

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

**OS TERÁPSIDOS DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO
(GUADALUPIANO/LOPINGIANO, BACIA DO PARANÁ):
MORFOLOGIA, TAXONOMIA E APLICAÇÕES
BIOESTRATIGRÁFICAS**

ALESSANDRA DANIELE DA SILVA BOOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz



Porto Alegre – 2016

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

**OS TERÁPSIDOS DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO
(GUADALUPIANO/LOPINGIANO, BACIA DO PARANÁ):
MORFOLOGIA, TAXONOMIA E APLICAÇÕES
BIOESTRATIGRÁFICAS**

ALESSANDRA DANIELE DA SILVA BOOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Juan Carlos Cisneros Martínez, UFPI

Prof^a. Dra. Marina Bento Soares, UFRGS

Prof^a. Dra. Paula Dentzien-Dias, FURG

Tese de doutorado apresentada como
requisito parcial para a obtenção do Título de
Doutora em Ciências.

Porto Alegre – 2016

CIP - Catalogação na Publicação

Boos , Alessandra Daniele da Silva
Os Terápsidos da Formação Rio do Rasto
(Guadalupiano/Lopingiano, Bacia do Paraná):
morfologia, taxonomia e aplicações bioestratigráficas
/ Alessandra Daniele da Silva Boos . -- 2016.
277 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2016.

1. Synapsida. 2. Permiano. 3. Bioestratigrafia.
4. Paleontologia de Vertebrados. 5. Gondwana. I.
Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Título.

Dedicado a todas as Virginias, Olivias,
Noemis, Marys, Anas, Márcias, Hannahs,
Simones, Chimamandas que vieram – e que
virão.

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas me ajudaram a chegar e a me manter aqui, e eu vou tentar, na medida do possível, agradecer a todas elas nesse pequeno espaço. Primeiramente, vou começar com os “paleoagradecimentos” a todas e a todos integrantes do Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS que eu conheci ao longo desses quatro anos. Vocês são profissionais e pessoas fantásticas! Em especial, eu gostaria de agradecer ao Voltaire Paes Neto pela preparação do nosso “tetrápode misterioso” e por me ensinar o que sei sobre preparação de fósseis, Karine Lohmann pela companhia e ajuda durante a viagem de estudos à África do Sul, Andressa Paim pelas dezenas de fotos dos “meus” espécimes (infelizmente nem sempre utilizadas), Bruno Horn por tirar minhas dúvidas geológicas e existenciais, Paulo Romo de Vivar pelas histórias compartilhadas (sejam literárias, paleontológicas, culinárias ou musicais) e Marcos Sales por ser um grande amigo, apesar de nos encontrarmos muito pouco (e por ser palestrante certa vez no meu lugar). Obrigada também ao Schultz e a Marina que me acolheram desde que cheguei a UFRGS e que confiaram na minha capacidade intelectual para desenvolver uma série de trabalhos, muitas vezes à distância.

Ainda na UFRGS, eu queria muito agradecer ao fotógrafo Luiz Flávio Lopes pelas fotos que ilustram os dois primeiros artigos da tese e a Dra. Fabiana Mancilla (Química) por ceder espaço no laboratório durante a preparação do espécime UFRGS-PV-0487P. Do Instituto de Letras, um abraço especial para as professoras de tradução Dra. Patrícia Reuillard e Dra. Cleci Bevilacqua e para a professora de russo Dra. Denise Regina de Sales. Agradeço também a minha banca de qualificação composta pelas professoras Dra. Marina Bento Soares (UFRGS) e Dra. Paula Camboim Dentzien-Dias (FURG) e pelo professor Dr. Sérgio Dias da Silva (UFSM). As observações de vocês foram fundamentais para eu entregar o trabalho hoje neste formato. Quando visitei a coleção de Paleontologia da PUC-RS fui muito bem recebida pelo Dr. Marco Brandalise de Andrade e pela bolsista Carolina Hoffmann. Da UNIPAMPA, recebi o apoio e a confiança do Dr. Felipe Pinheiro para estudar o dicinodonte descrito no artigo 2 desta tese. Agradeço também de coração às minhas amigas e amigos que também são acadêmicas e acadêmicos em diferentes áreas do conhecimento (e às vezes diferentes instituições): Ana Paula Germano, Tiago Ribeiro dos Santos, Gabriela Fernandes, Louisiana Meireles, Mariana Maturano Dias Martil e Bianca Andrade. Aprendi demais com vocês!

Em relação às visitas fora do país, começo pelas equipes que me atenderam na África do Sul. Do Evolutionary Studies Institute da Witwatersrand University (Johannesburgo), agradeço a simpatia e a generosidade de: Dr. Fernando Abdala, Dra. Pia Viglietti, Dr. Bernhardt Zipfel, Dr. Bruce Rubidge, Dr. Jonah Choiniere e Dr. Michael Day. Do National Museum (Bloemfontein), agradeço a disposição da curadora Elize Butler e da Dra. Jennifer Botha-Brink. No Iziko South African Museum (Cidade do Cabo), fica o agradecimento para o Dr. Roger Smith. De todas e todos grandes paleontólogos que conheci na África do Sul, Fernando Abdala e Pia Viglietti tornaram-se também bons amigos e me ajudaram em algumas etapas desta tese, mas também com questões práticas durante a minha estadia naquele país. Na Europa, agradeço a atenção da curadora Dra. Sandra Chapman e dos pesquisadores Dr. Andrew Milner e Dra. Angela Milner, do The Natural History Museum (Londres). E por último – mas não menos importante em termos de contribuição para este trabalho – agradeço muito ao Dr. Christian Kammerer do Museum für Naturkunde (Berlim) pela sua generosidade em compartilhar comigo o seu extenso conhecimento sobre terápsidos do permo-triássico e por aceitar ser uma espécie de co-orientador informal desta tese.

Fora do mundo acadêmico, eu recebi o apoio indispensável da minha mãe, do meu pai, da Gi e do Mario, que tiveram que aguentar mais de perto uma doutoranda extremamente estressada. Obrigada pela paciência! Obrigada aos meus amigos e amigas: Gui Becker (pelos melhores almoços de terça-feira); Fabrício e Sabrina (pelas jantinhas adoráveis e conversas ainda mais apetitosas); Rafa, Hannah e Cinthia (pelo jantar de aniversário mais legal dos últimos tempos); Ana Germano por compartilhar comigo sonhos, tristezas, ideais e ser a melhor amiga que alguém pode desejar ter nesse mundo! *Vielen dank* para Lisa Pape, Jan Jolowicz e Marina Grinfeld, amizades especiais que me receberam na Alemanha. Marina recebe um agradecimento um pouquinho mais especial por ter feito a versão russa do resumo da tese: *Спасибо!* E por fim, agradeço de novo ao Mario Quiñones pelo seu carinho e parte do seu tempo dedicado a editar várias das imagens desta tese, incluindo a criação da bela ilustração da capa, além de tornar os meus dias muito mais interessantes como nenhum outro terápsido já foi capaz, *muchas gracias, cariño!*

“(...) a liberdade é uma fonte inesgotável de invenções, e cada vez que se favorece o impulso, enriquece-se o mundo.”

(Simone de Beauvoir, 1908-1986)

RESUMO

Localidades contendo tetrápodes fósseis do Permiano são conhecidas para a Formação Rio do Rasto (FRR) no sul do Brasil desde a década de 1970. Posteriormente, elas foram agrupadas em três “faunas locais”, correlacionáveis com as ocorrências de tetrápodes do Guadalupiano e do Lopingiano da África do Sul e da Rússia. Contudo, os fósseis de tetrápodes no Brasil ocorrem em afloramentos dispersos, isolados e descontínuos, de maneira que a maioria deles não possui dados precisos referentes ao seu posicionamento estratigráfico no sítio de coleta. Sugere-se que seja suspenso o uso do termo “fauna local” para as localidades contendo tetrápodes da FRR, pois elas provavelmente agrupam táxons que não são contemporâneos. A presente tese reconheceu dez localidades contendo tetrápodes nesta formação, mas apenas em quatro delas há o registro de terápsidos (Serra do Cadeado-EFCP, Fazenda Fagundes, Fazenda Boqueirão e Tiarajú-Barro Alto). Até o momento, terápsidos permianos são reportados na América do Sul apenas na FRR e compreendem anomodontes e dinocéfálios. Aqui são relatadas duas novas ocorrências de terápsidos para esta unidade. O espécime UFRGS-PV-0487P foi identificado como um Tapinocephalidae indeterminado (Dinocephalia) e provém da localidade Serra do Cadeado-EFCP. Comparação com outros Tapinocephalidae indicam que UFRGS-PV-0487P é um espécime juvenil ou sub-adulto, semelhante a *Moschops* e *Moschognathus* da Zona de Assembleia (ZA) de *Tapinocephalus* da África do Sul. A segunda ocorrência de terápsido reportada aqui é baseada no espécime UNIPAMPA-PV-317P, reconhecido como um novo gênero e espécie de anomodonte (especificamente um dicinodonte). Características diagnósticas do novo táxon incluem cristas bem desenvolvidas (em norma ventral) a partir da placa mediana do pterigoide e ao longo dos ramos anteriores do pterigoide, ângulo marcado da porção posterior dos ramos do pterigoide, presença de pequenas presas caniniformes a partir de uma pequena incisura levemente posterior a cada processo caniniforme e presença de um processo retro-articular bem desenvolvido e em forma de bulbo na mandíbula. Não está claro ainda se o tamanho reduzido das presas caniniformes é devido à ontogenia, patologia ou a dimorfismo sexual. A análise filogenética indicou que UNIPAMPA-PV-317P é o membro mais basal de Bidentalina, um clado cosmopolita que inclui a maioria dos dicinodontes permianos e triássicos. Em relação às correlações bioestratigráficas possíveis para as localidades contendo tetrápodes na FRR, não é possível correlacionar estas localidades com apenas uma das ZAs da África do Sul ou mesmo da Plataforma Russa no momento, por que a

FRR parece abrigar múltiplas assembleias de tetrápodes, das quais um retrato muito tendenciado é conhecido. Apenas a localidade de Aceguá Sítio 1 indica um pequeno refinamento, visto que os níveis abaixo da ocorrência de *Provelosaurus americanus* (um pareiassaurídeo) foram datados com métodos radiométricos e indicaram ser mais recentes do que 265 Ma, demonstrando que este sítio é correlacionável a partir da ZA de *Tapinocephalus*.

Palavras-chave: Synapsida, Permiano, Bioestratigrafia, Vertebrados Terrestres, Gondwana.

ABSTRACT

Permian tetrapod-bearing localities have been recovered from the Rio do Rasto Formation (RRF) in southern Brazil since the 1970s. Posteriorly, they have been grouped into three 'local faunas', correlated with the Guadalupian and Lopingian tetrapods of South Africa and Russia. However, tetrapod findings in the Brazilian deposit occur in disperse, isolated and discontinuous outcrops and most specimens lack precise data regarding their stratigraphic provenance. We suggest that the term 'local fauna' be discontinued for the tetrapod-bearing localities of the RRF, since they may be grouping non-contemporaneous taxa. The present study recognized ten tetrapod-bearing localities in this formation, but only four of them bear therapsid remains (Serra do Cadeado-EFCP, Fagundes Farm, Boqueirão Farm and Tiarajú-Barro Alto). Until date, Permian therapsids in South America are only known from the RRF and comprise anomodonts and dinocephalians. Here we report two new therapsid occurrences for this unit. The specimen UFRGS-PV-0487P was identified as a Tapinocephalidae indet. (Dinocephalia), from the Serra do Cadeado-EFCP locality. Comparison with other tapinocephalids indicates that UFRGS-PV-0487P is a juvenile or sub-adult specimen, which most closely resembles the 'moschopines' *Moschops* and *Moschognathus* from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone (AZ) of South Africa. The second occurrence is based on the specimen UNIPAMPA-PV-317P, recognized as a new genus and species of anomodont (namely a dicynodont). Diagnostic features of the new taxon include well-developed ridges extending from the crista oesophagea anteriorly along the pterygoid rami, strong posterior angulation of the posterior pterygoid rami, small tusks erupting from a short incisure slightly posterior to each caniniform process and well-developed bulbous retroarticular process of the articular. It is not clear whether the reduced size of the tusks represents pathology, an ontogenetic feature or sexual dimorphism. Phylogenetic analysis indicates that UNIPAMPA-PV-317P is the most basal member of Bidentalina, a cosmopolitan clade that includes most of the Permian and Triassic dicynodonts. It is not possible at the moment to constrain the time interval of the tetrapod-bearing localities of the RRF to only one biozone of South Africa or Russia because the RRF seems to bear incomplete but multiple faunal assemblages. Aceguá Site 1 age is better constrained due to radiometric dating, but it only indicates that the levels bearing the pareiasaurid *Provelosaurus americanus* are younger than 265 My and can be correlated with the *Tapinocephalus* AZ.

Keywords: Synapsida, Permian, Biostratigraphy, Land Vertebrates, Gondwana.

Аннотация

В данной работе представлено исследование Гуаделупских и Лопинских тетраподов из местонахождения Рио-до-Расто, Бразилия, особое внимание уделяется терапсидам. Мы описываем два новых экземпляра терапсидов: индетерминантный тапиноцефалид (дейноцефал) и новый род и вид дицинодонтов.

LISTA DE FIGURAS

- Figura da Capa** – Reconstrução artística de uma paisagem do Guadalupiano, durante o tempo de deposição da Formação Rio do Rasto. Um dicinodonte sacia a sede, enquanto um temnospôndilo repousa, sem perceber a aproximação de um dinocéfalo carnívoro (*Pampaphoneus biccai*). Todos estes tetrápodes foram encontrados na localidade de Fazenda Boqueirão. Ilustração de Mario Quiñones.
- Figura 1** – Cladograma simplificado das relações entre os principais grupos de amniotas..... 16
- Figura 2** – Crânio e mandíbula de representantes de algumas linhagens de sinápsidos em vista lateral esquerda.. 18
- Figura 3** – Cladograma simplificado das relações entre os membros de Synapsida, com ênfase nas relações de Therapsida (de acordo com RUBIDGE; SIDOR, 2001).. 19
- Figura 4** – Mapa de localização dos registros de grupos de terápsidos durante o Guadalupiano e o Lopingiano.....20
- Figura 5** – Mapa de localização da Bacia do Paraná na América do Sul e no sul do Brasil. Modificado de Holz *et al.* (2010).29
- Figura 6** – Litoestratigrafia simplificada das unidades permianas que afloram na Bacia do Paraná.....30
- Figura 7** – Mapa demonstrando a área de ocorrência da Formação Rio do Rasto no sul do Brasil.....33
- Figura 8** – Reconstruções dos esqueletos de dois sinápsidos.39
- Figura 9** – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns biarmossúquios em vista lateral esquerda e em vista dorsal..41
- Figura 10** – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Biarmosuchia (Synapsida,Therapsida)..42
- Figura 11** – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns dinocéfalos..45
- Figura 12** – Reconstrução do esqueleto do dinocéfalo Tapinocephalidae *Moschops capensis*.....46
- Figura 13** – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Anomodontia (Synapsida,Therapsida). Modificado de Kammerer *et al.* (2011).48
- Figura 14** – (na próxima página) Diversidade de tamanhos e de formas em Anomodontia.48
- Figura 15** – Reconstruções de dois crânios e um esqueleto de gorgonopsídeos.....51
- Figura 16** – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Gorgonopsia (Synapsida,Therapsida).52
- Figura 17** – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Therocephalia (Synapsida,Therapsida) e com os demais terápsidos.....53

Figura 18 – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns terocefálios.....	54
Figura 19 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Cynodontia (Synapsida, Therapsida).	57
Figura 20 – Crânios e mandíbulas de alguns representantes de Cynodontia.	58
Figura 21 – Porção preservada do crânio do espécime UFRGS PV-0393-P (<i>Tiarajudens eccentricus</i>) em vista lateral esquerda.	64
Figura 22 – Porção preservada do crânio em vista dorso-lateral e do ramo mandibular esquerdo do espécime FURB PV-0226-P (<i>Endothiodon bathystoma</i>) em vista lateral..	66
Figura 23 – Crânio e pós-crânio do espécime UNIPAMPA PV-0317-P (Dicynodontia gen. nov. e sp. nov.).....	68
Figura 24 – Ramo mandibular esquerdo do espécime UFRGS PV-0487-P (Tapinocephalidae indeterminado) em vista lateral externa e vista lateral interna	70
Figura 25 – Espécime MCP 3838-PV, dente isolado de dinocéfálio Titanosuchidae. Vistas labial, lateral e lingual.	72
Figura 26 – Crânio do espécime UFRGS PV-0386-P (<i>Pampaphoneus biccai</i>) em vista lateral direita.	73
Figura 27 – Materiais que compõem o espécime MCP 4266-PV (Dinocephalia indeterminado), incluindo uma lâmina histológica de um dente.	76
Figura 28 – Amplitude estratigráfica de alguns táxons de tetrápodes que ocorrem no Grupo Beaufort (Bacia do Karoo, África do Sul).....	78
Figura 29 – Amplitude estratigráfica de alguns táxons de tetrápodes que ocorrem na Plataforma Russa.....	79
Figura 30 – Estimativas de idades e correlações bioestratigráficas propostas para algumas localidades da Formação Rio do Rasto de acordo com diferentes autores.	81
Figura 31 – Estimativas de idade e correlações estratigráficas propostas para as localidades contendo tetrápodes fósseis da Formação Rio do Rasto.....	85
Figura 32 – O período/sistema Permiano e suas subdivisões globais e regionais na Plataforma Russa.....	86

SUMÁRIO

Texto explicativo da estrutura da tese

PARTE I:

1. INTRODUÇÃO	16
2. OBJETIVOS.....	22
2.1. Geral	22
2.2. Específicos.....	22
3. JUSTIFICATIVA.....	23
4. MATERIAIS E MÉTODOS	24
4.1. Materiais	24
4.2. Métodos	26
4.2.1. Preparação dos espécimes UFRGS-PV-0487-P e UNIPAMPA PV317P..	26
4.2.2. Saídas a campo.....	27
4.2.3. Visitas a coleções de interesse contendo terápsidos guadalupianos e lopingianos.....	28
5. CONTEXTO GEOLÓGICO	29
5.1. A Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná)	29
5.1.1. Localidades da Formação Rio do Rasto com registro de terápsidos.....	32
5.1.1.1. Serra do Cadeado (EFCP)	32
5.1.1.2. Fazenda Fagundes.....	34
5.1.1.3. Fazenda Boqueirão	35
5.1.1.4. Tiarajú (Barro Alto)	36
6. ESTADO DA ARTE	38
6.1. O Clado Therapsida	38
6.1.1. Biarmosuchia	41
6.1.2. Dinocephalia	43
6.1.3. Anomodontia.....	46
6.1.4. Gorgonopsia	50
6.1.5. Therocephalia	52
6.1.6. Cynodontia.....	55
6.2. Os terápsidos da Formação Rio do Rasto	59

6.2.1. Observações tafonômicas (Tabela 1).....	60
6.2.2. Sistemática paleontológica	64
6.2.3. Aplicações bioestratigráficas	77
7. CONCLUSÕES	87
REFERÊNCIAS	91

PARTE II:

ARTIGO 1: A TAPINOCEPHALID DINOCEPHALIAN (SYNAPSIDA, THERAPSIDA) FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (PARANÁ BASIN, BRAZIL): TAXONOMIC, ONTOGENETIC AND BIOSTRATIGRAPHIC CONSIDERATIONS.

► Publicado no periódico Journal of South American Earth Sciences em 08/09/2015.

ARTIGO 2: A NEW DICYNODONT (THERAPSIDA:ANOMODONTIA) FROM THE PERMIAN OF SOUTHERN BRAZIL AND ITS IMPLICATIONS FOR BIDENTALIAN ORIGINS.

► Submetido ao periódico PLoS One em 12/01/2016.

ARTIGO 3: NEW STRATIGRAPHIC RANGES AND CONTINENTAL CORRELATIONS FOR FOSSIL TETRAPOD-BEARING LOCALITIES OF THE MIDDLE TO LATE PERMIAN (GUADALUPIAN-LOPINGIAN) RIO DO RASTO FORMATION (PARANÁ BASIN, BRAZIL).

► Submetido ao periódico Gondwana Research em 07/03/2016.

PARTE III:

ANEXOS

Sobre a Estrutura desta Tese:

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes. Consequentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Doutorado em que estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa.

- b) Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, escritos pela autora durante o desenvolvimento de seu Doutorado.

- c) Anexos, compreendendo: trabalhos nos quais a pós-graduanda é coautora, resumos publicados em eventos, diretamente e indiretamente relacionados ao tema central da tese, bem como os pareceres individuais e finais do exame de qualificação, e o histórico escolar completo do mestrado e doutorado.

PARTE I

1. INTRODUÇÃO

Durante o período Carbonífero, várias linhagens de tetrápodes se diversificaram e uma delas conseguiu se adaptar plenamente à vida no ambiente terrestre: a dos amniotas (SUMIDA; MARTIN, 1997). Entretanto, desde o início da história desse grupo parece existir uma divisão fundamental em Sauropsida e Synapsida (GAUTHIER *et al.*, 1988; LAURIN; REISZ, 1995; **Figura 1**). Os primeiros são representados atualmente pelas aves e pelos “répteis” (no sentido popular da palavra, englobando tartarugas, lagartos, serpentes, crocodilos etc.) e por formas extintas como os pterossauros e os dinossauros não-avianos. Synapsida é um clado cujos únicos representantes vivos são os mamíferos, mas que abriga também uma série de formas extintas – algumas delas serão abordadas na presente contribuição – que definiram a estrutura dos primeiros ecossistemas terrestres durante o final do Paleozóico e início do Mesozóico. Tal estrutura é ainda encontrada nos dias atuais, em que observamos uma proporção muito maior de herbívoros do que de carnívoros nessas comunidades (KEMP, 2012).

