterochampsidae.

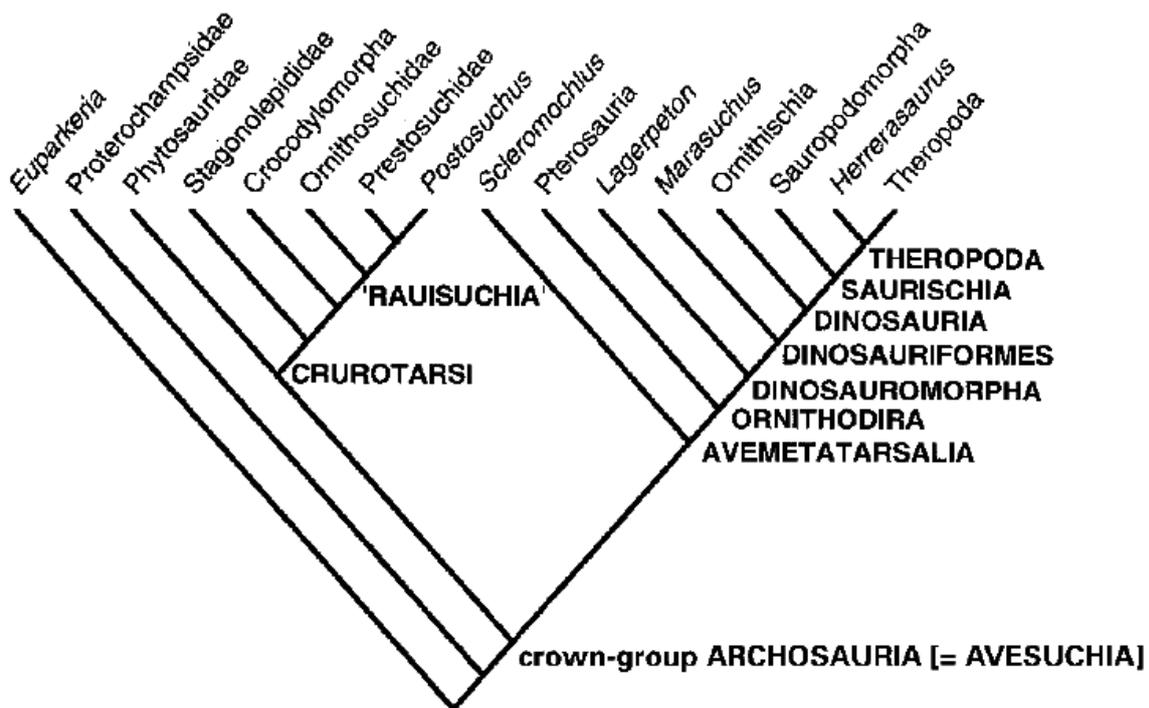


Figura 28. Hipótese filogenética de Benton (1999), com as propostas dos nomes Avesuchia e Avemetatarsalia.

Arcucci (1996) apresentou uma discussão defendendo hipóteses anteriores acerca da monofilia de Proterochampsidae utilizando, como grupos-externos, proterossúquios, eritrossúquios, *Euparkeria*, *Gracilisuchus* e *Riojasuchus*. Contudo, não constam nesta publicação nem um cladograma nem uma matriz de dados para teste de hipótese. Um diagrama cladogenético para esta hipótese foi figurado por Kishlat (2000) (Fig. 29), que possivelmente obteve estas informações através de contato direto com a autora.

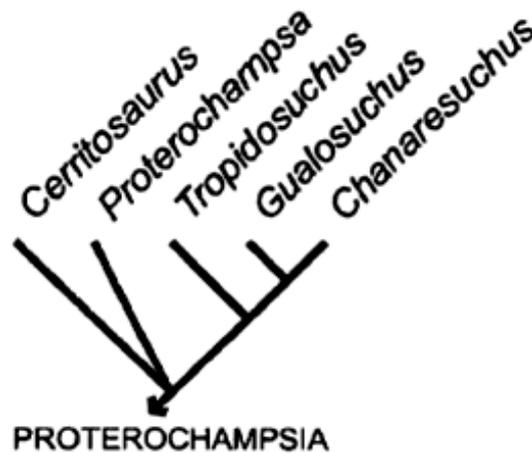


Figura 29: Hipótese filogenética de proterocampsídeos efetuada por Arcucci (1996), utilizando proterossúquios, eritrossúquios, *Euparkeria*, *Gracilisuchus* e *Riojasuchus* como grupos-externos. Retirado de Kischlat (2000).

Kischlat & Schultz (1999) também efetuaram um estudo preliminar acerca dos proterocampsídeos, com uma novidade, ao incluírem o gênero *Rhadinosuchus* em sua análise, que demonstrou o seguinte padrão: *Cerritosaurus* {*Proterochampsa*, *Tropidosuchus*, [*Chanaresuchus* (*Gualosuchus*, *Rhadinosuchus*)]}, que foi representado sob a forma de um cladograma, posteriormente, em Kischlat (2000) (Fig. 30). *Rhadinosuchus* foi relacionado à *Chanaresuchus* e *Gualosuchus*, que são formas longirrostris, com ornamentação radial e focinho quadriculado. *P. nodosa* e *P. barrionuevoi* compartilham caracteres cranianos, como a presença de uma *crista interorbitalis* (homoplasia com *Crocodylia*), sendo o primeiro táxon mais plesiomórfico em relação ao segundo, pois possui caracteres comuns com *Chanaresuchus* + *Gualosuchus* (e.g.. extensão rostral da fossa pré-orbital, menos desenvolvida em *P. barrionuevoi*). Além disso, *Proterochampsa* possuiria pelo menos uma autapomorfia, relacionada à morfologia da sutura *maxillojugalis*.

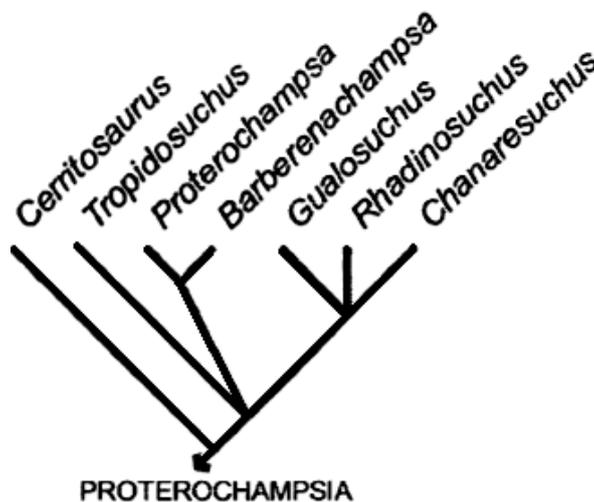


Figura 30. Retirado de Kischlat (2000). Hipótese filogenética dos proterocampsídeos, incluindo *Rhadinosuchus*.

Entretanto, Kishlat & Schultz (1999), não especificaram quais foram os grupos externos utilizados em sua análise nem expuseram uma matriz de dados; além disso, no mesmo ano da publicação deste estudo preliminar, Kishlat (1999b), ao discutir a posição filogenética do gênero *Rhadinosuchus*, sugeriu que esta forma poderia também ser relacionada à *Chanaresuchus/Gualosuchus/Tropidosuchus*.

Hutchinson (2001) em seu trabalho sobre a evolução tanto osteológica como da inserção miológica do fêmur em arcossauriformes, tornou a utilizar o táxon *Doswellia* que tinha sido retirado da análise precedente de Jull (1994), e este ficou unido a Proterochampsidae e Archosauria por possuir a orientação da cabeça do fêmur, em relação ao eixo transcondilar distal, num sentido craniomedial dentro de um intervalo de 20-60°. Além disso, Proterochampsidae compartilharia exclusivamente com os demais Archosauria os seguintes caracteres: (1) presença de um proeminente grande trocânter; (2) presença de Linea intermuscularis cranialis (lia); (3) presença de Linea intermuscularis caudalis (lip). Contudo, estes três caracteres eram indeterminados em *Euparkeria* e *Doswellia*.

Benton (2004) efetuou uma listagem de caracteres que manteve o posicionamento de Proterochampsidae como grupo-irmão de Archosauria *sensu strictu* (= Avesuchia): (1) presença de um basiesfenóide horizontal; (2) forame para a carótida lateral ao basiesfenóide; (3) tubérculo do basiesfenóide com uma depressão semilunar em sua face lateral; (4) intercentros pós-axiais ausentes; (5) faces crurais do astrágalo contíguas.

Parker & Barton (2008) (Fig. 31), descreveram um novo material pós-craniano de *Vancleavea campi*, caracterizado como um arcossauriforme basal mais derivado do que *Erythrosuchus*, *Proterosuchus* e, possivelmente, *Euparkeria*. Eles efetuaram uma análise filogenética de arcossauriformes baseada na literatura, com 31 caracteres e 14 táxons, obtendo uma árvore de consenso estrito que colocou *Chanaresuchus* (único proterochampsídeo desta filogenia) em politomia com *Doswellia*, *Turfanosuchus*³⁴, *Vancleavea* (ver capítulo 6.9 deste trabalho) e Archosauria (*sensu* Gauthier, 1986).

³⁴ Este táxon foi inicialmente descrito por Young (1973), proveniente do Triássico Médio do noroeste da China, e foi classificado como um arcossauriforme basal, integrante da família Euparkeriidae, sendo mais derivado que *Euparkeria*. Young (*op. cit.*) chegou a sugerir que, ao se separar de *Euparkeria*, *Turfanosuchus* estaria relacionado à linhagem da qual Saurischia e Ornithischia divergiram. Cerca de 20 anos mais tarde, Parrish (1993) reexaminou o mesmo material e concluiu que *Turfanosuchus dabanensis* seria uma forma mais avançada do que Young (*op. cit.*) originalmente sugeriu, incluindo-o dentro de Suchia que, filogeneticamente, está mais próxima da linhagem que se relaciona com Crocodylomorpha. Entretanto, recentemente, Wu & Russel (2001) após uma nova preparação do material de *Turfanosuchus*, redescreveram-no e concluíram que este táxon não é um súquio, mas um arcossauriforme, e que caracteres relacionados à estrutura do tornozelo excluem sua relação com *Euparkeria*.

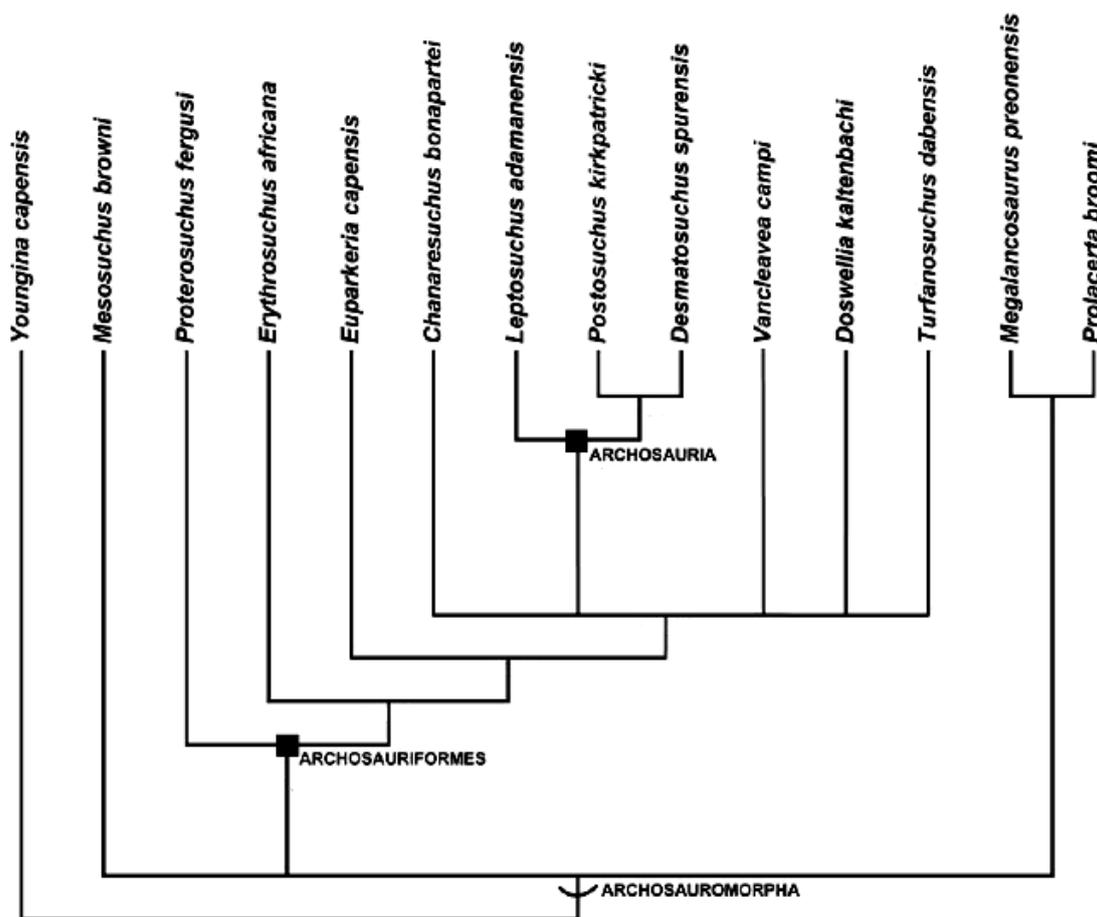


Figura 31 Análise filogenética de arcossáurios basais de Parker e Barton (2008).

Entretanto, estes autores interpretaram *Chanaresuchus* como não apresentando uma fenestra mandibular, sendo esta apreciação contraditória com o que foi observado por Gauthier (1984) que não apenas utilizou a presença deste caráter na união de Erythrosuchidae, Archosauria (clado coronal) e Proterochampsia, como representou-o na ilustração da face lateral do sincrânio de *Chanaresuchus*. Além disso, Parker & Barton (*op. cit.*) apontaram *Chanaresuchus* como sendo portador de “uma fileira medial ou paramedial de osteodermos ao longo da coluna vertebral”, não sendo específicos na descrição deste caráter, que resultou ser ambíguo. Outra crítica que se faz necessária a este trabalho é que os autores citaram Archosauria, ao longo de seu texto, no sentido empregado por Gauthier (1986) – logo, com a inclusão de *Euparkeria* - enquanto que, em sua árvore filogenética, *Euparkeria* aparece fora de Archosauria.

A seguir, o presente autor sintetiza, através de uma listagem de caracteres, algumas características não-equivocas (ou seja, que não obtiveram alterações ao longo das diferentes avaliações) que servem para diferenciar os proterocampsídeos dos demais arcossauriformes, estando os mesmos presentes também em integrantes da linhagem de Archosauria (*strictu sensu*):

1. Forame para a carótida lateral ao basiesfenóide (Parrish, 1993; Benton, 2004);
2. Ausência do pós-frontal;
3. Ausência de intercentros pós-axiais (Jull, 1994³⁵; Sereno & Arcucci, 1990);
4. Faces crurais contíguas no astrágalo (Jull, 1994; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991);
5. Exoccipital e opistótico fusionados (Jull, 1994);
6. Comprimento do dígito V do pé menor que o do dígito I (Jull, 1994);
7. Presença de um proeminente grande trocânter (Hutchinson, 2001);
8. Presença de Linea intermuscularis cranialis (lia) (Hutchinson, 2001);
9. Presença de Linea intermuscularis caudalis (lip) (Hutchinson, 2001).

Dentre estes caracteres, porém, os três últimos são indeterminados em *Doswellia* e *Euparkeria* (Hutchinson, 2001). Além disso, nos exemplares observados de Proterochampsidae (obs. pess.), foi difícil perceber a presença dos caracteres 8 e 9 citados por Hutchinson (*op. cit.*) Ressalta-se também que o caráter 3 está presente em alguns rincossáurios [apenas *Mesosuchus*, *Howesia* e *Stenaulorhynchus* possuem intercentros pós-axiais ossificados, estando esta estrutura ausente ou codificada com incerteza nos demais rincossáurios (Montefeltro, 2008)].

É importante deixar claro, também, que os caracteres referentes à caixa craniana de Proterochampsidae listados por Benton (2004), bem como o estudo de Gower (2002) - que apesar de não incluir Proterochampsidae, se debruçou explicitamente sobre este tema, fornecendo requisitos para uma futura avaliação dentro deste contexto - não foram adicionados a esta listagem porque não foi possível tirar conclusões seguras com base apenas nas fotos a que tivemos acesso, devendo ser esta região anatômica analisada mais cuidadosamente em trabalhos futuros.

³⁵ Este caráter também consta-se em Rhynchosauria contudo foi codificado como uma convergência (Jull, 1994).

5.4. Proterochampsidae X Rhadinosuchidae X Proterochampsia X Cerritosauridae.

Historicamente, a denominação do táxon que reúne as formas arcossauriformianas aqui tratadas informalmente como proterocampsídeos, têm recebido diversas propostas nomenclaturais.

A proposta de Rhadinosuchidae (Hoffstetter, 1955 – Quadro 2 desta dissertação) foi a mais antiga a abarcar formas que atualmente podem ser reconhecidas como integrantes do clado baseado em *Rhadinosuchus gracilis* e *Cerritosaurus binsfeldi*; contudo o autor ressalta que o primeiro era possivelmente sinônimo do segundo. Esta observação de Hoffstetter (*op. cit.*), de certa maneira, explicita a natureza problemática de *Rhadinosuchus gracilis*, que teve um posicionamento incerto em diversos trabalhos subsequentes (Romer, 1966, 1968, 1972b; Bonaparte, 1970) ou foi simplesmente negligenciado em outros tantos (Bonaparte, 1971, 1982a, 1984; Gauthier, 1984; Jull, 1994; Sereno, 1990; Sereno & Arcucci, 1991; Arcucci, 1990).

Já a Família Proterochampsidae (Sill, 1963) foi originalmente baseada apenas no gênero *Proterochampsia*, sendo que, na época, apenas a espécie argentina *P. barrionuevoi* era conhecida. Posteriormente, observou-se uma tendência no uso deste termo através de uma postura inclusivista, efetuada pela primeira vez por Romer (1971), que incluiu neste grupamento *Gualosuchus*, *Chanaresuchus* e *Cerritosaurus*. No ano seguinte, Romer (1972b) ampliou ainda mais o sentido da família Proterochampsidae ao incluir nela, mesmo que duvidosamente, os gêneros *Procerosuchus* e *Rhadinosuchus*. Desde então, o nome Proterochampsidae passou a ter uma utilização indiscriminada em quase todas as análises filogenéticas³⁶ (Gauthier, 1986; Gauthier *et. al.*, 1988; Benton, 1999, 2004; Benton & Clark, 1988; Hone & Benton, 2007; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Jull, 1994; Gower, 1996) e em trabalhos especializados (Arcucci, 1996, 1990; Hsiou *et. alii*, 2002), contudo com uma composição variável na maioria destas hipóteses, sendo a da Arcucci (1990) uma das mais consonantes ao abarcar *Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, *Tropidosuchus*, *Cerritosaurus* e *Proterochampsia*.

Alternativamente, tem sido utilizada em alguns trabalhos a infraordem Proterochampsia, proposta por Bonaparte (1970) para incluir as famílias Proterochampsidae (*Proterochampsia nodosa*) e Cerritosauridae (*Cerritosaurus*). Entretanto, este agrupamento também tem sido usado com diferentes conotações, sendo que a mais freqüente é a que foi proposta por Bonaparte (1984 –

³⁶ Contudo Gauthier (1984), Kischlat & Schultz (1999), Kischlat (1999), e Kischlat (2000) utilizaram o termo Proterochampsia que foi proposto originalmente por Bonaparte (1971) como um táxon de grupo-infraordem.

Quadro 8 do presente trabalho) que incluía as famílias Proterochampsidae (*Proterochampsa*) e Cerritosauridae (*Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, e *Cerritosaurus*).

Kishlat (2000) utilizou Proterochampsia com um sentido bastante ampliado, incluindo *Tropidosuchus*, *Rhadinosuchus*, *Gualosuchus*, *Cerritosaurus* e *Chanaresuchus*. Na proposta original de Proterochampsia não estavam incluídos *Tropidosuchus* (por não ter sido descrito) e *Rhadinosuchus*.

Com menor frequência, em trabalhos envolvendo os proterocampsídeos, é utilizada, para representar este grupo, a Família Cerritosauridae. Esta foi criada por Bonaparte (1970) e depois pormenorizada por Bonaparte (1971 – Quadro 6 do capítulo 5.1.) baseada no gênero *Cerritosaurus*. Teve ao sentido ampliado, pelo mesmo autor, em 1977, ao incluir os gêneros *Chanaresuchus* e *Gualosuchus*, tendo esta composição mantida em outros de seus trabalhos (e.g.. Bonaparte 1982 - Quadro 7 do presente trabalho - e Bonaparte, 1997). Cerritosauridae é um termo menos utilizado e possui, historicamente, um sentido pouco amplo, pois sempre foi proposto na exclusão de *Proterochampsa*. Este nome foi adotado mais recentemente por Dornelles (1995), aparentemente sem alterar o sentido atribuído a Cerritosauridae por Bonaparte (1971).

Assim, na maioria das análises filogenéticas acerca dos arcossáurios, há uma preferência pelo uso do nome Proterochampsidae, em detrimento de Proterochampsia ou Cerritosauridae.

Entretanto, pelo princípio de prioridade, segundo Kishlat (1999), dentre os nomes propostos para agrupar os proterocampsídeos, o nome que possui a maior antiguidade é o da família Rhadinosuchidae. Contudo, cabe ressaltar, novamente, o status problemático de *Rhadinosuchus*, que possivelmente se trata de uma forma juvenil, e que não possui um bom estado de preservação, que dificulta uma avaliação mais precisa de seus caracteres anatômicos. Logo, pelo princípio da estabilidade, dada a ampla utilização do termo, optou-se, neste trabalho, pelo uso de Proterochampsidae, com uma postura inclusivista, nos moldes do que foi seguido por Romer (1971, 1972b) e Arcucci (1990) ao ampliar o conceito original de Sill (1967) com a inclusão de *Cerritosarus*, *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*, *Gualosuchus* e *Rhadinosuchus*. Contudo, é necessário ainda avaliar as sinonimizáveis possíveis, após um estudo ontogenético de algumas destas formas, bem como a verificação da validade dos espécimes *Elaphrosuchus* e *Acallosuchus* dentro deste grupo de estudo.

6. OS PROTEROCHAMPSIDAE (COMPOSIÇÃO).

A seguir, serão apresentados os diversos que compõem a Família Proterochampsidae, segundo os critérios acima citados. Para cada um, será feita uma breve abordagem histórica na qual pretende-se relatar não somente sua história classificatória e distribuição bioestratigráfica, mas também discutir a validade de alguns caracteres listados na literatura (e a proposição de alguns novos). Além disso, apresenta-se brevemente (ítem 6.8 e 6.9) alguns táxons que, em nossa opinião, devem ser mais profundamente avaliados, pois podem ter relações com os proterocampsídeos.

6.1. *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, 1958

Holótipo: *Proterochampsia barrionuevoi* (PVL 2063) mandíbula e crânio e vértebras cervicais (incluídas em uma matriz). Outros materiais são PVL 2057 (sincrânio em mau estado de conservação); PVL 2058 (fragmentos de sincrânio esmagados); MCZ 3408 (crânio bem preservado com 13 vértebras e costelas articuladas), MACN 18165 (porção craniana)

Distribuição estratigráfica: É encontrado somente na Argentina (Bacia de Ischigualasto); formação Ischigualasto.

Distribuição temporal: Neotriássico, Carniano (Idade-Réptil Ischigualastense)..

Este material foi primeiramente descrito por Reig (1958) e interpretado como um réptil crocodilóide, dentro da ordem dos crocodilos, na subordem Protosuchia, em uma família (sem nome) representada unicamente por este material. *Proterochampsia barrionuevoi* porta um crânio largo e achatado, com órbitas dorsalizadas e um rostro prolongado medialmente estreito. Apresenta as fenestras ventrotemporais amplas sendo as anterorbitais e as dorsotemporais pequenas; possui ornamentação do tipo rugosa na superfície dorsal dos ossos craniais com uma forte crista que atravessa o pós-orbital e o esquamosal. Ventralmente – Figura 32 - consta-se um palato com as narinas internas situadas posteriormente e palato secundário constituído pela união dos maxilares e proterocampsídeos na linha média do crânio. A mandíbula é anatomicamente robusta e baixa, com uma fenestra lateral.

Reig (*op. cit.*) ao descrever *Proterochampsia barrionuevoi*, atribuiu esta forma à origem dos crocodilianos, devido à presença de diversos caracteres cranianos como: presença de um palato

secundário, localização dorsal das órbitas e das fenestras dorsotemporais (bem como o pequeno diâmetro destas), aspecto aliforme dos pterigóides e presença de um rostro estreito e largo. Entretanto, o autor ressaltou que esta forma fornece, ao mesmo tempo, alguns caracteres menos derivados, como a presença bem definida de fossas anterorbitais e uma larga fossa pterigóidea.

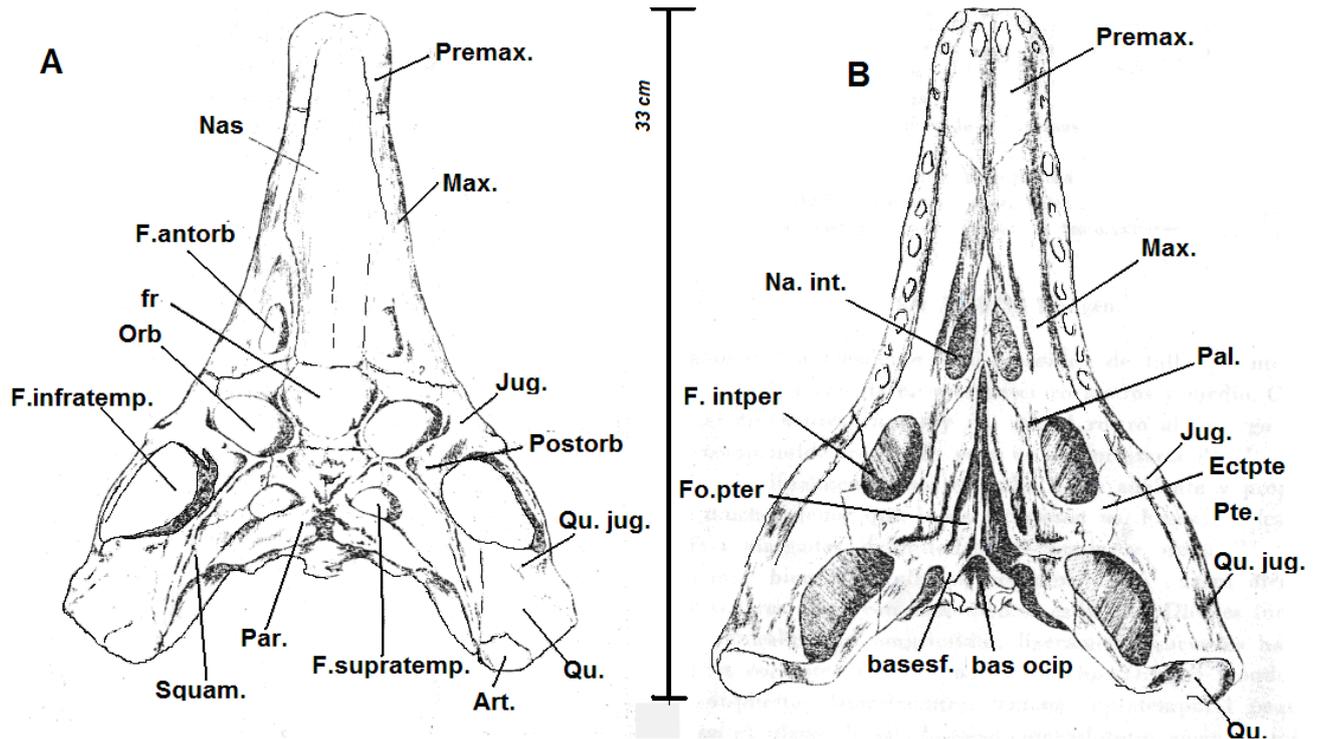


Figura 32: Retirado de Reig (1958), Representação de crânio de *P. barrionuevoi* (PVL 2063) em vista dorsal (A) e ventral (B).

Sill (1967), em um trabalho que apresentou mais dois materiais (MACN 18165 e MCZ 3408) de *Proterochampsa barrionuevoi*, defere a proposta de Reig (*op. cit.*), também adotada por Reig (1961 - ver Quadro 3 do capítulo 5.1), na qual esta espécie estaria ligada à origem dos crocônilianos, argumentando que este táxon elucida um excelente exemplo de evolução em mosaico, fornecendo diversos caracteres imagináveis em formas transicionais. Criou, então, a família Proterochampsidae (*P. barrionuevoi*) inclusa dentro de uma nova subordem, denominada Archaeosuchia que compunha-se, além da família supracitada, pela família Notochampsidae (*Notochampsa* e *Erythrochampsa*).

Neste trabalho, Sill (*op. cit.*) forneceu uma descrição mais refinada de *P. barrionuevoi*, na qual se podem destacar algumas características que, atualmente, constituem-se em sinapomorfias

para o gênero *Proterochampsia* (ou seja, presentes tanto em *P. barrionuevoi* como em *P. nodosa*) como:

1. Sutura do nasal com o frontal e pré-frontal em forma de V (com ápice direcionado posteriormente), ou seja, ambas regiões anteriores dos frontais possuem forma de triângulo (de ápice voltado anteriormente);
2. Nasal participando da borda medial da narina externa;
3. Visualização do lacrimal em norma dorsal;
4. Parietais participando das bordas mediais das órbitas (presente também em *Chasmatosaurus vanhoepeni*);
5. Crânio bastante achatado (o teto craniano não forma quinas com as faces laterais, que são quase perpendiculares em *Chanaresuchus* e *Cerritosaurus*);
6. Contato de ambos os nasais com os pré-maxilares em forma de V (com ápice voltado anteriormente);
7. Palatino constituindo o bordo lateral da coana;
8. Ornamentação nodular na maioria dos ossos cranianos (norma dorsal).