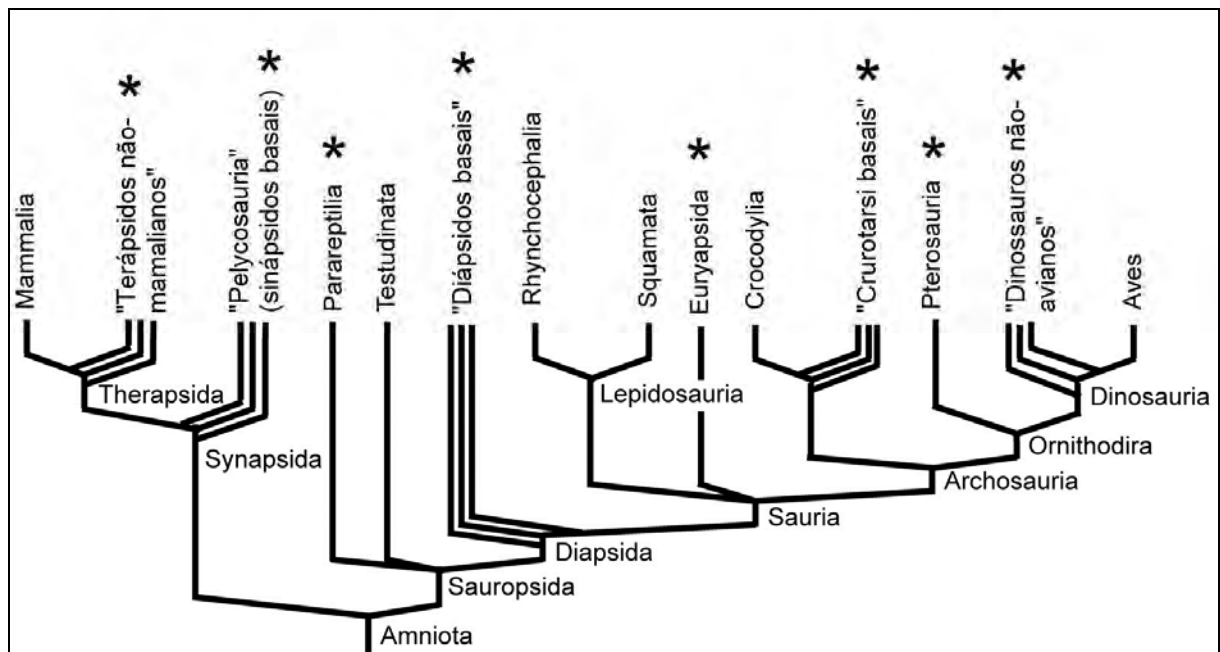


Figura 1 – Cladograma simplificado das relações entre os principais grupos de amniotas. Modificado de Gauthier *et al.* (1988), Sumida e Martin (1997), Benton

(2005) e Laurin e Reisz (2005). Os táxons assinalados com asterisco possuem apenas representantes fósseis.

Uma das melhores transições documentadas no registro fóssil é esta dos sinápsidos basais e dos terápsidos, que conta com espécimes coletados em estratos dos períodos Carbonífero, Permiano e Triássico de todos os continentes atuais (CROMPTON;JENKINS, 1973; KEMP, 1982; SIDOR; HOPSON, 1998; BATTAIL, 2000; RUBIDGE, 2005 e referências contidas nos trabalhos desses autores). Morfológicamente, essa série de transformações produziu, entre outras novidades, um osso único na mandíbula (dentário), dentição especializada, palato secundário completamente fechado e três ossículos do ouvido médio, feições anatômicas que identificam os mamíferos, também chamados sinápsidos mamalianos (CROMPTON;JENKINS, 1973; ALLIN, 1975; RUBIDGE; SIDOR, 2001; **Figura 2**). Entretanto, o estudo dos sinápsidos não-mamalianos não se limita apenas a seu papel como “precursores” dos mamíferos, visto que eles foram elementos importantes das paleocomunidades de vertebrados em termos de abundância, riqueza de espécies e diversidade de papéis ecológicos desempenhados (RUBIDGE;SIDOR, 2001; NICOLAS;RUBIDGE, 2010).

Entre os sinápsidos não-mamalianos, destacam-se alguns táxons que foram reunidos no clado Therapsida, que inclui os mamíferos, são eles: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (RUBIDGE;SIDOR, 2001; **Figura 3**). No intervalo que compreende o Guadalupiano e o Lopingiano (correspondentes às camadas depositadas desde a metade ao fim do Permiano), a ocorrência de terápsidos é registrada em estratos da África, América do Sul, Ásia e Europa (**Figura 4**; BATTAIL, 2000; RUBIDGE, 2005), com destaque para a incrível quantidade de achados no Grupo Beaufort da África do Sul (NICOLAS; RUBIDGE, 2010) e na Plataforma Russa no Leste Europeu (BATTAIL;SURKOV, 2000).

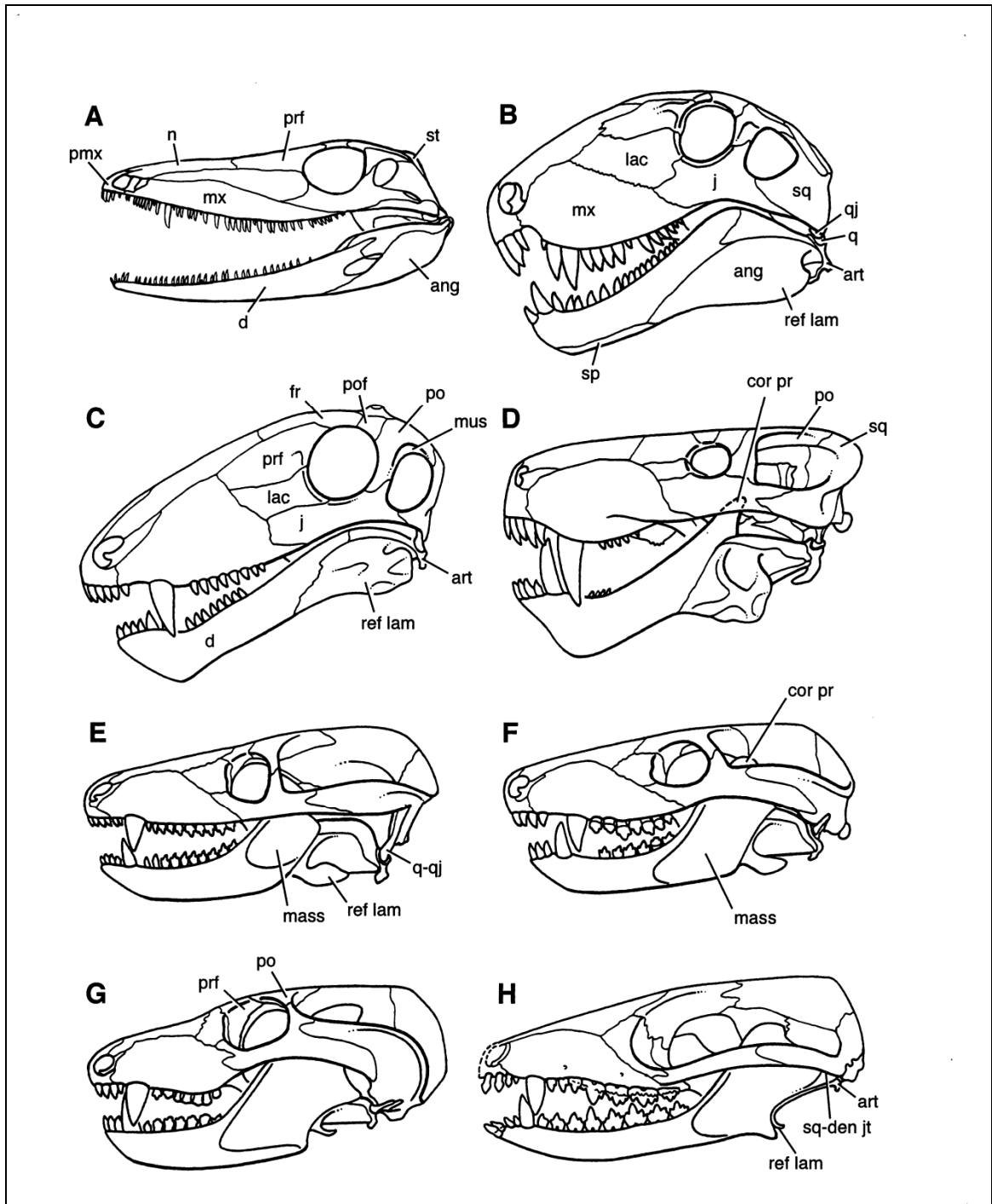


Figura 2 – Crânio e mandíbula de representantes de algumas linhagens de sinápsidos em vista lateral esquerda. A e B representam sinápsidos não-mamalianos do Cisuraliano, enquanto C, D, E, F e G são sinápsidos não-mamalianos mais derivados, denominados de terápsidos. H também representa um terápsido, mas já incluído em Mammalia. Observar a redução no número e no tamanho relativo dos elementos pós-dentários e a crescente especialização dentária desde A até H. Tais mudanças estão ligadas ao desenvolvimento de características mamalianas nos sinápsidos. A. Sinápsido basal *Varanosaurus*; B. Sinápsido basal *Dimetrodon*; C. Biarmossúquio *Biaromosuchus* (Guadalupiano); D. Gorgonopsídeo *Aelurognathus*

(Lopingiano); E. Cinodonte basal *Procynosuchus* (Lopingiano); F. Cinodonte *Thrinaxodon* (Eotriássico); G. Cinodonte *Probainognathus* (Neotriássico); H. Mamífero basal *Morganucodon* (Neotriássico ao Eojurássico). Modificado de Sidor e Hopson (1998), com atualizações de Kammerer (2016). Abreviaturas: ang, angular; art, articular; cor pr, processo coronoide; d, dentário; fr, frontal; j, jugal; lac, lacrimal; mass, fossa para inserção do músculo masseter; mus, face para inserção do músculo adductor; mx, maxila; n, nasal; pmx, pré-maxila; po, pós-orbital; pof, pós-frontal; prf, pré-frontal; q, quadrado; qj, quadrado-jugal; ref lam, lâmina refletida do osso angular; sp, esplenial; sq, esquamosal; sq-den jt, articulação dentário-esquamosal; st, supratemporal. As ilustrações não se encontram em escala.

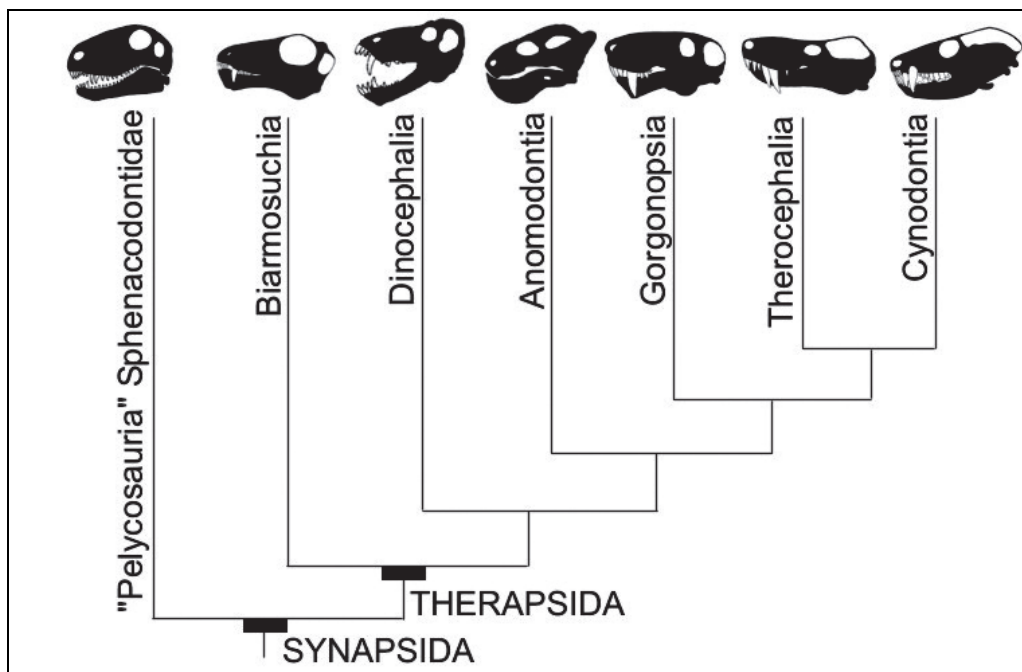


Figura 3 – Cladograma simplificado das relações entre os membros de Synapsida, com ênfase nas relações de Therapsida (de acordo com RUBIDGE; SIDOR, 2001). Cladograma extraído de Soares, Boos e Oliveira (2012). Crânios não estão em escala. Cynodontia é o grupo que contém - além de formas extintas - os mamíferos atuais.

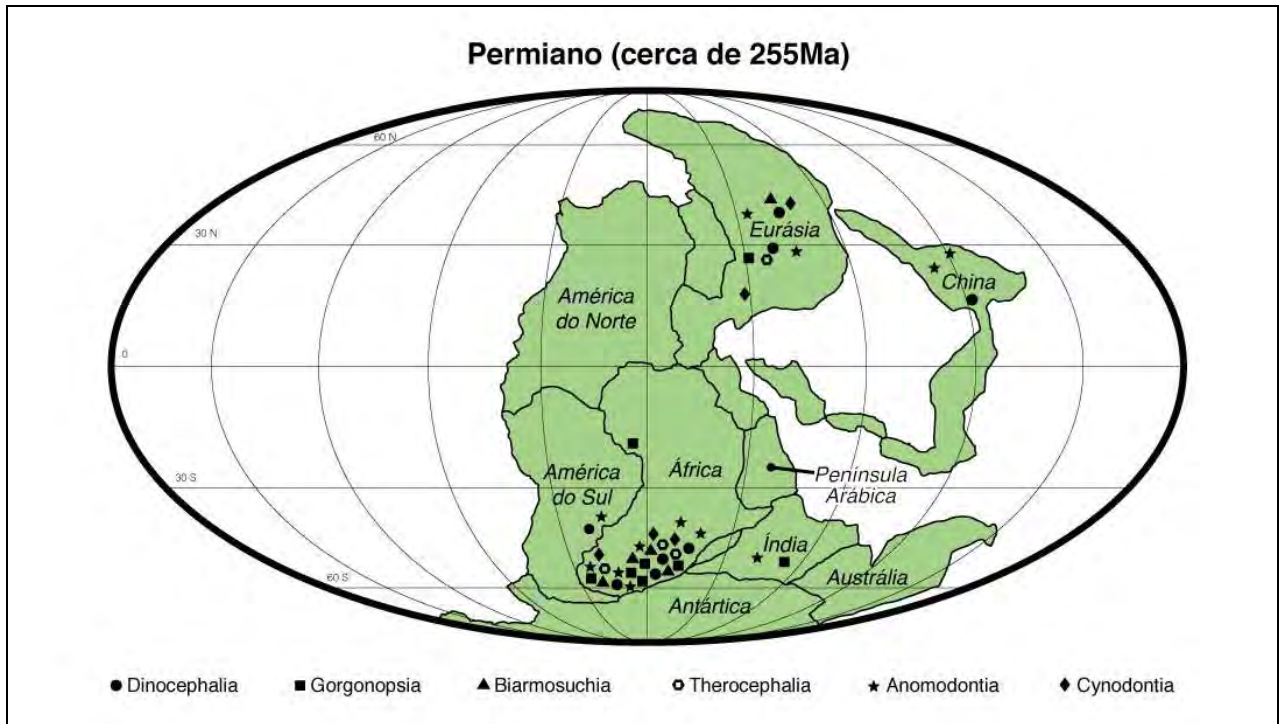


Figura 4 – Mapa de localização dos registros de grupos de terápsidos durante o Guadalupiano e o Lopingiano. Os registros se referem a toda amplitude temporal das duas épocas e não apenas à idade da reconstrução dos continentes e podem compreender mais de um táxon (por exemplo: no Brasil são conhecidos três anomodontes permianos, mas no mapa as três ocorrências são representadas por apenas um símbolo). É importante notar que o registro do grupo *Dinocephalia* está restrito até o momento ao Guadalupiano e que os primeiros registros de *Cynodontia* são do Lopingiano, sendo desconhecida a ocorrência desse grupo no Guadalupiano até então. Os registros se baseiam nas referências citadas ao longo da seção 6.1. A disposição dos continentes é aquela representada em Golonka e Ford (2000) para o final do Permiano (255 milhões de anos, Lopingiano).

No Brasil, terápsidos permianos têm sido coletados e estudados desde a década de 70 na Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná (BARBERENA; ARAÚJO, 1975). Apesar do volume de material conhecido ser bem mais modesto do que aquele dos depósitos sul-africanos e russos, ele representa até o momento o único registro confiável de sinápsidos não-mamalianos para o Permiano da América do Sul e uma fonte de conhecimentos bioestratigráficos (ex: BARBERENA *et al.*, 1985a; LANGER, 2000; DIAS-DA-SILVA, 2012), biogeográficos (CISNEROS *et al.*, 2012) e ecológico-evolutivos (CISNEROS *et al.*, 2011) de importância mundial.

A tese aqui apresentada espera contribuir para o conhecimento deste grupo tanto em nível regional quanto global e está organizada da seguinte maneira:

- Parte I: em que se dá a conhecer os materiais e métodos utilizados nesta pesquisa, bem como uma introdução aos contextos geológicos, paleontológicos e bioestratigráficos em que o trabalho está inserido;

- Parte II: compilação dos três artigos científicos desenvolvidos ao longo do doutorado da autora, com o tema central “Terápsidos da Formação Rio do Rasto”. Os artigos 1 e 2 trazem a descrição de novos materiais respectivamente para o estado do Paraná e do Rio Grande do Sul, bem como discussões sobre taxonomia, bioestratigrafia e biogeografia. O artigo 3 revisa o conhecimento atual sobre a bioestratigrafia com base em tetrápodes (utilizando em especial os terápsidos) para esta formação e aponta algumas direções de estudo.

- Parte III: compilação de outros trabalhos desenvolvidos pela autora ao longo do doutorado diretamente relacionados ao tema central desta tese (como os resumos apresentados em eventos científicos e o capítulo do livro Geologia do Brasil) e trabalhos de alguma forma relacionados à paleontologia, mas não a esta tese (como ensino de paleontologia, por exemplo).

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Estudar aspectos anatômicos, taxonômicos e bioestratigráficos de materiais atribuídos a Therapsida, provenientes da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), dos estados do Paraná e do Rio Grande do Sul.

2.2. Específicos

- a) Descrever anatomicamente e discutir a atribuição taxonômica de uma mandíbula e elementos cranianos isolados do espécime UFRGS PV-0487P;
- b) Descrever anatomicamente os materiais cranianos do espécime UNIPAMPA PV317P, que se constitui em uma nova espécie de dicinodonte;
- c) Posicionar filogeneticamente o espécime UNIPAMPA PV317P, utilizando a versão mais recente e atualizada da matriz de Kammerer *et al.* (2011);
- d) Discutir o contexto bioestratigráfico em que os dois novos espécimes de terápsidos estão inseridos;
- e) Discutir a validade do uso das “Faunas Locais” da Formação Rio do Rasto;
- f) Revisar o conhecimento atual acerca das correlações bioestratigráficas - baseadas em tetrápodes, com ênfase nos terápsidos - para a Formação Rio do Rasto (no âmbito da Bacia do Paraná e em escala global).

3. JUSTIFICATIVA

Até o momento, a Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná é o único depósito que contém os registros corpóreos de tetrápodes continentais do Guadalupiano e Lopingiano da América do Sul (LANGER *et al.*, 2009). Entre esses, inclui-se a ocorrência de terápsidos, os vertebrados dominantes dos ecossistemas terrestres durante este intervalo estratigráfico/temporal (SUMIDA; MARTIN, 1997; RUBIDGE 2005), cujos representantes vivos são os mamíferos (RUBIDGE; SIDOR, 2001).

Historicamente, uma série de correlações bioestratigráficas foi sugerida entre a fauna de tetrápodes da Formação Rio do Rasto com algumas faunas das Zonas de Assembleia (ZA) do Grupo Beaufort da Bacia do Karoo (África do Sul) e das Assembleias Faunísticas (AF) da Plataforma Russa (BARBERENA; DAEMON, 1974; BARBERENA; ARAÚJO, 1975; BARBERENA *et al.*, 1985a; LANGER, 2000; CISNEROS *et al.*, 2005; LANGER *et al.*, 2009; DIAS-DA-SILVA, 2012). Entretanto, nem as correlações internas entre as faunas presentes nas diferentes localidades da Formação Rio do Rasto na Bacia do Paraná (estados do PR, SC e RS) e nem destas com as das biozonas sul-africanas e russas foram, até o momento, bem definidas, devido à quantidade limitada de espécimes coletados nos estratos brasileiros, à falta de continuidade lateral dos afloramentos e o espaçamento geográfico entre estas ocorrências, além da escassez de datações radiométricas associadas aos estratos fossilíferos contendo tetrápodes no Brasil, resultando numa incerteza quanto à possibilidade de que os tetrápodes brasileiros em cada localidade (e como um todo) representem uma assembleia faunística contemporânea (e qual a idade da mesma).

Nesse contexto, a presente tese se justifica por ter o potencial de contribuir com novas informações sobre (1) a idade relativa das localidades contendo terápsidos na Formação Rio do Rasto, (2) a ocorrência de táxons inéditos de terápsidos para esta formação, (3) a taxonomia e ontogenia de Tapinocephalidae (grupo de dinocéfálios herbívoros encontrados no sul e sudeste da África, Brasil e Rússia) e (4) a origem de Bidentalina (o maior e mais cosmopolita sub-clado dentro de Anomodontia, com táxons tanto do Gondwana quanto da Laurásia).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Materiais

A presente tese abordou a análise de materiais e de fotos de materiais encontrados nas instituições mencionadas ao longo deste item. Todos os espécimes depositados em instituições brasileiras, inglesas e sul-africanas foram analisados pessoalmente pela autora, durante visitas realizadas ao longo do ano de 2014. Em relação às fotografias mencionadas neste item, estas foram cedidas pelo Dr. Christian Kammerer do Museum für Naturkunde (Berlim, Alemanha) durante o desenvolvimento do Artigo 1 e do Artigo 2 desta tese.

1) **American Museum of Natural History** (Nova Iorque, EUA) – foram analisados através de fotografias alguns dos espécimes de dinocéfálios desta coleção. Entre esses, incluem-se os exemplares de *Moschognathus whaitsi* (AMNH 5602, holótipo), *Moschops capensis* (AMNH 5550, holótipo). Todos os materiais foram coletados no Grupo Beaufort da África do Sul.

2) **Evolutionary Studies Institute, University of Witwatersrand** (antigo Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Johannesburgo, África do Sul) – espécimes de representantes de todos os seis grupos de terápsidos (*sensu* RUBIDGE;SIDOR 2001) foram estudados nesta coleção, durante visita realizada em março de 2014. Entre estes, destacam-se: os biarmossuquídeos *Lemurosaurus pricei* (BP/1/816, holótipo) e *Pachydictes elsi* (BP/1/5735, holótipo); os dinocéfálios *Tapinocaninus pamela* (NMQR 2987¹) e *Struthiocephalus kitchingi* (BP/1/1575, holótipo); os dicinodontes *Endothiodon uniseri* (BP/1/1659) e *Lystrosaurus murrayi* (BP/1/1269); os gorgonopsídeos *Cynosaurus longiceps* (BP/1/137) e *Rubidgea platyrhina* (BP/1/803, holótipo); o terocéfálio *Mirotenthes digitipes* (BP/1/3155) e o cinodonte *Procynosuchus delaharpeae* (BP/1/650 e BP/1/703).

3) **Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Eberhard Karls Universität** (Tübingen, Alemanha) – a partir de fotografias, foi estudado o dicinodonte proveniente da Formação Usili (Bacia Ruhuhu, Tanzânia) *Katumbia parringtoni* (GPIT K130, holótipo).

¹ Apesar do acrônimo corresponder ao National Museum em Bloemfontein, este material encontra-se temporariamente emprestado para o Evolutionary Studies Institute.

- 4) **Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences** (Pequim, China) – foi analisado o holótipo do dicinodonte *Daqingshanodon limbis* (IVVP V7940) a partir de fotografias. Este espécime é proveniente da Formação Naobaogou, Mongólia Interior, China.
- 5) **Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul** (Porto Alegre, Brasil) – foram estudados materiais atribuídos a tetrápodes da Formação Rio do Rasto. Entre os terápsidos, destacam-se dentes de dinocefálios (MCP 3838-PV e MCP 4266-PV).
- 6) **National Museum** (Bloemfontein, África do Sul) – foram analisados alguns espécimes de terápsidos desta coleção (visita realizada em março de 2014), como o dinocefálio *Tapinocaninus pamela* (espécimes NMQR 2985 e NMQR 2986), o Tapinocephalidae mais basal conhecido até o momento.
- 7) **National Museum of Natural History** (Washington D.C., EUA) – foram analisadas fotos de dois espécimes de dicinodontes atribuídos a *Tropidostoma* sp. (USNM 25160 e USNM 452033), provenientes do Grupo Beaufort da África do Sul.
- 8) **Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences** (Moscou, Rússia) – foram estudados a partir de fotografias, alguns dicinodontes depositados nesta coleção. Entre esses, o holótipo de *Elph borealis* (PIN 2353/37).
- 9) **Rubidge Collection** (Graaff-Reinet, África do Sul) – foram estudadas fotos do holótipo do dicinodonte *Dicynodon benjamini* (RC 63), recentemente redescrito como *Keyseria benjamini*.
- 10) **South African Museum** (Cidade do Cabo, África do Sul) – foram analisados (durante a visita realizada em abril de 2014) alguns dos materiais de terápsidos permianos depositados nesta coleção, tais como os dinocefálios *Agnosaurus pianaari* (SAM-PK-11832), *Anteosaurus abeli* (SAM-PK-11296), *Anteosaurus magnificus* (SAM-PK-K284) *Delphinognathus conocephalus* (SAM-PK-713), *Moschosaurus longiceps* (SAM-PK-3015) e *Styracocephalus platyrhynchus* (SAM-PK-8936). Em relação aos dicinodontes, foram estudados a partir de fotografias, uma série de espécimes atribuídos a *Tropidostoma* sp. (SAM-PK-K6742, SAM-PK-K6797, SAM-PK-K6901, SAM-PK-K6940, SAM-PK-K8602, SAM-PK-K8603, SAM-PK-K8633, SAM-PK-K8639 e SAM-PK-K10106).
- 11) **The Natural History Museum** (Londres, Reino Unido) – foram estudados espécimes de tetrápodes permianos depositados nesta instituição (em visita realizada no mês de janeiro de 2014), como anfíbios temnospôndilos (incluindo *Prionosuchus plummeri* da Formação Pedra de Fogo, Piauí/Maranhão, Brasil), o

holótipo do dicinodonte *Endothiodon uniseriis* (BMNH 49414), gorgonopsídeos (e.g. *Aelurosaurus felinus* BMNH R339 e BMNH R855) e um biarmossuquídeo (*Lycaenodon longiceps*, BMNH R5700).

12) **Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA)** (Campus São Gabriel, Brasil) – foi analisado um dos materiais-chave deste trabalho, o espécime UNIPAMPA PV317P (um dicinodonte), proveniente da Fazenda Boqueirão, município de São Gabriel, Rio Grande do Sul, Formação Rio do Rasto.

13) **Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)** (Porto Alegre, Brasil) – outro material-chave desta tese foi o espécime UFRGS-PV-0487-P, coletado na Formação Rio do Rasto no estado do Paraná, na região da Serra do Cadeado, entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, no túnel 1V da Estrada de Ferro Central do Paraná. Além deste material, foram estudados também os demais materiais atribuídos a terápsidos permianos que se encontram nesta instituição: o holótipo do anomodonte basal *Tiarajudens eccentricus* (UFRGS-PV-0393-P), o holótipo do dinocefálio *Pampaphoneus biccai* (UFRGS-PV386P) e material dental fragmentário de dinocefálios (espécimes UFRGS-PV249T e UFRGS-PV-0314-P).

14) **Universidade Regional de Blumenau (FURB)** (Blumenau, Brasil) – foi analisado o espécime FURB PV00226P identificado como o dicinodonte *Endothiodon bathystoma* (COX;ANGIELCZYK 2015), proveniente da Formação Rio do Rasto no estado do Paraná, região da Serra do Cadeado, túnel 22 ao longo da Estrada de Ferro Central do Paraná (entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra).

4.2. Métodos

4.2.1. Preparação dos espécimes UFRGS-PV-0487-P e UNIPAMPA PV317P

Os espécimes UFRGS-PV-0487-P e UNIPAMPA PV317P foram preparados mecanicamente e quimicamente no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS.

Na primeira técnica foram utilizados martelos pneumáticos, talhadeiras e cinzeis pequenos, além de agulhas. Para o primeiro exemplar citado, após a remoção de grande parte da matriz, realizou-se o seu “emblocamento” em polietilenoglicol (nome comercial: Carbowax) com vistas à sua proteção contra a

trepidação do martelo pneumático. Esta técnica consiste em derreter o polietilenoglicol sólido em um recipiente até que a mistura fique totalmente líquida. Feito isto, ela pode ser aplicada sobre o material que se deseja proteger. Ao esfriar, o polietilenoglicol volta ao seu estado sólido (adquirindo uma aparência muito similar a da parafina) e forma um bloco contendo o espécime. Já o exemplar UNIPAMPA PV317P, devido a seu tamanho reduzido, foi preparado com o auxílio de um microscópio estereoscópio.

Ambos os espécimes receberam banhos de imersão em peróxido de hidrogênio (água oxigenada) com o intuito de remover dos ossos a fina (mas resistente) camada de óxido de ferro depositada. Após a fase de preparação, cada espécime foi fotografado, ilustrado e descrito anatomicamente.

4.2.2. Saídas a campo

Foram realizados dois trabalhos de campo para afloramentos da Formação Rio do Rasto contendo tetrápodes guadalupianos e lopingianos, nos estados do Paraná e de Santa Catarina, financiados pelo CNPq através do projeto de pesquisa 401833/2010-0, em nome do orientador desta tese. Os objetivos destes trabalhos eram a prospecção e coleta de novos fósseis – especialmente de tetrápodes – bem como a obtenção de dados estratigráficos mais precisos em relação às coletas anteriores (e de novos eventuais locais fossilíferos).

Em julho de 2012 foi visitada a região da Serra do Cadeado, estado do Paraná, de onde provém o espécime UFRGS-PV-0487-P e o dicinodonte *Endothiodon*. Os afloramentos visitados incluíram tanto aqueles ao longo da EFCP quanto o sítio “Monjolo”, localizado na BR 376, km 313. Não foram encontrados novos materiais de terápsidos, mas dados geológicos e estratigráficos mais precisos sobre esta região foram obtidos. Na mesma ocasião, foi visitado o afloramento São Jerônimo da Serra, na PR090, entre as cidades de Sapopema e São Jerônimo da Serra, Paraná. Alguns espécimes foram coletados neste sítio e encontram-se depositados no Laboratório de Paleontologia da UFPR e compreendem restos de anfíbios temnospôndilos. Em julho de 2013 foi realizada uma expedição com o objetivo de explorar afloramentos da Formação Rio do Rasto no estado de Santa Catarina, onde pouco é conhecido sobre o Guadalupiano e o Lopingiano em relação aos fósseis de tetrápodes. Os afloramentos foram localizados com a consulta à

literatura disponível, indicações de geólogos ou através do Google Earth. Aqui se destacam duas localidades, uma na Serra do Espigão, de onde provém o temnospôndilo *Parapytanga catarinensis* (STRAPASSON; PINHEIRO; SOARES, 2015) e outra na BR 470, km 207, próximo à cidade de Otacílio Costa, de onde se conhece um crânio de temnospôndilo ainda não descrito formalmente, mas depositado no Laboratório de Geociências da FURB. Levantamento de perfis geológicos e coleta de material fóssil ocorreram em pontos próximos às cidades de Monte Castelo, Santa Cecília, Otacílio Costa e Lages. Os materiais coletados, porém, constituem-se basicamente de invertebrados e restos de plantas.

4.2.3. Visitas a coleções de interesse contendo terápsidos guadalupianos e lopingianos

Um dos objetivos desta tese era atribuir uma identidade taxonômica ao espécime UFRGS-PV-0487-P que se configura em uma nova ocorrência de terápsido para a Formação Rio do Rasto. Para tanto, foi necessário recorrer à comparação com espécimes de terápsidos depositados tanto em coleções brasileiras quanto em estrangeiras. As coleções brasileiras estão localizadas na cidade de Porto Alegre, portanto, facilmente acessíveis, mas com poucos espécimes disponíveis para tal comparação. Por outro lado, as coleções estrangeiras visitadas localizam-se na Inglaterra (The Natural History Museum) e na África do Sul (Evolutionary Studies Centre, National Museum e South African Museum) e são referências em termos de terápsidos. Nesses dois casos, a doutoranda em questão utilizou os valores recebidos através da sua taxa de bancada, que cobriu as despesas referentes a passagens aéreas, hospedagem, alimentação e deslocamento nos dois países.

5. CONTEXTO GEOLÓGICO

5.1. A Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná)

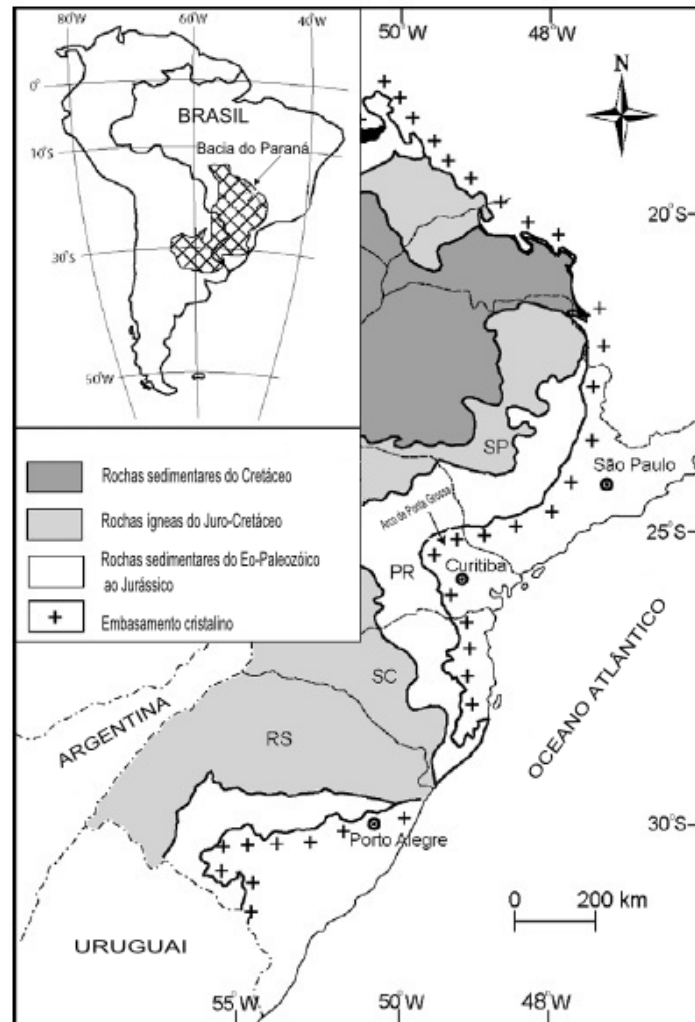


Figura 5 – Mapa de localização da Bacia do Paraná na América do Sul e no sul do Brasil. Modificado de Holz *et al.* (2010).

A Bacia do Paraná (**Figura 5**) é uma grande bacia intracratônica com aproximadamente 1.700.000 km², que se estende por partes do Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai. Em território brasileiro, compreende depósitos do final do Ordoviciano ao final do Cretáceo (HOLZ *et al.*, 2010), onde estão registrados desde ciclos de regressão e transgressão marinha, um extenso período de glaciação, até uma progressiva continentalização do ambiente sedimentar, culminando na formação de um grande deserto, posteriormente coberto pelas lavas originadas

durante a abertura do Atlântico Sul (MILANI *et al.*, 2007). Litoestratigraficamente, a sequência correspondente ao Permiano engloba o topo do Grupo Itararé, o Grupo Guatá e o Grupo Passa Dois (**Figura 6**). Neste último, afloram as rochas da Formação Rio do Rasto, onde foram coletados os materiais de estudo.

GEOCRONOLOGIA			LITOESTRATIGRAFIA			
P E R M I A N O	Lopingiano	Changhsingiano	Grupo Passa Dois	Rio do Rasto		
		Wuchiapingiano				
	Guadalupiano	Capitaniano			Teresina	
		Wordiano			Serra Alta	
		Roadiano			Irati	
	Cisuraliano	Kunguriano		Grupo Guatá	Palermo	
		Artinskiano			Rio Bonito	
		Sakmariiano		Grupo Itararé	Taciba	
		Asseliano				
	CARBONÍFERO			Supergrupo Tubarão		

Figura 6 – Litoestratigrafia simplificada das unidades permianas que afloram na Bacia do Paraná. Correlações da litoestratigrafia com os estágios marinhos globais com base em Holz *et al.* (2010). Tanto a espessura das unidades litoestratigráficas quanto a dos estágios marinhos não estão em escala.

A Formação Rio do Rasto está localizada no topo do Grupo Passa Dois, (acima da Formação Teresina) e abaixo da Formação Sanga do Cabral ou da Formação Pirambóia, de acordo com a interpretação adotada (ver LAVINA, 1991; MILANI *et al.*, 2007; SOARES *et al.*, 2008), correspondendo a um pacote de rochas guadalupianas e lopingianas (englobando do Wordiano até o Changhsingiano; **Figura 6**) (HOLZ *et al.*, 2010). A formação se estende pelos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (HOLZ *et al.*, 2010), sendo dividida em

dois membros, da base para o topo: Serrinha e Morro Pelado (GORDON JR. *et al.*, 1947). O primeiro é caracterizado por arenitos finamente laminados, com estratificações do tipo *hummocky* e *swaley*, intercalados por lamitos e siltitos (ROHN, 2007; WARREN *et al.*, 2008). Atualmente, o ambiente deposicional do Membro Serrinha é interpretado como aquele de um corpo d'água epicontinental raso com conexões restritas com o mar e que sofria ocasionalmente com a ação de ondas de tempestade (WARREN *et al.*, 2008; ALESSANDRETTI *et al.*, 2015; SIMÕES *et al.*, 2015).

O Membro Morro Pelado é formado principalmente por arenitos finos a médios, geralmente estratificados e intercalados por pelitos vermelhos (BARBERENA *et al.*, 1980; HOLZ *et al.*, 2010). No topo desta unidade é registrado um aumento expressivo na deposição de pacotes de arenitos, indicando uma tendência à aridização (LAVINA, 1991). Schemiko *et al.* (2014) identificaram quatro associações litofaciológicas nas camadas do Membro Morro Pelado que afloram no leste do Paraná e de Santa Catarina, são elas: depósitos de rios meandrantés, depósitos de espriamentos terminais fluviais, depósitos de delta dominado por rios e depósitos de sistemas eólicos úmidos. Essa identificação é consistente com interpretações propostas anteriormente em que se considera o Membro Morro Pelado influenciado por deposições fluviais, deltaicas e eólicas (ver discussões em LANGER *et al.*, 2009 e HOLZ *et al.*, 2010). De forma resumida, o contexto deposicional no qual está inserida a Formação Rio do Rasto corresponde a uma fase de acelerada subsidência e de crescente continentalização dos sistemas deposicionais na Bacia do Paraná (MILANI, 2007).

Apesar de fósseis serem registrados no Membro Serrinha (ex: PAULIV *et al.*, 2014; SIMÕES *et al.*, 2015), é do Membro Morro Pelado que foram coletados e estudados a maior parte dos fósseis da formação, que incluem: bivalves, crustáceos, peixes e restos de plantas e vertebrados (BARBERENA; DAEMON, 1974; BARBERENA; ARAÚJO, 1975; ROHN; RÖSLER, 1989; MALABARBA *et al.*, 2003; ROHN, 2007; FERREIRA-OLIVEIRA, 2007; LAURINI, 2010; FIGUEIREDO; LANGER; SCHULTZ, 2011; RAMOS; VEGA, 2011; STRAPASSON; PINHEIRO; SOARES, 2015), além de registros icnológicos (ex: DENTZIEN-DIAS *et al.*, 2012; SILVA *et al.*, 2012). Na realidade, os conchostráceos (grupo de pequenos crustáceos) são os fósseis mais abundantes ao longo de toda a seção correspondente à Formação Rio do Rasto, e corroboram a hipótese de uma idade Guadalupiana/Lopingiana para este depósito, além de sugerir que o ambiente

deposicional era de água doce (FERREIRA-OLIVEIRA; ROHN, 2009). Menos abundantes, mas notáveis pelo seu valor bioestratigráfico são os tetrápodes fósseis registrados nesta formação, em especial os terápsidos, que serão tratados neste trabalho.

5.1.1. Localidades da Formação Rio do Rasto com registro de terápsidos

Em território brasileiro, registros corpóreos de tetrápodes guadalupianos/lopingianos são conhecidos até o momento apenas da Formação Rio do Rasto que aflora no Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (MALABARBA *et al.* 2003; LANGER *et al.*, 2009; STRAPASSON; PINHEIRO; SOARES, 2015; MARTINELLI *et al.*, 2016). Esses registros estão espalhados em uma série de localidades nesses três estados (**Figura 7**), mas aqui trataremos apenas de quatro localidades (Serra do Cadeado-EFCP, Fazenda Fagundes, Fazenda Boqueirão e Tiarajú), visto que somente nestas que restos de terápsidos foram coletados. Por outro lado, o sítio de São Jerônimo da Serra (Paraná) abriga registros icnológicos atribuídos a terápsidos (SILVA *et al.*, 2012), entretanto, está fora do escopo desta tese discutir a validade desses registros ou suas aplicações, e por isso esta localidade não foi incluída nas descrições apresentadas neste item.

5.1.1.1. Serra do Cadeado (EFCP)

A Serra do Cadeado está localizada na região centro-norte do estado do Paraná (**Figura 7**, localidade 1), entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, distante cerca de oitenta quilômetros da cidade de Londrina. A serra é cruzada pela rodovia BR 376 (Rodovia do Café), que liga Curitiba ao norte do estado, e pela Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP).

Tanto a rodovia quanto a EFCP possuem afloramentos da Formação Rio do Rasto, onde tetrápodes fósseis são encontrados desde a transição dos membros Serrinha e Morro Pelado até o topo do Membro Morro Pelado (BARBERENA; CORREIA; AUMOND, 1980; ELTINK; LANGER, 2014), além de bivalves, crustáceos, gastrópodes, insetos, ostracodes, peixes (Paleonisciformes e Elasmobranchii) e plantas (esfenófitas, glossopterídeas e pteridófitas) (ROHN, 1994; BARBERENA,

1998; BARBERENA; DIAS, 1998; FERREIRA-OLIVEIRA, 2007; LANGER *et al.*, 2009; LAURINI, 2010; FIGUEIREDO; LANGER; SCHULTZ, 2011). Entretanto, os terápsidos são conhecidos até o momento somente para os sítios ao longo da EFCP e incluem o dicinodonte *Endothiodon bathystoma* (BOOS *et al.*, 2013; COX; ANGIELCZYK, 2015) e um dinocefálio Tapinocephalidae (BOOS *et al.*, 2015). Os outros tetrápodes encontrados nos afloramentos da EFCP até o momento compreendem dois tipos de anfíbios temnospôndilos: uma forma de rostro curto (BARBERENA; DIAS, 1998) e uma de rostro longo, nomeada *Australerpeton cosgriffi* (BARBERENA, 1998).