Em avaliações mais recentes (Kishlat & Schultz, 1999; Arcucci, 1989), outros caracteres exclusivos para o gênero *Proterochampsia* foram assinalados, como:

9. Presença de uma crista interorbitalis (Kishlat, 1999), sendo esta uma homoplasia com *Crocodylia*;
10. Curvatura da porção anterior do ramo mandibular com deslocamento medial da fileira dentária (Arcucci, 1989).
11. Ausência de processo retroarticular mandibular (Arcucci, 1989);

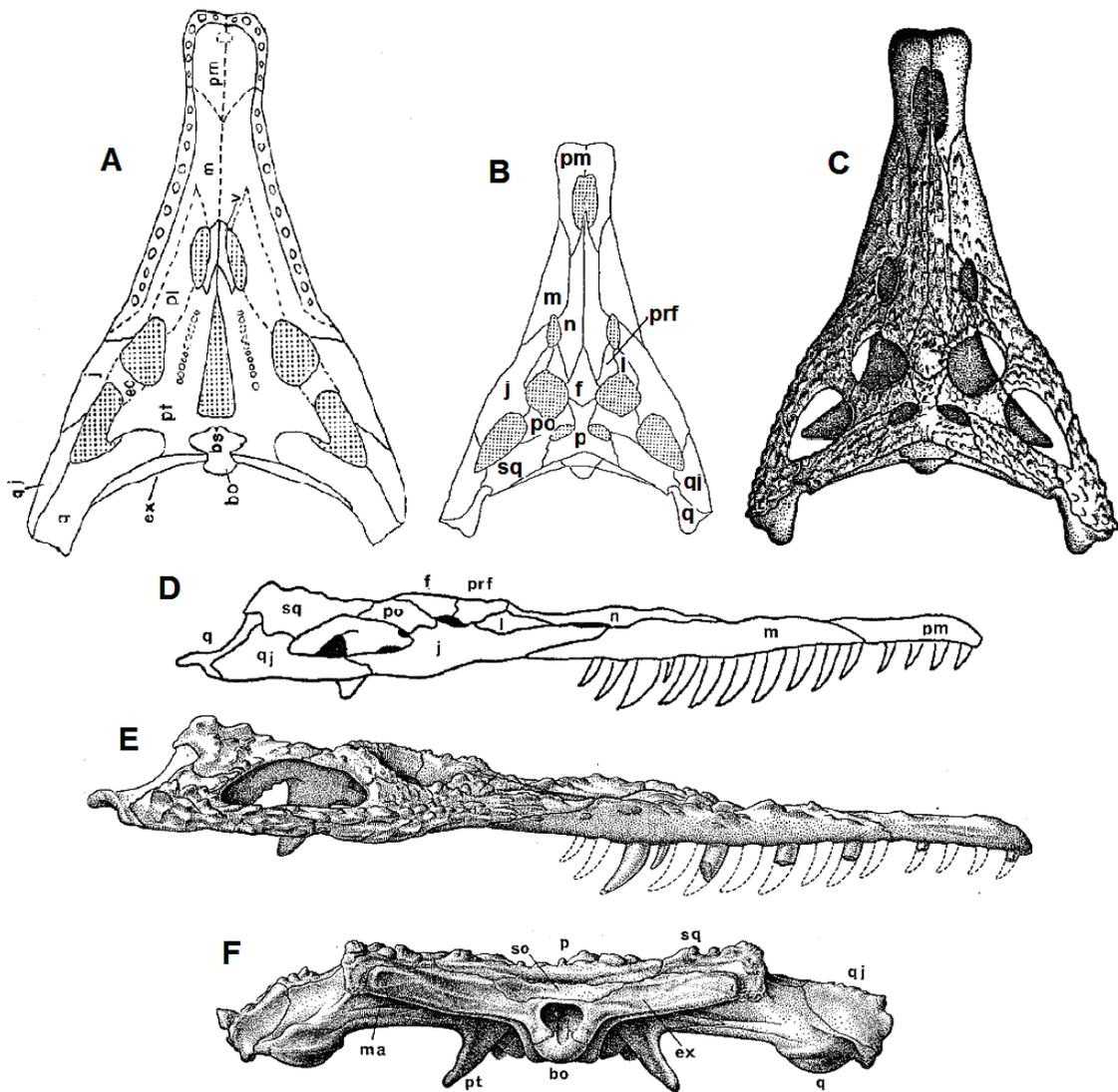


Figura 33: Estampas retiradas de Sill (1967). Vista ventral (A), dorsal (B, C), Lateral (D, E) e occipital (F) de *Proterochampsia barrionuevoi* (MCZ 3408). Figuras fora de escala. Abreviaturas: (f) frontal; (prf) pré-frontal; (sq) esquamosal; (so) supraoccipital; (pt) pterigóide; (p) parietal; (po) pós-orbital; (q) quadrado; (qj) quadrado-jugal; (m) maxila; (pm) pré-maxila; (j) jugal; (n) nasal; (ex) exoccipital; (bo) basioccipital; (ma) meato auditivo; (bs) basiesfenóide; (ec) ectopterigóide; (v) vômer; (m) maxila.

Devemos sublinhar aqui que o caráter (10) “curvatura da porção anterior do ramo mandibular com deslocamento medial da fileira dentária” reportado por Arcucci (1989) como uma feição anatômica, pode ter sido tendenciado por fatores tafonômicos, sendo resultado de um achatamento dorso-ventral do sínocrânio que fez com que a mandíbula esteja totalmente inclusa no palato. Parece-nos difícil imaginar que este animal, em vida, tivesse a fileira de dentes do dentário tão afastada medialmente de sua correspondente dos dentes marginais do crânio, sem haver nenhum tipo de contato entre elas. Uma morfologia similar ocorre, atualmente, na família Alligatoridae, onde as fileiras de dentes superiores e inferiores contatam-se de forma tênue, fato não observado em *P. barrionuevoi*. É curioso que este mesmo padrão ocorra em todos os espécimes de *Proterochampsia*

(tanto em *P. nodosa* como em *P. barrionuevoi*), pelo menos a partir do que pode ser visto nas imagens fornecidas no trabalho de Sill (1967) e em *P. nodosa* (Fig. 34), mas também não é menos verdade que todos os espécimes estão fossilizados da mesma maneira (i.e., com as mandíbulas comprimidas contra o palato).

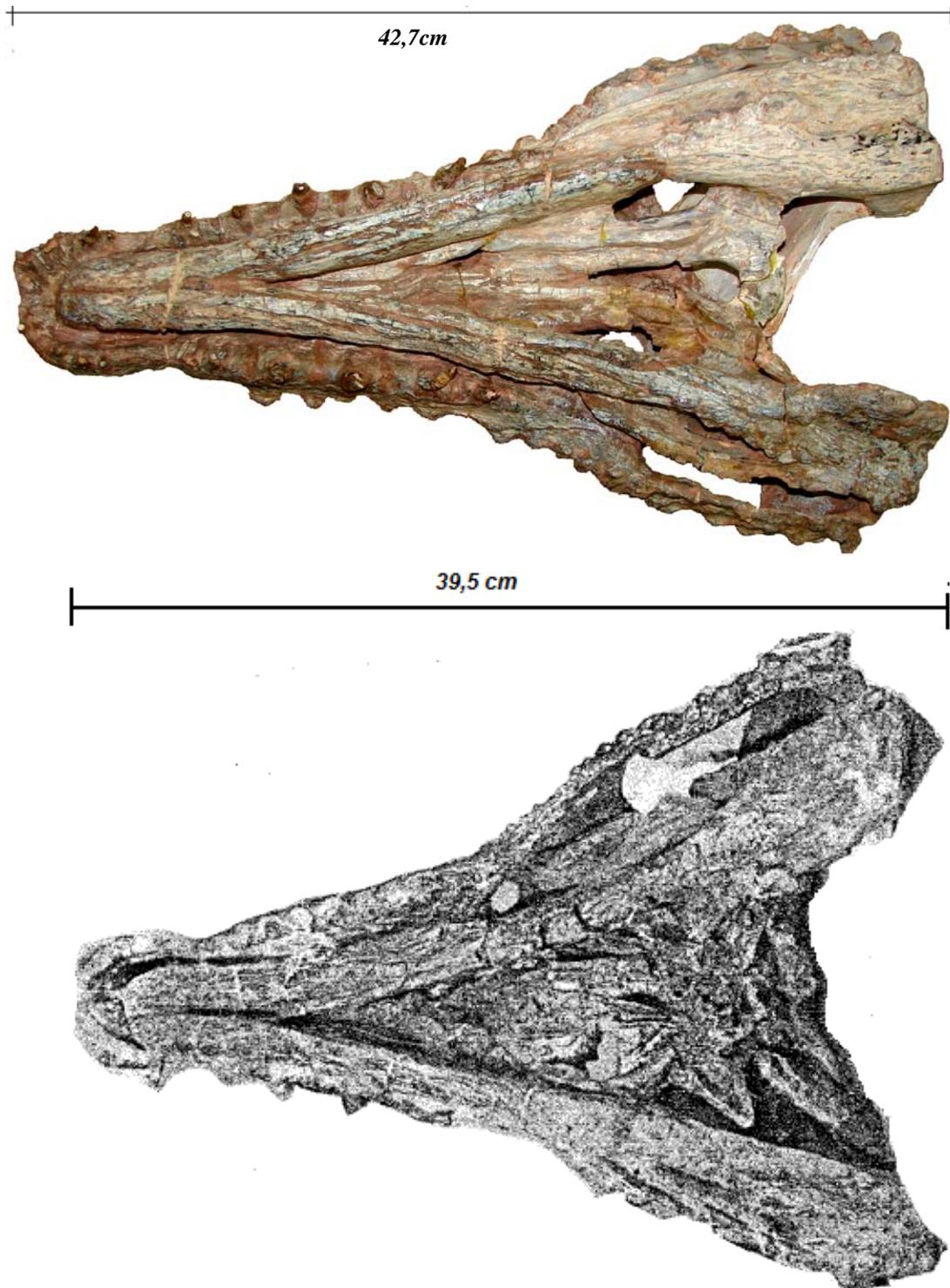


Figura 34: Vista palatal de *P. nodosa* (MCP 1694 PV) (superior), e de *P. barrionuevoi* (MCZ 3408) (inferior) retirada de Sill (1967).

Além disso, em relação ao item (11), diferentemente de Arcucci (1989), entendemos que o processo retroarticular, pelo menos em *P. nodosa*³⁷, apresenta-se pouco desenvolvido, mas não ausente neste táxon.

³⁷ O mesmo parece ocorrer também em *P. barrionuevoi*, pelas figuras apresentadas por Sill (1967).

6.2. *Proterochampsa nodosa* Barberena, 1982

Holótipo: *Proterochampsa nodosa* (MCP 1694 PV) - sincrânio

Distribuição estratigráfica: Somente no Brasil, Bacia do Paraná (Formação Santa Maria, Cenozona de Rhynchosauria, Fauna local Alemoa, Mesotriássico (Carniano), Ischiguastense (idade-réptil).

Historicamente, a primeira vez em que este material foi referido ocorreu em um trabalho de Andreis *et alii* (1980) relatando que “os restos de proterocâmpsios (referindo-se a *P. nodosa*, ainda não descrito), *Exaeretodon* e *Jachalera*, referidos por Barberena (1977) indicariam, para a Formação Caturrita, uma idade triássica, por correlação faunística com a Argentina”. Contudo, esta referência é errônea, pois o único destes táxons que foi citado, em Barberena (1977), foi *Jachalaria candelariensis* (por sinal, também citado indevidamente, pois este táxon só foi descrito formalmente em 1980, por Araújo & Gonzaga).

Formalmente, *P. nodosa* foi descrito por Barberena (1982) que apresentou o espécime, coletado pelos irmãos Daniel e Abraão Carnin nas proximidades de Candelária, RS. Neste trabalho, Barberen (*op. cit.*), avaliou que o táxon brasileiro concordava, em diversos aspectos, com *P. barrionuevoi*, existindo, no entanto, algumas diferenças apreciáveis, principalmente em norma dorsal e occipital, sendo estas referentes ao formato de determinados ossos e contatos suturais. Pela diagnose fornecida neste trabalho, pode-se ordenar as seguintes características autopomórficas presentes em *P. nodosa*:

- Jugal excluído do bordo lateral da fenestra infra-orbital (possivelmente o ectopterigóide é que delimita este bordo);
- Sutura entre o palatino e o maxilar em zigue-zague;
- Ornamentação nodular mais tênue que em *P. barrionuevoi*, com menor número de cristas, sendo algumas mais desenvolvidas em regiões específicas do crânio (ao longo da crista que delimita as superfícies dorsal e lateral do crânio e na área dos ossos equamosal, quadradojugal e jugal), já que, na forma argentina, as ornamentações são mais esparsas e sem um local específico em que estas cristas sejam mais evidentes.
- Osso frontal, apesar de ser triangular, como na forma argentina, é mais alongado longitudinalmente, mostrando sua metade anterior aplainada e sua porção posterior com uma topografia mais elevada, sendo medialmente interceptado, transversalmente, por uma crista interorbital.

Além dessas, Kischlat & Schultz (1999) apontam ainda o padrão da sutura “maxilo-jugalis”, a qual, em *P. nodosa*, inicia-se anterolateralmente e retorna de forma oblíqua, terminando posteromedialmente (em vista palatal) (Fig. 35 A). Este padrão mostra-se inverso nas demais propostas de reconstituição de proterocampsídeos. Entretanto, Sill (1967) relata que o contato do jugal com o maxilar, além da exata localização da sutura do jugal com o ectopterigóide, não são visíveis em *P. barrionuevoi*; além disso, na estampa apresentada no trabalho precedente de Reig (1958) sobre *P. barrionuevoi* (Fig. 32) a sutura possui um padrão contrário ao apresentado por Sill (*op. cit.*) para o mesmo táxon (apesar de serem materiais diferentes), sendo necessária, nesse sentido, uma aferição deste caráter particular, a fim de elidir esta incongruência.

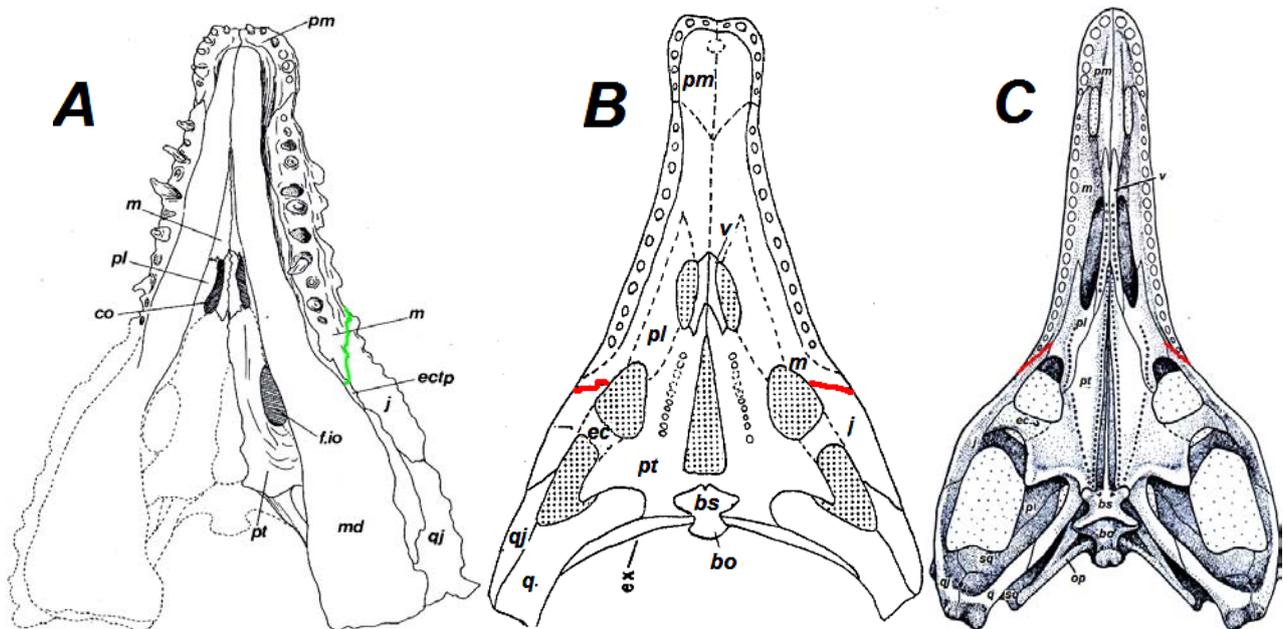


Figura 35: Vistas palatais de *P. nodosa* (A), *P. barrionuevoi* (B), e *Chanaresuchus bonapartei* (C). Em colorido resalta-se o padrão da sutura maxilo-jugalis, que é diferente em *P. nodosa* dos demais espécimes do clado. Imagens fora de escala mas sob a mesma norma. Abreviaturas: (ec, ectp) ectopterigóide; (co) coana palatina; (op) opistótico; (f.io) forame infraorbital; (md) mandíbula.. Imagem (A) retirada de Barberena (1982), (B) de Sill (1967) e (C) de Romer (1971).

Comparando-se a diagnose de *P. nodosa* com a da forma argentina *P. barrionuevoi*, observa-se que o primeiro não possui o contato dorsal entre o quadrado e o opistótico e que o quadrado possui um eixo praticamente vertical, sem a marcada inclinação de *P. barrionuevoi* observada em norma occipital. Além disso, algumas autapomorfias da espécie argentina estão listadas abaixo:

- Nasal delimitando a borda medial da fenestra anterorbital (também presente em *Elaphrosuchus*);
- Pós-orbital delimitando a totalidade da borda anterior da fenestra dorsotemporal;
- Prémaxilar participando da borda posterior das narinas externas;
- Articulação móvel entre o basipterigóide e basioccipital (Arcucci, 1989).

A co-especificidade de *P. nodosa* e *P. barrionuevoi* foi defendida (Arcucci, 1989), por não existirem diferenças osteológicas significativas, de acordo com a autora, entre ambas as formas, sendo que a variabilidade na ornamentação craniana estaria relacionada a possíveis diferenças de estágios ontogenéticos. Alternativamente, Kishlat (2000) defendeu uma diferença a nível genérico destes dois táxons, propondo, para *P. nodosa*, o nome *Barberenchampsia nodosa*.

Pelas listagens de caracteres apresentadas acima, nas quais se pode observar a distinção entre *P. nodosa* e *P. barrionuevoi*, concordamos que realmente há uma diferenciação significativa entre as espécies de *Proterochampsia*. Tendo em vista que o comprimento total do crânio (medida do bordo posterior do quadrado até a região mais anterior do rostrum) em *P. barrionuevoi* varia de 39,5cm (MCZ 3408) a 44 cm (MACN 18165), e que a mesma medida, em *P. nodosa*, é de 42,7 cm (Barberena, 1982), descarta-se, no momento, a hipótese de diferenciação ontogenética, visto que *nodosa* possui uma medida de comprimento intermediária e uma ornamentação marcadamente diferenciável de *barrionuevoi*. Entretanto, uma vez que diversos autores (Sill, 1967; Barberena, 1987; Arcucci, 1989; Kishlat & Schultz, 1999) forneceram diversas características que apontam uma maior proximidade entre ambos *Proterochampsia* do que de qualquer um destes com qualquer outro gênero de Proterochampsidae, concordamos com Arcucci na manutenção do nome *P. nodosa* em detrimento da proposta *Barberenchampsia nodosa* apresentada por Kishlat (2000).

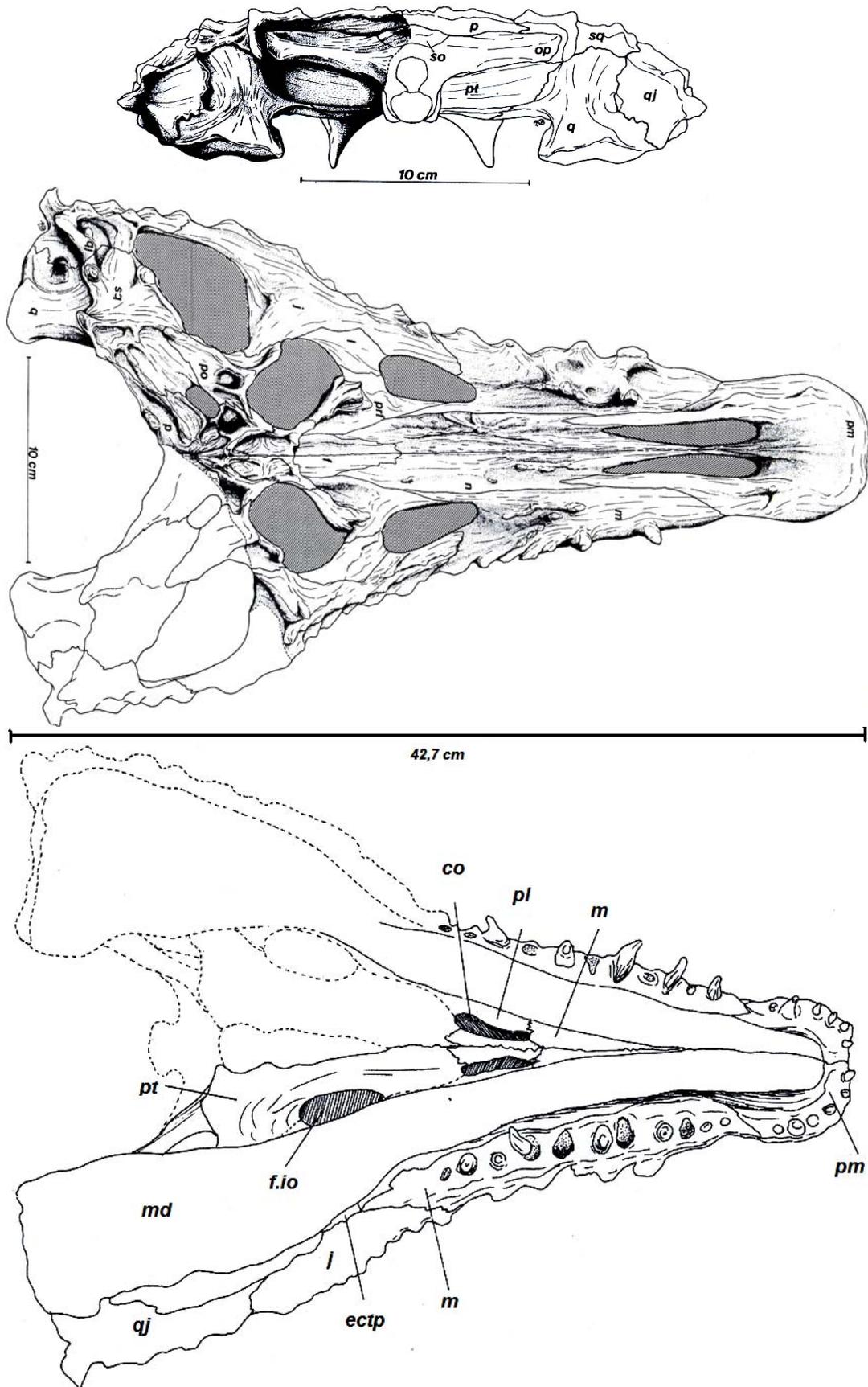


Figura 36: Modificado de Barberena (1982). Acima vista occipital, no meio vista dorsal, e abaixo vista palatal de *Proterochampsia nodosa*.

6.3. *Tropidosuchus romeri* Arcucci, 1990

Holótipo: *Tropidosuchus romeri* (PVL 4601) esqueleto completo articulado (exceto porção distal do membro anterior).

Distribuição estratigráfica: É encontrado somente na Argentina (Bacia de Ischigualasto); Seção inferior da Formação Ischichuca (Bonaparte, 1969) que corresponde à Formação Chañares (Romer & Jensen, 1966).

Distribuição temporal: Mesotriássico, “aproximadamente Anisiano” (Arcucci, 1990). Idade-Réptil Chañarense

Este material é um proterocampsídeo de pequenas proporções, com feições gerais semelhantes às encontradas em *Chanaresuchus*. Arcucci (*op. cit*) ao descrever este material, aponta as seguintes diferenças entre ambos (ver também Figs. 46 e 47):

1. Relação **Do/Ati**³⁸ com índice menor em *Tropidosuchus* que em *Chanaresuchus*; ou seja, *Chanaresuchus* tem um diâmetro orbital notavelmente maior que o comprimento máximo da abertura temporal inferior (razão = 1,5), enquanto *Tropidosuchus* possui um índice de 0.70;
2. Face lateral do frontal, em *Tropidosuchus*, delimitando a borda dorsal das órbitas. Em *Chanaresuchus* somente uma pequena porção da face lateral do frontal participa da borda dorsal das órbitas;
3. Padrão da ornamentação do teto craniano de *Tropidosuchus* (com uma crista longitudinal no frontal, que se bifurca e funde-se, posteriormente, à crista occipital) diferente do que é figurado para *Chanaresuchus* (ornamentação radial e uma tênue crista longitudinal no frontal);
4. Ausência de dentículos no palatino de *Tropidosuchus*;
5. Maior expansão lateral dos pré-frontais em *Tropidosuchus*, com as bordas laterais nitidamente semicirculares (caráter este também presente em *Chanaresuchus* sp. *sensu* Dornelles, 1992);
6. Disposição diferente, em *Tropidosuchus*, da fileira dos dentículos pterigóideos e formato da borda posterior da ala do pterigóide (mais perpendicular e sem a concavidade observada nesta região em *Chanaresuchus*);
7. *Tropidosuchus* possui um processo retro-articular cônico de base ampla;

³⁸ Do = diâmetro da base da órbita; Ati = comprimento na base da abertura temporal inferior.

8. Acetábulo mais profundo em *Tropidosuchus* do que *Chanaresuchus bonapartei*, com uma crista acetabular bem marcada e aberta posterodorsalmente;
9. Púbis mais delgado do que o ísquio, sendo esta relação contrária em *Chanaresuchus bonapartei*;
10. Processo pré-acetabular do ílio mais curto do o que de *Chanaresuchus bonapartei*;
11. Fêmur menos sigmóide em *Tropidosuchus*;
12. Fêmur de igual comprimento que os apresentados pela tíbia e pela fíbula, enquanto *Chanaresuchus bonapartei* apresenta o fêmur maior que a tíbia e fíbula;
13. Quarto trocânter menos desenvolvido em *Tropidosuchus*;
14. Tubérculo do calcâneo mais desenvolvido do que o de *Chanaresuchus bonapartei*.
15. Forma dos osteodermos de *Tropidosuchus* (são ovais, com seu eixo maior disposto longitudinalmente, possuindo cerca do mesmo comprimento longitudinal do corpo vertebral, com uma proeminente crista axial que se projeta dorsalmente) diferindo dos escudos dérmicos de *Chanaresuchus bonapartei* que são lisos e de contorno triangular.
16. *Tropidosuchus* apresenta 1 osteodermo por vértebra (que se distribui ao longo de todo o seu comprimento longitudinal), entretanto *Chanaresuchus* possui 3 osteodermos acima de cada corpo vertebral
17. *Tropidosuchus* é o único proterocampsídeo, até o momento, em que se pode observar a presença de costelas abdominais (gastrália).
18. As vértebras são platicélicas em *Tropidosuchus* e ancicélicas para *Chanaresuchus* (Romer, 1972a).

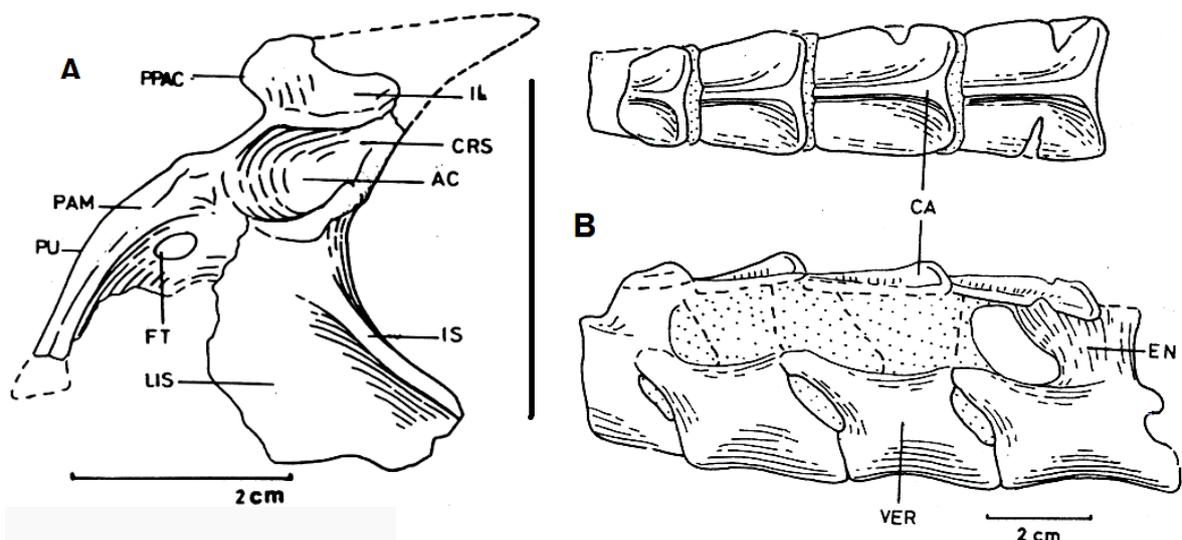


Figura 37: *Tropidosuchus*. Em (A) representação da cintura pélvica e em (B) osteodermos em vista dorsal (estampa superior) e lateral (estampa inferior). (PPAC) processo pré-acetabular; (IL) ílio; (CRS) crista

supracetabular; (AC) acetábulo; (IS) ísquio; (LIS) lâmina do ísquio; (FT) fenestra tireóidea; (PU) púbis; (PAM) processo para inserção do músculo *ambiens*; (CA) carena; (EN) espinha neural; (VER) vértebra. Retirado de Arcucci (1990).

Com relação a este último caráter (17), o presente autor avalia que a diferença entre ambas as formas é tênue, sendo mais uma questão de interpretação, não servindo efetivamente para diferenciar uma forma da outra. Nesse sentido, considera-se aqui ambas as formas como possuidoras de centros vertebrais anficélicos.

Além disso, devido ao pequeno tamanho do único espécime conhecido de *Tropidosuchus* em relação aos demais Proterochampsidae, foi levantada a possibilidade de que este táxon fosse uma forma juvenil (Arcucci, 1990³⁹, Bonaparte, 1997⁴⁰). Contudo na avaliação desses mesmos autores, tendo em vista a estrutura do esqueleto pós-craniano, a diferenciação regional das vértebras, as proporções dos membros posteriores, bem como a organização dos ossos tarsais, *Tropidosuchus* constitui-se numa forma sensivelmente mais derivada que *Chanaresuchus-Gualosuchus*.

Entretanto, é importante lembrar que Bonaparte (1997), diferentemente de Arcucci (1990), assumia duas linhagens pra os proterocampsídeos, sendo uma delas a família Cerritosauridae, composta por *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus* e *Gualosuchus* e outra pela Família Proterochampsidae, baseada apenas no táxon *Proterochampsa*. O citado autor relatou ainda que os Cerritosauridae, juntamente com *Tropidosuchus* (sem deixar claro, porém, se este gênero faria parte da composição de Cerritosauridae), possivelmente teriam uma vinculação ancestral ligada a *Proterosuchus*, a partir da qual teria havido uma adaptação para hábitos aquáticos, sendo que, no caso de *Tropidosuchus*, esta radiação teria regressado para hábitos mais terrestres. Em relação à família Proterochampsidae, segundo Bonaparte (*op. cit.*), esta teria sido a que experimentou a mais notável especialização para o hábito aquático, dentre os táxons citados.

³⁹ Arcucci (1990, p. 373) relatou que *Tropidosuchus* não apresenta um processo olécrano desenvolvido, fato este que poderia ser decorrência de uma certa imaturidade do espécime.

⁴⁰ Bonaparte (1997, p. 79) igualmente relatou que os fragmentos de *Tropidosuchus* dão a impressão de que este corresponde a uma forma juvenil de *Gualosuchus* ou de *Chanaresuchus*.

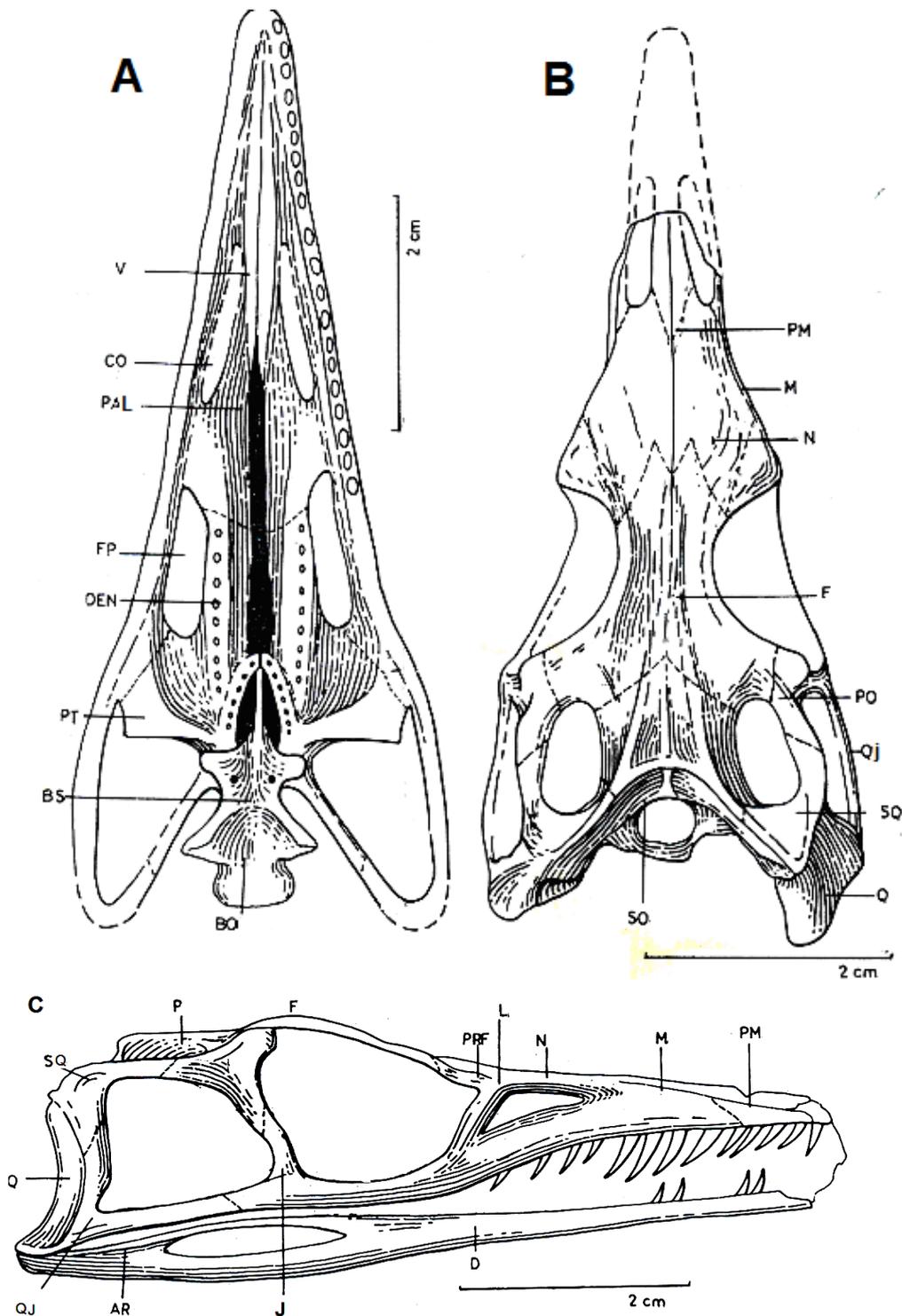


Figura 38: *Tropidosuchus romeri*. Vista palatal (A), dorsal(B) e lateral(C) do crânio. Abreviaturas: (D) dentário; (AR) articular; (DEN) dentículos; (SO) supraocipital; (FP) fenestra palatina. Retirado de Arcucci (1990)

6.4. *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971

Holótipo: *Chanaresuchus bonapartei* MLP 1964-XI-14-12 (Romer 1971). Material composto por sínocrânio e pós-crânio.

Distribuição geográfica: É encontrado tanto na Argentina como no Sul do Brasil.

Distribuição temporal: *Chanaresuchus* constitui-se no gênero de Proterochampsidae com a maior valência temporal, ocorrendo do Meso ao Neotriássico. Foi originalmente documentado na Argentina (Bacia de Ischigualasto, Formação los Chañares, Fauna de Chañares, Idade-Réptil Chañareense, Ladiniano), sendo que Sill (1994) ampliou o registro do táxon à Formação Ischigualasto (Fauna de Ischigualasto, Idade-Réptil Ischigualastense, Carniano). No Brasil, *Chanaresuchus sp.* foi documentado (Dornelles, 1995) para a Cenozona de Therapsida (Ladiniano) e, através do material da presente dissertação (UFRGS PV-0877-T), também para a Biozona de Traversodontídeos (Neoladínio).

Romer (1971), ao descrever *Chanaresuchus bonapartei* e *Gualosuchus*, representou ambos com um processo retroarticular menos desenvolvido e com a órbita de menor dimensão que a fenestra ventrotemporal, diferentemente do que foi figurado por Bonaparte (1971 – Fig. 39 deste capítulo). No presente trabalho, concorda-se com a maior parte da reconstituição craniana fornecida por Romer (*op. cit.*), mas se aceita que a solução encontrada por Bonaparte (*op. cit.*) na interpretação do processo retroarticular aparenta ser mais fidedigna do que a encontrada por Romer (*op. cit.*) tanto para *Chanaresuchus bonapartei* quanto para *Gualosuchus*.

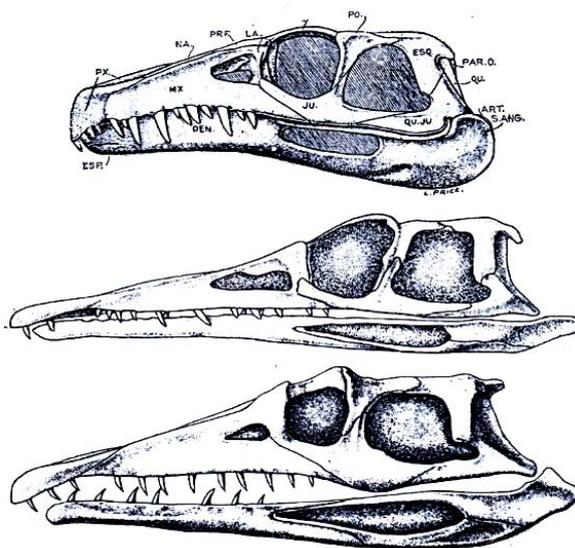


Figura 39: Materiais assumidos como integrantes da família Cerritosauridae por Bonaparte (1971): o primeiro (de cima para baixo) é o espécime-tipo de *Cerritosaurus binsfeldi* (Price 1947); o segundo, um material

indeterminado, proveniente da Fm. Los Chañares (ao que tudo indica, é o mesmo espécime que foi diagnosticado como *Chanaresuchus bonapartei* por Romer em 1971). O último desenho corresponde também a um material indeterminado, proveniente também da Fm. Los Chañares (provavelmente o espécime-tipo de *Gualosuchus reigi*, Romer, 1971). Imagens fora de escala. Retirado de Bonaparte (1971).

Romer (1971) relatou que *Chanaresuchus bonapartei* seria um tecodonte de tamanho modesto, com crânio longo e baixo e comprimentos cranianos oscilando de 15,5 cm a 26 cm. Anatomicamente, o crânio seria caracterizado pela presença de narinas externas colocadas próximas e de maneira dorsalizada, com uma vacuidade anterorbital pequena e ausência tanto do pós-frontal quanto da abertura pineal. Teria, ainda, uma fenestra anterorbital pouco desenvolvida, em forma de uma pequena abertura triangular, e uma fenestra ventrotemporal alongada anteroposteriormente, com contorno da borda posterior moderadamente convexo, o que sugeriria a iniciação da forma de “V” desta borda presente em diversos arcossáurios (Fig. 40).

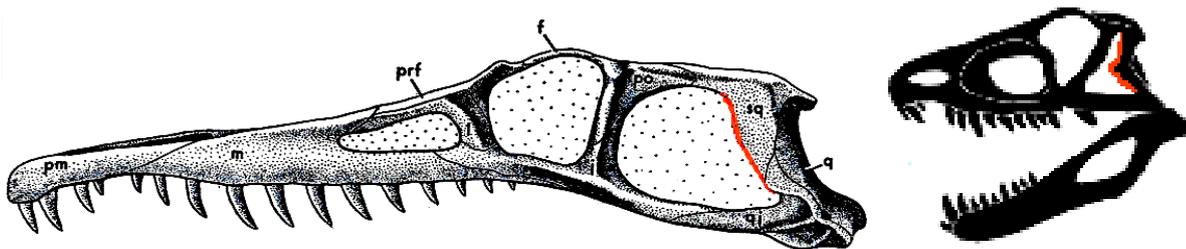


Figura 40: À esquerda: vista lateral de *Chanaresuchus bonapartei* (Romer 1971); à direita: o arcossáurio *Ornithosuchus*. Salientou-se na cor laranja, a borda posterior da fenestra ventrotemporal, onde é possível visualizar, em *Chanaresuchus*, o início da projeção em forma de “v” que é característica de arcossáurios mais derivados.

Além disso, segundo Romer (1971), não existe, em *Chanaresuchus bonapartei*, evidência da separação da septomaxila, figurada como existente em fitossáurios. *Chanaresuchus* tem ainda o premaxilar alongado, assim como o nasal, a sutura naso-frontal é transversa e do tipo zigue-zague e os frontais caracterizam-se pela “presença de ornamentações radiais, que se tornam mais longitudinais anteriormente”. Entre o parietal e o frontal, existe uma linha de sutura transversa, na porção medial do teto craniano; lateralmente, esta sutura dirige-se diagonalmente até as proximidades da borda da fenestra dorso-temporal, onde retorna em sentido anterolateral (formando um “v” bastante nítido) indo então ao encontro do contato entre o parietal e pós-orbital (esta extensão lateral do parietal constitui a borda anterior da fenestra dorsotemporal). A fenestra dorsotemporal é curta e ampla, sendo mais grácil posteriormente, de forma triangular, com base anterior e o ápice voltado posteriormente.

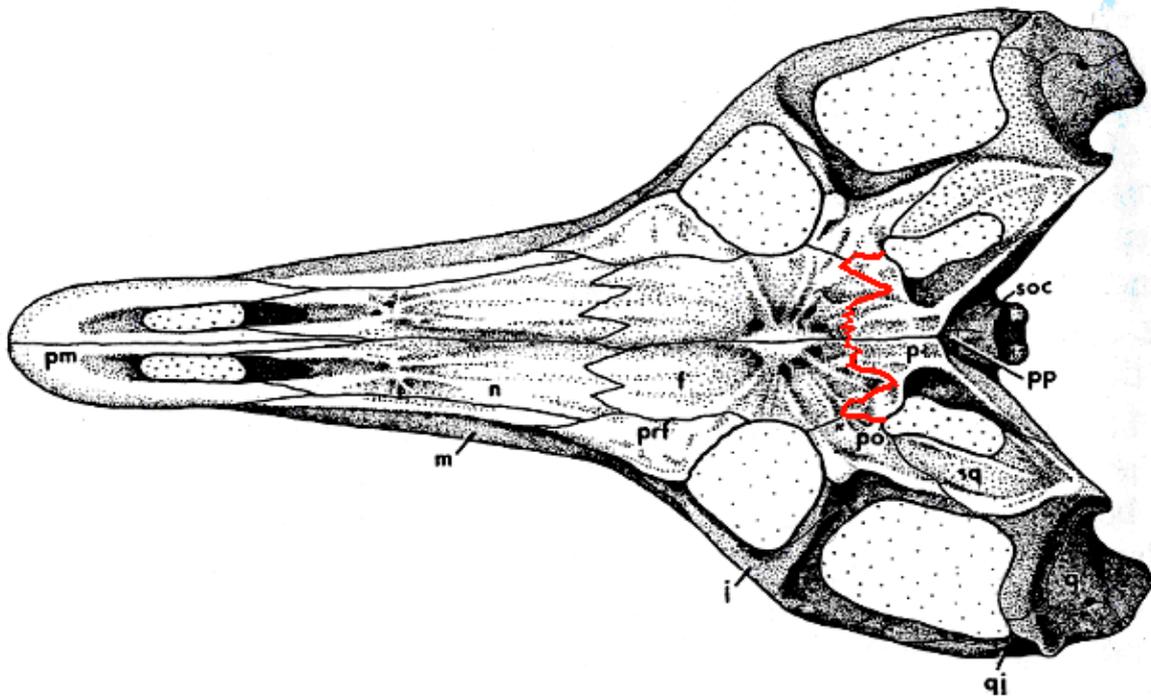


Figura 41: Vista dorsal de *Chanaresuchus bonapartei* mostrando, em contorno laranja, o padrão das suturas entre o parietal e o frontal e entre o pós-orbital e parietal. Modificado de Romer 1971.

Cada parietal envia, posteriormente, um processo, que se encontra e sobrepõe à superfície medial do processo parietal do esquamosal, por detrás da fenestra dorsotemporal.

Em relação ao palato, ainda segundo Romer (1971, p.10) “os pterigóides, possivelmente, possuem uma considerável liberdade de movimento”, sendo bastante desenvolvidos. Além disso, ao longo da borda medial de cada pterigóide há uma fileira de dentículos que encerra posteriormente sobre a região de articulação basal com a caixa craniana, enquanto uma segunda fileira de dentículos está presente em uma crista distinta, que se projeta diagonalmente para trás, a partir de um ponto próximo do final do palatino até as proximidades da região articular basal.

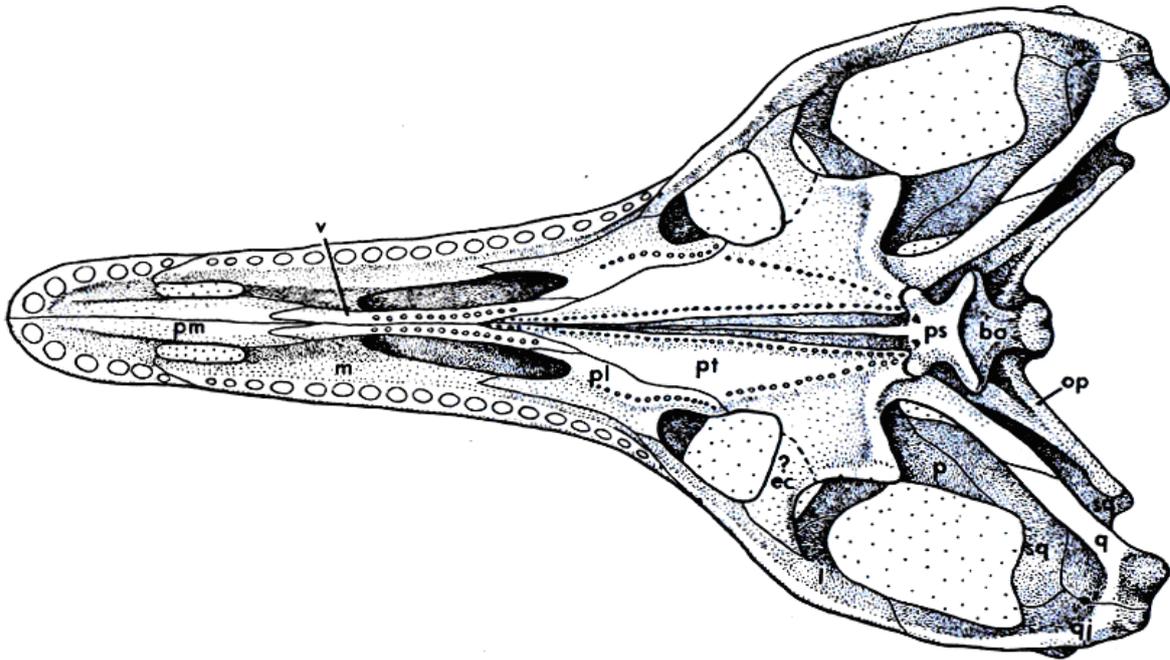


Figura 42: Retirado de Romer (1971); vista ventral do crânio de *Chanaresuchus bonapartei* e o padrão de distribuição dos denticulos no pterigóide.

Em relação à mandíbula, Romer (1971) relatou que esta apresenta-se longa e delgada anteriormente, possuindo uma sínfise inteiramente formada pelo dentário, com um processo retroarticular pouco desenvolvido. Possui dentes tipicamente arcossaurianos, comprimidos mediolateralmente, com seção oval e ápice pontiagudo, recurvados posteriormente; a premaxila possui cerca de 6 dentes, sendo os últimos menores. A maxila contém 18 dentes, aparecendo esta mesma quantidade no dentário.

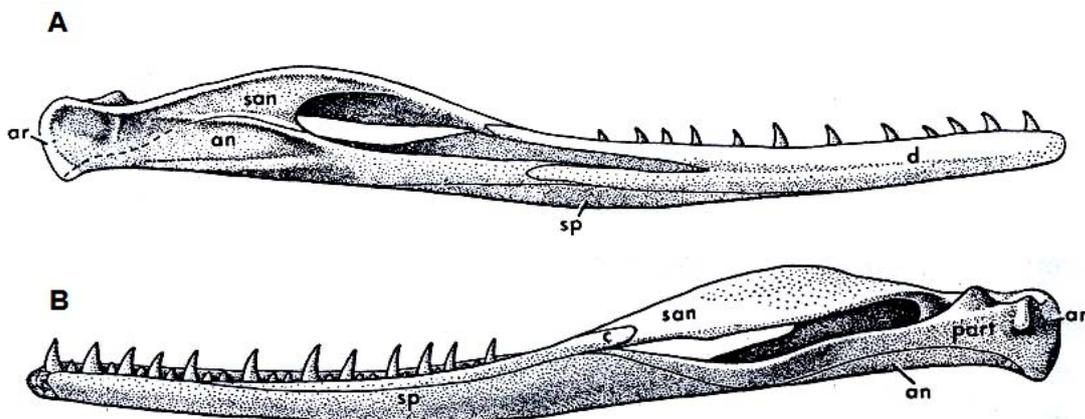


Figura 43: Retirado de Romer (1971). Vista lateral (A) e medial (B) da mandíbula de *Chanaresuchus bonapartei*.

Romer (1971) apontou similaridades entre *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* e *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946) tais como: ausência do forame parietal, formato semelhante da fenestra

ventrotemporal, perda do pós-frontal, presença de narinas dorsalizadas em forma de fenda e situação semelhante da articulação mandibular.

Considerou ainda, que *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* e *Proterochampsia* possuem diversas similaridades anatômicas na estrutura craniana, coligindo estes gêneros dentro da família Proterochampsidae. Estes quatro gêneros compartilham caracteres - como presença de um focinho delgado, crânio achatado dorso-ventralmente e tendência de um posicionamento dorsalizado tanto das órbitas quanto das narinas - que sugerem a presença de hábito anfíbio, sendo um possível paralelismo presente em fitossáurios e crocodílios.

Ao se referir ao pós-crânio, Romer (1972) baseou sua descrição nos exemplares MCZ 4035, MCZ 4036, MCZ 4037, MCZ 4038, e no holótipo MLP 1964-XI-14-12. Observou que o centro vertebral possui uma altura consideravelmente maior que a largura, sendo anficélico. Anteriormente, os espinhos neurais são altos e estreitos e, mais posteriormente, na região lombar, tornam-se mais baixos e maiores distalmente. De acordo com diversos autores (Serenó & Arcucci 1990; Sereno, 1990; Parrish, 1993; Jull, 1994; Benton, 2004) Proterochampsidae é colocado como grupo-irmão de Archosauria (*strictu sensu*) devido à ausência de intercentros pós-axiais. Em relação às costelas, constata-se a presença de uma costela com uma cabeça na região do atlas, enquanto na parte anterior da coluna pré-sacral as costelas apresentam duas cabeças, não havendo a preservação de costelas na região lombar.

Parker & Barton (2008 – Fig. 31 do capítulo 5.3 desta dissertação), em sua listagem de caracteres, apontaram a ausência de um processo olécrano do úmero, bem como do forame ectepicondilar e o fechamento do forame entepicondilar, a modelo do que já havia sido constatado por Romer (1972a) quanto à ausência de qualquer tipo de forame neste osso.

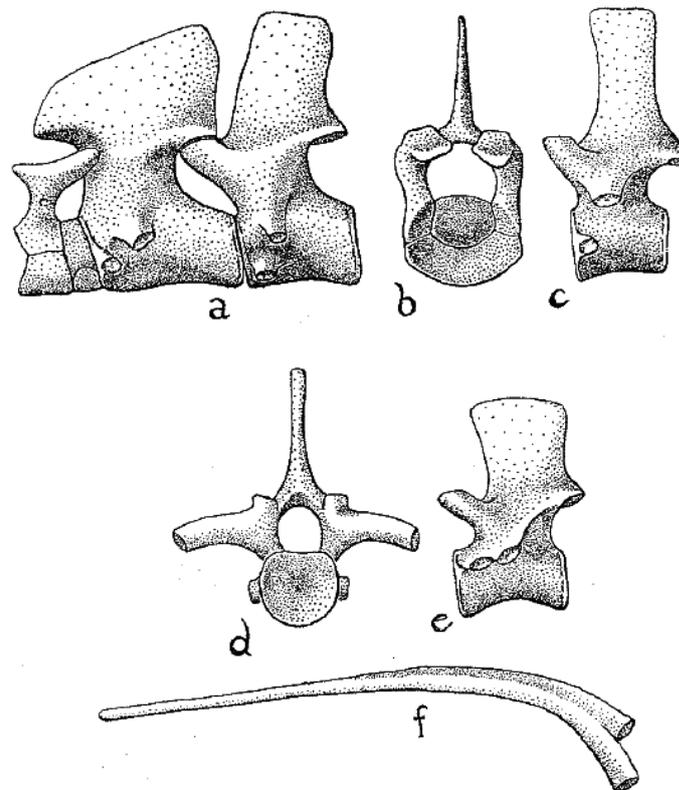


Figura 44: Vértex e costela de *Chanaresuchus bonapartei* MCZ 4036. *a*, vista lateral das vértebras 1-3; *b*, vista anterior do atlas-axis; *c*, *d*, vista lateral e anterior da vértebra pré-sacral cranial; *e*, vista lateral de uma vértebra pré-sacral mais caudal; *f*, costela da região cranial da coluna pré-sacral, em vista posterior. Retirado de Romer (1972a)

Em todos os materiais articulados analisados por Romer (1972a) o fêmur apresentou-se mais longo do que a tibia, ao contrário do que é descrito para *Tropidosuchus*, em que ambos possuem o mesmo comprimento (Arcucci, 1990) tendo ainda uma feição longa e esguia, com as extremidades pouco expandidas. Romer (*op. cit.*) relatou ainda que, em vista lateral, “a forma do fêmur é sigmóide, com a extremidade proximal curvada para cima, e um pouco medialmente, já a extremidade distal descende de modo ligeiramente curvo” (a curvatura é menos marcada, segundo o autor, do que nas formas tecodontianas mais avançadas). Além disso, a extremidade proximal do osso é muito modificada, de modo que, morfologicamente, na região medial (ou anterior), a margem é voltada para cima e a borda lateral é descendente.

Para Parker e Barton (2008), o fêmur de *Chanaresuchus bonapartei* não apresenta uma fossa intertrocanterica em sua superfície proximoventral. Além disso, os cõndilos femorais são proeminentes.

Ao avaliar a tíbia, Romer (1972a.), descreveu que esta possui uma cabeça essencialmente triangular em seção, havendo pouco desenvolvimento da crista cnemial; terminalmente, existe uma ampla superfície oval, ligeiramente convexa, para a articulação com o astrágalo.

No pé⁴¹, Romer (*op. cit.*) observou que os dígitos III e IV são gráceis, enquanto o II é robusto, sendo o V reduzido a um metatarsiano.

Não foi constatada a presença de gastrália⁴² em nenhum dos exemplares aferidos por Romer (*op. cit.*), existindo uma única fileira de espinhos dérmicos sobre os espinhos neurais. Eles se estendem do atlas até o fim da região pré-sacral, não sendo observáveis na cauda.

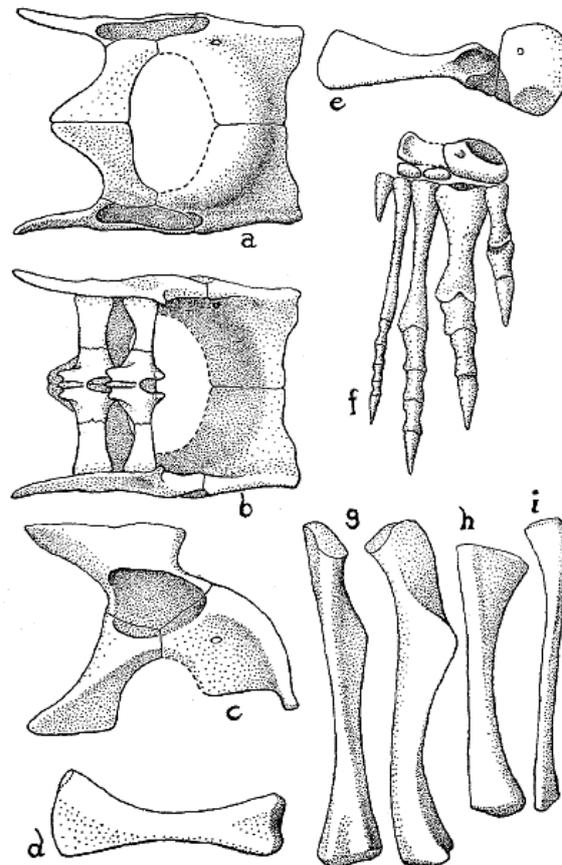


Figura 45: *Chanaresuchus bonapartei* MCZ 4035. a, vista ventral da cintura pélvica; b, vista dorsal da cintura pélvica e vértebras sacrais; c, lado direito da cintura pélvica; d, vista dorsal do úmero esquerdo; e, escapulocoracóide direito (a extremidade dorsal da escápula está a esquerda); f, pé direito, com calcâneo parcialmente preservado; g, vista lateral e dorsal do fêmur esquerdo; h, superfície extensora da tíbia esquerda; i, superfície extensora da fibula esquerda. Retirado de Romer (1972).

⁴¹ Benton & Norman (1988) citaram este caráter como duas das 8 sinapomorfias de Proterochampsidae (*eg.*, dígitos dos pés III e IV finos, e II é mais robusto; metatarsal V é reduzido a um “botão” sem falanges). Jull (1994) também utilizou o caráter “comprimento do dígito V do pé menor do que o comprimento do dígito I” para sinapomorfia de Proterochampsidae e Archosauria (*strictu sensu*).

⁴² O único proterochampsídeo que reconhecidamente possui costelas abdominárias (gastrália) é *Tropidosuchus* (Arcucci, 1990).

Em relação ao astrágalo, Sereno (1991), ao descrever as facetas crurais, avaliou que, em proterocampsídeos e arcossáurios, elas são posicionadas lado a lado, sendo separadas apenas por uma crista óssea, ao contrário do que ocorrem nos demais arcossauriformes (e.g.. *Proterosuchus*, *Euparkeria*) onde estas facetas são separadas por uma superfície não articular. Sereno (*op. cit.*) também posicionou Proterochampsidae junto a Archosauria pelo caráter “ausência de intercentros pós-axiais” constatado nestes dois grupamentos. Contudo, o calcâneo não se consta completamente preservado em *Chanaresuchus* como documentou Romer (1972a).

Quanto ao tipo de articulação apresentada na região do tornozelo, Cruickshank (1979) chegou a sugerir que *Chanaresuchus* apresentava uma articulação do tipo crocodilo reversa, mas Chatterjee (1982) colocou em dúvida essa hipótese, ao argumentar que nada poderia ser afirmado nesse sentido devido o estado fragmentário desta articulação.