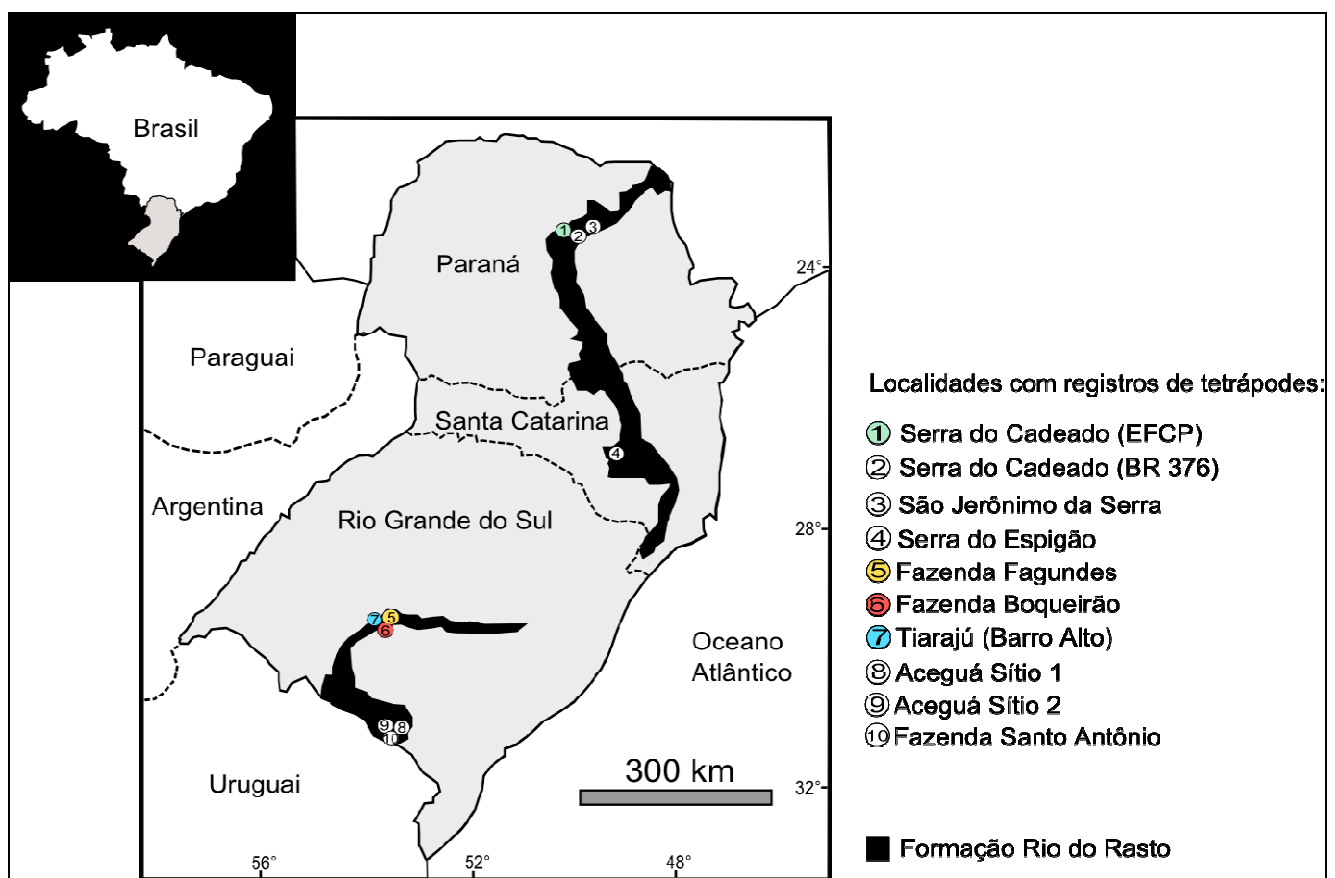


Figura 7 – Mapa demonstrando a área de ocorrência da Formação Rio do Rasto no sul do Brasil. As localidades com registros corpóreos de terápsidos nesta unidade estão assinaladas em cores (1, 5, 6 e 7) e são discutidas ao longo do texto. Mapa modificado de Barberena *et al.* (1985a).

Apesar de representar a primeira localidade da Formação Rio do Rasto em que terápsidos permianos foram reportados (BARBERENA; ARAÚJO, 1975), não é possível individualizar os sítios de coletas ao longo da EFCP, pois esta informação

não ficou registrada de maneira detalhada pelos primeiros coletores. Desta forma, o que será exposto em termos de geologia a seguir é um apanhado geral sobre a área em que se situa a Serra do Cadeado, abrangendo tanto os afloramentos da EFCP quanto os da rodovia BR 376.

A Serra do Cadeado propriamente dita corresponde ao prolongamento da escarpa da Serra Geral, originada a partir dos derrames basálticos advindos da ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul (BARBERENA; CORREIA; AUMOND, 1980; MILANI, 2007). Na região afloram rochas das formações Teresina, Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu e Serra Geral, compreendendo uma sequência desde o Guadalupiano ao Cretáceo (RICCOMINI *et al.*, 1984), com fósseis ocorrendo apenas nos estratos permianos (LANGER *et al.*, 2009). Em relação ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, este pode ser caracterizado na região por uma sequência de arenitos finos e muitos finos, comumente com laminação plano-paralela ou estratificações cruzadas planares às vezes contendo níveis de conglomerados intraformacionais, intercalados por siltitos arenosos ou argilosos de cores fortes (como roxo e vermelho) e relativamente compactos, interpretados como depósitos de ambiente fluvial (canais fluviais) (BARBERENA; CORREIA; AUMOND, 1980). Esses estratos, onde fósseis de terápsidos foram encontrados, abrigam rochas de idade guadalupianas – como atestado pela presença de restos de um dinocéfálio (BOOS *et al.*, 2015) – e rochas de idade lopingiana, de acordo com a amplitude estratigráfica inferida para o dicinodonte *Endothiodon* na África do Sul (BOOS *et al.*, 2013).

5.1.1.2. Fazenda Fagundes

A localidade chamada Fazenda Fagundes está localizada em uma propriedade particular na região de Timbaúva, distante 20 km do centro do município de São Gabriel, na região central do estado do Rio Grande do Sul (MALABARBA *et al.*, 2003; **Figura 7**, localidade 5). Neste sítio as rochas do Membro Morro Pelado afloram em diversas ravinas, sob a forma de uma sequência de argilitos/siltitos avermelhados, intercalados por conglomerados (LANGER, 2000), interpretados como depósitos lacustres com eventuais fluxos de alta energia (LAVINA, 1991). O material fóssil recolhido até o presente na Fazenda Fagundes compreende restos de peixes (Chondrichthyes, Actinopterygii, Dipnoi), anfíbios temnospôndilos,

pararrépteis (Pareiasauria) e terápsidos (Dinocephalia) (MALABARBA *et al.*, 2003). Este último achado foi muito importante por tratar-se da primeira ocorrência reportada para dinocefálios na América do Sul e por indicar que este sítio possui ao menos algumas camadas de idade guadalupiana (LANGER, 2000).

Originalmente, esta localidade foi denominada de Posto Queimado por Langer (2000) e seu conteúdo fóssil referente aos tetrápodes recebeu o nome de Fauna local de Posto Queimado (CISNEROS *et al.*, 2005; DIAS-DA-SILVA, 2012). Entretanto, como será apresentado no item 6.2.3 e no Artigo 1 desta tese, esses nomes foram também utilizados para agrupar os achados de tetrápodes de outras localidades de São Gabriel (ver DIAS-DA-SILVA, 2012 e BOOS *et al.*, 2013) sem a certeza de que representem uma associação faunística única e contemporânea, e que portanto, não poderiam ser consideradas uma “fauna local” (BOOS *et al.*, 2015).

5.1.1.3. Fazenda Boqueirão

A localidade Fazenda Boqueirão está situada no município de São Gabriel, na região de Catuçaba, distante 10 km da localidade Fazenda Fagundes (MARTINELLI *et al.*, 2016; **Figura 7**, localidade 6). O sítio em questão pode ser dividido em dois afloramentos do Membro Morro Pelado, separados por um açude dentro de uma propriedade particular, compreendendo uma sequência de siltitos intercalados por conglomerados intraformacionais (fossilíferos) e pacotes de arenito cujo ambiente deposicional é interpretado como flúvio-lacustre (CISNEROS *et al.*, 2008). Da parte sudoeste do afloramento são conhecidos apenas coprólitos de vertebrados (Paula Dentzien-Dias 2016, comunicação pessoal), enquanto do lado nordeste foram coletados restos bem preservados de terápsidos (o dinocefálio *Pampaphoneus biccai* e o dicinodonte descrito no Artigo 2 desta tese) (CISNEROS *et al.*, 2012) além de um anfíbio temnospôndilo (UNIPAMPA-PV-00137P) (DIAS-DA-SILVA, 2012). É importante ressaltar que as camadas do afloramento nordeste estão basculadas tectonicamente, mas os estratos da porção sudoeste estão horizontais, o que não permite saber se os dois afloramentos são contemporâneos.

Em relação à idade relativa desta localidade, a presença do dinocefálio *Pampaphoneus* favorece a interpretação de uma idade guadalupiana para a porção nordeste do sítio, com base nas afinidades compartilhadas entre os dinocefálios

Anteosauridae (clado do qual *Pampaphoneus* faz parte) da África do Sul e da Plataforma Russa (CISNEROS *et al.*, 2012).

5.1.1.4. Tiarajú (Barro Alto)

A localidade de Tiarajú (ou Barro Alto) está situada no município de São Gabriel, no distrito de Tiarajú, distante 20 km a sudoeste do sítio Fazenda Fagundes (**Figura 7**, localidade 7). O afloramento Tiarajú compreende uma sucessão de pelitos maciços com laminação plano-paralela, ocasionalmente intercalados por níveis de conglomerados biogênicos contendo restos de vertebrados, com lentes e camadas de arenitos distribuídas de forma aleatória ao longo do perfil (CISNEROS *et al.*, 2015; MARTINELLI *et al.*, 2016). De acordo com os trabalhos supracitados, o ambiente deposicional deste afloramento é interpretado como sendo de uma planície de inundação cortada por pequenos canais fluviais. As ocorrências fósseis reportadas para esta localidade incluem rastros de invertebrados, restos vegetais carbonizados, restos de peixes e ossos de tetrápodes (o anomodonte basal *Tiarajudens eccentricus* e um úmero atribuído a Archosauomorpha) (CISNEROS *et al.*, 2015; MANFROI *et al.*, 2015; MARTINELLI *et al.*, 2016).

Cisneros *et al.* (2011) indicou uma idade guadalupiana para os depósitos em que *Tiarajudens* foi encontrado com base na proposta em que o afloramento Tiarajú fazia parte da “fauna local de Posto Queimado”, para a qual era reportada a coocorrência de restos de dinocerfálios e pareiassauros, cuja comparação com táxons similares na África do Sul apontava uma idade guadalupiana (CISNEROS *et al.*, 2005). Até o momento, porém, não foram encontrados restos desses dois táxons de vertebrados ocorrendo simultaneamente no afloramento Tiarajú (nem em qualquer outro dos que integravam a “fauna local de Posto Queimado”), portanto, a idade relativa deste afloramento não pode continuar a ser estimada nesses termos.

Nesse contexto, algumas possibilidades podem ser discutidas.

A primeira diz respeito às semelhanças morfológicas de *Tiarajudens* com o anomodonte sul-africano *Anomocephalus africanus*, que poderiam inclusive ser sinônimos (ver CISNEROS *et al.*, 2015). Nesse contexto, utilizando o posicionamento estratigráfico de *Anomocephalus* na África do Sul como calibração para a datação do próprio *Tiarajudens*, teríamos uma idade guadalupiana (MODESTO; RUBIDGE, 2000; DAY *et al.*, 2015a). Entretanto, ambos os táxons são conhecidos apenas pelos seus espécimes-tipos e somente a coleta de mais material

poderá indicar se a distribuição deles está restrita ao Guadalupiano e se representam morfótipos distintos de um mesmo gênero/espécie. Por outro lado, coletas recentes no afloramento Tiarajú recuperaram fragmentos de um diápsido Archosauomorpha (MARTINELLI *et al.*, 2016), abaixo do nível de *Tiarajudens*. Chamamos a atenção nesse caso para o fato de que restos de Archosauomorpha não são conhecidos até o momento para o Permiano sul-africano (RUBIDGE, 2005), mas sim para o da Rússia, onde também ocorrem anomodontes basais (GOWER; SENNIKOV, 2000; RYBCZYNSKI, 2000), sendo que ambos os táxons tem potencial para terem sido contemporâneos (ver amplitude estratigráfica dos anomodontes basais russos em FRÖBISCH, 2007 e a de Archosauomorpha em EZCURRA *et al.*, 2014). Nessa situação, a idade estimada para o afloramento Tiarajú seria um pouco mais jovem, situada no Lopingiano. Entretanto, lembramos que os restos de *Tiarajudens* e de Archosauomorpha (também representados até o momento por um único espécime) não provêm dos mesmos níveis e outras interpretações podem ser favorecidas.

6. ESTADO DA ARTE

6.1. O Clado Therapsida

O clado Therapsida é considerado monofilético pela maioria dos autores (ex: SIDOR;HOPSON, 1998; RUBIDGE;SIDOR, 2001; LIU *et al.*, 2009; KEMP, 2009; KAMMERER *et al.*, 2013a, entretanto, ver IVAKHNENKO, 2002 para uma interpretação divergente) e representa o grupo que inclui todos os mamíferos e demais sinápsidos que compartilham um ancestral comum mais recente entre si do que com os Sphenacodontidae (**Figura 3**; LAURIN; REISZ, 1996).² Apesar da monofilia de Therapsida ser aceita, as relações entre e dentro dos seus subclados é ainda discutida (MODESTO *et al.*, 1999; HUTTENLOCKER, 2009; KEMP, 2009; KAMMERER *et al.*, 2013a). Desta forma, para efeitos práticos, serão utilizados neste trabalho os seis grupos de Rubidge e Sidor (2001), do mais basal para o mais derivado: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia). Além destes, existem alguns táxons do Guadalupiano da Rússia, *Phthinosaurus*, *Phthinosuchus*, *Niaftasuchus* e *Nikkasauridae* que poderiam ser incluídos entre os terápsidos (IVAKHNENKO, 2008; BATTAIL; SURKOV, 2000; KAMMERER, 2009; KEMP, 2012).

Em relação às origens dos terápsidos, estes parecem descender de uma linhagem de sinápsidos basais, nomeada Sphenacodontidae (**Figura 3**), cujo registro é restrito até o momento a depósitos da América do Norte e Europa, do final do Carbonífero ao final do Cisuraliano (início do Permiano)³ (RUBIDGE; SIDOR, 2001). No final do Carbonífero e início do Permiano, os sinápsidos basais (popularmente chamados de pelicossauros) eram elementos comuns nos ecossistemas terrestres (REISZ, 1986), especialmente na Laurásia (BENTON, 2005 p.120; KEMP, 2005 p. 20-26; MODESTO *et al.*, 2011). Esses amniotas são reconhecidos como sinápsidos pela emblemática fenestra na região temporal do crânio, mas são distinguidos dos terápsidos pelo pequeno tamanho dessa fenestra, pela ausência de grandes dentes caninos tanto na mandíbula quanto na maxila e pela ausência da lâmina refletida do osso angular da mandíbula (**Figuras 2A e 8**); já

² Amson e Laurin (2011) acrescentaram que “Therapsida é o maior clado incluindo *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895, mas não *Sphenacodon ferox* Marsh, 1878.”

³ Brink e Reisz (2012) citam que o registro fóssil de Sphenacodontidae se estende até o Guadalupiano, mas não fornecem referências sobre a fonte dessa informação.

em relação ao pós-crânio, os “pelicossauros” exibiam cinturas robustas e membros curtos, apontando para uma postura espreada durante a locomoção (KEMP, 2005, p. 20). Para uma lista detalhada de características que distinguem os terápsidos dos sinápsidos basais, consultar Rubidge e Sidor (2001) e Kemp (2006).

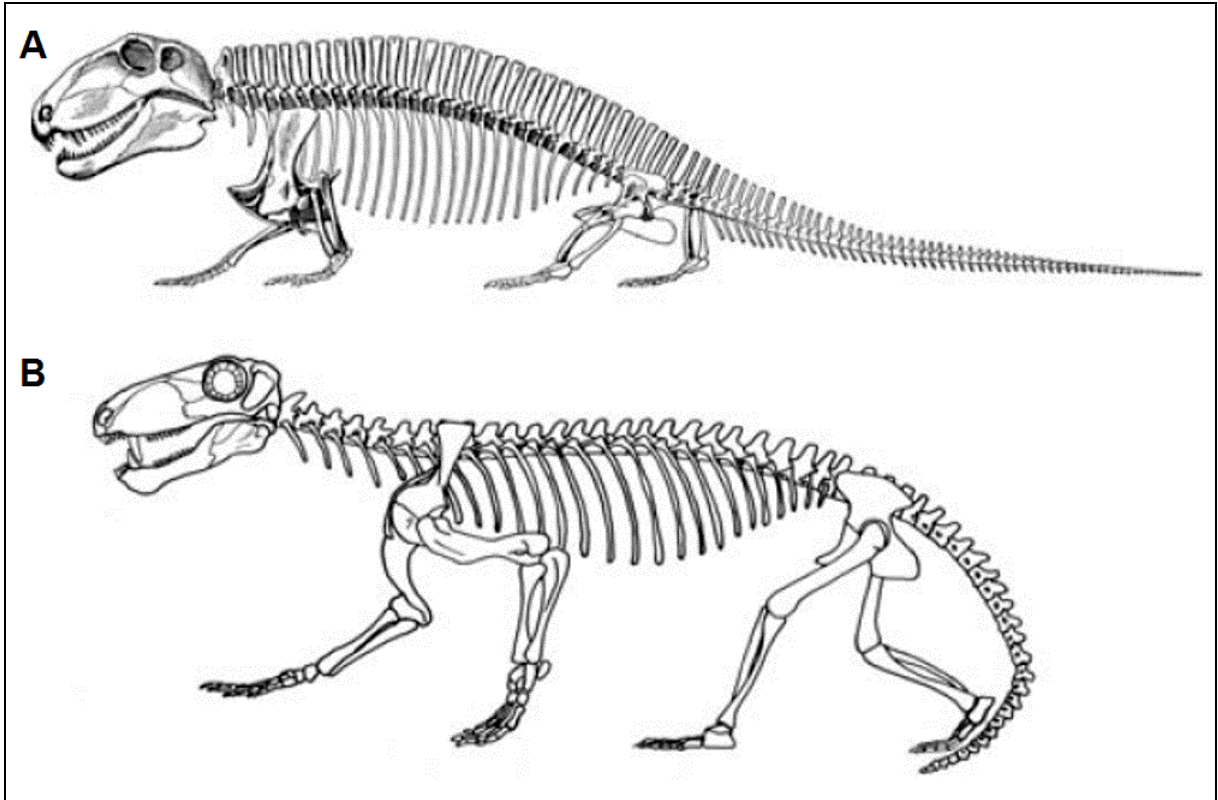


Figura 8 – Reconstruções dos esqueletos de dois sinápsidos, modificado de Kemp (2006) e citações fornecidas pelo autor. A: *Sphenacodon* (Sphenacodontidae); B: um terápsido generalizado (com base no crânio de um biarmossúquio e no pós-crânio de um gorgonopsídeo). Sem escala.

Até o momento, considera-se que *Tetraceratops insignis*, do Cisuraliano dos Estados Unidos, e *Raranimus dashankouensis*, do início do Guadalupiano da China, sejam os terápsidos mais antigos. Ambos foram propostos com base em exemplares únicos e fragmentados (LAURIN; REISZ, 1990; LIU *et al.*, 2009). A princípio, *Tetraceratops insignis* foi considerado um “pelicossauro” (MATHEW, 1908; ROMER; PRICE, 1940) até Laurin e Reisz (1990, 1996) redescreverem este material como pertencendo a um terápsido, implicando que este seria o espécime mais antigo atribuído ao grupo. Entretanto, a nova identidade taxonômica foi questionada por Rubidge e Sidor (2001), Conrad e Sidor (2001) e Liu *et al.* (2009), apesar desses

autores concordarem que tratava-se de um sinápsido. Por conta disso, Amson e Laurin (2011) reavaliaram *T. insignis* utilizando a matriz de Liu *et al.* (2009) com o acréscimo de novos caracteres, e concluíram que este táxon é grupo-irmão de todos os terápsidos e possivelmente é o representante mais antigo deste clado. Apesar de também representar um espécime fragmentado, *Raranimus dashankouensis* está mais bem preservado do que *T. insignis*, e possui uma combinação única de caracteres encontrados tanto em Sphenacodontidae quanto em Therapsida. Sua posição no cladograma proposto por Liu *et al.* 2009 é de grupo-irmão dos terápsidos, enquanto *Tetraceratops*, mais basal do que *Raranimus*, é considerado um Sphenacodontidae.

Geograficamente, os restos de terápsidos permianos são encontrados em rochas da África (ex: RUBIDGE, 1995; LEPPER *et al.*, 2000; JACOBS *et al.*, 2005; SMILEY *et al.*, 2008; CASTANHINHA *et al.*, 2013; ANGIELCZYK *et al.*, 2014a; SIDOR, 2015), América do Sul (BARBERENA; ARAÚJO, 1975; LANGER, 2000; CISNEROS *et al.*, 2011; CISNEROS *et al.*, 2012; BOOS *et al.*, 2015) e Eurásia (ex: CHENG; JI, 1996; RAY, 1999; BATTAIL; SURKOV, 2000; CRUICKSHANK *et al.*, 2005; BATTAIL, 2009; KURKIN, 2010; LIU *et al.*, 2010; JIANG; JI, 2014; IVAKHNENKO, 2015), de forma que as maiores concentrações são observadas na África do Sul (RUBIDGE, 2005) e na Rússia (BATTAIL;SURKOV, 2000). Além disso, alguns gêneros de terápsidos possuem ampla distribuição geográfica, inclusive transcontinental (por exemplo, o anomodonte derivado *Diictodon* que ocorre no sul da África e na China; ANGIELCZYK;SULLIVAN, 2008), que combinada com um pequeno intervalo de ocorrência estratigráfica, torna esses sinápsidos importantes ferramentas para a bioestratigrafia (RUBIDGE, 1995; GOLUBEV, 2005; LUCAS, 2006). Os terápsidos do Permiano têm contribuído com dados para a paleobiogeografia (ex: MODESTO;RYBCZYNSKI, 2000; CISNEROS *et al.*, 2012), a morfometria (ex: SULLIVAN *et al.*, 2003; KAMMERER, 2009), a paleobiologia (ex: CASTANHINHA *et al.*, 2013), a histologia (ex: CHINSAMY-TURAN, 2012), a patologia (ex: FRÖBISCH;REISZ, 2008) e a biomecânica (ex: JASINOSKI *et al.*, 2009; BLOB, 2001).

Nas próximas seções apresentaremos brevemente aspectos gerais de cada um dos seis grupos de Therapsida.

6.1.1. Biarmosuchia

Os biarmossúquios, cujo registro é conhecido até o momento para a África do Sul (RUBIDGE; KITCHING, 2003; SIDOR; WELMAN, 2003; SMITH *et al.*, 2006), Malauí (JACOBS *et al.* 2005), Rússia (BATTAIL; SURKOV, 2000), Tanzânia (SIDOR *et al.*, 2010) e Zâmbia (SIDOR, 2015), representam o grupo mais basal de terápsidos (RUBIDGE;SIDOR, 2001). Eram carnívoros e apresentavam um par de caninos proeminentes na maxila, além de características consideradas plesiomórficas nos terápsidos, como uma fenestra temporal pequena e a forma convexa da margem dorsal do crânio (**Figura 9**; KEMP, 2012). Outra plesiomorfia encontrada em alguns membros do grupo é a presença de um anel esclerótico ao redor da órbita (SIDOR; WELMAN, 2003; SIDOR *et al.*, 2004). Pouco se conhece acerca do pós-crânio dos biarmossúquios (KEMP, 2005).