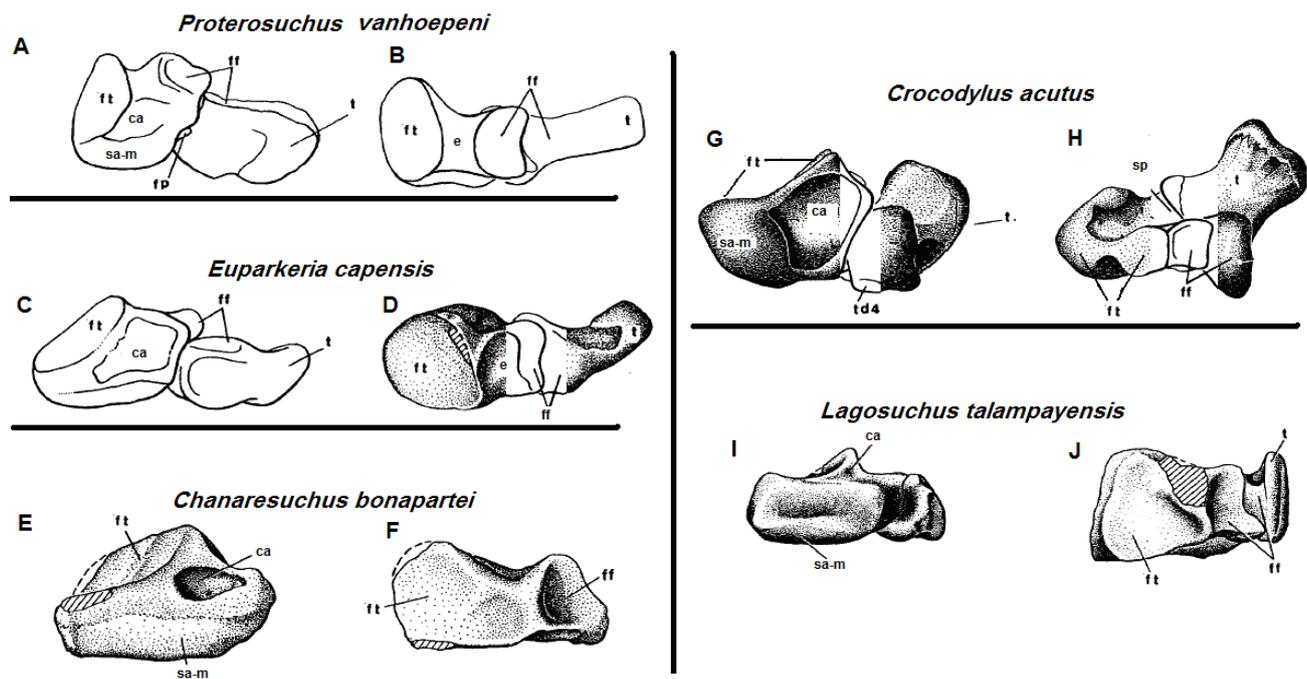


Figura 46: Na coluna da esquerda, estão representadas as vistas anteriores (A, C,) e dorsais (B, D, E) do astrágalo e calcâneo de arcossauriformes (*Proterosuchus*, *Euparkeria*, de cima para baixo), sendo figurado apenas o astrágalo de *Chanaresuchus* em vista anterior (E) e dorsal (F). Já na coluna da direita, também são figuradas as vistas anteriores (G, I) e dorsais (H, J) de arcossáurios (*Crocodylus* e *Lagosuchus*). Pode-se observar que, tanto *Chanaresuchus* como os arcossáurios da coluna da direita, possuem apenas uma crista separando as faces articulares com a tíbia e a fíbula, enquanto outros arcossauriformes (*Proterosuchus*, *Euparkeria*) possuem uma superfície não articular separando estas facetas articulares. Abreviaturas: (ca) cavidade anterior; (e) entalhe; (fp) forame perfurador; (ff) faceta fibular; (ft) faceta tibial; (sp) sulco posterior; (sa-m) superfície articular para o metatarsal 1 e 2; (t) tuberosidade; (td4) superfície articular para o tarsal distal 4. Modificado de Sereno (1991).

Romer (1972a) forneceu uma reconstituição do esqueleto de *Chanaresuchus* em posição de vida (a maior parte da restauração foi baseada no exemplar MCZ 4035). Os elementos dérmicos da cintura escapular, as mãos e as costelas posteriores foram reconstituídos e a região caudal é pouco conhecida. Este táxon foi estabelecido como um quadrúpede já que, possivelmente, ele gastaria muito do seu tempo dentro da água, onde o corpo estaria em posição horizontal. Ao mesmo tempo, o animal poderia também assumir uma postura bípede semi-ereta, ao efetuar incursões nos ambientes terrestres. Sereno (1991) interpretou este mesmo espécime como sendo possivelmente sprawling (planígrado) enquanto Kishlat (1996), ao explicitar a desproporcionalidade das cinturas, com os membros escapulares mais curtos que os pélvicos neste indivíduo, interpretou-o como uma forma mesógrada - e talvez bípede - em terra. Nesse sentido, na linhagem dos Proterochampsidae, *Cerritosaurus* (devido a caracteres cranianos como brevirrostria e mandíbula robusta) e *Tropidosuchus* (devido principalmente a caracteres de pós-crânio, que foram discutidos no tópico 6.3 da presente dissertação) seriam as formas em que se observa uma menor tendência ao hábito aquático, seguidos por *Chanaresuchus-Gualosuchus*, até culminar nas formas mais especializadas a este ambiente representadas por *Proterochampsia nodosa* e *P. bariionuevoi*.

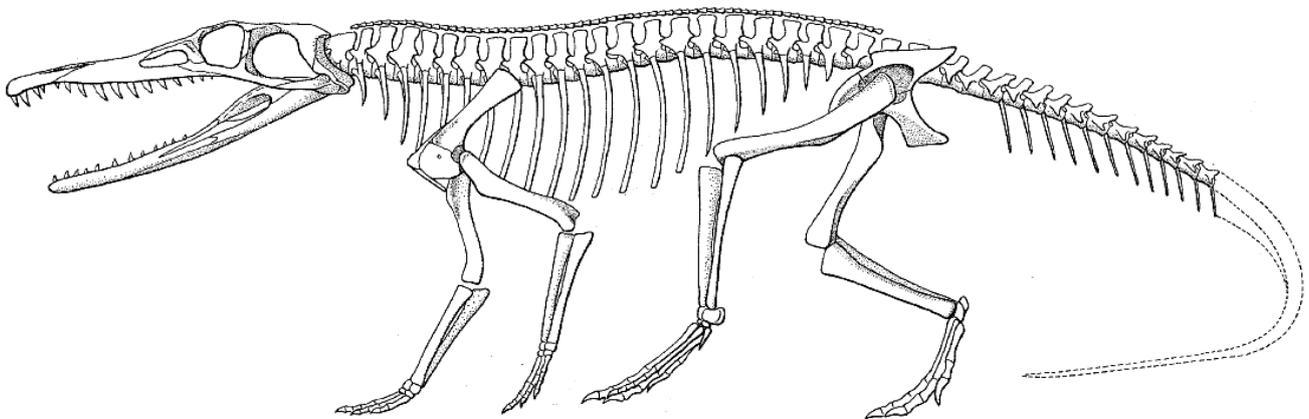


Figura 47: Reconstituição do esqueleto de *Chanaresuchus bonapartei*. Retirado de Romer (1972a)

6.4.1 *Chanaresuchus* sp. (formas brasileiras)

Materiais: *Chanaresuchus* é representado no Rio Grande do Sul (Brasil), até o momento, por dois crânios (UFRGS PV-0065-T e UFRGS PV-0464-T). Há também um sínclânio parcial (MCP 4195 PV), sem procedência definida, atribuído a *C. bonapartei* (diagnose ao nível de espécie), além do material da presente dissertação (UFRGS PV-0877-T).

O material UFRGS PV-0464-T foi descrito por Dornelles (1992; 1995), enquanto UFRGS PV-0065-T, referido como um *Chanaresuchus* por (Kischlat 1996), não obteve até o momento uma diagnose formal; já o material MCP 4195 PV foi descrito por Hsiou *et al.* (2002). Finalmente, o espécime UFRGS PV-0877-T é diagnosticado como *Chanaresuchus bonapartei* no presente estudo.

Procedências: UFRGS PV-0464-T foi encontrado na Sanga Carlos (distrito de Pinheiros), a 12,1 quilômetros da cidade de Candelária, RS (Kischlat, 1996), em sedimentos da Formação Santa Maria, Cenozona de Therapsida, Fauna Local de Pinheiros, Mesotriássico (Ladiniano). Já UFRGS PV-0877-T foi coletado no afloramento Schoenstadt (Santa Cruz do Sul, RS), Formação Santa Maria, Biozona de Traversodontídeos (Neoladiniano). O espécime pertencente à coleção da PUC (MCP 4195 PV) não possui procedência geográfica ou estratigráfica conhecida.

O material descrito por Dornelles (1992, 1995), UFRGS PV-0464-T, consiste em um crânio isolado, bastante permineralizado, com fatores compressivo-deformacionais mais pronunciados no limite posterior da órbita, que foi reconstituído com base no holótipo *Chanaresuchus bonapartei* de Romer (1971), por apresentar semelhanças como:

- a) Comprimento total (máximo inferido para o exemplar de 27,5 cm);
- b) Comprimento da região órbita-temporal (item 7 de Dornelles – Fig. 57) em UFRGS PV-0464-T perfaz 65% da região pré-orbitária; Em *Chanaresuchus* esta relação é de 66%, enquanto em *Gualosuchus* e *Cerritosaurus* ambas as regiões possuem praticamente o mesmo comprimento;
- c) *Chanaresuchus bonapartei*, em norma dorsal, possui a região temporal em forma subtrapezoidal, com fenestras dorsotemporais subtriangulares e processos esquamais divergindo num ângulo de cerca de 90°. Já em *Gualosuchus*, a região temporal aproxima-se da forma retangular, as fenestras dorsotemporais são anteroposteriormente alargadas, com

uma barra intertemporal mais alongada e com os processos esquelômicos do parietal divergindo em ângulo de aproximadamente 60° .

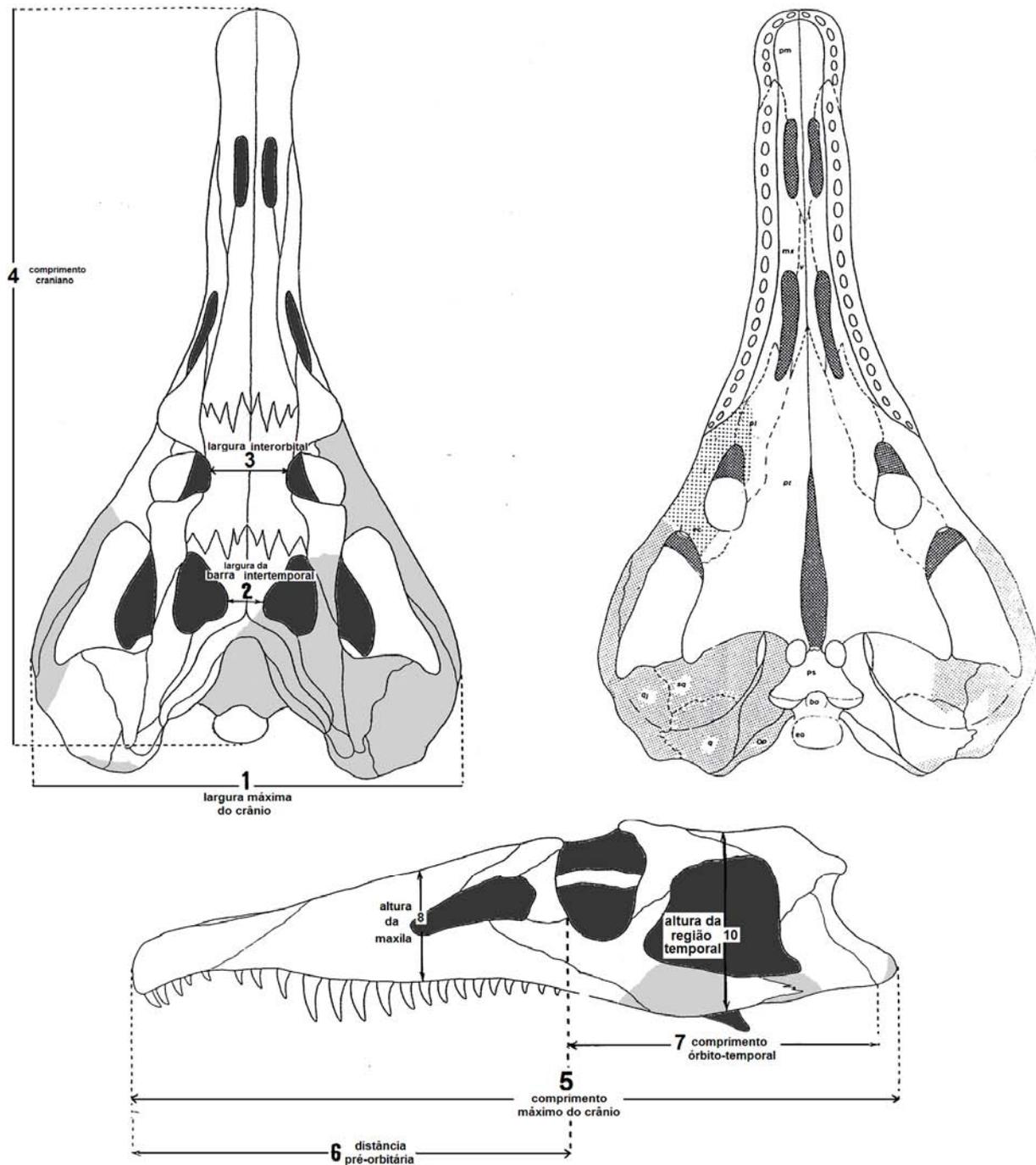


Figura 48: Crânio de *Chanaresuchus* sp (UFRGS PV-0464-T) . Em cima, normas dorsais (esquerda) e ventrais (direita) e embaixo, norma lateral (lado esquerdo). Em hachurado, figuram-se as porções cranianas que foram reconstituídas pelo citado autor; os números de 1 a 10 referem-se aos eixos estabelecidos pra fins de comparação com outros proterocampsídeos. Modificado de Dornelles (1992).

Por outro lado, Dornelles (1992) percebeu algumas diferenças de UFRGS PV-0464-T em relação à forma argentina:

- Contorno da região temporal em norma dorsal menos trapezoidal;
- Maior altura do crânio;
- Pré-maxila mais alargada (vista dorsal), e mais alta (vista lateral);
- Região pré-narial mais alongada;
- Ausência das alongadas calhas que partem da abertura narial até próximo da ponta do focinho;
- Cristas nasais parassagitais parecem ser mais marcadas do que na forma argentina;
- Maxila mais desenvolvida dorsoventralmente.

O citado autor mencionou ainda que, devido aos fatores diagenéticos, não foi possível constatar a presença de dentículos palatais, figurados tanto no vômer como nos palatinos e pterigóides da forma argentina. Além desse caráter, também não foi possível visualizar a presença do par de forames para as carótidas (situadas entre as elevações dos processos basipterigóides) bem como a ornamentação do teto craniano.

No estudo efetuado no presente trabalho, foi possível constatar, nos exemplares brasileiros, a presença de fileiras de pequenas concreções nodulares nos palatinos, que se assemelham ao padrão de distribuição dos dentículos neste osso em *Chanaresuchus bonapartei*, sendo este caráter de mais fácil apreciação em UFRGS PV-065-T. Os forames para as carótidas também parecem estar presentes, nas elevações dos processos basipterigóideos no material descrito por Dornelles (1992) e em UFRGS PV-0065-T. Contudo, seria necessária ainda uma melhor preparação de ambos e/ou o achado de materiais mais bem preservados. Finalmente, não foi constatada a marcada quina formada entre o teto craniano e suas faces laterais, observadas tanto em *Chanaresuchus bonapartei*, *Tropidosuchus* e *Cerritosaurus*, contudo a ausência deste caráter também pode ser de caráter tafonômico.

Considera-se aqui (semelhantemente ao que foi sugerido por Kishlat, 2000) também a possibilidade de que este material, junto com exemplar UFRGS PV-0065-T (referido informalmente como *Chanaresuchus*) possam vir a serem compreendidos como proterocampsídeos diferentes de *Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, *Tropidosuchus*, *Rhadinosuchus* e *Cerritosaurus*, devido aos caracteres autopomórficos citados acima por Dornelles (1992), além de outros verificados pelo presente autor como:

- Abertura lingual dos alvéolos;
- Maior expansão lateromedial (transversal) do maxilar;

- Maior expansão transversal dos pré-frontais, com as bordas laterais nitidamente semicirculares (caráter este também presente em *Tropidosuchus*).
- Ala do pterigóide mais expandida (Kishlat, 1996)

Entretanto, concordando com Dornelles (1992, 1995), ressalta-se que estas diferenças podem ser decorrentes das significativas alterações diagenéticas apresentadas por ambos os materiais brasileiros.

Em relação ao espécime MCP 4195 PV, este é constituído por um crânio parcial, sem a parte anterior do rosto, mas com a mandíbula adpressa, possuindo um alto grau de permineralização, semelhante ao existente em UFRGS PV- 0065-T e UFRGS PV-0464-T. Não existem informações sobre a coleta deste espécime, mas a semelhança do padrão de fossilização sugere que este tenha a mesma procedência geográfica e estratigráfica que UFRGS PV- 0065-T e UFRGS PV-0464-T (qual seja, uma das sangas do distrito de Pinheiros, em Candelária = Cenozona de Therapsida).

Hsiou *et alii* (2002) caracterizaram-no como um crânio de forma triangular (em norma dorsal), que apresenta 130 mm de comprimento parcial e 180 mm de comprimento total estipulado, com uma conservação satisfatória, concentrada especialmente na região temporal.

Os autores citaram diversas características que aproximam o material em questão de *Chanaresuchus bonapartei*, tais como:

- Padrão de ornamentação do frontal com uma crista medial mais alta na parte média das órbitas e cristas radiais menores partindo do centro do frontal;
- Aberturas temporais superiores de forma triangular e bem divergentes posteriormente;
- A porção do parietal que forma o teto craniano é curta, e a projeção posterior deste osso possui um ângulo de divergência maior do que em *Gualosuchus*.

Contudo, os mesmos autores apresentam valores diferentes dos fornecidos por Dornelles (1992) em relação às proporções cranianas. Hsiou *et alii* (*op. cit*) relataram que o comprimento da região orbitotemporal, em *C. bonapartei* e *G. reigi*, perfaz 82% do comprimento da região pré-orbitária, sendo que Dornelles (1992) relatou esta mesma relação como sendo de 66% para *C. bonapartei* e praticamente o mesmo também para *G. reigi* e *Cerritosaurus*. Para Hsiou *et al.*, (2002), porém, a avaliação de Dornelles (1992), referente ao material UFRGS PV-0464-T, foi influenciada pela deformidade da região temporal.

Além disso, estes autores também ressaltaram que a região articular da mandíbula de MCP 4195 PV parece pouco desenvolvida, sendo mais semelhante ao descrito por Romer (1971) para *C. bonapartei*, do que à interpretação efetuada por Bonaparte (1971) (Fig. 39 da presente dissertação)

para os proterocampsídeos de Los Chañares ou da proposta de Barberena & Dornelles (1998) (Fig. 50) para *Cerritosaurus*.



Figura 49: MCP 4195 PV, identificado como *Chanaresuchus bonapartei*. A esquerda, vista dorsal (superior) e latero-ventral (inferior); à direita, detalhe da região temporal (norma dorsal). Imagens cedidas por A. S. Hsiou.

6.5. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946

Holótipo: *Cerritosaurus binsfeldi* (Price 1946). Originalmente catalogado como DGM 334-R, atualmente identificado apenas como “CA” (referente ao Colégio Anchieta, em cujo Museu o espécime se encontra) sem numeração. Material composto por sínclânio e pós-crânio (série pressacrovertebral, costelas, parte da cintura e membros escapulares e ainda osteodermos) sobre uma matriz concrecionada que impossibilita ver detalhes do palato.

Distribuição temporal: o holótipo (único exemplar deste gênero documentado) foi coletado em 1941 por Antonio Binsfeldi em litologias da formação Santa Maria, Cenozona de Rhynchosauria, Fauna local Alemoa (Idade-Réptil Ischigualastense), Neotriássico (Carniano).

Cerritosaurus binsfeldi, assim como *Tropidosuchus*, é uma forma de pequenas proporções (crânio = 8,9 cm de comprimento) que, segundo Price (1946), possui um crânio portador de um focinho aguçado e baixo, com o teto craniano achatado, formando quinas com as faces laterais, que são quase perpendiculares. Possui uma fenestra dorso-temporal pequena, de comprimento similar ao da fenestra anterorbital; a ornamentação do teto craniano é fraca e limitada ao seu teto (da região posterior do nasal até o parietal), as narinas externas são pequenas e ovais longitudinalmente, sendo precedidas e seguidas por depressões em forma de calha, na premaxila e no nasal, respectivamente.

Ainda segundo a descrição de Price (1946), a mandíbula deste espécime é robusta, com uma grande fenestra mandibular e uma grande expansão em sua região posterior; os dentes presentes na maxila (no total de 11, sendo contados dois alvéolos) são tipicamente tecodontes, sendo longos, estreitos, recurvados para trás e com serrilhas na porção posterior (detalhe este melhor observável nos dentes 8, 10 e 11).

Price (*op. cit.*) relatou ainda que haveria indícios de osteodermos (pequeno tamanho, finos e, possivelmente, dispostos em pares) na altura da nona vértebra, observáveis do lado direito dos espinhos neurais. Entretanto, segundo Kischlat (2000), *Cerritosaurus* mostra uma fileira de osteodermas ímpar e sagital (compatível com os demais proterocampsídeos), ao contrário do que consta nas observações de Price (*op. cit.*) e Sereno (1991).

Cerritosaurus já foi sugerido como sendo um possível pré-crocodílio (Walker, 1968, 1970), além disso, diversas afinidades com o gênero *Rhadinosuchus* foram propostas (Hoffstetter, 1955; Bonaparte, 1970, 1982; Kishlat, 1996).

Kischlat (1996) defende que, ao assumir *Cerritosaurus* como uma sendo uma forma aquática, seria então o menos piscívoro de todos os proterocampsídeos (devido à brevírostria e crânio alto), podendo haver uma tendência a insetivoria.

Dornelles (1992) e Barberena & Dornelles (1998) forneceram uma reinterpretação tafonômica da morfologia craniana proposta de Price (*op. cit.*), propondo que *Cerritosaurus* teria um processo retroarticular da mandíbula mais pronunciado, semelhante ao apresentado para *Chanaresuchus* por (Bonaparte (1971)⁴³. Tal verificação baseou-se no fato de que a reconstituição original fornecida por Price (*op. cit.*) seria atípica para proterocampsídeos e arcossáurios de maneira geral.

Os autores defenderam que o processo retroarticular de *Cerritosaurus* foi deformacionalmente recurvado dorso-rostralmente (norma lateral) em estado plástico (devido à ausência de evidências de fraturas), de modo que a face dorsal deste processo passou a ser visível em norma occipital; ou seja, o processo retroarticular teve, por deformação pós-soterramento, sua superfície dorsal recurvada em direção ventral (Fig. 50).

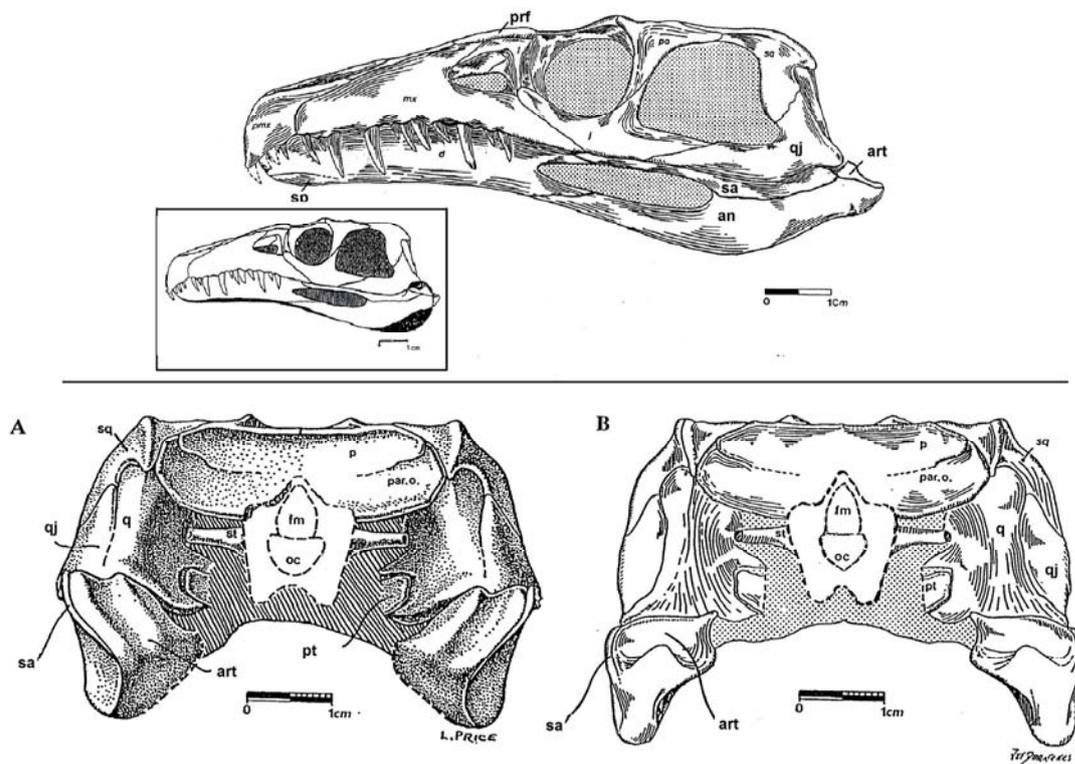


Figura 50: *Cerritosaurus binsfeldi*. Acima, vista lateral da reinterpretação da morfologia do processo retroarticular (no quadro, consta a representação original de Price (1946) com o processo retroarticular pouco

⁴³ Contudo, na descrição original de *Chanaresuchus bonapartei* e *Gualosuchus reigi*, Romer (1971) caracterizou o processo retroarticular de ambos como sendo pouco desenvolvido. Já *Proterochampsia*, segundo Arcucci (1989), não apresentaria um processo retroarticular, enquanto *Tropidosuchus* apresentaria o mesmo processo do tipo cônico, de base ampla (Arcucci, 1990).

desenvolvido). Abaixo, a vista occipital de *Cerritosaurus* segundo Price, 1946 (A) e Dornelles, 1992 (B). Modificado de Dornelles (1992)

Contudo, Kischlat (1996, 2000) discordou da reinterpretação fornecida por Dornelles (1992) e por Barberena & Dornelles (1998) relatando não ter observado, em *Cerritosaurus*, a evidência direta da presença de tal processo articular, mesmo que tênue. Para Kischlat (2000), o pouco desenvolvimento deste processo em *Cerritosaurus* seria compatível com o fraco desenvolvimento da incisura ótica, bem como com a columela robusta apresentada por este gênero. Além disso, a interpretação de Price (1946) para o processo retroarticular fez com que Kischlat (1996) levantasse a hipótese de que *Cerritosaurus*, ao deprimir a mandíbula, afastaria os ramos entre si, ampliando a abertura da boca e possibilitando a ingestão de presas com dimensão transversal maior que a dimensão original desta.

Por outro lado, tanto nas descrições de Price (1946) quanto Romer (1971) e Dornelles (1992), constam - ou figuram nas suas reconstituições - diversas características anatômicas de que sugerem uma relação entre *Cerritosaurus* e *Chanaresuchus bonapartei*. Entre estes caracteres estão:

- 1) Região temporal (norma dorsal) de contorno trapezoidal (Dornelles, 1992) (este caráter também é presente em *Tropidosuchus*);
- 2) Formato subtriangular da fenestra dorsotemporal, com ápice voltado lateroposteriormente;
- 3) Presença de uma crista medial que parte da região cranial dos frontais até o limite dos parietais medioposterior (onde estes divergem entre si);
- 4) Presença de uma crista que delimita a borda mediocaudal da fenestra dorsotemporal;
- 5) Presença de uma fossa paramedial, entre a crista medioposterior da fenestra dorsotemporal e a região caudal da crista medial, anterior ao ângulo de divergência dos parietais;
- 6) Teto craniano achatado, formando quinas quase perpendiculares com as faces laterais (Price 1946). Este caráter também está presente em *Tropidosuchus*.

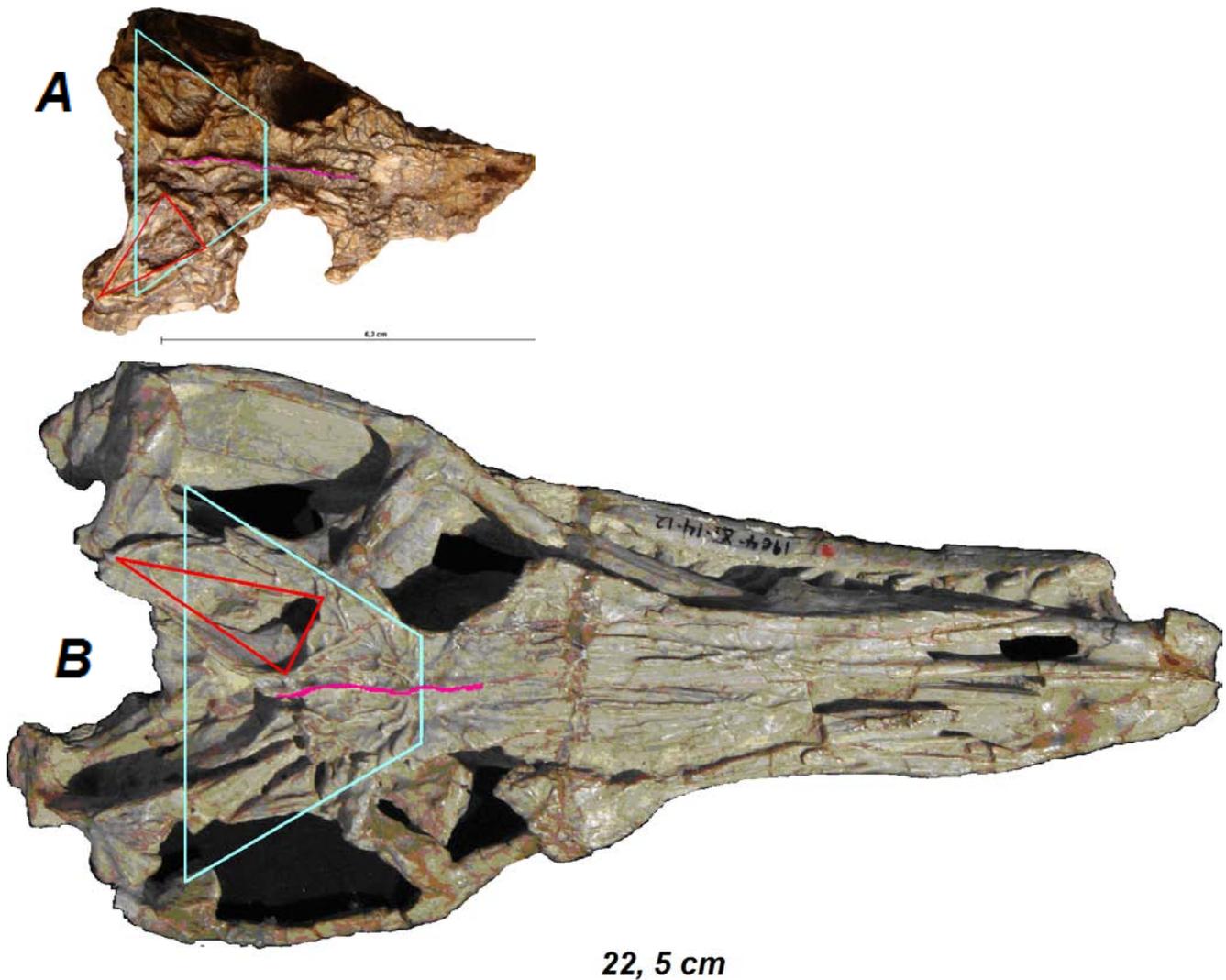


Figura 51: Representação de algumas semelhanças presentes em *Cerritosaurus* (A) e *Chanaresuchus bonapartei* (B). É possível notar, pelo polígono azul, a forma trapezoidal da porção temporal do teto craniano. Em linha vermelha, evidenciou-se a forma triangular da fenestra dorsotemporal, com ápice voltado lateroposteriormente. Em contorno lilás, ressaltou-se a crista localizada no plano sagital. Fotos do autor.

Tendo em vista os caracteres sinapomórficos supracitados e a pequena proporção de *Cerritosaurus* em relação aos demais proterocampsídeos (exceto *Rhadinosuchus* e *Tropidosuchus*), bem como a presença de órbitas grandes e um rostro relativamente curto, o presente autor sugere a investigação da hipótese de que *Cerritosaurus* possa vir a ser interpretado como uma forma juvenil de *Chanaresuchus bonapartei*.

Assume-se, aqui, que as diferenças anatômicas listadas abaixo para *Cerritosaurus* em relação a *Chanaresuchus bonapartei* possam ser decorrentes de diferenças ontogenéticas:

- O formato rômbo dos pré-frontais das espécies argentinas (em norma dorsal) em relação ao formato subtriangular de *Cerritosaurus*, pode estar relacionado ao alongamento do rostro, durante o crescimento;
- Órbitas proporcionalmente maiores em *Cerritosaurus* do que em *Chanaresuchus bonapartei*;
- O fato do crânio de *Cerritosaurus* ser proporcionalmente mais alto em relação a *Chanaresuchus* também pode ser uma consequência do menor comprimento do focinho da primeira forma;
- Da mesma forma, a maior expansão pós-orbitária do crânio (em norma dorsal) em *Cerritosaurus* também está diretamente relacionada ao comprimento relativo do rostro;
- Finalmente, a maior participação da face lateral dos frontais na delimitação do bordo medial das órbitas, em *Cerritosaurus*, também é uma possível decorrência da maior expressão destas, em relação à *Chanaresuchus bonapartei*;

6.6. *Rhadinosuchus gracilis* Huene, 1938

Holótipo: *Rhadinosuchus gracilis* (Huene 1938) / BSPHG [FH-P#7]. Material composto por um crânio incompleto, acompanhado de 1 costela cervical, 2 vértebras, 1 metatarsal e algumas costelas gastrais. Apesar do estado de conservação ser bom, o material encontra-se macerado, sendo difícil a visualização de diversos caracteres diagnósticos de proterocampsídeos. Além disso, não constam, na descrição original nem em de trabalhos subsequentes, ilustrações ou fotos que sejam suficientemente elucidativas.

Distribuição geotemporal: coletado em litologias da formação Santa Maria, Fauna Local de Alemoa, Cenozona de Rhynchosauria (Idade-Réptil Ischigualastense), Neotriássico (Carniano).

Rhadinosuchus carece ainda de uma avaliação minuciosa, a fim de esclarecer seu real posicionamento filogenético dentro dos proterocampsídeos, sendo necessário, também, um estudo que possibilite definir se este gênero se constitui de um indivíduo ontogeneticamente adulto ou é, na verdade, uma forma juvenil.

Diversos autores apontam afinidades entre *Cerritosaurus* e *Rhadinosuchus* (e.g.. Hoffstetter, 1955; Reig, 1970; Bonaparte, 1970, Kischlat, 1996) sendo que Hoffstetter (*op. cit.*) chegou a levantar a possibilidade de que *Rhadinosuchus* fosse um sinônimo de *Cerritosaurus*. Entretanto, na avaliação de Kischlat (1999) e Kischlat & Shultz (1999), esta espécie não deveria ser compreendida como tal, por ser grácil, ao contrário de *Cerritosaurus* que possui um crânio massivo, com rostrum relativamente curto e de *Proterochampsa* que possui um rostrum longo e crânio achatado.

Na aferição de Huene (1938), *Rhadinosuchus* possui alguns caracteres diagnósticos que sugerem-no como um integrante dos proterocampsídeos, como:

- Nasais dorsalizados, no plano do teto do crânio, com pequena inclinação lateral;
- Bordo superior da maxila aplainado medialmente, em sua metade anterior, para apoio do nasal;

Contudo, Huene (1942) averiguou como sendo possível a presença de um pré-vômer neste táxon - o que seria uma autopomorfia - e também que as narinas externas encontram-se predominantemente entalhadas no nasal. Kischlat (1996) observou que as narinas externas estão, na verdade, delimitadas medial e caudalmente pelo nasal, sendo esta uma característica compartilhada por *Proterochampsa* e *Elaphrosuchus*; além disso Kischlat (2000) relatou que avaliou a presença de ornamentação radial no frontal e sutura nasofrontal com forte alternância, semelhante à encontrada em *Chanaresuchus*, o que vai contra com as relações pretéritas deste táxon com *Cerritosaurus*.

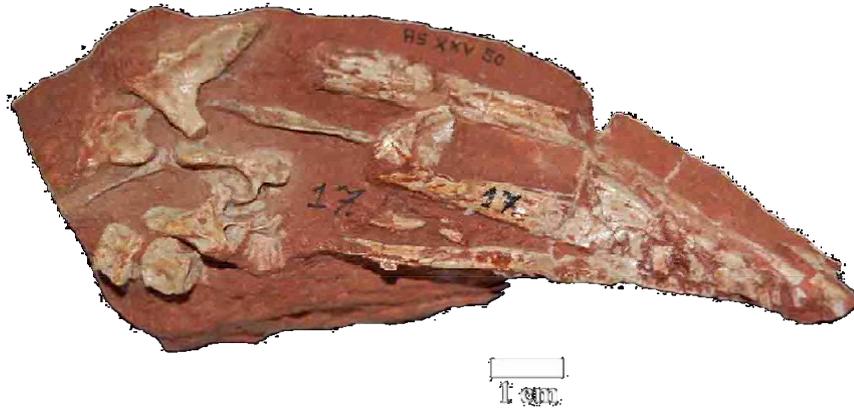


Figura 52: *Rhadinosuchus gracilis*. Imagem cedida por Bianca Mastrantonio.

6.7. *Gualosuchus reigi* Romer, 1971

Holótipo: *Gualosuchus reigi* MLP 1964-XI-14-13 (Romer, 1971). Encontra-se atualmente no Museu de La Rioja (Argentina). Material composto por crânio, porção posterior da mandíbula e alguns elementos pós-cranianos (não descritos).

Distribuição geográfica e temporal: Proveniente da Formação los Chañares (Bacia de Ischigualasto) da Argentina, Idade-Réptil Chañarenses (Ladiniano)

Romer (1971) ao descrever *Gualosuchus*, relatou que o mesmo possui um crânio de 32,5 cm de comprimento total, com muitas feições que se assemelham aos materiais de *Chanaresuchus bonapartei*. Contudo, apontou algumas diferenças entre ambos:

1. Porção posterior do teto crânio mais profunda em *Gualosuchus*;
2. Órbita mais alta e com menor incisão no teto craniano (em *Gualosuchus*);
3. Parietais estendem-se emparelhados na linha média do crânio, mais posteriormente do que em *Chanaresuchus*, e divergem de modo menos acentuado na região posterior ao irem ao encontro dos esquamosais;
4. As aberturas temporais superiores, em *Gualosuchus*, são proporcionalmente mais estreitas e alongadas; além disso, são parassagitais, enquanto em *Chanaresuchus* divergem posteriormente.

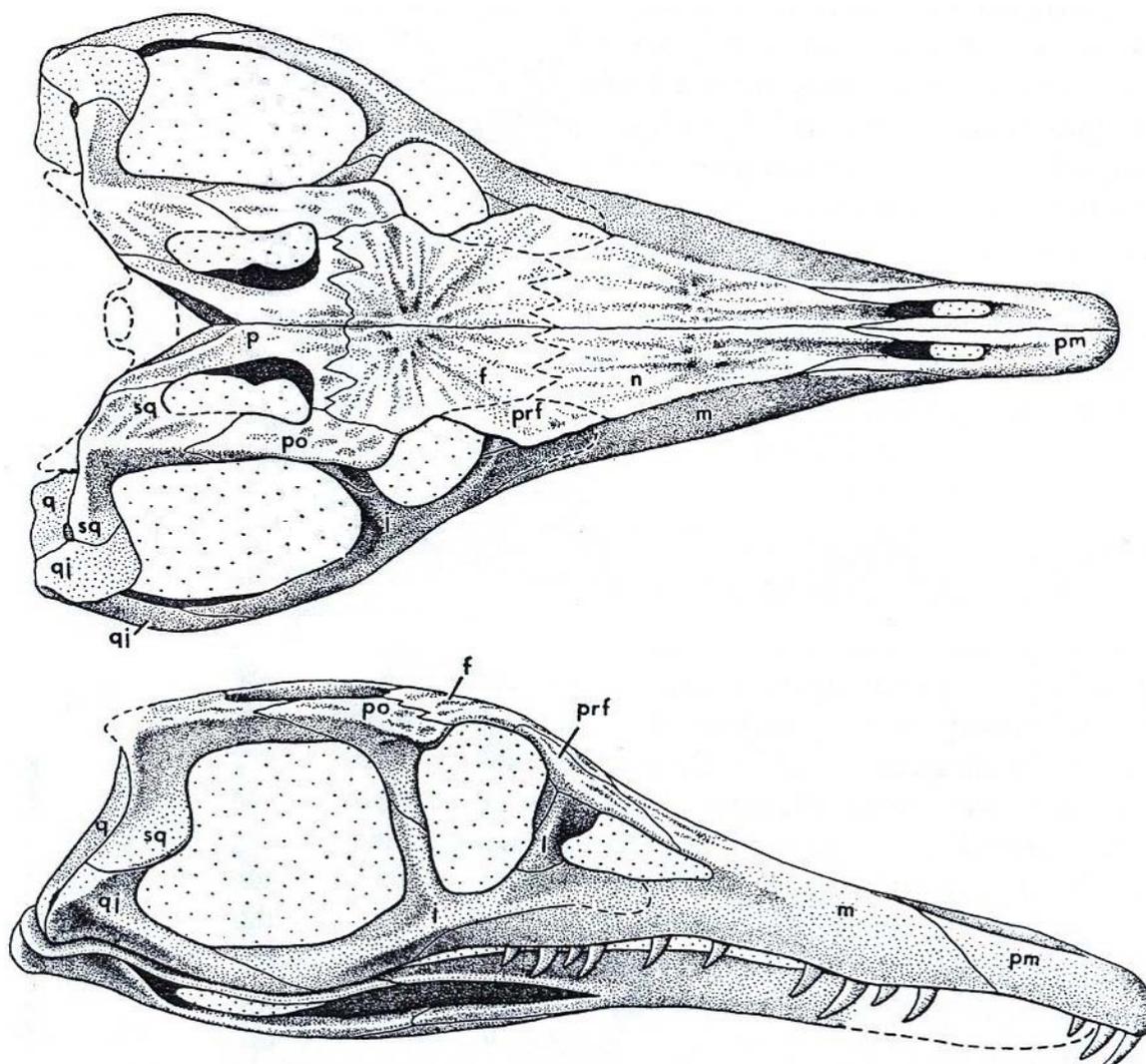


Figura 53: *Gualosuchus reigi*. Acima: vista dorsal e abaixo: vista lateral do crânio. Retirado de Romer (1971)

Além do espécime descrito por Romer (1971) existe um material brasileiro, proveniente da Cenozona de Therapsida, que também foi atribuído a *Gualosuchus* (Barberena 1978; Bonaparte 1982b; Barberena *et al.* 1985; Dornelles 1992). O espécime em questão, composto por um fragmento de rostró, é o exemplar (UFRGS PV-465-T) e estava sendo descrito por M.C Barberena, J.E.F. Dornelles e E-E. Kischlat, que pretendiam dar o nome de *Gualosuchus robustus* ao material. Apesar deste trabalho nunca ter sido publicado, Kischlat (1996) apresentou algumas imagens com a reconstituição das suturas do material brasileiro, feita com base no espécime argentino (Fig. 63) e, de forma preliminar, listou algumas características, para UFRGS PV-465-T, que o diferenciariam da forma argentina:

- Focinho mais robusto e afilado;
- Nasais menos triangulares e mais alargados;

- Sutura nasofrontal possivelmente com apenas duas cunhas nasais;
- Tômio da maxila arqueado continuamente a partir do premaxilar até o nível da fenestra preorbital;
- Série dentária do maxilar mais robusta e provavelmente com apenas 14 dentes;
- Bordo ventral da fenestra preorbital aparentemente mais desenvolvido;
- Lacrimal mais robusto;
- Bordo ventral da órbita mais amplo.

Entretanto, o próprio autor ressaltou que o material é insuficiente para uma análise mais completa que busque esclarecer as interrelações filogenéticas dos proterocampsídeos, sendo necessário que novos espécimes sejam encontrados para embasar a caracterização deste morfótipo brasileiro.

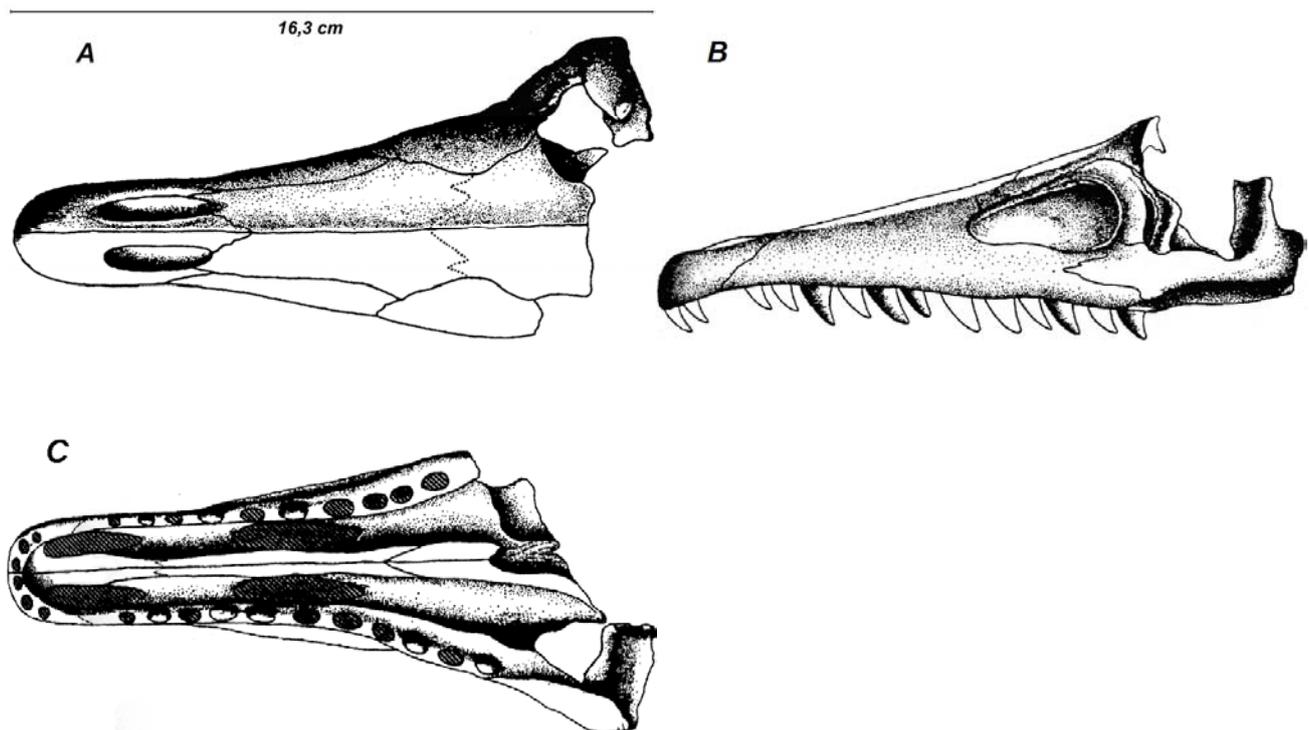


Figura 54: Representação da vista dorsal (A), lateral (B) e ventral (B) de “*Gualosuchus robustus*” (UFRGS PV-465-T). Estampas efetuadas por J.E.F. Dornelles, que reconstituiu as suturas baseado no modelo de *Gualosuchus reigi* (Romer 1971). Retirado de Kishlat (1996).

6.8. *Elaphrosuchus rubidgei* Broom, 1946

Holótipo: *Elaphrosuchus rubidgei* (Broom 1946) RC (*Rubidge Collection*) 59 - Material composto por um pequeno sínclânio, atribuído originalmente a um proterossúquio.

Distribuição geográfica e temporal: O espécime provém da localidade Barendskraa, Middleburg, Eastern Cape Province, África do Sul, em níveis atribuídos à Zona de *Lystrosaurus*, Eotriássico (Grupo Beaufort, Formação Balfour, Série Palinglloof,)

Elaphrosuchus, ao ser descrito por Broom (1946) foi proposto como um proterossúquio, distinto de *Chasmatosaurus* e *Proterosuchus*. Entretanto, por ser o menor proterossúquio conhecido, com cerca de 18 cm comprimento, a possibilidade de ser uma forma juvenil não pode ser descartada (Charig & Reig, 1970). Em diversos outros trabalhos, inclusive, (Hughes, 1963; Cruickshank, 1972; Welman & Flemming, 1993) *Elaphrosuchus* foi tratado como um exemplar juvenil de *Proterosuchus*.

Hughes (1963) interpretou *Chasmatosaurus vanhaopeni* e *Proterosuchus fergusi* como coespecíficos (prevalecendo o nome *C. vanhaopeni*) e sugerindo que *Elaphrosuchus* poderia ser uma forma juvenil de *Chasmatosaurus*. Esta proposta seria seguida, subsequentemente, por Kitching (1968) que avaliou *E. rubidgei* como sendo um exemplar juvenil de *Chasmatosaurus vanhaopeni*.

Na aferição de Charig & Reig (1970), *Elaphrosuchus* se assemelharia mais a outros arcossauriformes (e.g.. Erythrosuchidae) do que a Proterosuchidae, em alguns aspectos, tais como: (a) posição dorsal das narinas externas; (b) presença de um entalhe na margem do crânio, entre premaxila e maxila; (c) fenestra lateral na mandíbula; (d) dentição não tão isodonte.

Alternativamente, *Elaphrosuchus* foi considerado por Kischlat (1996) como um possível proterocampsídeo por este apresentar, nas ilustrações fornecidas por Charig & Reig (1970), as aberturas externas da narina bem dorsalizadas e inseridas em um sulco, além do pequeno tamanho craniano que ele possuiria em relação aos demais integrantes Proterosuchia

Além disso, na descrição original de Broom (1946) há caracteres suficientes para diferenciar *Elaphrosuchus* de *Chasmatosaurus* e *Proterosuchus*, como:

- Ausência de pós-frontais;
- Presença de uma fenestra lateral na mandíbula;
- Formato diferente do osso interparietal;
- Nasal bastante longo.

O primeiro caráter constitui-se em uma sinapomorfia de arcossáurios + proterochampsidae, associado à presença de uma fenestra mandibular (caráter derivado para proterossúquios) e ao pequeno tamanho (compatível com o universo proterocampsídeo).

Com base nisto, seria necessária uma investigação mais detalhada no sentido de uma eventual interpolação deste táxon aos Proterochampsidae.

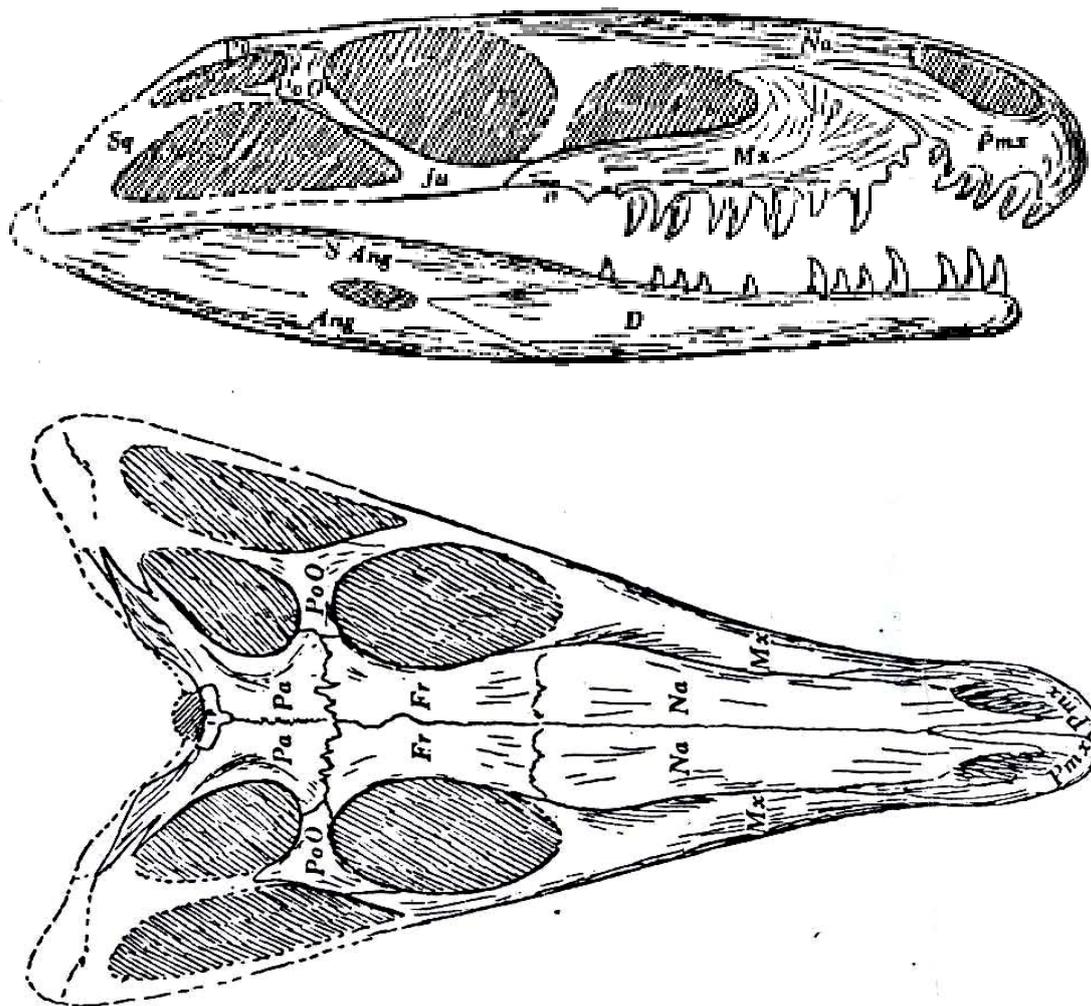


Figura 55: Vista lateral (superior) e dorsal (inferior) de *Elaphrosuchus rubidgei*. Retirada de Broom (1946).

Assumindo-se *Elaphrosuchus* como um proterocampsídeo, estender-se-ia a distribuição do grupo ao Eotriássico (Zona de *Lystrosaurus*).

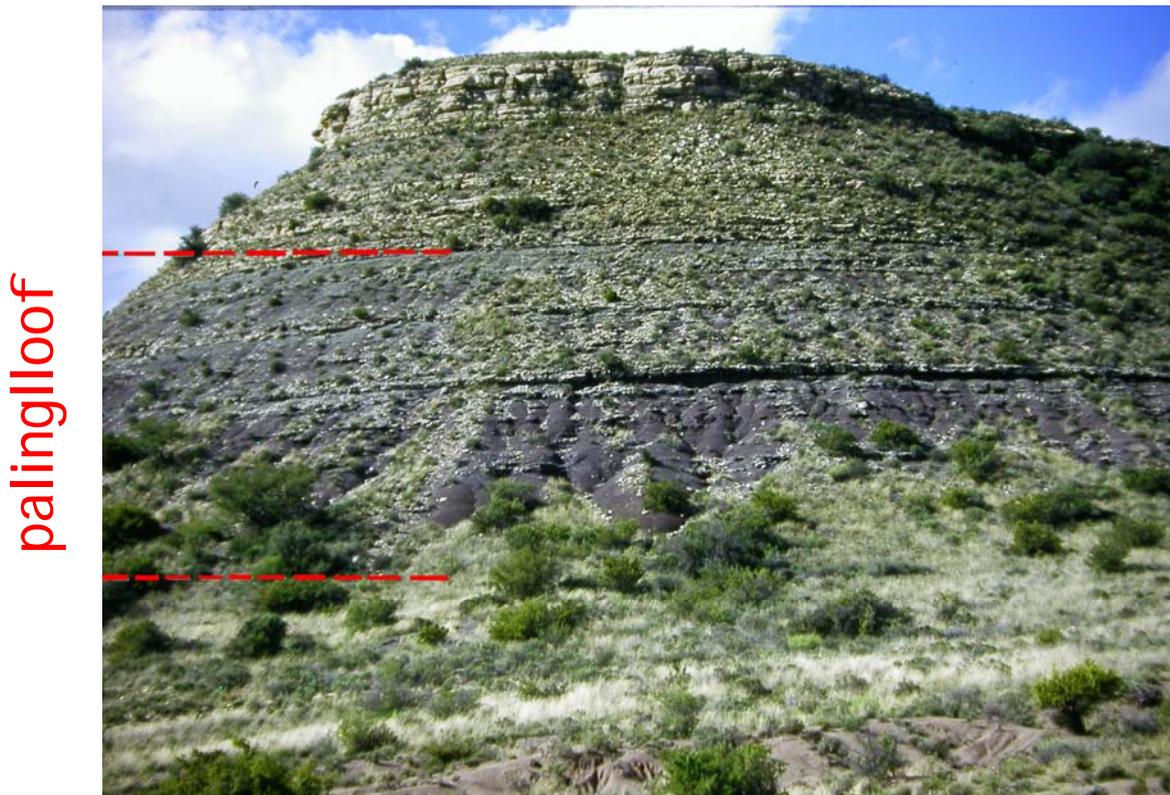


Figura 56: Detalhe do Membro Palinglloof (Zona de *Lystrosaurus*) no afloramento situado na localidade de Barendskraal. Imagem cedida por Juan Cisneros.

A Zona de *Lystrosaurus* possui uma associação de arcossauromorfos, composta por *Noteosuosuchus* e arcossauriformes, representados por *Proterosuchus* e *Prolacerta* (Modesto & Botha 2008).

		STRATIGRAPHY				
		WEST OF 24°E	EAST OF 24°E	NORTHERN OFS	ASSEMBLAGE ZONE	
PERMIAN	BEAUFORT GROUP	TARKASTAD SUBGROUP		MOLTENO F.	MOLTENO F.	
				BURGERSDORP F.	DRIEKOPPEN F.	<i>Cynognathus</i>
			KATBERG F.	VERKYKERSKOP F.	<i>Lystrosaurus</i>	
			Palingkloof M.	Harrismith M.	<i>Dicynodon</i>	
			Elandsberg M.	Schoondraai M.		
			Barberskrans M.	Rooinekke M.		
			Daggaboersnek M.	Frankfort M.		
		Steenkampsvlakte M.	BALFOUR F.	NORMANDIEN F.		

Figura 57: Estratigrafia e Bioestratigrafia do Permo-Triássico da África do Sul. Modificado de Rubidge *et al.* (1995).

6.9. *Acallosuchus rectori* Murry & Long, 1989

Holótipo: *Acalosuchus rectori* UCMP 27096. Material composto por fragmentos de crânio e mandíbula. O crânio possuiria um comprimento aproximado de 200 mm, estimado pelo comprimento do fragmento mandibular, longo e grácil.

Distribuição geográfica e temporal: O material foi encontrado no Parque Nacional Petrified Forest, Estado do Arizona, em estratos do Grupo Chinle, Membro Blue Mesa (Neotriássico-Carniano Superior).

No início dos anos 1960, no Parque Nacional Petrified Forest o naturalista Phillip Van Cleave recolheu restos fragmentados pós-cranianos de um pequeno réptil. Este fóssil foi inicialmente listado por Murry & Long (1989) como um possível proterocampsídeo, com base, em parte, na morfologia de uma segunda amostra, composta de uma mandíbula direita e outros elementos fragmentários de crânio (fragmento da barra pós-orbital/jugal direita e frontal direito) acompanhadas de osteodermos com aproximadamente 7 mm de altura, que haviam sido recolhidos na mesma área, em 1923. Posteriormente, Long & Murry (1995) reconheceram que os dois materiais não eram o mesmo táxon e designaram o crânio parcial como o holótipo de *Acallosuchus rectori* e os fragmentos pós-cranianos como sendo o holótipo de *Vancleavea campi*. Neste mesmo trabalho, estes autores levantaram dúvidas quanto às relações filogenéticas destes táxons, atribuindo-os à Neodiapsida *incertae sedis*, uma vez que a escultura craniana deste material não possui sinapomorfias que justificassem a associação deste material com *Proterochampsia* ou *Doswellia*, apesar da semelhança anatômica (Long & Murry, 1995; Parker & Barton, 2008).

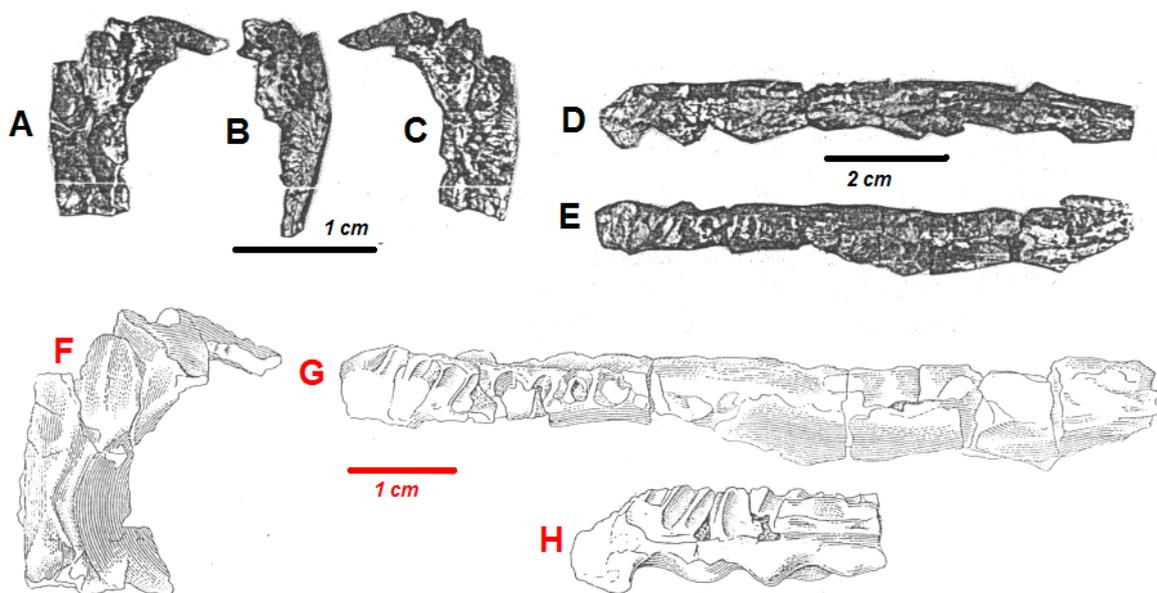


Figura 58: *Acallosuchus rectori*. A-C + F representam o frontal direito, com fragmento da barra pós-orbital/jugal direita em vista medial (A), posterior (B), lateral (C), e ventral (F). Já D, E, G, H representam a mandíbula

direita em vista medial (D, H), e superior (D, G). A escala de 1 cm refere-se às estampas A-C, a escala de 2cm às figuras D-E e a escala em vermelho (1cm) às ilustrações F-H. Modificado de Long & Murry (1995).