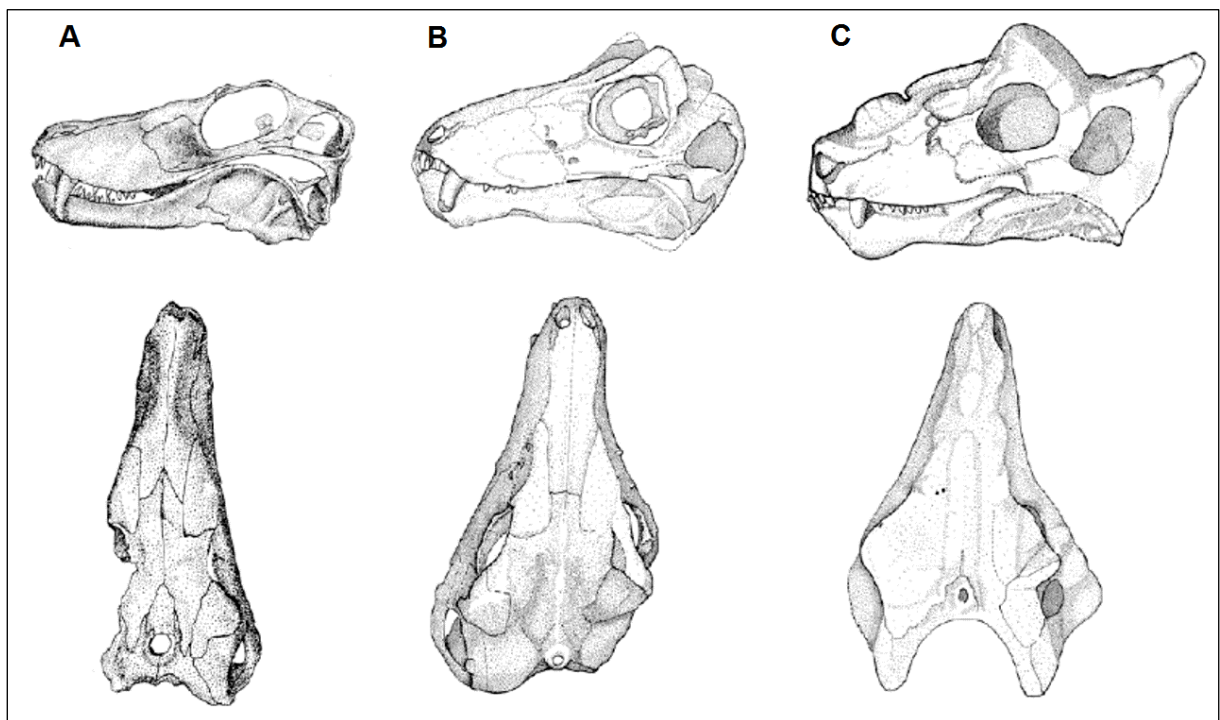


Figura 9 – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns biarmossúquios em vista lateral esquerda (acima) e em vista dorsal (abaixo). A: *Herpetoskylax*, B: *Burnetiamorpha* basal *Lemurosaurus*, C: *Burnetiamorpha Proburnetia*. Crânios não estão desenhados em escala. Extraído de Kemp (2012), modificado de acordo com as referências citadas por este autor na sua Figura 1.3.

Dentro de Biarmosuchia existe um agrupamento monofilético chamado Burnetiamorpha (**Figuras 9 e 10**) que compreende formas que exibem graus variados de paquiostose no crânio, em especial com a margem supraorbital espessada e bossas na superfície ventral do arco zigomático e da região suborbital (RUBIDGE *et al.*, 2006). A paquiostose craniana também aparece em outro grupo de terápsidos, Dinocephalia, com quem alguns gêneros de Biarmosuchia já foram agrupados por outros autores (HUENE, 1956; IVAKHNENKO, 2008). Já pelas características do aparato mastigatório, os biarmossúquios foram considerados Gorgonopsia basais (SIGOGNEAU, 1970; SIDOR, 2000).

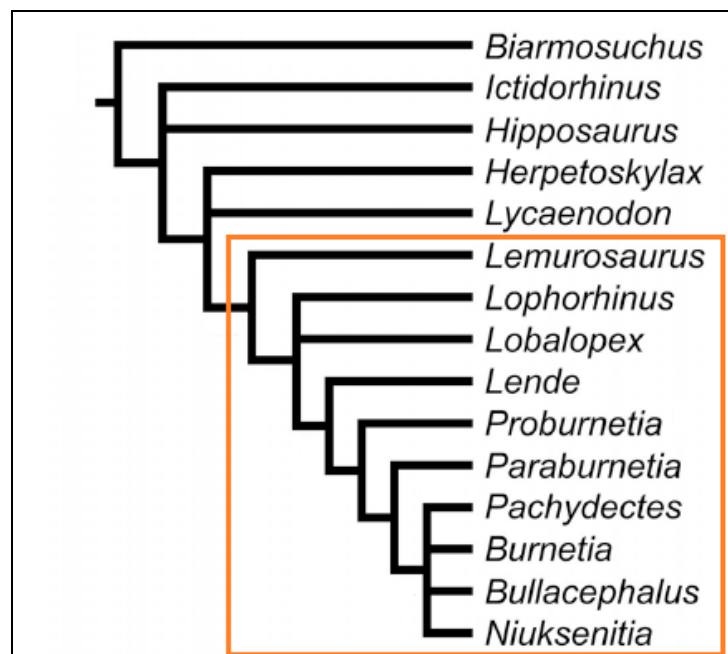


Figura 10 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Biarmosuchia (Synapsida, Therapsida). O retângulo indica o subclado Burnetiamorpha. Modificado de Kruger *et al.* (2015).

Apesar de esses terápsidos terem habitado os ecossistemas terrestres tanto do Guadalupiano quanto do Lopingiano, (KEMP, 2005; RUBIDGE, 2005), eles são elementos raramente encontrados (exceto por *Biarmosuchus* da Rússia), mesmo em áreas intensivamente estudadas como o Grupo Beaufort na África do Sul (KAMMERER, 2009; NICOLAS; RUBIDGE, 2010). Por outro lado, como comentado por Sidor (2015), no sul da África só no intervalo temporal que compreende a ZA de

Cistecephalus existe cinco gêneros distintos de Biarmosuchia, ou seja, o grupo parece ter sido diverso.

6.1.2. Dinocephalia

O registro de dinocefálios⁴ é restrito a depósitos do Guadalupiano da África do Sul, Brasil, Cazaquistão, China, Rússia, Tanzânia, Zâmbia e Zimbábue (BATTAIL; SURKOV, 2000; LANGER, 2000; LEPPER *et al.*, 2000; RUBIDGE, 2005; CHENG; JI, 1996; CHENG; LI, 1997; SIMON *et al.*, 2010; CISNEROS *et al.*, 2012; SIDOR *et al.*, 2014; BOOS *et al.*, 2015). Apesar dos dinocefálios serem o subclado dentro de Therapsida com menor duração temporal, este era um grupo cosmopolita e diversificado na metade do Permiano (KEMP, 2012), e, portanto, de grande valor bioestratigráfico (ver DAY *et al.*, 2015a). As causas do seu desaparecimento na metade do Guadalupiano ainda não estão bem delineadas, mas Lucas (2009) sugeriu que elas seriam seletivas, de extensão global e não coincidiram com o evento de extinção que parece ter ocorrido ao final do Guadalupiano.

Dinocephalia (**Figura 11**) é dividido em dois subgrupos: Anteosauria (formas carnívoras) que contém apenas uma família⁵, Anteosauridae (KAMMERER, 2011); e Tapinocephalia (formas herbívoras) que abriga as famílias Estemmenosuchidae, Styracocephalidae, Titanosuchidae e Tapinocephalidae (HOPSON; BARGHUSEN, 1986; RUBIDGE; VAN DEN HEEVER, 1997). Os dinocefálios são facilmente reconhecíveis pelos seus dentes incisivos do tipo “*talon-and-heel*”, ou seja, com uma base mais alargada do que o ápice, este um pouco curvado, lembrando o formato de uma garra de ave de rapina (**Figura 11D detalhe**; BOONSTRA, 1962).

Os anteossauros foram os maiores predadores do domínio terrestre durante o Guadalupiano (KAMMERER, 2009), com seus dentes caninos recurvados e muitas vezes serrilhados (BOONSTRA, 1962). *Anteosaurus magnificus* (**Figura 11C**), o maior representante do grupo (crânios com até 80 cm de comprimento), possui o

⁴ Um suposto registro do grupo nos Estados Unidos, na Formação San Angelo (OLSON, 1962), é interpretado atualmente como referente a um Sphenacodontidae indeterminado (SIDOR; HOPSON, 1995).

⁵ Cheng e Li (1997) criaram a família Stenocybusidae para acomodar o anteossauro *Stenocybus acidentatus*. Entretanto, alguns autores (IVAKHNENKO, 2003; KAMMERER, 2011) sugeriram que as características utilizadas para incluí-lo em uma nova família advinham do fato do holótipo desta espécie representar um juvenil de outro anteossauro chinês, *Sinophoneus yumenensis*. Jiang e Ji (2014) descreveram novos espécimes de *Stenocybus acidentatus*, mas não conseguiram elucidar as relações deste táxon com *Sinophoneus yumenensis* ou com os demais dinocefálios, portanto, consideraremos que existe apenas a família Anteosauridae dentro de Anteosauria.

teto do crânio espessado, com bossas bem desenvolvidas nos frontais e nos pós-frontais (KEMP, 2005). Este “reforço” do crânio também é observado em outros anteossauros como *Titanophoneus* e em menor grau em *Notosyodon*, *Syodon* (**Figura 11A**) e *Sinophoneus*. Kammerer (2011) com base no trabalho de Young *et al.* (2010) discutiu a função da paquiostose nesse grupo e sugeriu que ela aliviaria o estresse biomecânico quando esses animais se alimentavam de presas grandes. Por outro lado, *Archaeosyodon* é um táxon em que a paquiostose está ausente, mas que compreende indivíduos de porte bem menor e que possivelmente não se alimentavam de presas tão grandes. *Archaeosyodon* juntamente com *Microsyodon*, ambos da Rússia, são considerados os anteossauros mais basais (*contra* CHENG; LI, 1997 que recuperaram em seu cladograma *Stenocybus acidentatus* como táxon mais basal).

Os tapinocefálios, ao contrário dos anteossauros, representavam os maiores herbívoros do seu tempo, podendo atingir até 2,5 m de comprimento total (GREGORY, 1926; GOVENDER *et al.*, 2002; **Figura 12**). Em geral são terápsidos de grande porte, com o típico padrão dinocefaliano de oclusão interdigitada entre os dentes superiores e inferiores⁶ e que em alguns casos exibiam paquiostose craniana (**Figura 11D**; KEMP, 2005). Barghusen (1975) sugeriu que o teto do crânio espesso dos membros da família Tapinocephalidae era utilizado em “combates” entre indivíduos, de forma similar a que se observa em alguns cervídeos atuais. Apesar dos tapinocefálios serem o grupo mais abundante em números de táxons dentro de Dinocephalia, isso não significa necessariamente que eles eram tão diversos. Na verdade, uma revisão taxonômica crítica deste subclado se faz necessária, visto que uma profusão de gêneros e espécies foi criada ao longo de décadas de coletas e descrições na África do Sul e na Rússia (ver BOONSTRA, 1969⁷). Recentemente, a família Tapinocephalidae tem recebido atenção (ATAYMAN *et al.*, 2009; GÜVEN *et al.*, 2013) e uma revisão detalhada desta está em andamento (Sanyie Güven 2015, comunicação por e-mail).

⁶ É importante lembrar que este tipo de oclusão não é exclusivo de Dinocephalia, mas aparece também em alguns representantes de Biarmosuchia e Gorgonopsia (ver KEMP, 2005).

⁷ Por exemplo, Boonstra (1969) reduziu o número de gêneros dentro da família Titanosuchidae, mantendo apenas *Jonkeria* e *Titanosuchus*. Entretanto, *Jonkeria* (**Figura 11B**) ainda abriga oito espécies distintas.

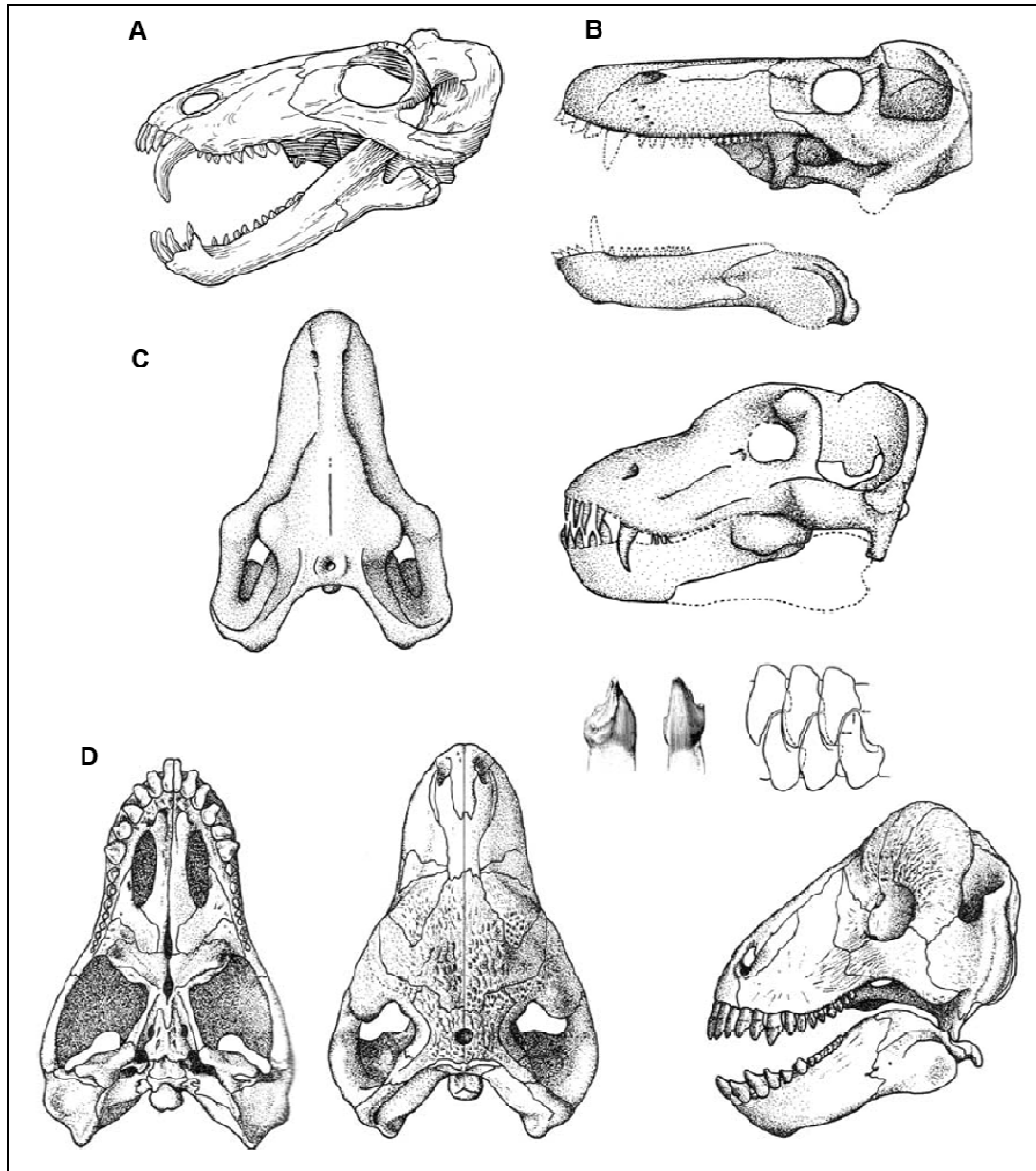


Figura 11 – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns dinocefálios. A: vista lateral do Anterosauria *Syodon*, B: vista lateral do Tapinocephalia *Jonkeria*, C: vistas dorsal e lateral do Anteosauria *Anterosaurus*, D: vistas ventral, dorsal e lateral do Tapinocephalia *Ulemosaurus*, com detalhe para o encaixe dos dentes superiores e inferiores. Extraído de Kemp (2005). Crânios não estão em escala.

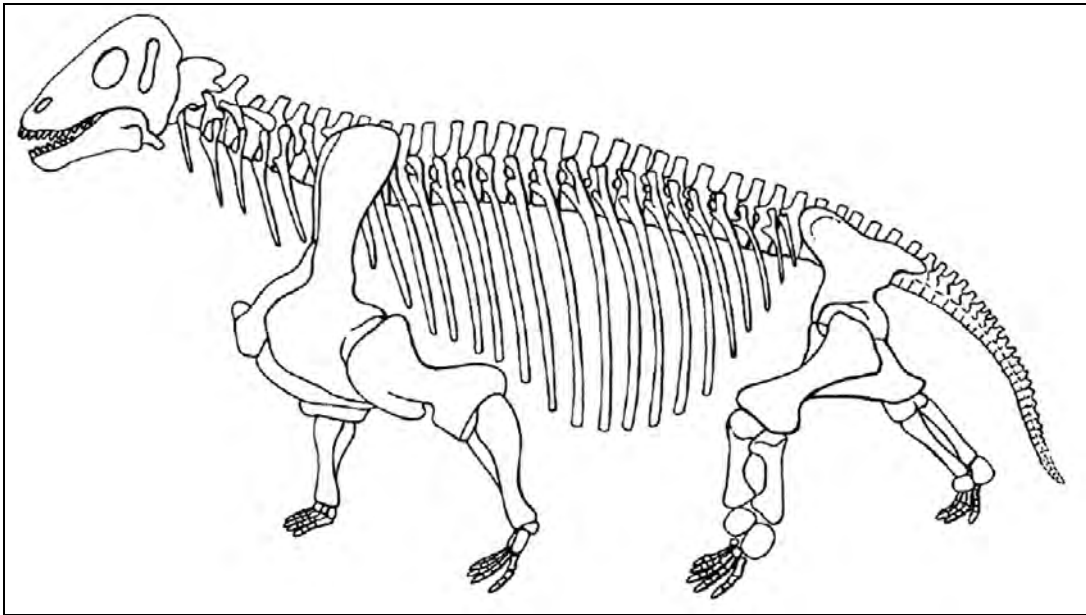


Figura 12 – Reconstrução do esqueleto do dinocéfalo Tapinocephalidae *Moschops capensis*, medindo 2,5 m de comprimento. Modificado de Kemp (2005).

6.1.3. Anomodontia

Os anomodontes surgiram no Guadalupiano e tornaram-se herbívoros muito comuns das faunas do Lopingiano sob a sua forma derivada, os dicinodontes. Estes se tornaram cosmopolitas e desapareceram no Neotriássico (FRÖBISCH, 2008). A Rússia e a África do Sul contêm os depósitos com o maior volume de achados, tanto de anomodontes basais quanto de dicinodontes (FRÖBISCH, 2009). Além do registro nesses dois territórios, os anomodontes estão presentes também nos estratos permianos do Brasil (BARBERENA; ARAÚJO, 1975; CISNEROS *et al.*, 2011; BOOS *et al.*, Artigo 2 desta tese), China (LIU *et al.*, 2010), Escócia (NEWTON, 1893; KING, 1988), Índia (RAY, 1999), Laos (BATTAIL, 2009), Malauí (JACOBS *et al.*, 2005), Moçambique (ANTUNES, 1975; CASTANHINHA *et al.*, 2013), Tanzânia (ANGIELCZYK, 2007; COX; ANGIELCZYK, 2015), Zâmbia (ANGIELCZYK *et al.*, 2014b) e Zimbábue (BOND, 1973). Durante o Triássico, exclusivamente sob a forma de dicinodontes, o grupo ocorre na Alemanha⁸, Antártida, Argentina, Brasil, China, Estados Unidos, Índia, Madagascar, Marrocos, Namíbia e Polónia e possivelmente

⁸ O registro aqui referido é o de Schoch (2012) e não o de Lucas e Wild (1995) que já foi reavaliado por Maisch *et al.* (2009) que concluíram tratar-se de um Temnospondyli indeterminado.

na Austrália⁹, Canadá e França (FRÖBISCH, 2009 e referências citadas por este autor, com atualizações de MAISCH; VEGA; SCHUCH, 2009; SCHUCH, 2012; SULEJ; NIEDŹWIEDZKI; BRONOWICZ, 2012; ABDALA *et al.*, 2013; KAMMERER *et al.*, 2013b). Devido a sua abundância, ampla distribuição geográfica e curta distribuição temporal, os dicinodontes (tanto permianos quanto triássicos) são muito utilizados em correlações bioestratigráficas (ex: RUBIDGE, 2005; ABDALA *et al.*, 2013; BOOS *et al.*, 2013).

O clado Anomodontia (**Figura 13**) é considerado monofilético pela maioria dos autores (MODESTO; RUBIDGE, 2000; DAMIANI *et al.*, 2007; FRÖBISCH, 2007; KAMMERER; ANGIELCZYK, 2009, KAMMERER *et al.*, 2011 entre outros) e inclui os chamados “dromassauros” (*Galechirus*, *Galeops*, *Galepus*), cujas relações filogenéticas ainda não estão totalmente esclarecidas (KAMMERER; ANGIELCZYK, 2009), os anomodontes basais – predominantemente formas permianas da África do Sul (*Anomocephalus* e *Patranomodon*) e da Rússia (*Otsheria*, *Suminia* e *Ulemica*), sendo que recentemente, uma forma brasileira (*Tiarajudens*) e uma chinesa (*Biseridens*) foram incorporadas ao grupo (LIU *et al.*, 2010; CISNEROS *et al.*, 2011) – e os anomodontes derivados, ou seja, os dicinodontes. Estes correspondem a 90% dos táxons de anomodontes (FRÖBISCH, 2014), compreendendo pelo menos 75 gêneros (ver cladograma gerado no Artigo 2 desta tese).

Além de diversos taxonomicamente, os anomodontes são diversificados morfológicamente (**Figura 14**) seja em relação ao tipo de dentição – desde formas com vários dentes, incluindo: simples “peg-like”, palatais expandidos transversalmente, caniniformes do tipo sabre (*Tiarajudens*; CISNEROS *et al.*, 2015) ou pós-caninos serrilhados (*Endothiodon*; LATIMER *et al.*, 1995), até formas em que os dentes foram totalmente substituídos por uma cobertura córnea, restando apenas dois processos caniniformes na maxila (*Angoniasaurus*, *Jachaleria*, *Stahleckeria*; VEGA-DIAS *et al.*, 2004)¹⁰ – ou ainda em termos de ecomorfologia: formas fossoriais (*Cistecephalus*; NASTERLACK; CANOVILLE; CHINSAMY, 2012), arborícolas (*Suminia*; FRÖBISCH; REISZ, 2011) e dentro do espectro pastadores/ramoneadores (ver MORATO, 2006, p. 125 para esta discussão).