Se for confirmado tratar-se este táxon de um integrante dos Proterochampsidae, isto estenderá a distribuição geográfica do grupo à América do Norte (Arizona).

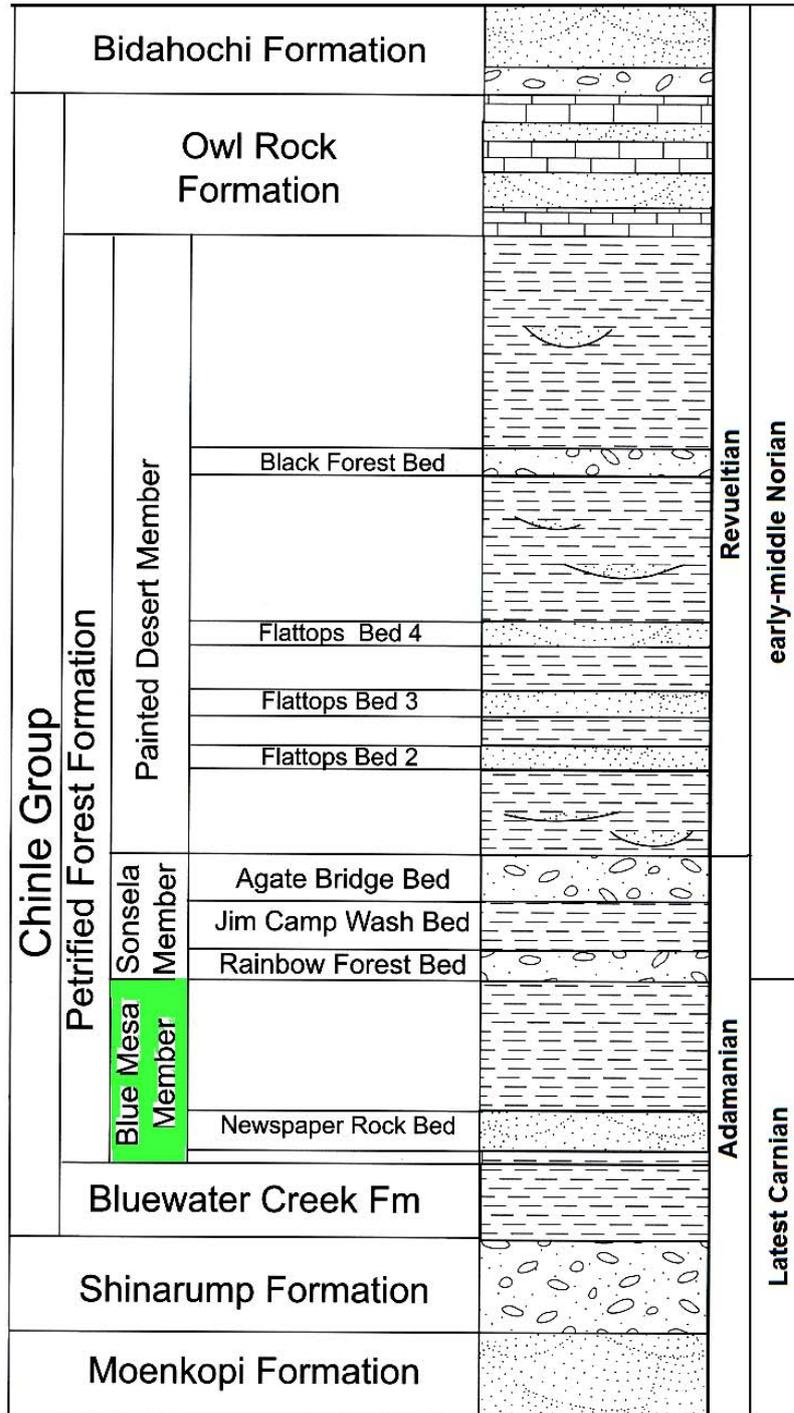


Figura 59:. Estratigrafia do Grupo Chinle (Arizona). Modificado de Heckert *et al.* (2005)

7. CONSIDERAÇÕES ACERCA DO MATERIAL DE ESTUDO UFRGS PV 0877 T

A seguir, apresenta-se uma especificação dos métodos adotados na descrição de UFRGS PV-0877-T, bem como a caracterização geral deste material e a apresentação de seu posicionamento sistemático.

7.1. Sistemática.

O posicionamento taxonômico de UFRGS PV-0877-T tomou como base a mesma estrutura apresentada por Hsiou *et al.* (2002) que, por sua vez, adotou a proposta de Gauthier (1994):

REPTILIA
DIAPSIDA
ARCHOSAUROMORPHA
ARCHOSAURIFORMES
PROTEROCHAMPSIDAE
Chanaresuchus bonapartei Romer, 1971

7.2. Métodos.

Foram analisados materiais de proterocampsídeos depositados em coleções brasileiras, incluindo *Chanaresuchus* sp. (Dornelles, 1995 - UFRGS PV-0464-T), *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946 - CA), *Proterochampsia nodosa* (Barberena, 1982 - MCP PV 1694) e *Chanaresuchus bonapartei* (Hsiou *et al.*, 2002 - MCP 4195 PV), além de materiais indeterminados como UFRGS PV-0065-T e UFRGS PV-0465-T. Em relação aos táxons do grupo que não se encontram em coleções brasileiras, utilizou-se o que está documentado na literatura, além de imagens cedidas

cordialmente por Martin Ezcurra, Annie Hsiou, Bianca Mastrantonio, Alexandre Liparini e Cesar L. Schultz.

A preparação do material foi efetuada, em sua maior parte, mecanicamente, com utilização de pequenos cinzéis, marteletes elétricos e agulhas.

Optou-se por uma abordagem descritiva comparativa através de normas (anterior, posterior, lateral, ventral), já que a maior parte das estruturas a serem apresentadas encontra-se desta maneira documentada, na literatura, para *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971, 1972). Na descrição das estruturas ósseas, utilizou-se a terminologia consagrada na literatura especializada. Da mesma forma, a orientação das estruturas ósseas seguiu a nomenclatura convencional (proximal, distal, lateral e medial). Os termos anterior e posterior foram utilizados para as superfícies cranianas direcionadas ao rostro e à cauda, respectivamente, enquanto as denominações cranial e caudal foram adotados para as estruturas pós-cranianas. A nomenclatura das fenestras temporais concorda com os termos direcionais (*e.g.* dorsotemporal e ventrotemporal).

Quanto à orientação dos elementos apendiculares em relação ao padrão postural, adotou-se uma interpretação mesógrada (*sensu* Kischlat, 2000) para o espécime, nos moldes do que foi proposto para *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1972). No que se refere ao fêmur, observa-se que durante a evolução arcossaumorfiana, na mudança de padrão postural, a porção proximal experimentou uma rotação medial; ou seja, a torção do fêmur caracteriza-se pelo ângulo de direcionamento medial que a cabeça perfaz em relação ao eixo transcondilar da extremidade distal (Parrish, 1986; Kischlat, 2003; Hutchinson, 2001). Esta rotação acarretou numa mudança de posicionamento de algumas estruturas (*e.g.* cabeça femoral, grande trocânter, trocânter menor), enquanto outras mantiveram-se na mesma posição relativa, especialmente na “diáfise”⁴⁴ (Hutchinson, 2001).

7.3. Material (generalidades).

O material estudado (ver anexos 2 e 3) está representado por elementos cranianos, mandibulares e pós-cranianos fragmentados, mas com feições anatômicas bastante visíveis, devido ao bom estado de preservação, sem as incrustações calcárias que estão comuns presentes nos demais fósseis coletados no mesmo afloramento.

⁴⁴ Utiliza-se o termo diáfise aqui como uma substituição do inglês *femoral shaft*. A rigor, a diáfise só existe na presença das epífises (como centros de ossificação independentes), que não são identificáveis nas formas arcossaumorfianas.

A metade esquerda do teto craniano (que servirá de base para a descrição) está praticamente completa, desarticulada no plano sagital. Esta porção possui um comprimento longitudinal parcial (da porção mais posterior do esquamosal até a porção mais anterior do nasal) de 12,3 cm, para um comprimento total estimado de 21,5 cm (da região mais posterior do quadrado até a ponta do rosto). Estão presentes também partes da metade direita do crânio, mas bastante fragmentadas.

Os ossos cranianos presentes incluem os nasais, frontais, parietais e pós-orbitais; o esquamosal e o quadrado estão presentes apenas na porção esquerda do crânio. Da região palatal do crânio estão presentes ambos os pterigóides, desarticulados (estando o esquerdo em melhores condições e, portanto, será este o utilizado na descrição). Em relação à mandíbula, foi preservado apenas um fragmento do ramo mandibular direito, com dentes.

O pós-crânio está representado por ambos os fêmures e pela tíbia esquerda, que estão todos achatados látero-medialmente, além de um centro vertebral que está preso à face ventral do teto craniano esquerdo (na altura do frontal). Finalmente, constata-se dois fragmentos de costelas, um sobre a porção lateral do frontal esquerdo e outro na porção mais distal do ramo ventral do pós-orbital do mesmo lado.

8. OSTEOLOGIA

8.1. Crânio

O teto craniano é um pouco achatado dorsoventralmente, com uma região temporal de contorno trapezoidal. É possível visualizar que a fenestra dorsotemporal possui formato triangular, com uma base anterior e um ápice lateroposterior e com uma crista delimitando seu contorno anterior e medial. Esta morfologia é idêntica à apresentada por *Chanaresuchus bonapartei*, (Romer 1971, sendo este um padrão também figurado para *Cerritosaurus* e *Chanaresuchus* sp. (Dornelles, 1995).

Em relação às ornamentações cranianas da face dorsal, estas variam de padrão anatômico-topográfico conforme o posicionamento geográfico longitudinal. Ou seja, é possível observar, assim como na descrição da forma argentina de *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971), que há um centro de ornamentações radiais em UFRGS PV-0877-T a partir do frontal (na altura da porção média da órbita), as quais tornam-se mais alongadas, longitudinalmente, na medida em que se direcionam para a porção mais anterior do frontal onde prosseguem por todo o nasal de maneira levemente sinuosa; já na porção do parietal, as ornamentações radiais que partem da região posterior do frontal, encontram-se com pequenas sinuosidades, resultantes de prolongamentos da crista que delimita o bordo anterior e medial da fenestra dorsotemporal e que também constitui, mais posteriormente, a crista occipital. Além disso, é possível perceber uma crista, não muito alta, no plano sagital, que se inicia na região anterior dos frontais e segue posteriormente até o ângulo de divergência dos parietais. Esta mesma crista é visível tanto em *Chanaresuchus bonapartei* como em *Cerritosaurus* e ainda, de forma similar, em *Tropidosuchus*. Existe ainda uma pequena fossa, na altura média da fenestra dorsotemporal, que é constituída, lateralmente, pela parede da crista que delimita a borda medial da fenestra dorsotemporal e, medialmente, pela crista situada no plano sagital, estando esta fossa presente tanto em *Chanaresuchus bonapartei* como em *Cerritosaurus* (e duvidosamente em *Tropidosuchus*).

O nasal é o osso do crânio que possui o maior comprimento longitudinal. Apresenta uma série de ornamentações parassagitais esparsas que são relativamente alongadas e sinuosas. Este osso está, em UFRGS PV-0877-T, unicamente articulado posteriormente com a região anterior do frontal, mas não foi possível identificar a morfologia da sutura naso-frontal devido à presença de uma

incrustação no local. O nasal também está fragmentado em sua porção anterior, não atingindo a extensão em que se situariam as aberturas nasais. Contudo, é possível constatar, na porção mais anterior preservada, a parte mais posterior das duas alongadas cristas que, na forma argentina de *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1971), seguem em sentido anterior, margeando medial e lateralmente a abertura nasal, estendendo-se até próximo da região anterior do pré-maxilar.

No frontal, verifica-se uma fratura retilínea, iniciando na borda medial da órbita e seguindo posteromedialmente até confluir-se com a sutura parietal-frontal. Este osso articula-se anteriormente com o nasal (não sendo esta sutura visível), posteriormente com o parietal e posterolateralmente com o pós-orbital. Na porção lateral do frontal, que delimita a borda medial da órbita, existe um fragmento de costela adpresso, além de um centro vertebral unido à face ventral do mesmo osso. A ornamentação radial do frontal se concentra mais marcadamente na porção posterior do osso (entre as órbitas) e se irradia a partir de uma crista sagital. Este caráter é visto unicamente, até o momento, em *Chanaresuchus bonapartei*. Esta ornamentação radial torna-se, na porção mais anterior do frontal, composta por cristas mais alongadas longitudinalmente. A crista sagital é topograficamente tênue, tal como as cristas radiais e longitudinais do frontal, e tem início na parte anterior do frontal, estendendo-se até o ponto em que os parietais divergem entre si. Esta crista não é exclusiva de *Chanaresuchus bonapartei*, estando também presente em *Cerritosaurus* e *Tropidosuchus*, sendo que, neste último, o padrão é um pouco diversificado (há um bifurcamento posterior e um subsequente fusonamento com a crista occipital). É importante sublinhar a morfologia da sutura do frontal com o parietal e com o pós-orbital, por ser esta explicitamente a mesma figurada para a espécie argentina *Chanaresuchus bonapartei*. A sutura pós-orbital-frontal inicia-se na porção mais anterior do pós-orbital (no bordo medial da órbita) e dirige-se médio-posteriormente até o contato com as suturas frontal-parietal e parietal-pós-orbital; já a sutura frontal-parietal, a partir deste ponto de tricoalescência sutural, retorna também médio-posteriormente até próximo à borda anteromedial da fenestra dorsotemporal, onde então avança, em sentido medial, até próximo à linha sagital do crânio (na altura da tricoalescência sutural). Como a porção medial desta região do frontal de UFRGS PV-0877-T não preservou-se inteiramente, não é possível visualizar o momento em que a sutura torna-se completamente perpendicular medialmente, de forma serrilhada (em zigue-zague) como documentado por Romer (1971) para *Chanaresuchus bonapartei*.

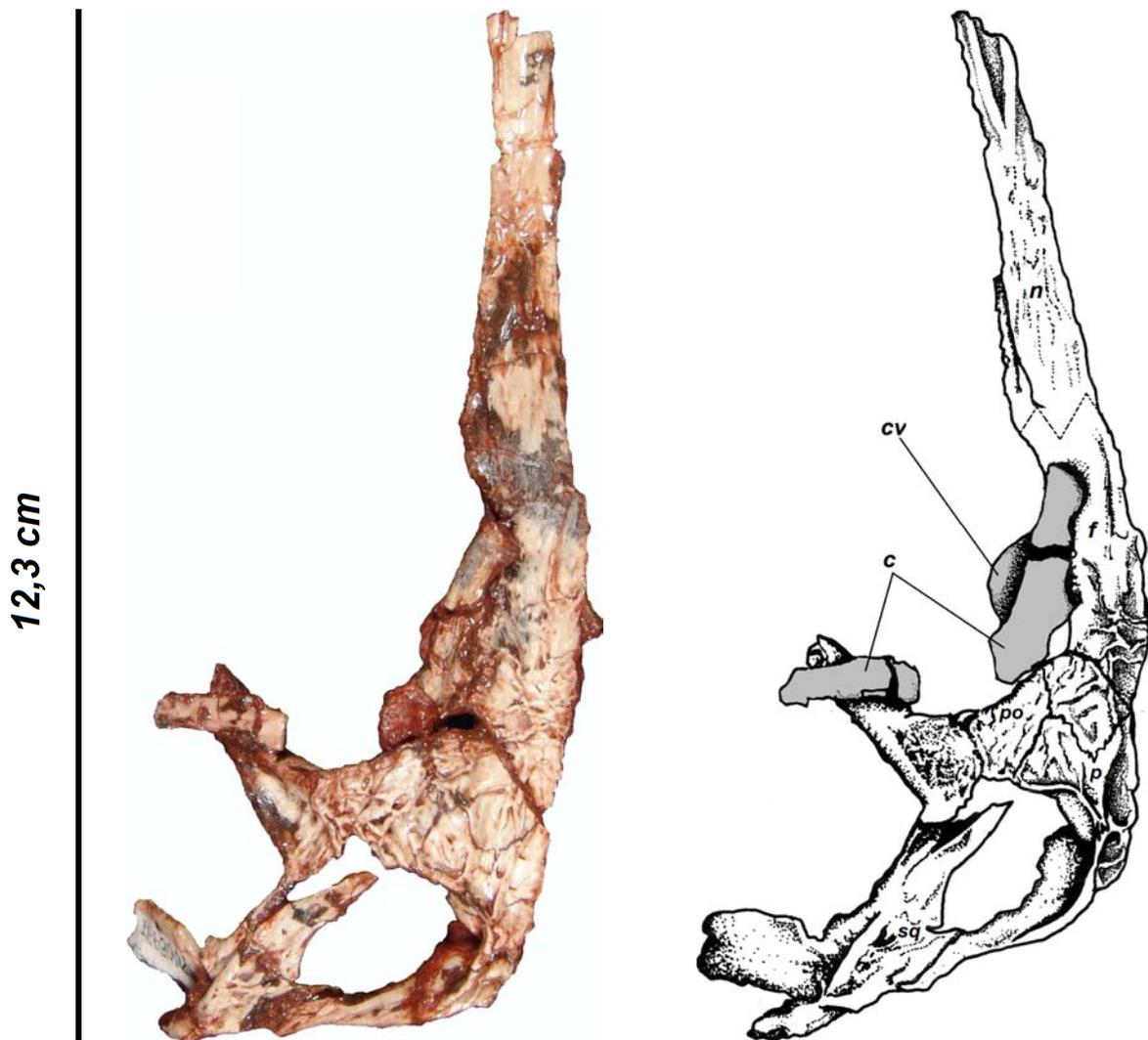


Figura 60: Vista dorsal dos ossos articulados da porção esquerda do teto craniano de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS PV-0877- T). Os ossos tingidos em cinza na ilustração à direita são os pós-cranianos adpresos aos ossos do crânio. A sutura naso-frontal foi hipotetizada com base na ilustração estampada no trabalho de Romer (1971).
Legenda: (n) nasal; (f) frontal; (p) parietal; (po) pós-orbital; (sq) esquamosal; (cv) centro vertebral; (c) costela.

O parietal possui três porções distintas. A porção anterior é mais alargada e plana delimitando a borda anteromedial da fenestra dorsotemporal através de uma alta crista, sendo esta a região que contata-se anteromedialmente com o frontal e anterolateralmente com o pós-orbital. A porção intermediária (central) é mais delgada e delimita, lateralmente, a borda medial da fenestra dorsotemporal, através da continuidade da crista que teve início na delimitação da borda anterior da dita abertura. Finalmente, uma porção posterior do parietal, conhecida como processo esquamosal, constitui a região mais delgada do osso e afasta-se, lateroposteriormente, do plano sagital até contatar-se com o esquamosal. A porção dorsal deste processo constitui a crista occipital e delimita o contorno pósteromedial da fenestra dorsotemporal.

A porção anterior do parietal possui uma série de ornamentações sinuosas, preferencialmente longitudinais, que constituem-se em extensões das ornamentações radiais do frontal e de prolongamentos da porção anteromedial da crista que delimita a borda anteromedial da fenestra dorsotemporal; a sutura pós-orbital-parietal é uma linha levemente inclinada, quase paralela ao eixo sagital, que começa próximo ao início da crista da dita fenestra em sua região anterior, e dirige-se em contorno tremulo anteromedialmente até o ponto de tricoalescência sutural.

Na porção central do parietal, em sua porção posterior, há uma fossa, que é delimitada, lateralmente, pela crista medial da fenestra dorsotemporal, medialmente pela elevação da alongada crista situada no plano sagital e, tanto anteriormente quanto posteriormente, por ornamentações que ligam ambas as elevações anteriores, estando esta fossa presente também em *Cerritosaurus* e, possivelmente, em *Tropidosuchus*.

O processo esquelético do parietal, em vista occipital, é alargado médio-lateralmente e forma uma calha, resultante das linhas de contorno dorsais e ventrais mais elevadas, sendo o contorno dorsal o que constitui a crista occipital. O ângulo de divergência do processo esquelético em relação ao plano médio, em *Chanaresuchus* é sensivelmente menor do que o podemos constatar em *Cerritosaurus*.

O pós-orbital é robusto e possui forma de “Y”, com a haste direcionada lateroventralmente. A porção anteromedial deste osso contata-se tanto com o frontal (anteromedialmente) quanto com o parietal (posteromedialmente) por duas suturas que iniciam-se aproximadamente numa mesma linha longitudinal e convergem medialmente, até confluírem com a sutura frontal-parietal, formando uma sutura tríplice. Além disso, esta porção do pós-orbital possui uma série de pequenas ornamentações curvilíneas em sua superfície. O ramo ventral do pós-orbital está desarticulado do jugal, constituindo a maior porção da barra pós-orbital. O processo posterior, que deveria contatar-se com a projeção anterior do esquelético - delimitando lateralmente a fenestra dorsotemporal e dorsalmente a fenestra ventro-temporal - não encontra-se inteiramente preservado.

O esquelético, em norma dorsal, também apresenta três processos. O primeiro, anteromedial, contata-se com o processo esquelético do parietal. O segundo, anterolateral, na forma argentina de *Chanaresuchus*, contata-se com o pós-orbital em uma longa e diagonal sutura, localizada na barra lateral da fenestra dorsotemporal. Em UFRGS PV-0877-T, os ossos encontram-se separados justamente nessa região. Finalmente, observa-se um processo lateroposterior amplo e delgado, de projeção ventral que, segundo Romer (1971, p.7), deve contatar-se “ventralmente com o quadrado jugal e, posteriormente, por meio de uma longa sutura, com o quadrado”, sendo este processo o responsável por delimitar o bordo posteromedial (ou dorsal) da fenestra ventro-temporal. Além

disso, como relata Romer (1971, p. 7) para *Chanaresuchus bonapartei*, o material UFRGS PV-0877-T também apresenta “uma curta proeminência para trás, acima da cabeça do quadrado”.

Em vista ventral, não foi possível visualizar as suturas entre os ossos, em função do estado de preservação. Por tratar-se de material muito frágil, foi dada prioridade à preparação da superfície dorsal, enquanto que, na ventral, foi apenas limpa a matriz que a recobria. Como informação morfológica relevante, observa-se, na região atrás da órbita do espécime UFRGS PV-0877-T, uma crista bem alta, que parte da porção lateral do pós-orbital e dirige-se medialmente até as proximidades da tricoalescência sutural entre este osso, o parietal e o frontal (descrita na vista dorsal) onde bifurca-se e diminui topograficamente, tendo, de modo geral, um contorno semelhante ao formato de um “Y”, perpendicular ao eixo sagital do crânio, com a haste apontando lateralmente.

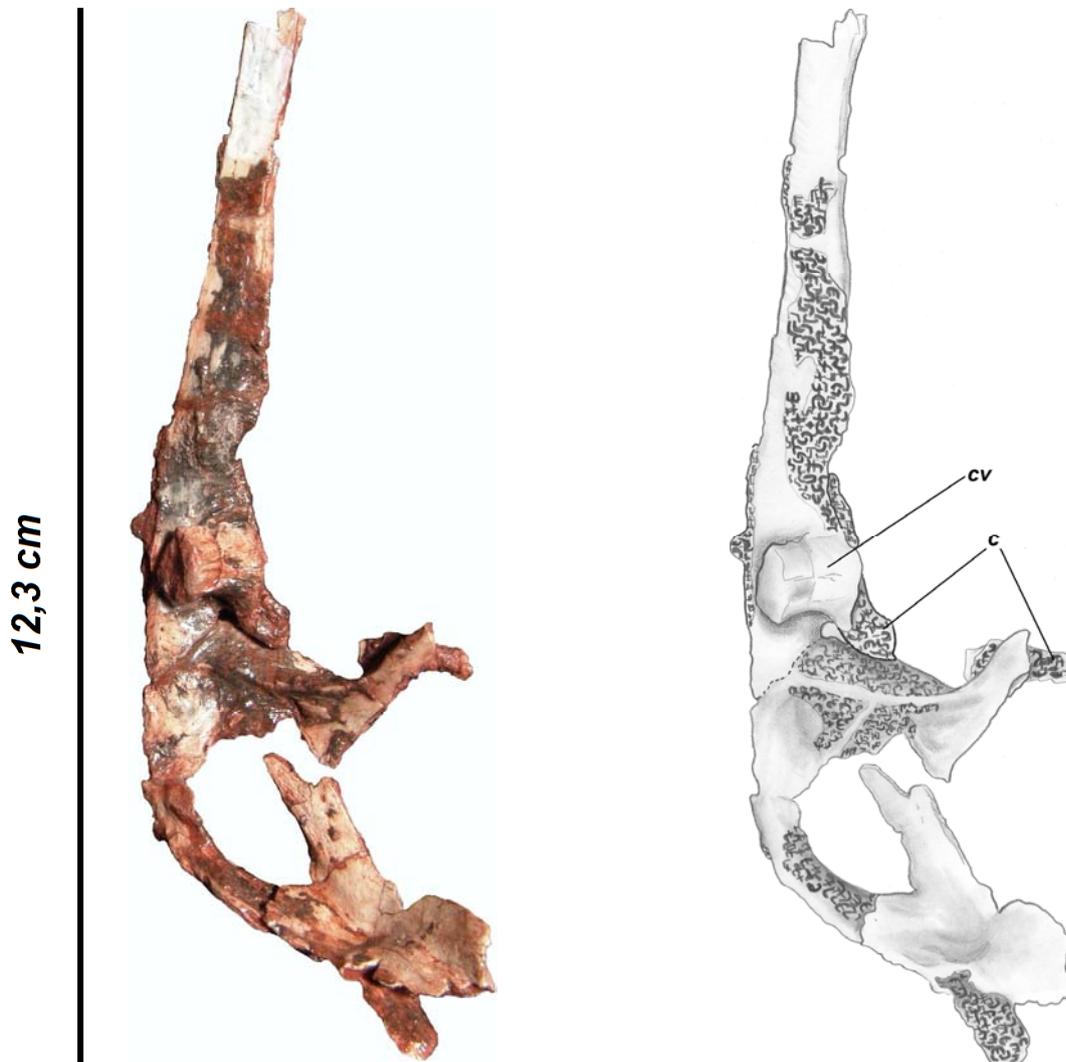


Figura 61: Vista ventral dos ossos articulados da porção esquerda do teto craniano de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS PV-0877-T). As áreas hachuradas, na ilustração à direita, representam as incrustações. (cv=centro vertebral, e c= costelas)

O pterigóide esquerdo apresenta-se desarticulado, mas muito bem preservado, não havendo divergências anatômicas significativas em comparação com a forma argentina *Chanaresuchus bonapartei*. É composto por 4 processos: a) processo anterior, dirigido anteriormente para contatar-se com o vômer e lateroanteriormente com o palatino; b) processo ectopterigóide, suturando-se lateralmente ao ectopterigóide; c) processo quadrado; uma projeção óssea lateroposterior que articula-se com o quadrado e d) processo posterior, que articula-se ventralmente ao basipterigóide e dorsalmente ao epipterigóide. Ressalta-se aqui que o processo quadrado está ausente em UFRGS PV-0877-T.

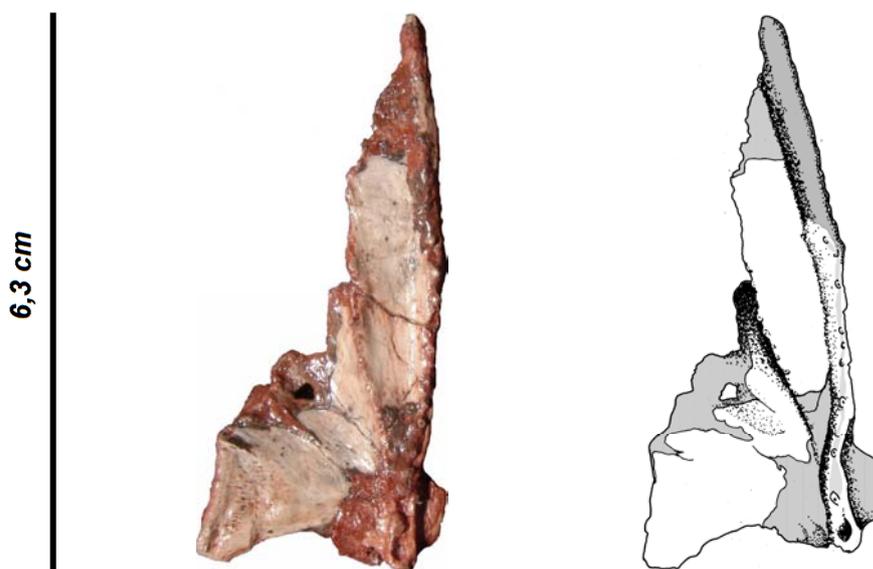


Figura 62: Pterigóide direito. No desenho à direita, representou-se as incrustações em cinza.

O pterigóide é um osso laminar e alongado longitudinalmente (com 6,3 cm de comprimento, mensurado da extremidade do processo posterior até a ponta do processo anterior), que assume, em vista ventral, a forma aproximada de um triângulo retângulo (tendenciada pelo fato de que o seu processo quadrado não foi preservado), tendo, na sua região mais posterior, uma base perpendicular ao eixo sagital, com forma côncava, correspondente ao cateto de menor comprimento desta figura geométrica. Uma alongada crista constitui toda a borda medial do pterigóide. Próximo à extremidade posterior, esta borda apresenta-se um pouco convexa lateralmente, provavelmente devido à presença da fossa interpterigóide naquela região. Esta crista medial possui, em toda a sua extensão, uma fileira de dentículos. Uma segunda fileira de dentículos dispõe-se diagonalmente, também sobre uma crista - menos robusta que a anterior - que parte da borda lateral do processo palatino e avança posteromedialmente até alcançar a região posterior da fileira de dentículos mediais.