⁹ A ocorrência a que nos referimos aqui é a de Thulborn (1983) e não aquela de Thulborn e Turner (2003) de um suposto dicinodonte no Cretáceo da Austrália. Esta última foi preliminarmente reavaliada por Agnolin *et al.* (2010) como pertencendo a um crocodiliforme Baurusuchia.

¹⁰ Em relação aos dicinodontes, as modificações no crânio também estão ligadas à habilidade de realizar movimentos antero-posteriores com a mandíbula (propalínia), resultando em um crânio com a região pré-orbital mais curta, e com a fenestra temporal mais alongada anteriormente, além da formação de uma articulação deslizante na porção mais posterior da mandíbula (em formato de W) (KING, 1990).

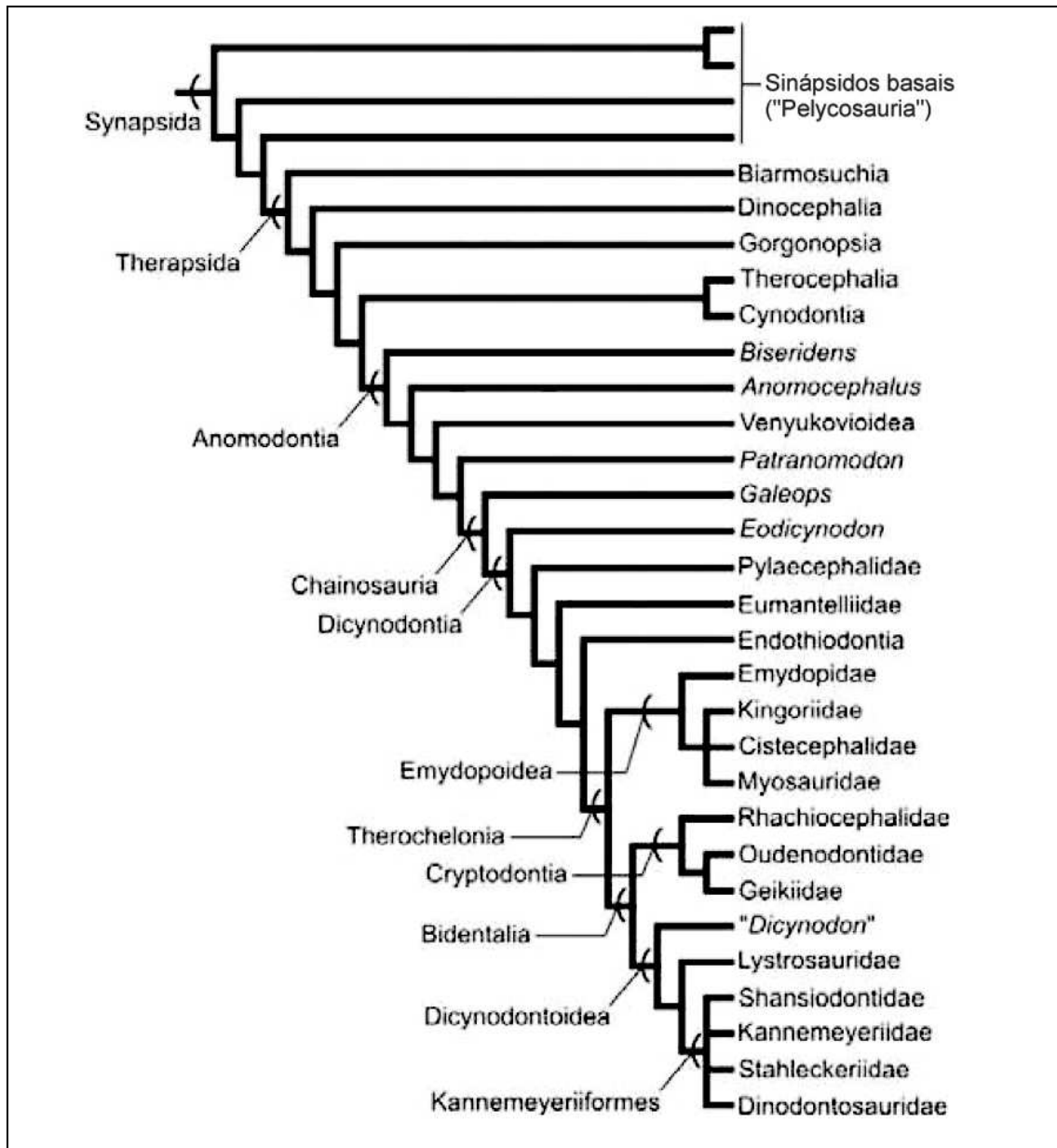
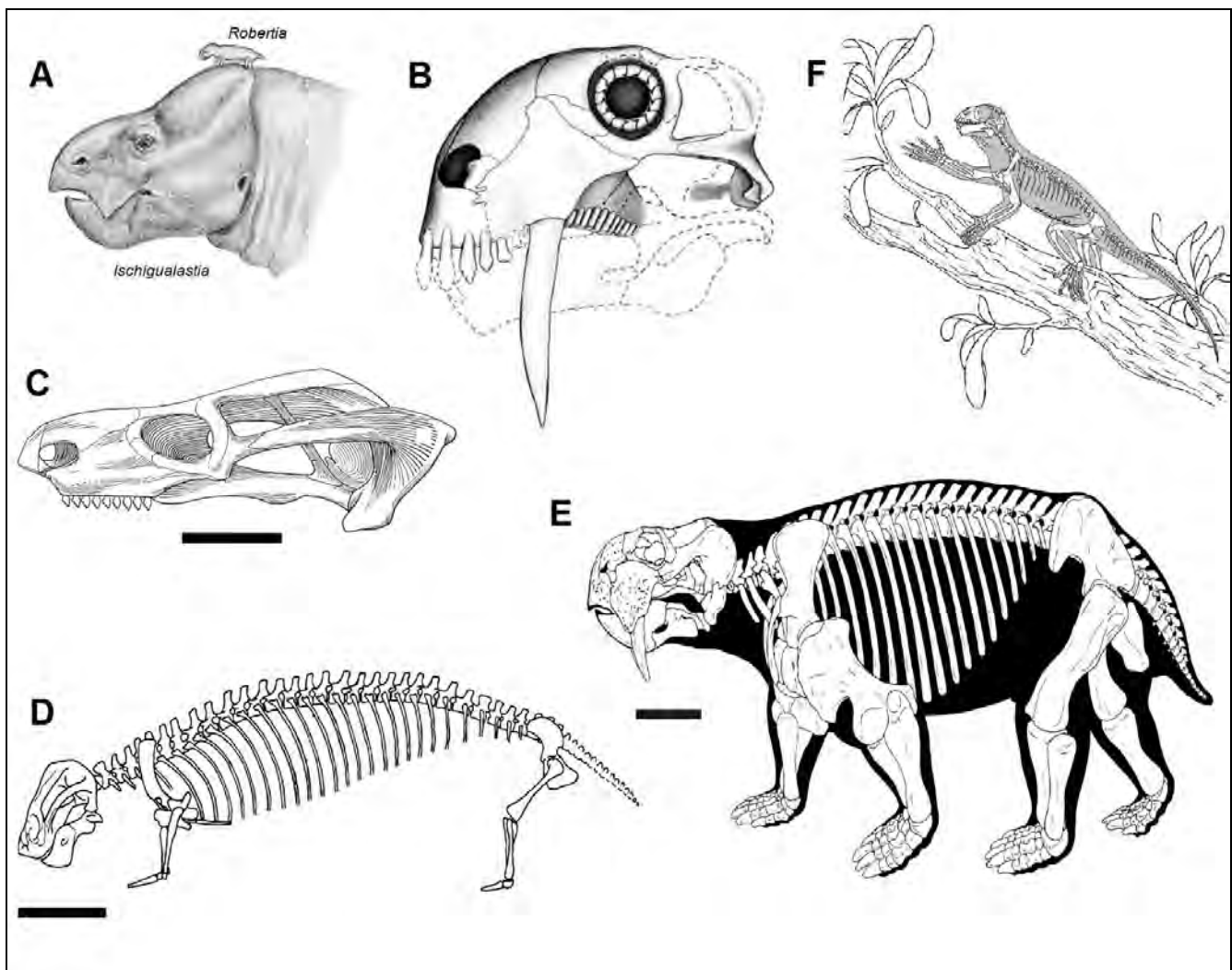


Figura 13 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Anomodontia (Synapsida, Therapsida). Modificado de Kammerer *et al.* (2011).

Figura 14 – (na próxima página) Diversidade de tamanhos e de formas em Anomodontia. A: Reconstruções artísticas de *Robertia broomiana* (dicinodonte permiano do Guadalupiano), cujo esqueleto completo mede 200 mm) e de *Ischigualastia jenseni* (um dicinodonte do Triássico Médio), ilustrando o grande espectro de tamanhos dos representantes de Anomodontia. Desenho de Willem van der Merwe (<http://willemsvdmerwe.deviantart.com/>). B: Reconstrução em vista lateral esquerda do crânio de *Tiarajudens eccentricus* e sua complexa dentição.

Anteriormente, dentes incisiformes em formato de folha. Note o grande canino tipo “dente de sabre” na maxila. Posterior a este, há uma bateria de dentes palatais. *Sem escala.* Modificado de Cisneros *et al.* (2011). C: Reconstrução do crânio de *Endothiodon mahalanobisi* em vista lateral esquerda. Observar a grande quantidade de dentes pós-caninos serrilhados. Escala: 50 mm. Modificado de Ray (2000). D: Reconstrução do crânio e esqueleto de *Cistecephalus microrhinus*, um dicinodonte com adaptações para o hábito fossorial. Escala: 50 mm. A imagem foi invertida para facilitar comparação com os demais anomodontes figurados. Modificado de King (1990). E: Reconstrução do crânio e esqueleto de *Dinodontosaurus turpior*. Escala: 200 mm. Modificado de Morato (2006). F: Reconstrução do esqueleto e crânio de *Suminia getmanovi*, um anomodonte basal, reconhecido como o tetrápode arborícola mais antigo. Crânio com cerca de 50 mm. Extraído de Fröbisch e Reisz (2011).



6.1.4. Gorgonopsia

Os gorgonopsídeos aparecem no registro fóssil a partir do Guadalupiano, como achados muito raros e tornam-se comuns a partir do Lopingiano até o limite Permo-Triássico quando desaparecem. Foram os predadores dominantes dos ecossistemas terrestres do Lopingiano, exibindo dentes-de-sabre e alcançando os maiores tamanhos que um sinápsido carnívoro já conseguiu atingir (**Figura 15**; SIGOGNEAU, 1970; KEMP, 2005; NORTON, 2012). Os registros do grupo estão presentes na África do Sul, Índia, Malauí, Moçambique, Níger, Rússia, Tanzânia e Zimbábue (TATARINOV, 2000; RAY; BANDYOPADHYAY, 2003; RUBIDGE, 2005; GEBAUER, 2007; SMILEY *et al.*, 2008). Apesar de terem sido objeto de uma revisão crítica nos anos '70 (SIGOGNEAU, 1970) e '80 (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989), o grupo só parece ter voltado a receber maior atenção a partir dos anos 2000 pelos trabalhos de Ivakhnenko (2001, 2005), Gebauer (2007, 2014), Norton (2012) e Kammerer (2014a, 2015, 2016).

Sigogneau-Russell (1989) subdividiu Gorgonopsia em três grupos: Gorgonopsinae, Rubidgeinae e Inostranceviinae. Os dois últimos compreendem as formas de grande porte que parecem formar agrupamentos naturais, mas Gorgonopsinae ainda é discutível (KAMMERER, 2014a). Gebauer (2007; **Figura 15**) gerou a primeira filogenia de Gorgonopsia com base em uma matriz de dados analisada com ferramentas computacionais e concluiu que apenas Rubidgeinae é um táxon monofilético dentro do clado Gorgonopsidae (que inclui os gorgonopsídeos avançados). Neste modelo, as formas mais basais (excluídas de Gorgonopsidae) correspondem aos gorgonopsídeos de menor porte (*Aelurosaurus*, *Aloposaurus* e *Cyonosaurus*). Independente de um consenso acerca das relações entre os diferentes gorgonopsídeos, esses terápsidos compartilham algumas feições diagnósticas na mandíbula (como o diastema que separa os incisivos e o grande canino dos pós-caninos e a lâmina refletida do angular ornamentada em vista externa) e um pós-crânio altamente conservativo em termos de evolução (KEMP, 1982).

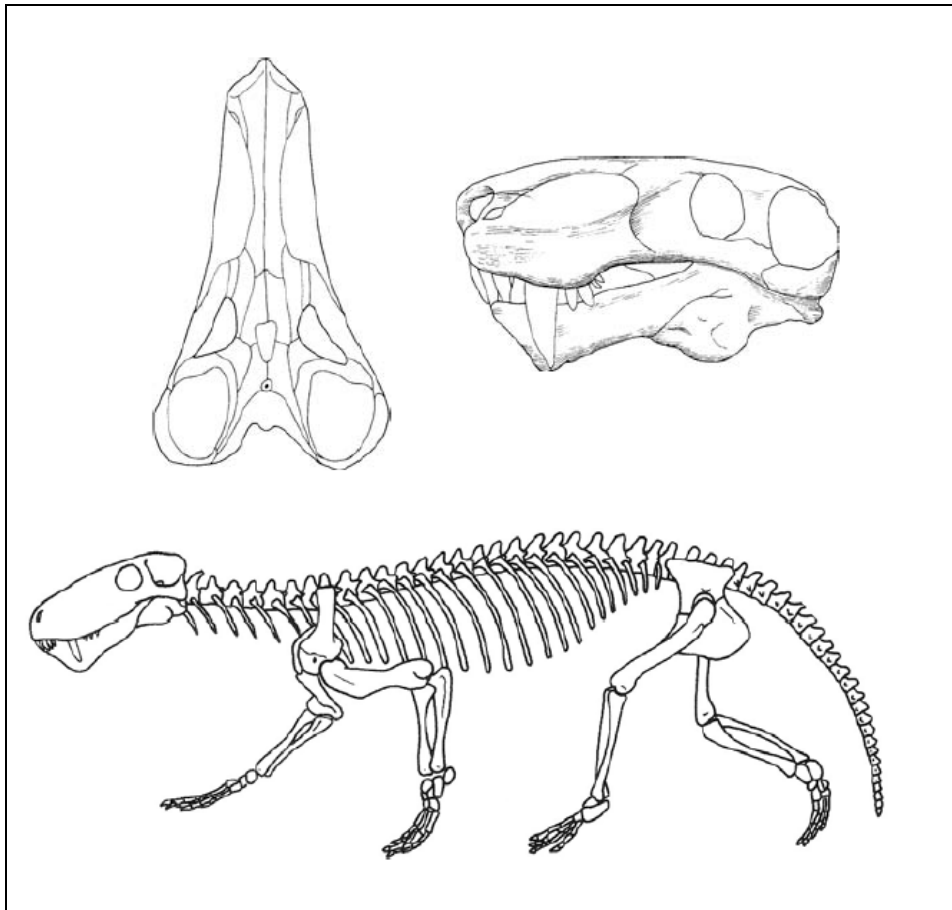


Figura 15 – Reconstrução do crânio de *Inostrancevia alexandri* (acima) em vista dorsal e lateral esquerda. Este táxon é registrado até o momento apenas na Rússia, sendo seus representantes considerados os maiores gorgonopsídeos conhecidos, com crânios que podiam atingir mais de 60 cm de comprimento (GEBAUER, 2007; KAMMERER, 2014b). Reconstrução de um indivíduo de *Lycaenops ornatus* (abaixo). Comprimento do esqueleto até a região pré-sacral é de 125 mm. Reconstruções modificadas de Kemp (2005).

Entretanto, ainda é persistente um grande número de espécies atribuídas a este grupo, possivelmente porque muitos holótipos são incompletos e mal preservados, dificultando a identificação taxonômica quando material mais completo é encontrado. Essa questão foi brevemente discutida por Kammerer (2014b) que também apontou como problema nesse grupo a distinção de táxons baseada em proporções (como tamanho da órbita, comprimento do focinho etc.) que podem ser variáveis ontogeneticamente¹¹.

¹¹ Durante o período de finalização da escrita desta tese um novo trabalho de revisão sistemática de Gorgonopsia foi publicado (KAMMERER 2016), diminuindo o número de espécies válidas para Rubidgeinae de

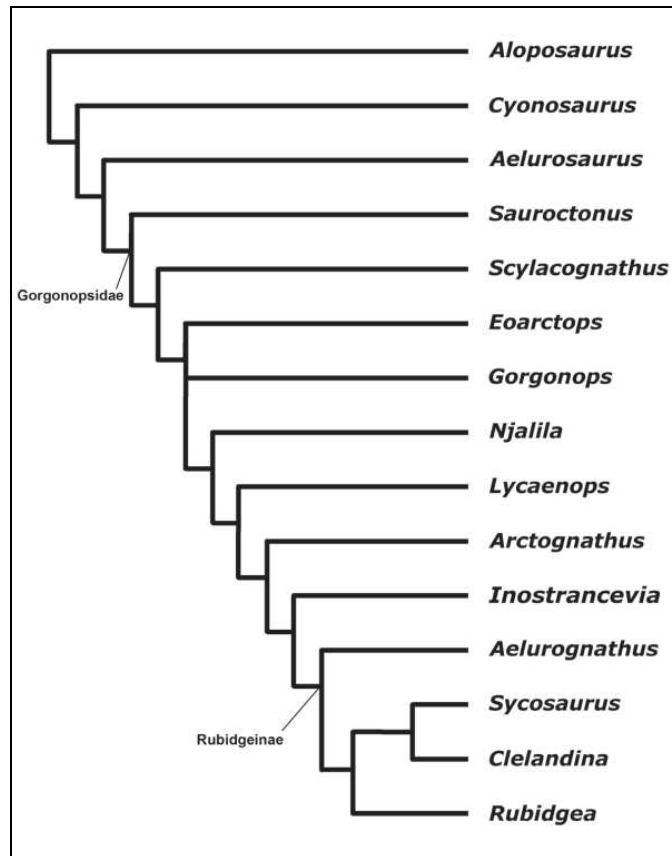


Figura 16 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Gorgonopsia (Synapsida, Therapsida). Modificado de Gebauer (2007).

6.1.5. Therocephalia

Os terocefálios surgiram no final do Guadalupiano e se extinguiram no começo do Triássico Médio e são encontrados em depósitos tanto do atual hemisfério sul – África do Sul (BOONSTRA, 1935; RUBIDGE, 2005), Antártida (COLBERT; KITCHING, 1981; HUTTENLOCKER; SIDOR, 2012), Namíbia (KEYSER; BRINK, 1978), Tanzânia (GAY; CRUICKSHANK, 1999) e Zâmbia (KEMP, 1975) – quanto do atual hemisfério norte, como na China (LI; CHENG, 1995; LIU; ABDALA, 2015) e na Rússia (IVAKHNENKO, 2011). A monofilia de Therocephalia tem sido suportada em análises mais recentes (RUBIDGE; SIDOR, 2001; HUTTENLOCKER, 2009; HUTTENLOCKER *et al.*, 2011; SIGURDSEN *et al.*, 2012; ao contrário de BOTHA *et al.*, 2007 e ABDALA, 2007) e o clado tem sido subdividido

36 para apenas nove, além de criticar alguns caracteres utilizados na filogenia de Gebauer (2007) que podem ser suscetíveis a variações ontogenéticas.

em seis subclados, do mais basal para o mais derivado: Lycosuchidae, Scylacosauridae, Akidnognathidae, Hofmeyriidae, Whaitsiidae e Baurioidea (**Figura 17**), de forma que os quatro últimos fazem parte de um agrupamento denominado Eutherocephalia (HOPSON; BARGHUSEN, 1986; HUTTENLOCKER, 2009). Diversas sinapomorfias unem Therocephalia, mas uma das mais marcantes é a presença de vacuidades suborbitais no crânio (**Figura 18**) e a presença de um tubérculo na face dorsal do ísquio no pós-crânio (RUBIDGE; SIDOR, 2001; HUTTENLOCKER, 2009).

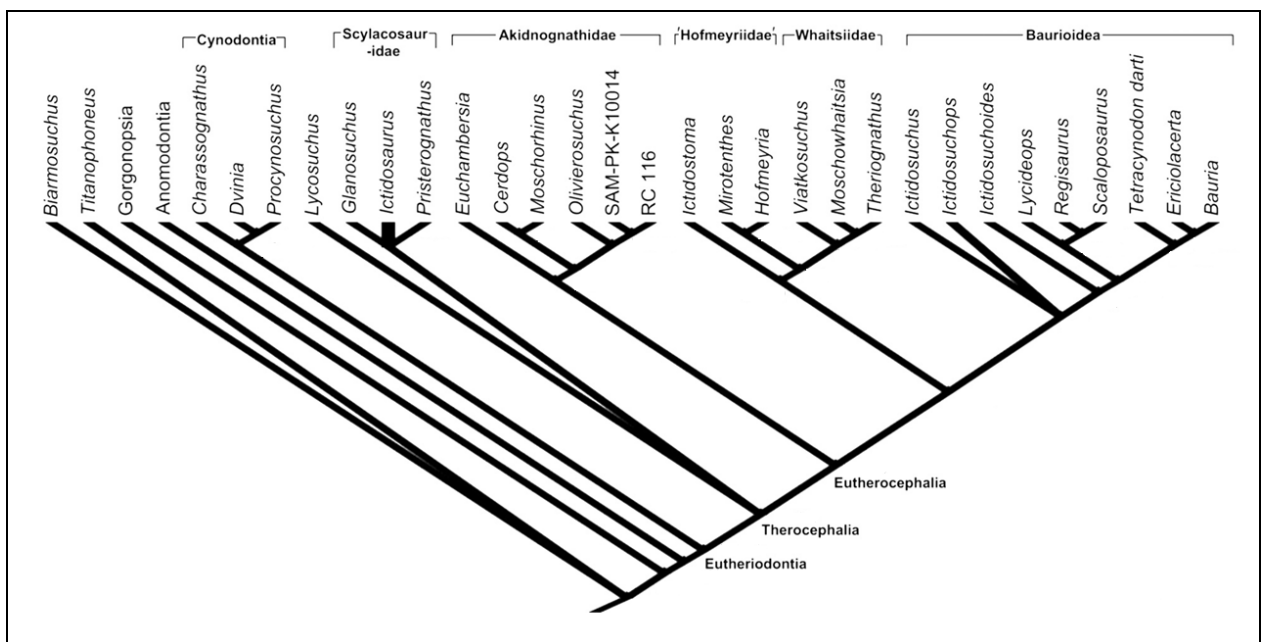


Figura 17 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Therocephalia (Synapsida, Therapsida) e com os demais terápsidos. Modificado de Huttenlocker *et al.* (2011).

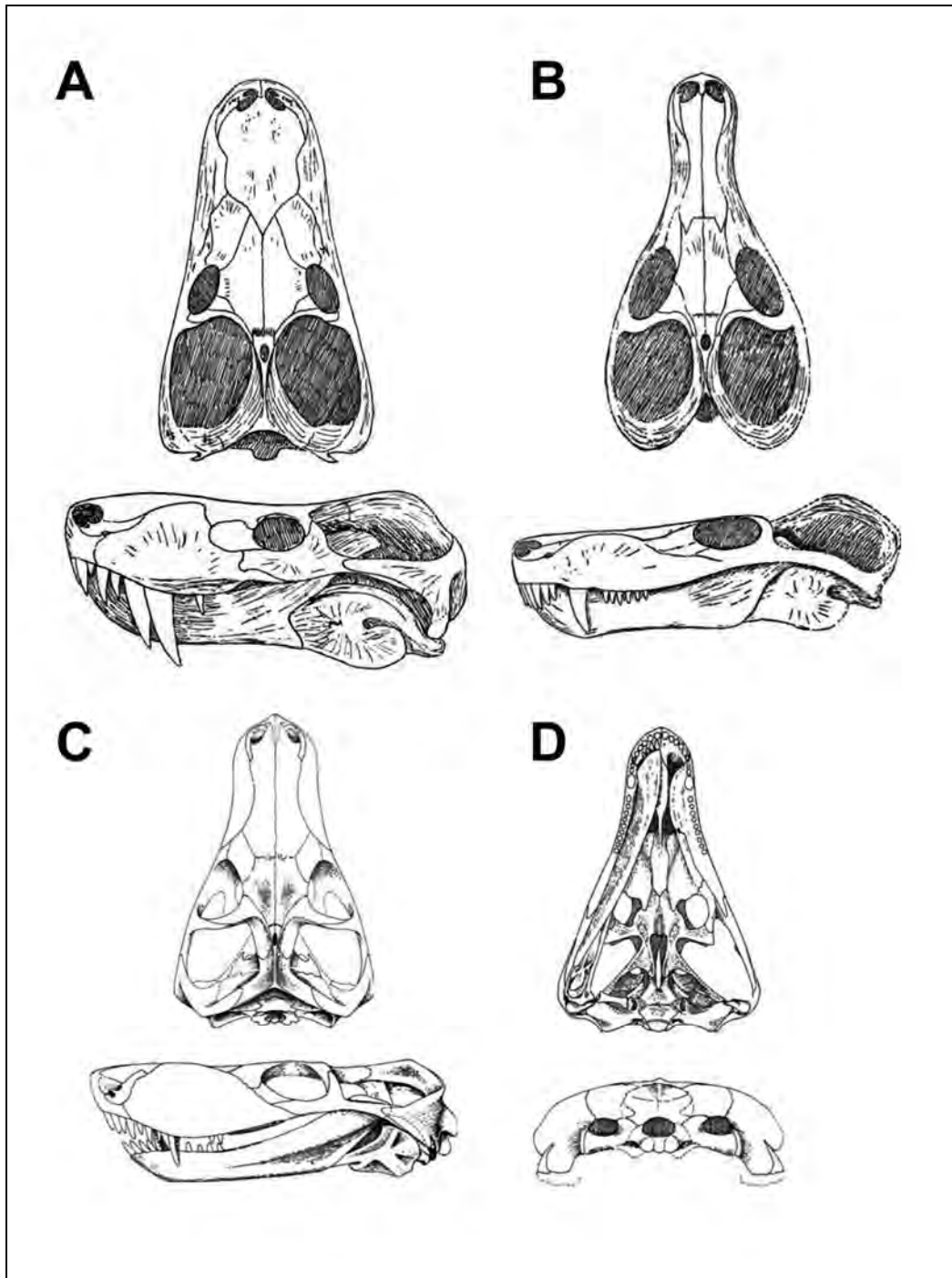


Figura 18 – Reconstruções de crânios articulados com mandíbulas de alguns terocefálios. A: vistas dorsal e lateral de *Lycosuchus*, crânio com aproximadamente 230 mm de comprimento. B: vistas dorsal e lateral de *Pristerognathus*, crânio com cerca de 250 mm de comprimento. C: vistas dorsal, lateral e occipital de *Oliverosuchus*, crânio medindo 200 mm. D: vista ventral/palatal de *Ictidosuchops*, crânio com 100 mm de comprimento. Observar as vacuidades suborbitais características dos terocefálios neste espécime. Extraído de Kemp (2005) e autores citados neste trabalho.

Durante o Permiano, o grupo era mais diverso taxonomicamente e morfologicamente, compreendendo apenas formas carnívoras, mas a partir do Triássico começou a englobar formas herbívoras também (KEMP, 2005) e com o sub-clado Baurioidea atingiu o seu máximo de complexidade dentária (LIU; ABDALA, 2015). Entre as formas permianas, destacam-se *Euchambersia* da África do Sul, que possivelmente representa o registro mais antigo de um amniota com glândulas de veneno (HOTTON, 1991) e *Theriongnathus* da Tanzânia e da África do Sul, um dos terocefálios permianos de maior porte, com incisivos e caninos bem desenvolvidos, mas com dentes pós-caninos substituídos por um tipo de placa dentária queratinizada, talvez indicando um hábito onívoro ou até carniceiro (KEMP, 2005). *Moschorhinus* do Permo-Triássico da África do Sul foi utilizado em um estudo com o intuito de analisar a influência de um evento de extinção (no caso, a grande extinção ao final do Permiano) na evolução do tamanho corpóreo (“Efeito Lilliput”). De fato, parecem existir taxas de crescimento e tamanhos corpóreos distintos para *Moschorhinus*, antes e após o limite Permo-Triássico. Ou seja, enquanto as formas permianas possuíam esqueletos grandes, com feições osteológicas indicativas de crescimento lento, as eotriássicas são pequenas e com histologia óssea evidenciando crescimento mais rápido (HUTTENLOCKER; BOTHABRINK, 2013).

A partir do Triássico, os terocefálios começam a exibir uma série de características (ex: oclusão mais precisa dos pós-caninos, aquisição do palato secundário, redução do ramo posterior do pós-orbital, desenvolvimento de uma crista sagital, aumento do tamanho do dentário na mandíbula, regionalização da coluna vertebral etc.) que são convergentes com a evolução dos cinodontes (RUBIDGE; SIDOR, 2001) e correlacionáveis com uma maior eficiência na manipulação do alimento e maiores taxas metabólicas (KEMP, 2005). Apesar disso, os terocefálios extinguem-se no início do Triássico Médio, enquanto os cinodontes sobrevivem até o presente (KEMP, 2012). Theriocephalia e Cynodontia formam um agrupamento denominado Eutheriodontia (**Figura 17**).

6.1.6. Cynodontia

Os cinodontes, agrupamento que inclui os mamíferos vivos (**Figuras 19 e 20**), surgiram no Lopingiano e diversificaram-se durante o Triássico, representando os primeiros terápsidos com heterodontia verdadeira, e irradiaram-se intensivamente

ao final do Cretáceo, chegando à distribuição atual (KEMP, 2005). Os táxons permianos conhecidos até o momento são: *Charassognathus* (África do Sul), *Cynosaurus* (África do Sul), *Dvinia* (Rússia), *Nanictidops* (África do Sul), *Nanictosaurus* (África do Sul), *Nanocynodon* (Rússia), *Procynosuchus* (África do Sul, Alemanha, Tanzânia e Zâmbia) e *Uralocynodon* (Rússia) (KEMP, 1979; SUES; BOY, 1988; BATTAIL; SURKOV, 2000; BOTHA *et al.*, 2007; WEIDE *et al.* 2009). Juntamente com os anomodontes e os terocefálios, os cinodontes são os únicos terápsidos cujos registros são encontrados além do limite Permo-Triássico (SMITH; BOTHA, 2005; RUBIDGE, 2005).

É a partir do Triássico que os cinodontes tornaram-se um grupo cosmopolita (apesar de *Procynosuchus*, já ser bem distribuído durante o Permiano no Gondwana; WEIDE *et al.*, 2009), com sub-clados presentes em todos os continentes atuais (exceto Oceania) e sofreram uma série de transformações morfológicas (e metabólicas) que os diferenciou drasticamente dos demais terápsidos, dando origem aos mamíferos (KEMP, 2005). A maior parte dessas diferenciações deu-se no crânio e na mandíbula (e conseqüentemente nos dentes), sugerindo que estariam ligadas a um processamento mais efetivo do alimento (HOPSON, 1991), mas também ao desenvolvimento da endotermia (ex: HILLENIUS, 1994) e da audição (ex: SIDOR, 2003). Entre essas transformações destacam-se: **(1) no crânio** (ver **Figura 2** para comparação entre os diferentes grupos de terápsidos e **Figura 20** para comparação entre os próprios cinodontes), dorsalização da fenestra temporal, redução/perda da barra pós-orbital, aquisição de um côndilo occipital pareado, “fechamento” do palato secundário, expansão do epipterigóide etc.; **(2) na mandíbula** (ver **Figura 2** para comparação entre os diferentes grupos de terápsidos), redução do tamanho da lâmina refletida do angular, aumento do tamanho do dentário e diminuição do tamanho dos ossos pós-dentários, presença de uma fossa massetéica na superfície dorsolateral do processo coronóide etc.; **(3) no pós-crânio**, formação do acrômio na escápula, regionalização da coluna, restrição das costelas à área do tronco etc. (ALLIN, 1975; ROWE, 1988; ROWE, 1996; SIDOR; HOPSON, 1998; RUBIDGE; SIDOR, 2001; BLOB, 2001 entre outros autores).

Foge ao escopo desta tese realizar uma descrição exaustiva de todos os caracteres envolvidos na transição cinodonte-mamífero e os possíveis significados evolutivos deles, bem como enumerar todos os sub-clados extintos ou viventes de Cynodontia, visto que muitos dos táxons não ocorrem no Permiano. Para trabalhos dessa abrangência, sugere-se a leitura de Rubidge e Sidor (2001), Sidor (2003),

Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), Kemp (2005), Kemp (2007) e referências citadas por esses autores.

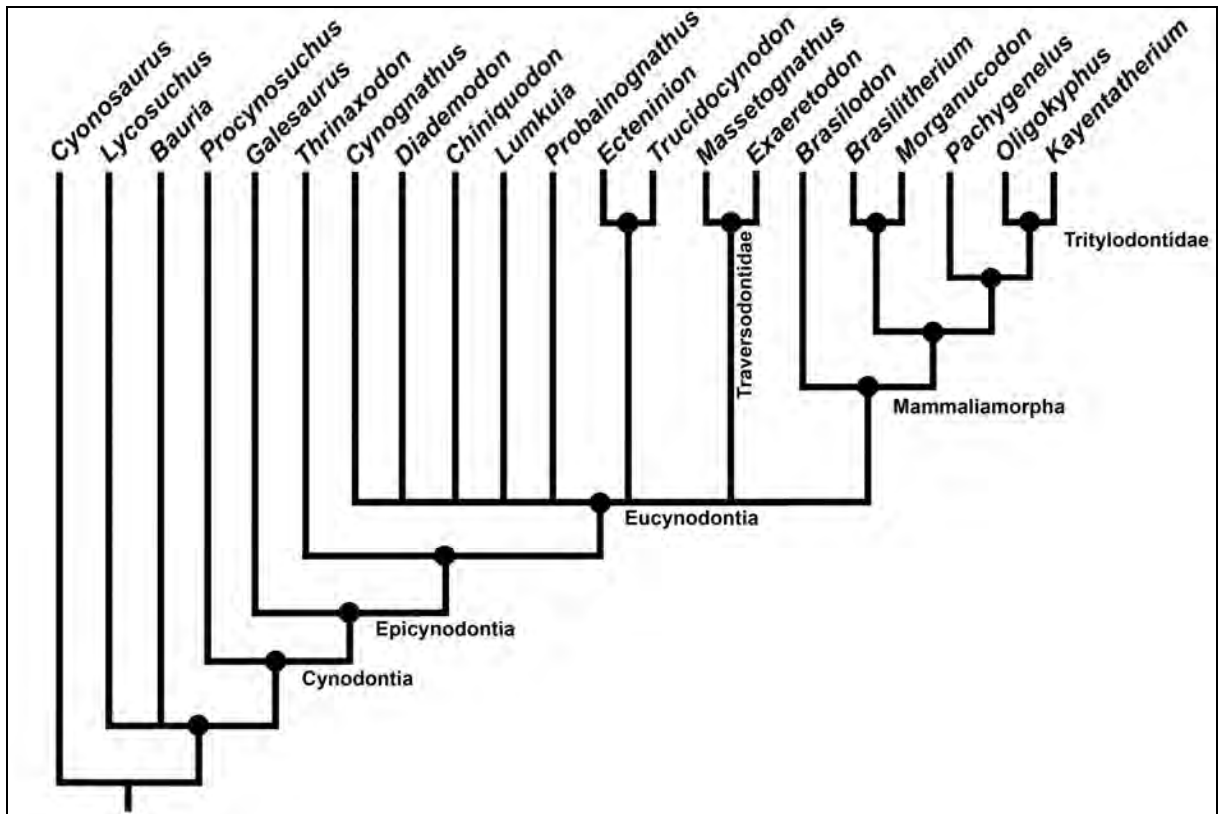


Figura 19 – Cladograma simplificado das relações dentro do clado Cynodontia (Synapsida, Therapsida). *Morganucodon* é o táxon que representa o clado em que Mammalia está inserido. Modificado de Oliveira, Soares e Schultz (2010).

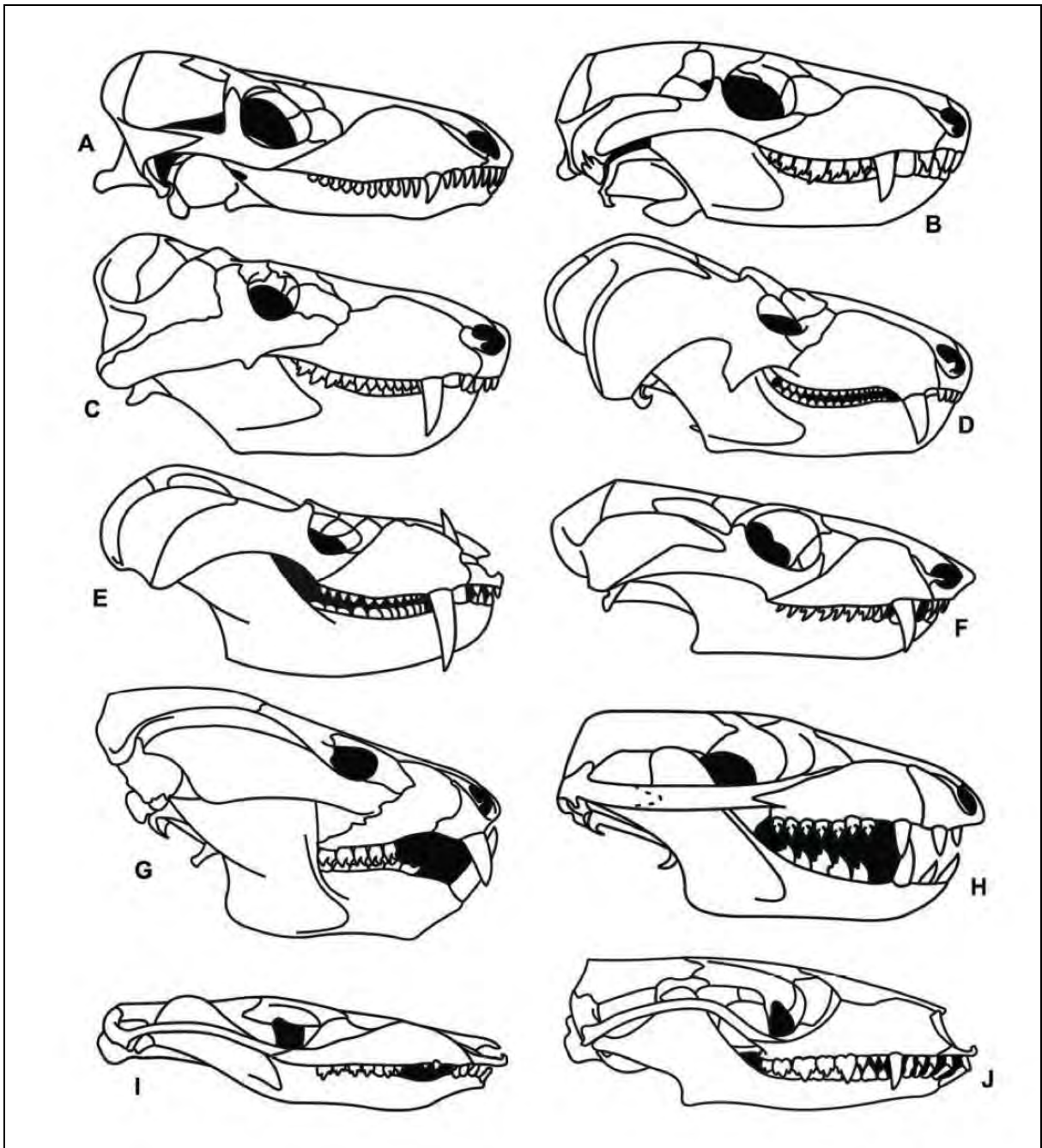


Figura 20 – Crânios e mandíbulas de alguns representantes de Cynodontia. Imagens não estão em escala. A. *Procynosuchus*. B. *Thrinaxodon*. C. *Cynognathus*. D. *Diademodon*. E. *Pascualgnathus*. F. *Chiniquodon*. G. *Kayentatherium*. H. *Pachygenelus*. I. *Brasilitherium*. J. *Morganucodon*. Todos os gêneros estão posicionados filogeneticamente no cladograma da Figura 19, exceto *Pascualgnathus* (um Traversodontidae). Extraído de Oliveira (2010; Figura 9 deste autor).

6.2. Os terápsidos da Formação Rio do Rasto

Como visto ao longo do item 6.1. desta tese, os terápsidos do Guadalupiano e do Lopingiano configuram-se em um dos mais importantes grupos de vertebrados dos ecossistemas terrestres deste intervalo de tempo. A variedade de formas e de nichos ocupados por elas antecede em milhões de anos a grande diversificação dos sinápsidos (na forma de mamíferos) ocorrida no Cenozóico (KEMP, 2005; CHINSAMY-TURAN, 2012; KAMMERER *et al.*, 2014c).

O registro de terápsidos permianos é muito rico e bem estudado a partir dos espécimes coletados no Grupo Beaufort da Bacia do Karoo na África do Sul (RUBIDGE, 2005), contabilizando literalmente milhares de exemplares depositados tanto em coleções sul-africanas (NICOLAS; RUBIDGE, 2010) quanto em coleções na América do Norte e na Europa (KAMMERER, 2009) e portanto, fornecendo o panorama mais completo da história evolutiva deste grupo (KEMP, 2005; KEMP, 2012). Outro depósito significativo para o estudo dos terápsidos permianos é encontrado na porção europeia da Rússia (BATTAIL; SURKOV, 2000; ANGIELCZYK; KURKIN, 2003; IVAKHNENKO 2003; IVAKHNENKO, 2011), mas com bem menos espécimes coletados¹². Em relação às demais regiões do globo, as ocorrências de terápsidos permianos são esparsas e às vezes compreendem material muito fragmentário (ex: CHENG; LI, 1997; RAY, 1999; LEPPER *et al.*, 2000; JACOBS *et al.*, 2005; ANGIELCZYK *et al.*, 2014b), de forma que a América do Sul exemplifica bem este contexto.

Até o momento, a presença de terápsidos permianos para a América do Sul é conhecida a partir de dez espécimes coletados na Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná no Brasil, nos estados do Paraná e do Rio Grande do Sul, compreendendo dinocefálios e anomodontes (BARBERENA; ARAÚJO, 1975; LANGER, 2000; CISNEROS *et al.*, 2011; CISNEROS *et al.*, 2012; DIAS-DA-SILVA, 2012; BOOS *et al.*, 2015). Os dinocefálios englobam um grupo de terápsidos divididos em Anteosauria (carnívoros) e em Tapinocephalia (herbívoros), cuja ocorrência parece restrita ao Guadalupiano (DAY *et al.*, 2015a). No Brasil, este grupo é conhecido a partir de registros de dentes isolados (atribuídos a Anteosauria, Tapinocephalidae e Titanosuchia; LANGER, 2000), um crânio bem preservado de

¹² Com notáveis exceções no caso de biarmossúquios (KAMMERER 2009) e de anomodontes basais (FRÖBISCH; REISZ 2011).

Anteosauria (*Pampaphoneus biccai*; CISNEROS *et al.*, 2012) e fragmentos de um crânio associado a um ramo mandibular esquerdo (Tapinocephalidae indeterminado; BOOS *et al.*, 2015). Os anomodontes representam um grupo cosmopolita e abundante de terápsidos que se originaram no Permiano e sobreviveram até o Triássico (FRÖBISCH, 2009). Na Formação Rio do Rasto, o registro de anomodontes está restrito até o momento a uma forma basal, denominada de *Tiarajudens eccentricus* (CISNEROS *et al.*, 2011) e a duas formas derivadas (ou seja, dicinodontes) *Endothiodon* (BARBERENA; ARAÚJO, 1975; BOOS *et al.*, 2013) e um novo gênero e espécie, descritos no Artigo 2 desta tese.

Nas seções a seguir, serão apresentadas informações relativas ao modo de preservação dos terápsidos da Formação Rio do Rasto, bem como uma breve revisão dos materiais atribuídos a este grupo (exceto os icnofósseis) que foram coletados na referida unidade.