Entre a região posterior do processo anterior e a região anterior do processo ectopterigóide, o pterigóide delimita a borda medial do forame infraorbital. Contudo, esta borda está danificada em

UFRGS PV-0877-T, existindo, próximo à mesma, uma pequena fratura circular. Posteriormente ao processo ectopterigóide, encontra-se uma superfície plana, que é a porção óssea de maior comprimento transversal (2,2 cm) conhecida como aba do pterigóide; a região mais posterior desta aba delimita o bordo posterior - côncavo - do pterigóide, enquanto a borda lateral da mesma é paralela ao plano medial do crânio. Entre a porção anterior da superfície da aba do pterigóide e a crista diagonal portadora de dentículos, o osso possui uma acentuada depressão topográfica. Da mesma forma, existe outra área deprimida - menos marcada que a primeira - entre esta mesma crista e a crista medial do pterigóide.

O quadrado é um osso colunar, côncavo em sua face anterior., que foi encontrado desarticulado e fraturado em UFRGS PV-0877-T tanto em sua extensão lateral (na qual deveria contatar-se com o esquamosal e com o quadrado-jugal) quanto medial (não apresentando inteiramente o processo pterigóide). Em seu limite ventral, em vista occipital, observa-se a presença de dois côndilos para articulação com a mandíbula, sendo o medial mais alargado que o lateral. Acima dos côndilos, ocorre um acinturamento do osso. Nessa região iniciam-se duas cristas posteriores. Uma delas, mais larga, vertical ao eixo transcondilar, inicia-se de modo pouco marcado e estende-se dorsalmente, assumindo uma topografia significativamente mais alta e ornamentada, na área onde o dentário deveria ser recoberto posteriormente pelo esquamosal. Uma segunda crista, mais estreita e mais curta, dirige-se medialmente. Dorsolateralmente a estas cristas, forma-se então uma área rebaixada, onde o osso é bastante fino e frágil (por isso mesmo, esta área, onde deveria estar também o contato com o processo quadrado do pterigóide, não foi totalmente preservada em UFRGS PV-0877-T).

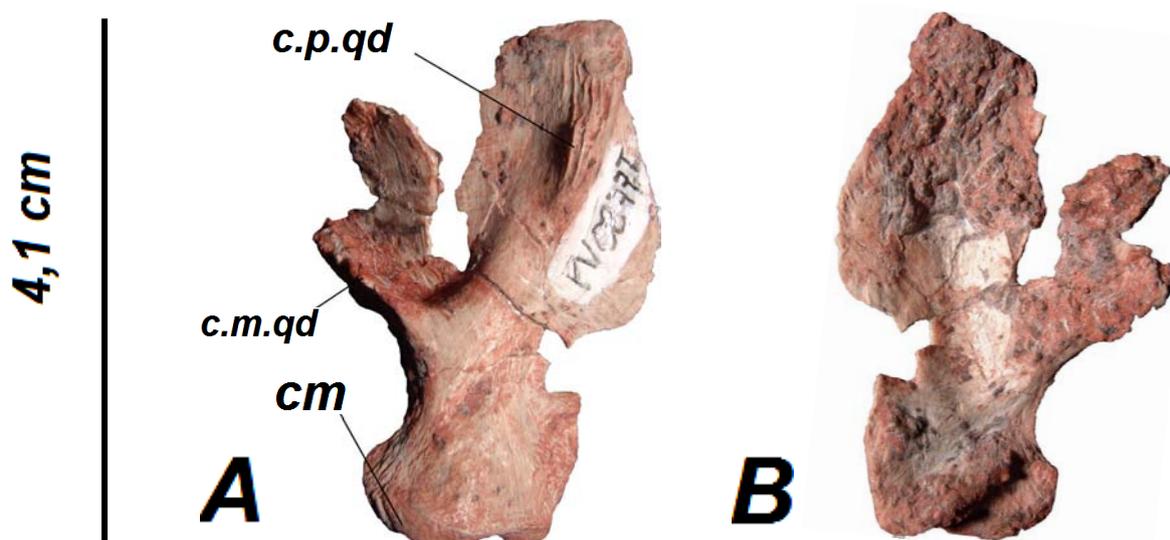


Figura 63: Vista posterior (A) e anterior (B) do quadrado direito de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS PV-0877-T). Legendas: (c.m.qd) crista medial do quadrado; (c.p.qd) crista posterior do quadrado; (cm) côndilo medial do quadrado.

No que se refere à mandíbula, a porção do dentário direito de UFRGS PV-0877-T, apesar de fragmentada, possui uma boa preservação. Foi preservada apenas a parte mais anterior do osso, embora a extremidade anterior esteja fraturada. Ao menos 3 dentes cônicos, com seções aproximadamente circulares, base ampla e ápice agudo, alongados e recurvados posteriormente, estão preservados (mas cobertos por uma crosta carbonática), além de alguns alvéolos sem dentes. Em vista lingual, a superfície óssea está recoberta por uma grande quantidade de concreções, que não foram retiradas devido à fragilidade do material. Desse modo, não foi possível visualizar detalhes da área da sínfise mandibular, mas é perceptível a presença de uma alongada calha, que estende-se ao longo de todo o comprimento do dentário, correspondente ao canal de Meckel, que encontra-se exposta devido à ausência do esplênial.

Na porção mais anterior do dentário, em sua face bucal, é possível observar a existência de uma ornamentação superficial, formada por pontos e sulcos. Mais atrás, existem outras perfurações, mais esparsas, que podem corresponder a forames mentonianos.

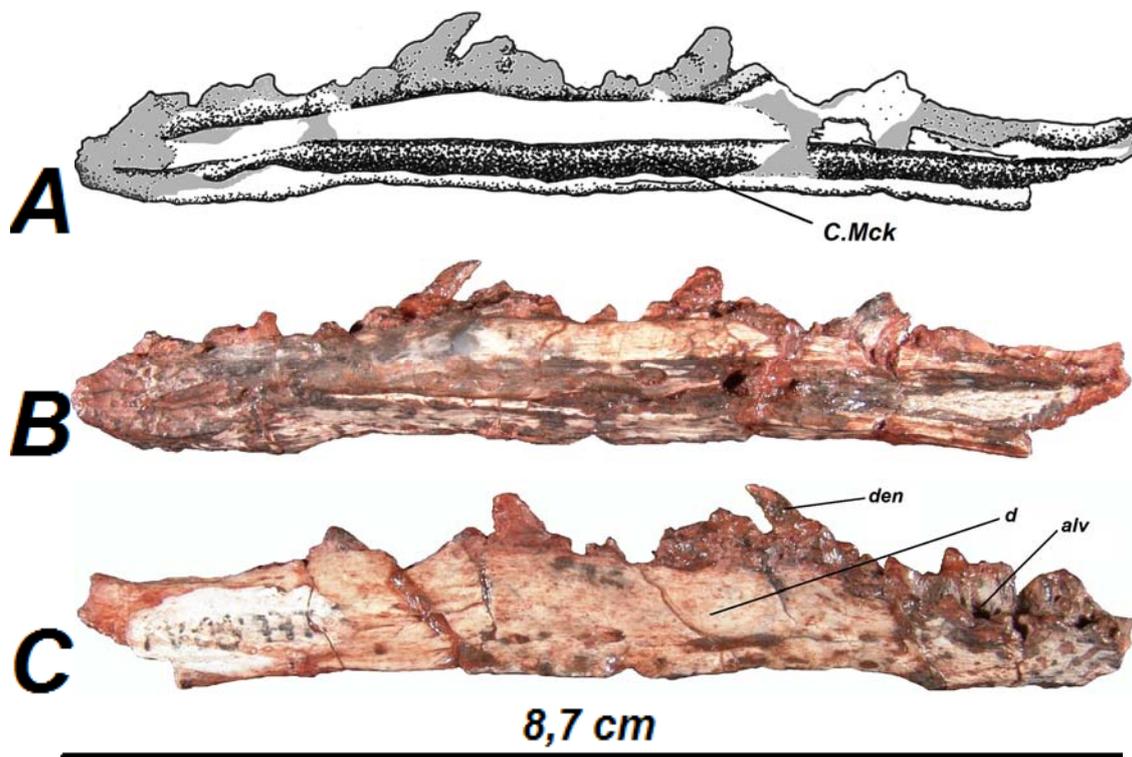


Figura 64. Representação do fragmento de dentário direito em vista lingual (A e B) e bucal (C). Em cinza, na ilustração, estão representadas as áreas cobertas por concreções. Legendas: (C.Mck) canal de Meckel; (den) dente; (d) dentário; (alv) alvéolo.

8.2. Pós-Crânio

Os fêmures são longos e com formato sigmóide, no qual a extremidade proximal encontra-se curvada cranialmente e a extremidade distal, por sua vez, voltada caudalmente. Além disso, o comprimento de cada fêmur perfaz, em UFRGS PV-0877-T, 132,94% do comprimento da tibia, medida esta que compatível com os valores documentados por Romer (1972, p.14) para *Chanaresuchus bonapartei*. Naquele trabalho, o autor no qual relatou que, no espécime MCZ 4036 esta relação seria entre 111% e 117%, enquanto que, em MCZ 4035, seria de 135%. Por outro lado, esta relação difere da apresentada para *Tropidosuchus* (Arcucci, 1990) na qual a tibia e o fêmur possuem o mesmo comprimento.

Os fêmures de UFRGS PV-0877-T estão em ótimo estado de preservação. Contudo, possuem um marcante achatamento lateromedial, de tal forma que algumas feições ósseas das extremidades proximais e distais acabaram ficando paralelizadas entre si. Em virtude disso, não é possível mensurar, de modo confiável, o ângulo de rotação que a cabeça femoral realiza em relação ao eixo transcondilar distal, já que, devido ao achatamento, o trocânter coxal⁴⁵ ficou inteiramente dirigido posteriormente e a cabeça do fêmur, paralela a este, ficou voltada anteriormente. Entretanto, é possível notar a presença de um quarto trocânter, bastante desenvolvido, na face medial de ambos os fêmures; este quarto trocânter é alto (4 mm de altura em sua porção mais elevada), possui um contorno curvilíneo, com a borda caudal côncava e inicia-se, distalmente, próximo da borda caudal da diáfise e do meio da diáfise onde é topograficamente baixo. A partir deste ponto, dirige-se proximalmente, acompanhando a curvatura da borda caudal da diáfise, onde torna-se gradativamente mais alto. A partir de então, acentua sua curvatura cranialmente e, à medida em que prossegue proximalmente, reduz sua altura.

O fêmur direito possui a extremidade proximal notavelmente mais achatada do que a mesma região do fêmur esquerdo. Possui também um forte esmagamento em sua face lateral, resultando em um sulco curvo, que se estende do centro da diáfise até a base do quarto trocânter, próximo da porção proximal do fêmur. Outra feição tafonômica, neste mesmo osso, é a presença de uma perfuração (com 0,8mm de profundidade aproximada) de forma oval (com o comprimento de reta do eixo maior mensurado em 0,3 cm), visível em vista medial, na fossa popliteal (que também está mais profunda, devido possivelmente ao esmagamento, em comparação com o fêmur esquerdo),

⁴⁵ Escolhemos pelo termo “trocânter coxal” em substituição ao termo “grande trocânter”, baseado na discussão apresentada no trabalho de Kishlat (2003).

próximo ao côndilo posterior. Esta escavação assemelha-se ao tipo de marca deixada pela ação de algum inseto necrófago/osseófago, tal como as apresentadas por Britt *et al.* (2008). Descartou-se, no presente estudo, a possibilidade de que a causa desta perfuração tenha sido a mordida de algum vertebrado predador/necrófago, em função da ausência de fraturas concêntricas a esta, que caracterizariam esta situação.

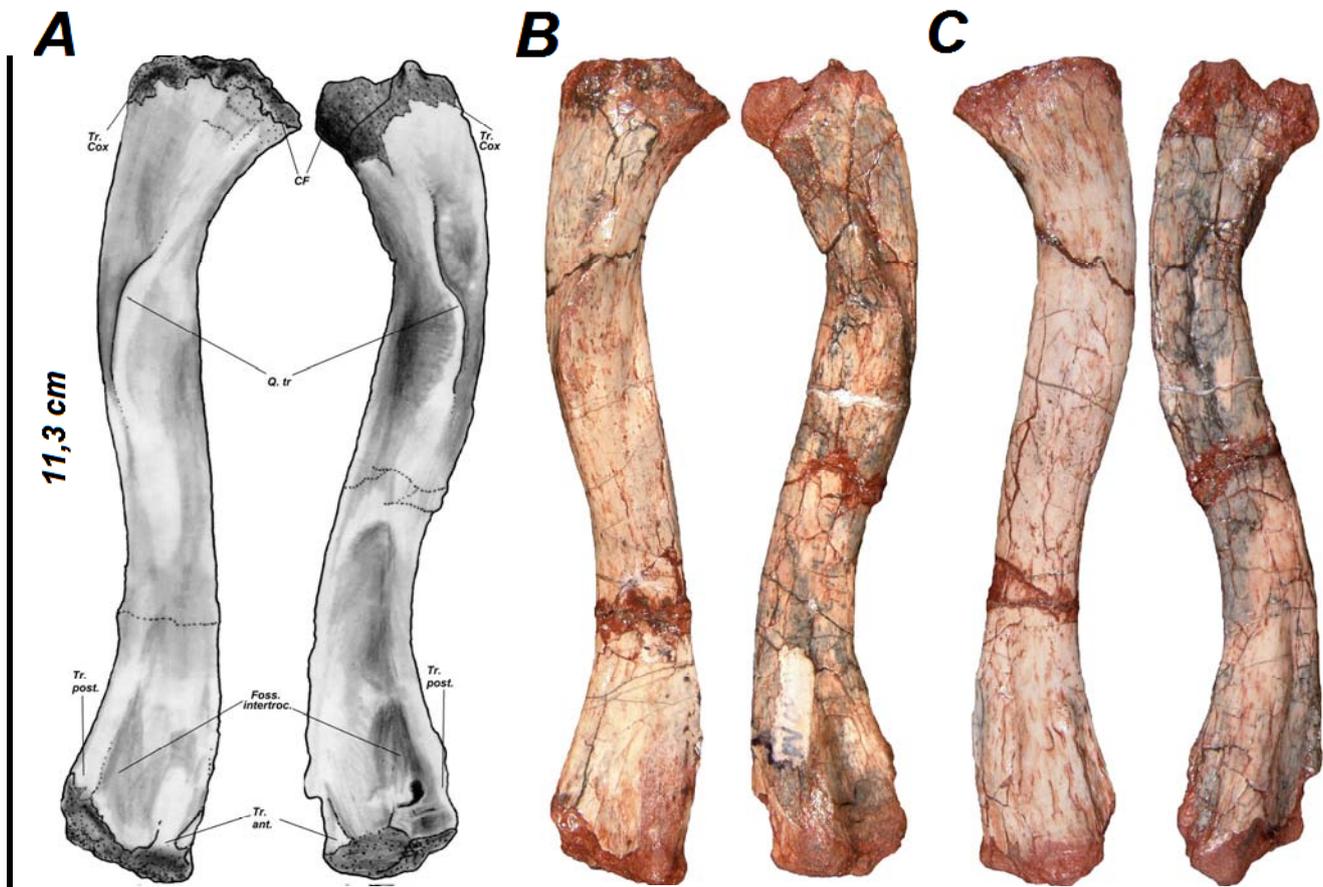


Figura 65: Fêmures esquerdo e direito de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS PV-0877-T), representados em vista medial (A e B) e lateral (C). Legendas: (Tr. Cox) trocânter coxal; (CF) cabeça do fêmur; (Q.tr) quarto trocânter; (Fossa intertroc.) fossa intertrocântérica; (Tr. ant.) trocânter anterior; (Tr. post.) trocânter posterior.

A tíbia esquerda de UFRGS PV-0877-T apresenta-se achatada lateromedialmente, tal como os fêmures. É um osso colunar, proporcionalmente menor do que os fêmures, com a extremidade proximal mais expandida anteroposteriormente do que a distal, de modo muito semelhante ao que está descrito para *Chanaresuchus bonapartei* (Romer, 1972), no qual a cabeça da tíbia também tem um contorno triangular em seção. Em vista lateral, é possível observar, na porção proximal da tíbia de UFRGS PV-0877-T, a presença de uma crista cnemial robusta, projetada lateroposteriormente.

Contudo, esta feição pode ter sido exagerada pela deformação do osso, já que, na descrição de Romer (1972) tal crista foi assumida como pouco desenvolvida.

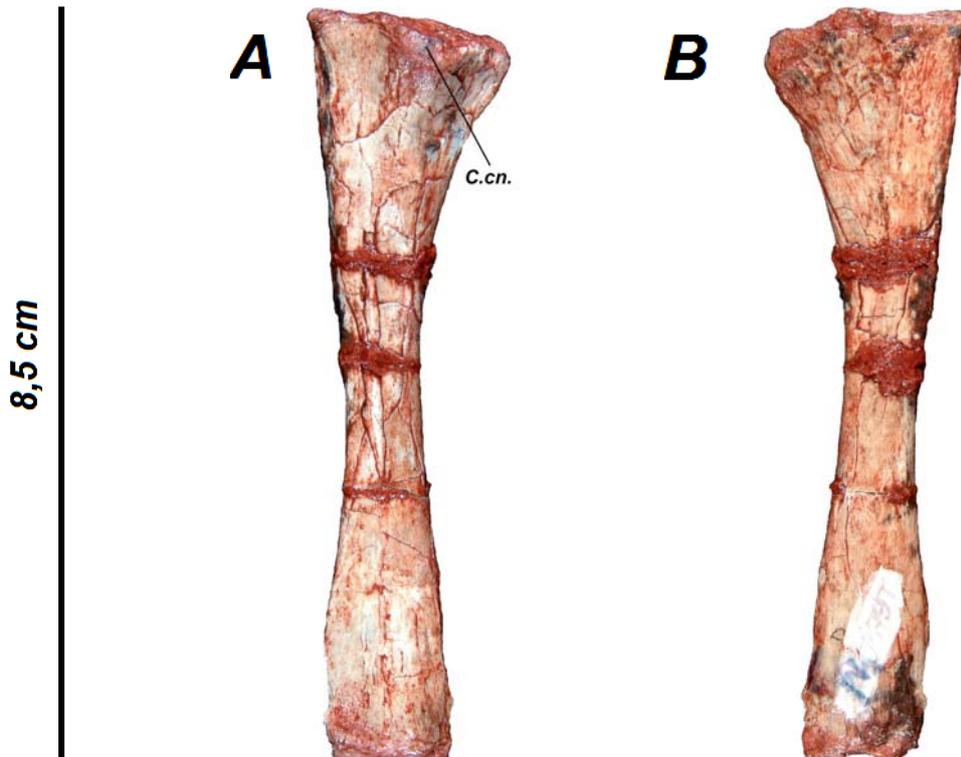


Figura 66. Vista lateral (A) e medial (B) da tíbia esquerda de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS PV-0877-T).
Legenda. Ccn = crista cnemial.

Além disso, consta-se a presença de um centro vertebral anficélico com 0,9 cm de comprimento longitudinal, que está com sua face dorsal adpresa a face ventral do frontal esquerdo (Fig. 61). Este centro vertebral apresenta duas cristas em sua face ventral, ao contrário da espécie argentina que apresenta apenas uma crista nos centros vertebrais da região cervical.

9. CONCLUSÕES

Com base no que foi exposto, concluiu-se que o espécime UFRGS PVT-0877-T, coletado na Biozona de Traversodontídeos (Ladiniano), representa um novo exemplar de *Chanaresuchus bonapartei*, constituindo-se, deste modo, no registro mais recente deste táxon para o Triássico do Brasil, uma vez que não é conhecida a procedência estratigráfica do material brasileiro MCP 4195 PV que teve a mesma diagnose específica (Hsiou *et al.*, 2002).

A diagnose de UFRGS PV-0877-T como um *Chanaresuchus bonapartei* deveu-se:

- à presença do mesmo padrão sutural e de ornamentação do teto craniano;
- à similaridade da forma e dimensões da fenestra dorso temporal e dos ossos pós-cranianos;

Neste trabalho, discutiram-se tanto as autapomorfias listadas para cada gênero quanto as sinapomorfias presentes em Proterochampsidae e Archosauria.

Adotou-se aqui, para o grupamento constituído por *Tropidosuchus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus*, *Rhadinosuchus*, *Cerritosaurus* e *Proterochampsia*, o nome Proterochampsidae (em detrimento de Cerritosauridae, Rhadinosuchidae ou Proterochampsia) seguindo o modelo do que Romer (1971) e Arcucci (1990) fizeram ao ampliar o sentido de Proterochampsia, originalmente baseado unicamente em *Proterochampsia* (Sill, 1967), ao interpolar outros gêneros dentro desta denominação. Entendemos ser esta uma postura inclusivista, que visa manter o princípio da estabilidade, dada a extensiva utilização do termo. Entretanto, entende-se como ainda necessária uma análise filogenética do grupo interno dos proterocampsídeos, para avaliar a possibilidade de existência de mais de uma linhagem dentro deste grupo, caso em que seria recomendável a utilização do nome Proterochampsia para o agrupamento destas, mantendo-se o princípio da prioridade.

Preliminarmente à realização desta análise, porém, é preciso que seja efetuada uma verificação quanto à validade de formas tradicionalmente não proterocampsídeas, mas que possam vir a serem interpretadas como tais (*e.g.*: *Acallosuchus rectori*, *Elaphrosuchus rubidgei*), o que implicaria, também, em uma ampliação da distribuição bioestratigráfica do clado.

Também constatou-se a necessidade de estudos mais detalhados referentes à ontogenia dos proterocampsídeos, uma vez que existem várias referências, na literatura, sugerindo que *Rhadinosuchus* (Kischlat, 1999, 2000) e *Tropidosuchus* (Arcucci, 1990; Bonaparte, 1997) viessem a ser reconhecidas como formas juvenis. A princípio, concorda-se que *Tropidosuchus* seja uma forma afim a *Chanaresuchus-Gualosuchus*. Contudo, devido à diversificação apresentada pelo esqueleto pós-craniano daquele táxon, reconhece-se aqui que ele dificilmente poderia ser interpretado como uma forma juvenil de qualquer proterocampsídeo documentado até o momento. Da mesma forma,

sugeriu-se, no presente trabalho, a investigação da hipótese de que *Cerritosaurus binsfeldi* possa vir a ser interpretado como uma forma juvenil de *Chanaresuchus bonapartei*, tendo em vista a presença de caracteres sinapomórficos entre ambos, além das proporções reduzidas de *Cerritosaurus* em relação aos demais proterocampsídeos (exceto *Rhadinosuchus* e *Tropidosuchus*) e da presença de órbitas grandes e um rosto relativamente curto. Uma vez confirmado que *Cerritosaurus* seja um indivíduo juvenil, isto implicaria, operacionalmente, numa diminuição na quantidade de táxons explicitados na topologia de uma árvore filogenética do clado, seja por motivo de uma eventual sinonímia (possivelmente com *Chanaresuchus*) ou simplesmente por ser um juvenil, uma vez que um dos princípios deste tipo de análise é o de que os integrantes da mesma sejam semaforontes.

10. Referências Bibliográficas.

- ABDALA, F., RIBEIRO, A.M. & SCHULTZ, C.L., 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul (Santa Maria Formation), Middle Late Triassic, Southern Brazil. *N.jb. Geol. Paläont. Mh. Stuttgart*, 11: 669-687.
- ANDREIS, R.R., BOSSI, G. E. & MONTARDO, D. K., 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia*, 31, Balneário Camboriú, Anais, 2:659-673.
- ARAÚJO, D.C. & GONZAGA, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: Congresso argentino de paleontologia y bioestratigrafia, 2., Congresso latino-americano de paleontologia, 1., 1980. Buenos Aires, Argentina., Actas..., Buenos Aires: v.1., p.159-174.
- ARCUCCI, A.B. 1989. Revision preliminar de *Proterochampsa* Reig 1959 (Triasico superior de Argentina y Brasil). *Ameghiniana*, 26(3-4):238.
- ARCUCCI, A.B. 1990. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia - Archosauriformes) de Ia fauna local de Los Chaiíares (Triasico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 27(3-4):365-378, 12 figs.
- ARCUCCI, A.B. 1996. Phylogenetic analysis of the Proterochampsidae and its relationship to basal archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)*, 16:20A.
- AZEVEDO, S.A.K., SCHULTZ, C.L. & BARBERENA, M.C., 1990. Novas evidências bioestratigráficas e paleoecológicas na análise da evolução explosiva dos rincossauros do Triássico. *Paula-Coutiana*, Porto Alegre (4):23-33.
- BARBERENA, M.C., 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas*, 7:111-129, 6 figs., 2 tabs.
- BARBERENA, M. C., 1978. A huge the codont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas*, Porto Alegre, 9:062-075, 1 fig., 1 tab., 1 pl.
- BARBERENA, M.C., 1982. Uma nova espécie de *Proterochampsa* (*P. nodosa*, sp. nov.) do Triássico do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(1):127-141, 3 figs.
- BARBERENA, M.C., ARAUJO, D.C., LAVINA, E.L. & AZEVEDO, S.S.K., 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil Meridional. In: Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, Brasília, 27(2):21-28.

- BARBERENA, M.C. & DORNELLES, J.E.F., 1998. A new morphological configuration of the skull and lower jaw of *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946 after the elimination of distortions caused by taphonomic processes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(3):469-476, 5 figs.
- BELTRÃO, R., 1965. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências UFSM*, 2:5-114.
- BELTRÃO, R., & NEUMAIER, M., 1968. Observações geológicas no Rio Grande do Sul. *Boletim do instituto de ciências naturais da Universidade Federal de Santa Maria*, Rio Grande do Sul, Brasil, n. 3. 106p. Tradução de Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul ; Huene, F. von & Stahleck, R., : In: *Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie (1931)*.
- BENTON, M.J., 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, (B), 302:605-717.
- BENTON, M.J. & NORMAN, D.B. 1988. *The Archosaurs*. Oxford University Press, Oxford (in press).
- BENTON, M.J. & CARK, J., 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. Pp. 289-332, 11 figs. In: Benton, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1. Amphibians, reptiles, birds*. Clarendon Press, Oxford. x+377 pp.
- BENTON, M.J., 1990. Origin and relationships of Dinosauria,. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H.,(eds.), *The Dinosauria*. 11-42. University of California Press, Berkeley.
- BENTON, M.J., 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, London, 354:1423-1446, 16 figs., 1 tab.
- BENTON, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria,. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H.,(eds.), *The Dinosauria*, second edition. 07-19. University of California Press, Berkeley.
- BERMAN, D.S., REISZ, R.R., SCOTT, D., HENRICI, A.C., SUMIDA, S.S. & MARTENS, T., 2000. Early Permian bipedal reptile. *Science*, vol. 290, pp. 969-972.
- BONAPARTE, J.F., 1966a. Cronologia de algunas formaciones Triásicas de Argentina basada en restos de tetrápodos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21:20-38.
- BONAPARTE, J.F., 1966b. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. *Breviora* 251:1-13.
- BONAPARTE, J.F., 1967. Los Tetrapodos Triasicos de Argentina. *I Inter. Symp. Gondwana*. Mar del Plata. 307-325.

- BONAPARTE, J.F., 1969. Datos sobre la evolución paleoecológica en las formaciones Triásicas de Ischigualasto – Villa Unión, *Acta geol. Lilloana* 10:191-205.
- BONAPARTE, J.F., 1970. Annotated list of the South American triassic tetrapods. Pp. 665-682, 45 figs. In: Haughton, S.H., *Second Gondwana symposium. South Africa, July to August 1970. Proceedings and Papers*. Council for Scientific and Industrial Research, Pretoria. viii+689 pp.
- BONAPARTE, J.F., 1971a. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia - Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento)*, 43:417-422, 1 figo.
- BONAPARTE, J.F., 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *V Congreso Geológico Argentino*, Villa Carlos Paz, Buenos Aires, *Actas* III:93-129.
- BONAPARTE, J.F., 1975a. The family Ornithosuchidae (Archosauria: Thecodontia). In: ANONOMASTO, Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des vertébrés). Paris, 4-9 juin 1973. *Colloque International C.N.R.S.*, Paris, 218: 485-502, 13 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1978. El Mesozoico de America del Sur y Sus Tetrápodos. *Opera Lilloana*, Tucumán-Argentina- (26):5-596.
- BONAPARTE, J.F., 1982a. Classification of the Thecodontia. *Geobios*, mémoire spécial 6. 99-112, 5 fig.
- BONAPARTE, J.F., 1982b. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2(3):362-371, 5 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1984. Locomotion in raiisuchid thecodonts. *Ibidem*, 3(4):210-218, 5 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1997. El Triasico de San Juan – La Rioja Argentina y sus Dinosaurios. In: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernadino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina. 1. ed. 190 pp.
- BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M., 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. In: Tomida, Y.; Rich, T.H. & Vickers-Rich, P., Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. *National Science Museum Monographs*, 15:89-109, 12 figs., 8 tabs.
- BONAPARTE, J.F., MARTINELLI, A.G., SCHULTZ, C.L. & RUBERT, R., 2003, The sister group of Mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5:5-27.
- BORTOLUZZI, C. A., 1974. Contribuição á geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas*, 4(1): 7-86.

- BRITT, B.B., SCHEETZ, R.D. & DANGERFIELD, A., 2008. A Suite of Dermestid Beetle Traces on Dinosaur Bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos An International Journal for Plant and Animal Traces*. Taylor & Francis. (15):59-71.
- BROOM, R., 1946. A New Primitive Proterosuchid Reptile. *Annals of The Transvaal Museum.*, 20(4):342-346.
- CARROL, R.L., 1988. Vertebrate paleontology and evolution. *New York* (Freeman). 698 pp.
- CHARIG, A.J. & R, O.A, 1970. The classification of the Proterosuchia. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 2: 125-171, 6 figs., 3 tabs.
- CHATTERJEE, S., 1982. Phylogeny and classification of thecodont reptiles. *Nature*, 295:317-320, 2 figs., 1 tab.
- CHATTERJEE, S., 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, London, 309(1139):395-460, 30 figs, 11 tabs.
- CISNEROS, J. C., SCHULTZ, C. L. 2003. *Soturnia caliodon* n.g n. sp., a procolophonid reptile from the upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung*, 227(3): 365-380.
- CISNEROS, J. C., 2006. A Taxonomic Revision of the Genus *Procolophon* and the Phylogenetic relationships of Procolophonoid Reptiles. Tese de doutorado. University of the Witwatersrand. p. 178.
- COLBERT, E.H., 1952. The Mesozoic Tetrapods of South America. *Proceedings of the Symposium on the South Atlantic Basin, 1949*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 99, art. 3. 237-254.
- COLBERT, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*. 2405:1-39.
- COPE, E.D., 1880. The skull of *Empedocles*. *American Naturalist*. V.14, p.304.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1972. The proterosuchian thecodonts. Pp. 89-119, 10 figs., 1 pl., 3 tabs. In: Joysey, K.A & Kemp, T.S. [eds.], *Studies in vertebrate evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- CRUICKSHANK, A.R.I. 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science* (75): 168-178.

- deBRAGA, M. & RIEPPEL, O. 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 120, pp. 281-354.
- DELANEY, P.J.V., GOÑI, J., 1963. Correlação Preliminar entre as formações gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul. *Boletim Paranaense de Geografia*, 8/9:3-21.
- DESOJO, J.B. & BÁEZ, A.M. 2005, Phylogenetic relationships of South American eosaurs (Archosauria: Cruritarii), *in*: Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, *Boletim de Resumos*:95–96.
- DORNELLES, J.E.F., 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcossáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência e Natura*, 12:99-101, 3 figs.
- DORNELLES, J.E.F., 1992. *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946 e *Chanaresuchus* sp. (*Thecodontia*, *Proterosuchia*, *Cerritosauridae*), da Formação Santa Maria, Triássico do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado apresentada com requisito para obtenção do título de Mestre em Geociências. Curso de PósGraduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. vii+81 pp., 11 ests., 8 figs.
- DORNELLES, J.E.F. 1992b. Registro sobre a ocorrência de dentes de arcossauros para a Formação Caturrita. Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência & Natura*, 12:99-101.
- DORNELLES, J.E.F., 1995. Um tecodonte proterosuchídeo (*Chanaresuchus* sp.) do Triássico do Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS (Série Ciências da Terra)*, 1:63-68, 1fig., 1 fot.
- FACCINI, U. F., 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul – Uma análise sob o ponto de vista das Sequências Depositionais. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre. 133p.
- FERIGOLO, J., 2000. Esfenodontídeos do Neotriássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In*: Holz, M & De Ros, L.F.(eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**, Porto Alegre, UFRGS. 398p.
- FLYNN, J.J., PARRISH, J.M., RAKOTOSAMIMANANA, B., RANIVOCHARIMANA, L., SIMPSON, W.F. & WYSS, A.R., 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. – *J. Vertebr. Paleontol.* 20:422-427.
- GAMERMANN, N., 1973. Formação Rosário do Sul. *Pesquisas*, 2:5-36.
- GAUTHIER, J.A., 1984. A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida. *DISSERTATION. Submitted in partial satisfaction of the requirements for the degree of doctor of philosophy in paleontology.* University of California, Berkeley, 514 pp.

- GAUTHIER, J.A. & PADIAN, K., 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. Pp. 185-197, 3 figs. *In*: Hecht, M.K.; Ostrom, J.H.; Viohl, G. & Wellnhofer, P., *The beginnings of birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstätt. 382 pp.
- GAUTHIER, J.A., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Pp. 001-055, 9 figs., 2 app. *In*: Padian, K., *The origin of birds and the evolution of flight*. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8:viii+098.
- GAUTHIER, J.A.; KUGE, A.G. & ROWE, T., 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4(2): 105-209.
- GAUTHIER, J.A., 1994. The diversification of the amniotes. *In Major Features in Vertebrate Evolution, Short Courses in Paleontology 7* (D.R. Prothero and R. Schoch, Eds.) Paleontological Society, Knoxville. pp, 129-159.
- GORDON JR., M. 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos, DNPM*, 38:1-20.
- GOWER, D.J. & WILKINSON, M., 1996. Is there any consensus on basal archosaur phylogeny?. *Proceedings of the Royal Society B*, 263: 1399-1406.
- GUERRA-SOMER, M., CAZZULO-KLEPZIG, M; BOLSON, R. T., ALVES, L. S. R. & IANNUZZI, R. 2000. As floras triássicas do Rio Grande do Sul: flora *Dicroidium* e Flora *Araucarioxylon*. *In*: Holz, M & De Ros, L. F. (Editor). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Editora CIGO/UFRGS. 2000, p: 273-313.
- GÜNTER, A., 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 167:595-629.
- HECKERT, A.B., LUCAS, S.G. & HUNT, A.P., 2005. Triassic vertebrate fossils in Arizona. *In*. Heckert, A.B. & Lucas, S.G. (eds). *Vertebrate Paleontology in Arizona*. Bulletin 29-New Mexico Museum of Natural History & Science. 16-44 pp.
- HOFFSTETTER, R., 1955. Thecodontia. Pp. 665-694, 17 figs. *In*: Piveteau, J., *Traité de paléontologie. Tome V*. Masson et Cie Éditeurs, Paris.
- HOLTZ, M. & SCHERER, C. M. S. 1998. Caracterização paleoclimática do Triássico no sul do Brasil. *Ciência e Ambiente* n.16, p. 95-103.
- HOLTZ, M. & SIMÕES, M.G. 2002. Elementos Fundamentais de Tafonomia. Porto Alegre. *Ed. Universidade/UFRGS*, 231p.

- HONE, D.W.E. & BENTON, M.J., 2007. An evaluation of the phylogenetic relationships of the pterosaurs among archosauromorph reptiles. *Journal of Systematic Palaeontology* 5(4): 465-469.
- HSIOU, A., ABDALA, F. & ARCUCCI, A. 2002. Novo registro de proterocampsídeo (Reptilia, Archosauriformes) do Triássico Médio-superior do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 fig., 1 tab. (3): 48-55.
- HUENE, F. von, 1935-42. Répteis fósseis do Gondwana Sul-Americano. Trad. BURGER JR., C. CCNE, *Universidade Federal de Santa Maria*, Santa Maria, 1990. 365p.
- HUENE, F. von, 1936a. The reconstitution of the Thecodontia. *Amer. J. Sci.* New Haven. (32):207-217.
- HUENE, F. von, 1936b. Übersicht über Zusammensetzung und Bedeutung der Thecodontia. – Zbl. Mineral., *Geol. Paläont.* Stuttgart. 162-168.
- HUENE, F. von, 1938b. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Referate)*, 1938:142-151.
- HUENE, F. von, 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. Lieferungen 3-4 (Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchocephalia, Schlusslieferung)*. C.H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München. S. 161-332, Abb. 28-66, Taf. 18-38.
- HUENE, F. von, 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. VEB Gustav Fischer Verlag Jena. xii+716 S., 690 Abb.
- HUENE, F. von., STAHLCKER, R., 1931. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. In: *Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie*. 1-82pp.
- HUBBARD, R.J., PAPE, J. & ROBERTS, D.G., 1985. Depositional sequence mapping as a technique to establish tectonic and stratigraphic framework and evaluate hydrocarbon potential on a passive continental margin. In. BERG, O.R. & WOOLVERTON, D.G. (EDS.) *Seismic stratigraphy II: an integrated approach to hydrocarbon exploration*. American Association of Petroleum Geologists Memoir, v.39, p.79-91.
- HUGHES, B., 1963. The earliest archosaurian reptiles. *South African Journal of Science*, 59(5):221-241,5 figs., 3 tabs.
- HUTCHINSON, J.R., 2001. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*. (131): 169-197.
- JUUL, L., 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Paleontologia Africana*, 31: 1-38, 1 fig., 2 app.

- KEIDEL, 1917. La geología de las Sierras de la Provincia de Buenos Aires y sus relaciones con las montañas de Sudáfrica y los Andes. *Ministerio de Agricultura de la Nación, Sección Geología, Mineralogía y Minería, Anales*, 11(3):1-78.
- KISHLAT, E-E., 1996. O estado atual da taxonomia dos arcossauriformes (Reptilia, Diapsida) triássicos do Brasil. Perspectivas sistemáticas e nomenclaturais na classificação dos tecodontes. *Exame de qualificação para obtenção do título de doutor em ciências*. PPGeo-UFRGS. 167 p.
- KISHLAT, E-E., 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p.273-316.
- KISHLAT, E-E., 2003. Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis. Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGeo (UFRGS). 3v., xii+451p., 90fig., 28tab.
- KISHLAT, E-E. & LUCAS, S.G., 2003b. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Nothbrook, 23(2):464-467.
- KITCHING, J.W., 1968. On the lystrosaurus zone and its fauna with special reference to some immature lystrosauridae. *Palaeont. Afr.*, 11:61-75.
- KREBS, B., 1965. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox*, nov. Gen. nov. sp. – *Schweiz Paläont. Abh.*, (81): 1-140.
- LANGER, M.C.; ABDALA, F. ; RICHTER, M. & BENTON, J.B., 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Camian) of southern Brazil. Un dinosaure sauropodomorphe dans le Trias supérieur (Carnien) du Sud du Brésil. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences (Sciences de la Terre et des Planètes)*, 329:511-517, 2 figs.
- LANGER, M.C. & SCHULTZ, C.L., 2000. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p.246-272.
- LAURIN, M.L. & REISZ, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 113, pp. 165-223.
- KREBS, B., 1976. Pseudosuchia. In: Kuhn, O. (Ed.): *Handb. Paläoherpetol.*, Stuttgart (Gustav Fischer Verlag). (13):40-98.

- LANGER, M.C., RIBEIRO, A.M., SCHULTZ, C.L. & FERIGOLO, J., 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. In: LUCAS & SPIELMANN (eds.). *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41:201-218.
- LAVINA, E. L., 1982. Paleontologia, Estratigrafia, e Bioestratigrafia da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Grupo Rosário do Sul) na Folha de Catuçaba, RS. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre.
- LEE, M.S.Y., 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of 'Parareptiles'. *Biological reviews*, vol. 70, pp. 459-547.
- LONG, R.A. & MURRY, P.A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 4:1-254.
- MAACK, R., 1947. Breves notícias sobre a Geologia dos Estados do Paraná e Santa Catarina. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*. Curitiba, 2:63-154.
- MACHADO, C.B. & KISHLAT, E-E., 2003. Novo registro de Rhadinosaurs (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, Porto Alegre, 18(44):47.
- MACHADO, C.B., 2004. Concentrações fossilíferas controladas pelo nível freático: um modelo tafonômico para reconstruções paleoambientais. *Dissertação de Mestrado apresentada como requisito para obtenção do Título de Mestre em Geociências*. PPGeo (UFRGS).
- MACHADO, C.B. & HOLZ, M., 2006. Biogenic fossils concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista bras. paleont.* 9(3):273-282.
- MACHADO, C.B., 2008. Tafonomia de Paleovertebrados em Sistemas Continentais do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil e do Departamento de San José, Uruguai. *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGeo (UFRGS).
- MARTINELLI, A.G.; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L.; RUBERT, R., 2005. A new tritheledontid, Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil), and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts: *Ameghiniana*, 42:191-208.
- MATTAR, L.C.B., 1987. Sobre *Barberenasuchus brasiliensis* gen. et sp. nov., do Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. pp. 77-85, 3 figs. In: Moura, J.A.; Gilson, H.M.N.; Campos, D. de A; Beurlen, G.; Macedo, A.C.M. & Brito, I.M., *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia. De 19 a 25 de Julho - Rio de Janeiro, Brasil. 1987. Volume I*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio de Janeiro. 456 pp.
- MENDES, J. C. 1982. Paleontologia Geral. 2 ed. LTC – Livros Técnicos e Científicos -; Rio de Janeiro, p. 400.

- MIALL, A.D., 1986. Eustatic sea level changes interpreted from seismic stratigraphy: a critique of the methodology with particular reference to the north sea Jurassic record. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v.70, p.131-137.
- MILANI, E. J., FRANÇA, a. b., MEDEIROS, R. A. 2007. Roteiros geológicos. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, Estado do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Rio de Janeiro, v. 15, n. 1, p. 135-62.
- MODESTO, S.P. 2000. *Eumotosaurus africanus* and the Gondwanan ancestry of anapsid reptiles. *Palaeontologia africana*, vol. 36, pp. 15-20.
- MODESTO, S.P. & BOTTA-BRINK, J. 2008. Evidence of a second, large Archosauriform reptile in the Lower Triassic Katberg Formation of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3):914-917.
- MORAES REGO, L.F., 1930. A geologia do petróleo no Estado de São Paulo. *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, 46:1-105.
- MURRY, P.A. & LONG, R.A, 1989. Geology and paleontology of the Chinle Formation, Petrified Forest National Park and vicinity, Arizona and a discussion of vertebrate fossils of the southwestern Upper Triassic. Pp. 29-64, 15 figs. *In*: Lucas, S.G. & Hunt, AP., *Dawn of the age of dinosaurs in the American southwest*. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque. vi+414 pp., 9 pls.
- NOVAS, E.E., 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Paleontology*, 35(1):51-62, 6 t figs., 1 tab.
- OLSON, E.C., 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. *Fieldiana Geology*, vol. 11, pp. 1-53.
- ORLOV et al., 1964. Thecodontia. *In*. *Fundamentals of Paleontology*, 497-506.
- PAPAVERO, N., MARICONDA, P. R., & RAMOS, M. C. 2003. A primeira proposta de um supercontinente primitivo no opúsculo de 1764 do barão von Hüpsch-Lonzen. *Scientiae studia*. V. 1, n. 3, p. 337-53.
- PARRISH, J.M., 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, 1(2):1-35, 34 figs.
- PARRISH, J.M., 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3):287-308, 9 figs., 2 tabs., 1 app.
- PARKER, W.G & BARTON, B.J., 2008. New information on the upper Triassic archosauriform *Vancalevea campi* based on new material from the Chinle Formation of Arizona. *Palaeontologia Electronica*, Vol 11, Issue 3; 14A, 20P., http://palaeo-electronica.org/2008_3/158/index.html.

- PITMAN, W.C., 1978. Relationship between eustasy and stratigraphic sequences of passive margins. *Geological Society of America Bulletin*, v.89, p.1389-1403.
- PRICE, L.I., 1946. Sobre um novo p[s]eudosuquio do Triássico Superior do Rio Grande Sul. *Boletim, Divisão de Geologia e Mineralogia* (DNPM), 120:1-38.
- REICHEL, M., SCHULZ, C.L. & PEREIRIRA, V.P., 2005. Diagenetic pattern of vertebrate fossils from the traversodontidae biozone, Santa Maria Formation (Triassic), Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleologia*.8(3):173-180.
- REIG, O.A., 1958. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triasico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asodacion Geologica Argentina*, 13(4):257-270, 6 figs.
- REIG, O.A., 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia Rausuchidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia, Thecodontia). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata*, 1(3):73-114, 15 figs.
- ROGERS, R.R., SWISHER III, C.C., SERENO, P.C., MONETTA, A.M., FORSTER, C.A. & MARTINEZ, R.N., 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina and ⁴⁰Ar, ³⁹Ar dating of dinosaurs origins. – *Science*, 260:794-797.
- ROGERS, R.R., ARCUCCI, A.B., ABDALA, F., SERENO, P.C., FORSTER, C.A. & MAY, C.L., 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chanãres Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: Spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios* 16, 461–481.
- ROHN, R. 2004. Uso estratigráfico dos fósseis e tempo geológico. *In: Carvalho, I.S* (Editor). **Paleontologia**. 2ª Edição., Ed. Interciência,184p.
- ROMER, A.S., 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. xxi+772 pp., 248 figo
- ROMER, A.S., 1966. *Vertebrate paleontology. Third edition*. The University of Chicago Press, Chicago and London. x+468 pp., 443 fig., 4 tab.
- ROMER, AS., 1971b. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new longsnouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, 379:1-22, 7 figs.
- ROMER, AS., 1972a. The Chaiãres (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus*. *Ibidem*, 385:1-21, 2 figs., 1 pl.
- ROMER, AS., 1972b. Thecodont classification. *Ibidem*, 385:1-21, 2 figs., 1 pl.

- RUBERT, R.R. & SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 31(1): 71 – 88.
- RUBIDGE, B.S., JOHNSON, M.R., KITCHING, J.W., SMITH, R.M.H., KEYSER, A.W. & GOENEWALD, G.H., 1995. An introduction to the biozonation of the Beaufort Group. In: Rubidge, B.S. (ed). *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*.
- du TOIT, A. L., 1927. Comparação geológica entre a América do Sul e a África do Sul. Trad. CASTER, K.E., MENDES, J.C. *Boletim da Divis~ao de Geologia e Mineralogia_DNPM*. 179p.
- SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlungen)*, 180(1):21-52, 8 figs.
- SERENO, P.C., 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, 2:1-53, 28 figs., 3 tabs., 1 app.
- SERENO, P.C. & NOVAS, E.E., 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science*, 258:1137-1140, 4 figs.
- SCHERER, C.M.S., 1994. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária – RS. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 100p.
- SCHERER, C.M.S., FACCINI, U.F. & LAVINA, E.L.C. 2000. Arcabouço Estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.F. (eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*, Edição CIGO/UFRGS, 444p.
- SCHNEIDER, R.L., MÜHLMANN, H., TOMMASI; MEDEIROS, R.A., DAEMON, R. & NOGUEIRA, A.A., 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: *CONGR. BRAS. GEOL.*, 27, Porto Alegre, *Anais...SBG*, v.1, p.41-65.
- SCHULTZ, C. L., AZEVEDO, S. A., 1990. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul – Brasil. In: Paula-coutiana, Porto Alegre, v.4, p.23-33.
- SCHULTZ, C. L., 1991. Os Rincosauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo. Vol. 1. Tese de Doutorado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 217p.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S., BARBERENA, M. C., 1994. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior Sul-Rio-Grandense. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38, Camboriú – SC, 1994. *Boletim de Resumos*, p.107-108..

- SCHULTZ, C. L., 1995. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia. UBEA/PUCRS, Série Ciências da Terra*, 1: 25-32.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S., BARBERENA, M. C., 2000. Biostratigraphy of southern brazilian middle-upper triassic. *Revista brasileira de geociências*. 30(3): 491-94.
- SCHULTZ, C. L. 2005. Biostratigraphy of the Non-Marine Triassic: Is a Global Correlation Based on Tetrapod Faunas Possible?. In: *Applied Stratigraphy*. Eduardo Koutsoukos (editor). Springer ed. P. 123-145.
- SCHULTZ, C.L. & SOARES, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictidosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. **Ciência e Natura**, edição especial do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. p. 41.
- SHUBIN, N. H. & SUES, H-D., 1991. Biogeography of Early Mesozoic continental tetrapods: patterns and implications, *Paleontology* 17(3):214-230.
- SILL, W.D., 1967. *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodilia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 135(8):415-446, 10 figs., 9 pls., 1 tab.
- SILL, W.D. 1968. The zoogeography of the crocodilia. *Copeia*, 1968(1):76-88, 5 figs.
- SILL, W.D., 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the raiuisuchid thecodonts. *Harvard Museum of Comparative Zoology, Bulletin* 146(7):317-362.
- SILL, W.D., ALCOBER, O. & CONTRERAS, V.H. 1994. A complete skeleton of a new archosauriform (?Proterochampsidae) from the Ischigualasto Formation (Triassic, San Juan, Argentina). *Journal of vertebrate paleontology*, 14(3):9A.
- WALKER, AD., 1968. *Protosuchus*, *Proterochampsia* and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine*, 105(1):1-14, 4 figs.
- WALKER, A.D., 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, 257(816):323-372, 13 figs., 2 tabs, pl. 72.
- WATTS, A.B., 1982. Tectonic subsidence, flexure and global changes of sea level. *Nature*, v.297, p.469-474.
- WELMAN, J. & FLEMMING, A., 1993. Statistical analysis of skulls of Triassic proterosuchids (Reptilia, Archosauromorpha) from South Africa. *Paleontologia Africana*, Johannesburg, 30:113-123, 4 figs., 5 tabs.

- WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G., ST. C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (eds.) 1988. Sea-level changes: an integrated approach. *Society of Economic paleontologists and Mineralogists Special Publication*, v.42, 407p.
- WINDLEY, M.E., 1977. The Flowering Gondwana. 1 ed. *New Jersey, Princeton University Press*. 256p.
- WU, X-C. & RUSSEL, A.P., 2001. Redescription of *Turfanosuchus dabanensis* (Archosauriformes) and new information on this phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1):40-50.
- YOUNG, C. C. 1973. On a new pseudosuchian from Turfan, Sinkiang (Xinjiang). *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology of the Academia Sinica*, Series B. 10:15– 37. [Chinese].
- ZERFASS, H., 1998. Estratigrafia da sedimentação Meso e Neotriássica no Município de São Pedro do Sul, RS: faciologia, análise de proveniência e história diagenética. Trabalho de conclusão, Curso de Graduação em Geociências, UNISINOS. 177p.
- ZERFASS, H., 2003. História Tectônica e Sedimentar do Triássico da Bacia do Paraná (Rio Grande do Sul, Brasil) e Comparação Geológica com as Bacias de Ischigualasto e de Cuyo (Argentina). *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGeo (UFRGS).
- ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.J.V., FACCINI, U.F. & JR. CHEMALE, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata os Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, 1-21p.

11. ANEXOS

ANEXO 1: Abreviaturas Institucionais

ANEXO 2: Material osteológico de PV 0877 T (*Chanaresuchus bonapartei*). (A-B) vistas dorsais do teto craniano; vista ventral dos pterigóides direito (C) e esquerdo; (E) vista posterior do quadrado direito; (F) vista lateral da mandíbula direita; (G) vista anterior da tíbia esquerda; vista medial do fêmur esquerdo (H) e direito (I).

ANEXO 3: Material osteológico de PV 0877 T (*Chanaresuchus bonapartei*). (A-B) vistas ventrais do teto craniano; vista dorsal dos pterigóides direito (C) e esquerdo; (E) vista anterior do quadrado direito; (F) vista medial da mandíbula direita; (G) vista posterior da tíbia esquerda; vista lateral do fêmur esquerdo (H) e direito (I).

ANEXO 1

Abreviaturas Institucionais

CA – Colégio Anchieta (Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil).

MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernadino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina)

MCP [PV] – Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

MCZ – Museum of Comparative Zoology (Universidade de Harvard, Boston, EUA).

MLP – Museo de La Plata (La Plata, Argentina).

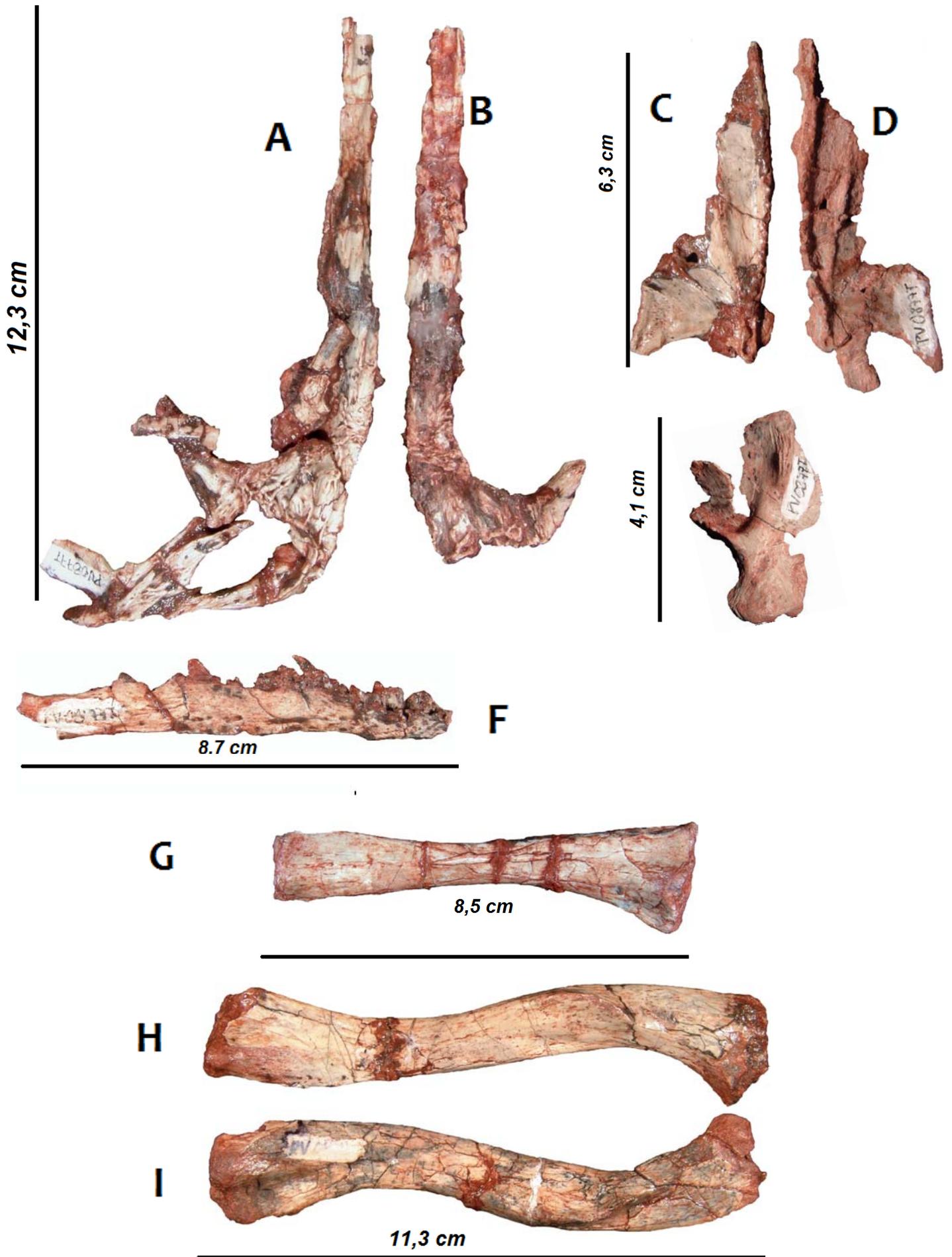
PVL – Instituto Miguel Lillo (Universidade Nac. de Tucumán, Tucumán, Argentina).

RC - *Rubidge Collection*, (Município de Middleburg, Provincia de Eastern Cape, África do Sul).

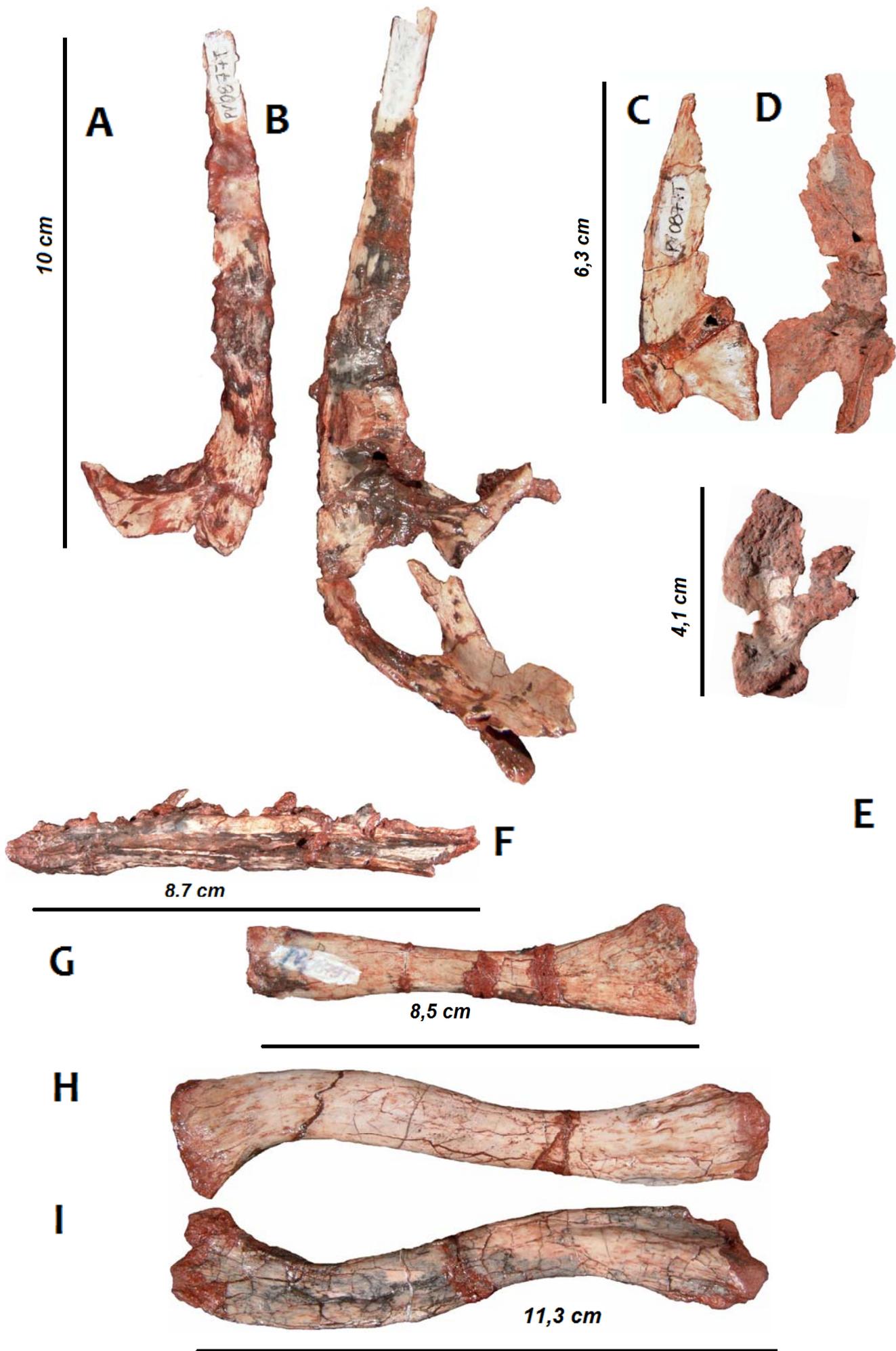
UCMP - University of California, Museum of Paleontology (Berkeley, EUA).

UFRGS PV-T - Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil).

BSPHG [FH-P] – Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie (Ludwig-Maximilians-Universität, Munique, Alemanha).



ANEXO 2: Material osteológico de PV 0877 T (*Chanaresuchus bonapartei*). (A-B) vistas dorsais do teto craniano; vista ventral dos pterigóides direito (C) e esquerdo; (E) vista posterior do quadrado direito; (F) vista lateral da mandíbula direita; (G) vista anterior da tíbia esquerda; vista medial do fêmur esquerdo (H) e direito (I).



ANEXO 3: Material osteológico de PV 0877 T (*Chanaresuchus bonapartei*). (A-B) vistas ventrais do teto craniano; vista dorsal dos pterigóides direito (C) e esquerdo; (E) vista anterior do quadrado direito; (F) vista medial da mandíbula direita; (G) vista posterior da tíbia esquerda; vista lateral do fêmur esquerdo (H) e direito (I).