6.2.1. Observações tafonômicas (**Tabela 1**)

Os exemplares de terápsidos encontrados na Formação Rio do Rasto variam em tamanho desde 6 mm em diâmetro (dente isolado de dinocefálio, LANGER, 2000) a 320 mm de comprimento (crânio de dinocefálio, CISNEROS *et al.*, 2012). Em geral, compreendem elementos cranianos e mandibulares em associação, podendo exibir feições como compressão lateral ou dorso-ventral. O espécime mais completo da amostra é o dicinodonte descrito no Artigo 2 desta tese, composto por um crânio com mandíbula articulada e praticamente todo o esqueleto pós-craniano, semi-articulado, retirados de uma matriz arenosa fina e rosada, cobertos por uma película escura de óxido de ferro. Esse tipo de preservação (com a ocorrência de uma camada de óxido de ferro sobre a superfície óssea) já foi reportado em vertebrados do Triássico, Cretáceo e Paleógeno (BAO *et al.*, 1998; COLOMBI *et al.*, 2013) e parece estar relacionado à influência de processos pedogênicos atuando enquanto a carcaça está exposta no solo (rico em ferro) ou pouco coberta por sedimento (BAO *et al.*, 1998). Colombi *et al.* (2013) sugeriram que as carcaças de vertebrados (ao menos no caso da Formação Ischigualasto) ficaram expostas por um longo período sob condições de umidade (planície de inundação) ou de densa vegetação, criando um ambiente anóxico que favoreceu a precipitação do óxido de ferro sobre os ossos. É possível que esta última hipótese se aplique aos espécimes

analisados que continham este tipo de preservação (ex: UNIPAMPA PV317P e UFRGS-PV-0487-P), visto que foram coletados em afloramentos cujos ambientes deposicionais podem ser interpretados como fluviais (ver **Tabela 1**).

Identificação do espécime	Elementos ósseos preservados	Dimensões (em mm)	Grau de articulação/Tipo de compressão	Matriz	Ambiente deposicional
Anomodonte basal (<i>Tiarajudens eccentricus</i>)	Porção esquerda do crânio, porção articular esquerda da mandíbula e elementos pós-cranianos (cintura escapular parcial, gastrália e membro posterior parcial)	Comprimento do crânio: 225	Semi-articulado Compressão lateral	Arenito fino acinzentado, ossos cobertos por camada de óxido de ferro	Planície de inundação cortada por pequenos canais fluviais
Dicinodonte (<i>Endothiodon</i>)	Crânio parcialmente preservado com mandíbulas articuladas	Comprimento do crânio: 250	Articulado Compressão lateral, com dobramento da metade direita do crânio sob a metade esquerda	Siltito acinzentado-violáceo, ossos cobertos por camada de óxido de ferro	Fácies de sedimentos de suspensão associados a canais fluviais
Dicinodonte (UNIPAMPA PV0317P)	Crânio, mandíbulas e pós-crânio quase completos	Comprimento do crânio: 90	Crânio e mandíbula articulados, pós-crânio semi-articulado. Leve compressão dorso-ventral do crânio	Arenito fino rosa claro, ossos cobertos por camada de óxido de ferro	Flúvio-lacustre
Dinocefálio (<i>Pampaphoneus biccai</i>)	Crânio e mandíbulas quase completos	Comprimento do crânio: 320	Crânio e mandíbula articulados	Arenito fino acinzentado, ossos cobertos por camada de óxido de ferro	Flúvio-lacustre
Dinocefálio (UFRGS-PV-0487-P)	Mandíbula esquerda e elementos cranianos fragmentados, incluindo uma placa occipital	Comprimento da mandíbula: 150	Aparentemente desarticulados, mas acumulados em uma pequena camada Compressão lateral	Siltito acinzentado-violáceo, ossos cobertos por camada de óxido de ferro	Fácies de sedimentos de suspensão associados a canais fluviais

Dinocefálio (MCP-3838-PV; MCP-4266-PV; UFRGS-PV-0314- P; MCN-PV- 2351P)	Dentes	Diâmetro do menor dente: 6 Diâmetro do maior dente: 10	Isolados	Conglomerado	Lacustre com eventuais fluxos de alta energia
Dinocefálio (UFRGS PV-0249- T)	Fragmento ósseo contendo dentes nos alvéolos	Comprimento do fragmento: 32	Dentes articulados ao fragmento ósseo	Argilito/Siltito avermelhado	Lacustre com eventuais fluxos de alta energia

Tabela 1 – Resumo das características observadas em relação ao tamanho, tipo de preservação, grau de articulação, tipo de compressão, litologia e ambiente deposicional em que são encontrados os restos de terápsidos da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Brasil). Dados extraídos de Barberena *et al.*(1980), Langer (2000), Cisneros *et al.* (2008), Cisneros *et al.* (2012), Boos *et al.* (2013), Boos *et al.* (2015), Cisneros *et al.* (2015), Martinelli *et al.* (2016) e da presente tese.

6.2.2. Sistemática paleontológica

Therapsida Broom, 1905

Anomodontia Owen, 1860

Anomocephaloidea Cisneros *et al.*, 2011

Tiarajudens eccentricus Cisneros *et al.*, 2011

Figura 21



Figura 21 – Porção preservada do crânio do espécime UFRGS PV-0393-P (*Tiarajudens eccentricus*) em vista lateral esquerda. A escala mede 55 mm. Foto de Juan C. Cisneros.

Material: UFRGS PV-0393-P (porção esquerda de crânio com porção articular da mandíbula e elementos pós-cranianos)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Tiarajú (Barro Alto) no município de São Gabriel, RS.

Características diagnósticas: anomodonte basal de grande porte, com presas caniniformes do tipo “dente-de-sabre”, cobertas por uma fina camada de esmalte – cujo tamanho excede em 120% a altura do rostro na região anterior às órbitas e em 60% o comprimento do crânio e cujo formato, em seção transversal, é reniforme (lado côncavo voltado medialmente) – e dentes expandidos transversalmente no palato (localizados nos ossos ectopterigoide e pterigoide), com longas raízes e desgaste desigual (CISNEROS *et al.* 2011).

Observações: é distinguido do anomodonte basal *Anomocephalus africanus* (táxon que ocorre no Grupo Beaufort da África do Sul) pela presença de presas caniniformes na maxila (CISNEROS *et al.* 2015), o que pode indicar que os dois táxons representam morfótipos distintos de um mesmo gênero (como macho e fêmea). Entretanto, como apontado por Cisneros *et al.* (2015), não é possível testar esta hipótese no momento, visto que tanto *Tiarajudens* quanto *Anomocephalus* são conhecidos apenas por um espécime cada.

Anomodontia Owen, 1860

Dicynodontia Owen, 1860

Endothiodontia Owen, 1876

Endothiodon bathystoma Owen, 1876

Figura 22

Material: FURB PV-0226-P (crânio e mandíbula associados)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Serra do Cadeado (EFCP) entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, PR. Entrada sul do túnel 22 às margens da EFCP (BARBERENA;CORREIA;AUMOND, 1980).

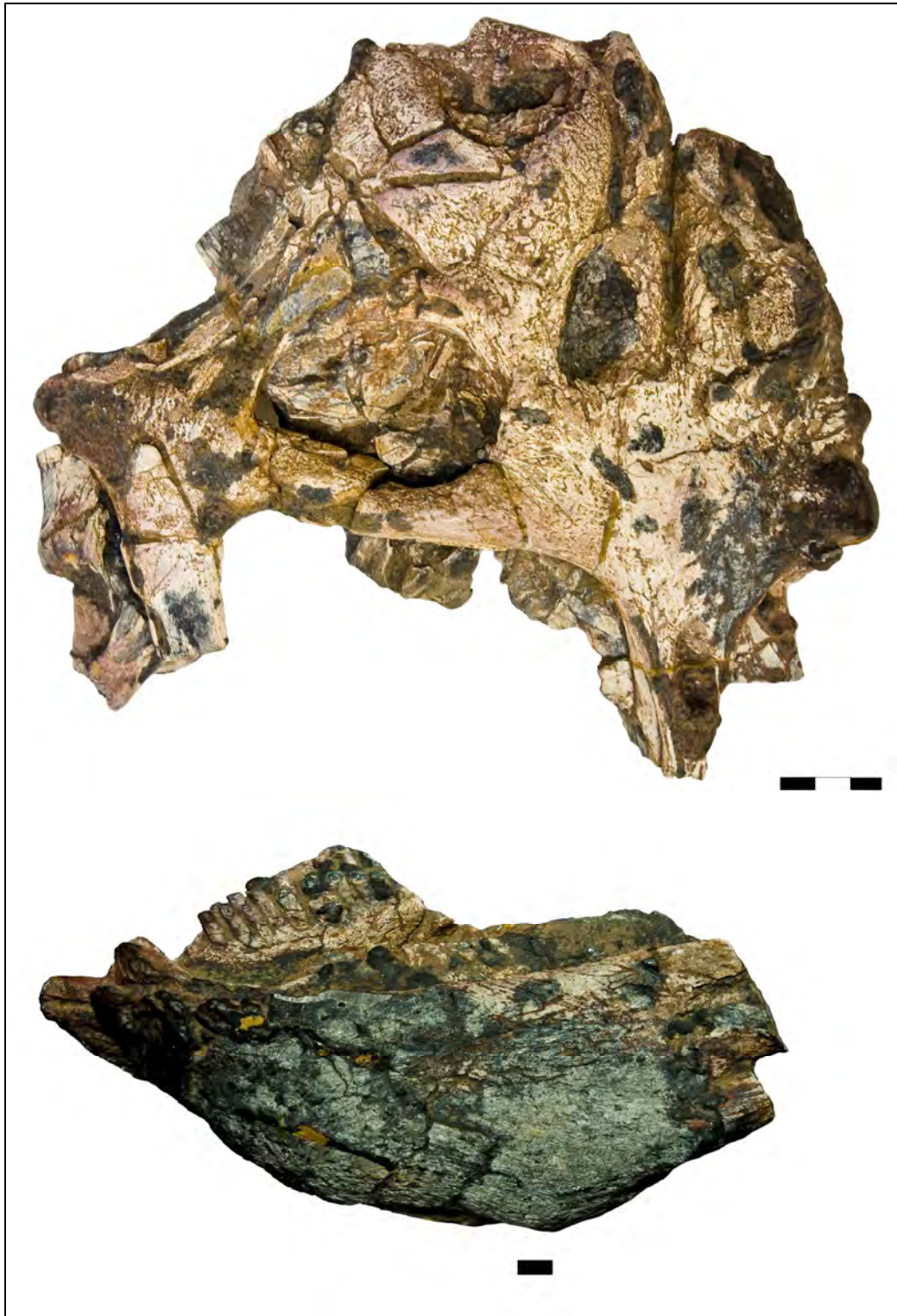


Figura 22 – Porção preservada do crânio em vista dorso-lateral e do ramo mandibular esquerdo do espécime FURB PV-0226-P (*Endothiodon bathystoma*) em vista lateral. A escala do crânio mede 30 mm e a da mandíbula 10 mm. Fotos da autoria de Guilherme Becker.

Características diagnósticas: o espécime é reconhecível como *Endothiodon bathystoma* devido à presença de forame pineal situado em uma bossa, protuberâncias em forma de bulbo localizadas na face antero-lateral dos dentários, bossa situada na margem ventral do jugal, sulco do dentário lateral à fileira de dentes na mandíbula, porção mais anterior da mandíbula em forma de bico curvo e pontiagudo e pelo grande número de dentes inseridos na superfície dorso-medial do dentário (BARBERENA; ARAÚJO, 1975; BOOS *et al.*, 2013; COX;ANGIELCZYK, 2015)

Observações: o táxon *Endothiodon* foi proposto e descrito formalmente por Richard Owen em 1876, com base em material coletado no Grupo Beaufort da África do Sul. Outros representantes do gênero foram descritos posteriormente para esta unidade, totalizando nove espécies. Cox (1964) propôs a primeira revisão taxonômica do gênero, mantendo apenas três espécies válidas: *E. bathystoma*, *E. uniseries* e *E. whaitsi*. Barberena e Araújo (1975) descreveram preliminarmente FURB PV-0226-P, identificando-o como pertencente ao gênero *Endothiodon* e comentaram sua aplicação bioestratigráfica para a Formação Rio do Rasto. Ray (2000) descreveu uma nova forma de pequeno porte que parece estar restrita à Índia, denominando-a *E. mahalanobisi*. Boos *et al.* (2013) descreveram em detalhe o espécime do Brasil e discutiram suas implicações bioestratigráficas. Recentemente, Cox e Angielczyk (2015) descreveram uma nova espécie para o gênero com base em exemplares da Tanzânia que possuem dentes caniniformes no maxilar, nomeando-a *E. tolani*. Estes autores também sinonimizaram *E. uniseries* e *E. whaitsi* com *E. bathystoma* (seguindo uma proposta pouco conhecida de BRINK 1983), de forma que, atualmente, as três espécies válidas de *Endothiodon* compreendem *E. bathystoma*, *E. mahalanobisi* e *E. tolani*. Em relação ao espécime FURB PV-0226-P, Boos *et al.* (2013) apontaram a afinidade desta forma com as espécies sul-africanas, mas devido à falta de caracteres diagnósticos claros para separar as espécies de *Endothiodon* conhecidas naquele momento (exceto por *E. mahalanobisi*), esses autores apenas o identificaram como *Endothiodon* sp. Cox e Angielczyk (2015) consideraram FURB PV-0226-P como *Endothiodon bathystoma*. A presente contribuição endossa esta proposta, mas ressalta que no espécime brasileiro não é possível confirmar a ausência de dentes caniniformes (característico de *E. tolani*) no maxilar devido à preservação incompleta desta estrutura.

Anomodontia Owen, 1860

Dicynodontia Owen, 1860

Bidentalía Owen, 1876

Dicynodontia gen. nov. et sp. nov.

Figura 23

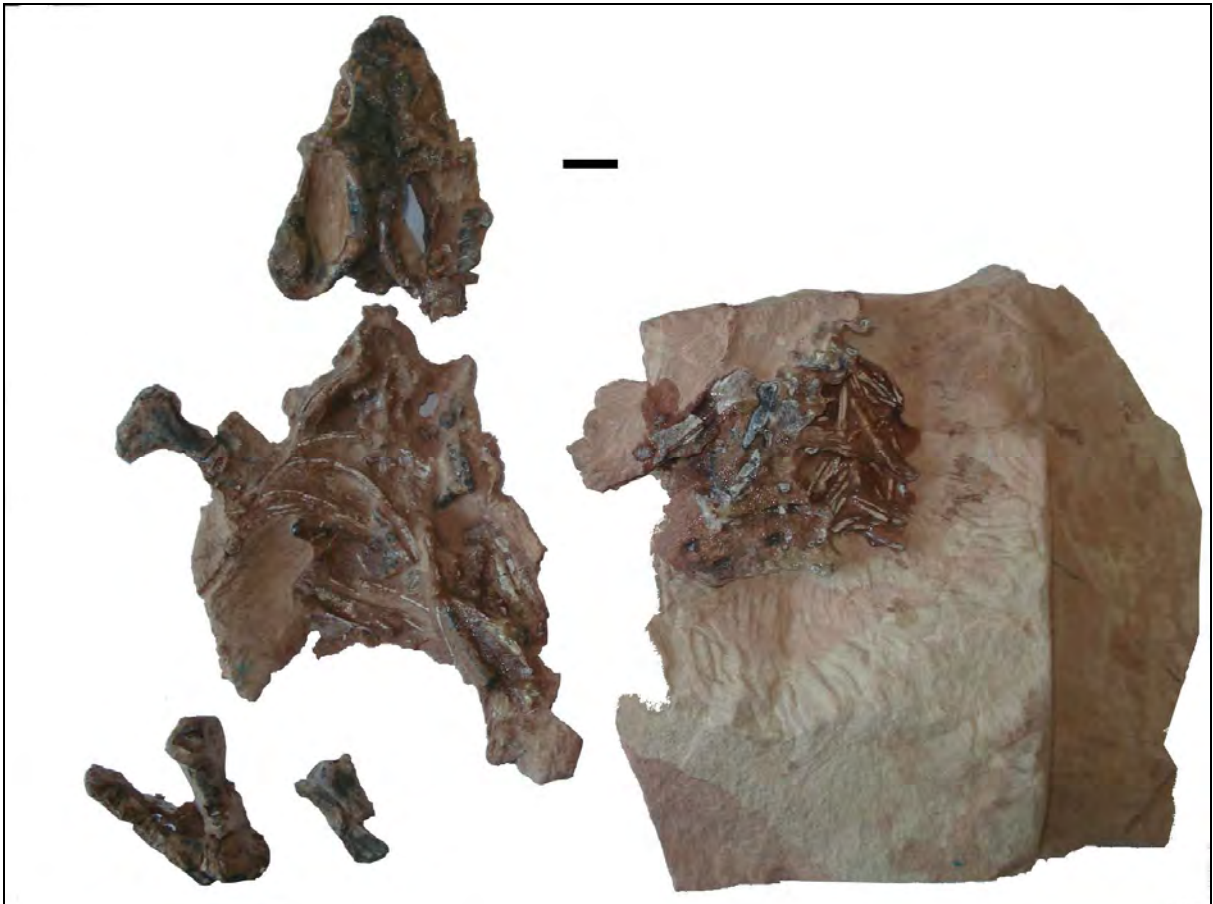


Figura 23 – Crânio e pós-crânio do espécime UNIPAMPA PV-0317-P (*Dicynodontia* gen. nov. e sp. nov.). O aspecto do crânio como apresentado no Artigo 2 desta tese reflete o estágio final de preparação. A escala mede 10 mm. Foto de Ana Luiza Ramos Ilha.

Material: UNIPAMPA PV-0317-P (crânio e mandíbula articulados e bem preservados, além de pós-crânio quase completo)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Boqueirão, município de São Gabriel, RS.

Características diagnósticas: UNIPAMPA PV-0317-P diferencia-se dos demais anomodontes encontrados na Formação Rio do Rasto e dos demais dicinodontes descritos até o momento pelo seguinte conjunto de características: cristas bem desenvolvidas (em norma ventral) a partir da placa mediana do pterigoide e ao longo dos ramos anteriores do pterigoide, ângulo marcado da porção posterior dos ramos do pterigoide, presença de bossa nasal confluyente com a pré-maxila, presença de crista mediana na pré-maxila, pós-orbitais estendendo-se até a porção posterior da fenestra temporal, anel ósseo margeando o forame pineal, barra intertemporal alongada, com exposição ampla dos parietais em vista dorsal na região do sulco mediano (*median groove*), fenestra mandibular estreita (*slit-like* = em forma de fenda), expansão lateral pouco desenvolvida do dentário formando a borda dorsal da fenestra mandibular, processo retro-articular bem desenvolvido e em forma de bulbo na mandíbula.

Observações¹³: Além das características supracitadas, UNIPAMPA PV-0317-P é notável pelo seu tamanho diminuto (crânio com cerca de 90 mm de comprimento) e pela presença de duas pequenas presas caniniformes de cada lado da mandíbula, deixando ainda sem resposta a questão referente ao estágio ontogenético do espécime (juvenil, sub-adulto ou adulto). Por outro lado, não se pode descartar a hipótese de este ser um exemplar adulto com presas pequenas (em um contexto de variação morfológica entre os indivíduos de uma mesma espécie, como no caso de *Diictodon*, abordado por Sullivan *et al.*, 2003).

Dinocephalia Seeley, 1894

Tapinocephalia Broom, 1923

Tapinocephalidae Lydekker, 1889

Tapinocephalidae gen. et sp. indet.

Figura 24

¹³ Este espécime já foi referido anteriormente (e apenas de forma preliminar) em Ilha e Dias-da-Silva (2010), Ilha *et al.* (2011) e Ilha (2013).



Figura 24 – Ramo mandibular esquerdo do espécime UFRGS PV-0487-P (Tapinocephalidae indeterminado) em vista lateral externa (acima) e vista lateral interna (abaixo). A escala mede 50 mm. Fotos da autoria de Luiz Flávio Lopes.

Material: UFRGS PV-0487-P (ramo mandibular esquerdo cuja região articular não se preservou e uma série de fragmentos cranianos mal preservados, entre eles uma placa occipital)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Serra do Cadeado (EFCP), entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, PR. Entrada sul do túnel 1V às margens da EFCP. Até o momento, o registro de dinocéfálios parece restrito a estratos de

idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a), sugerindo que esta deveria ser a idade das camadas da Formação Rio do Rasto aflorantes naquela região.

Características diagnósticas: UFRGS PV-0487-P recebeu a identificação de dinocefálio a partir das características observadas na porção preservada da mandíbula e incluem a presença de lâmina refletida do angular sem ornamentações ou cristas na face externa e com uma curvatura mais arredondada (em relação aos demais grupos de terápsidos) e a ausência de estruturas como processo coronoide bem desenvolvido, bico córneo e diastema (presentes em outros terápsidos). O espécime pode ser atribuído a um dinocefálio do clado Tapinocephalidae devido à ausência de um dente canino distintivo na mandíbula (inferido a partir da ausência de protuberâncias na superfície do dentário e da largura decrescente do sulco mandibular posicionado medialmente à fileira de dentes, na região posterior em que se localizariam os dentes incisiformes).

Observações: Tapinocephalidae é considerado o clado mais diverso (em termos taxonômicos) dentro de Tapinocephalia e compreende uma série de formas conhecidas por seu grande porte e pela paquiostose presente em vários ossos do crânio (BOONSTRA, 1969; ATAYMAN *et al.*, 2009). Contrariamente a este padrão esperado para um Tapinocephalidae, UFRGS PV-0487-P não apresenta paquiostose desenvolvida nos restos cranianos preservados e se configura em um animal de porte menor do que o esperado para o grupo. Entretanto, ao se comparar UFRGS PV-0487-P com outros espécimes menores de Tapinocephalidae (AMNH FARB 5550, SAM-PK-713, SAM-PK-3015, SAM-PK-11832) verificam-se as semelhanças em relação ao pouco ou nenhum desenvolvimento de paquiostose no crânio, levando a considerar a hipótese de que esta amostra de pequenos Tapinocephalidae compreende apenas indivíduos juvenis ou sub-adultos (BOOS *et al.*, 2015). Outra questão relacionada à identificação taxonômica mais inclusiva de UFRGS PV-0487-P refere-se à grande similaridade morfológica da mandíbula do exemplar brasileiro com a mandíbula do Tapinocephalidae sul-africano *Moschognathus whaitsi*, conhecido até o momento apenas pelo seu holótipo (AMNH FARB 5602). Boonstra (1969) sinonimizou *Moschognathus* com *Moschops*, conhecido por mais espécimes (incluindo espécimes juvenis) e este tratamento do táxon foi seguido em trabalhos subsequentes (ex: KING, 1988; ATAYMAN *et al.*, 2009), exceto por Kammerer (2009) que tratou os dois gêneros como distintos.

Dinocephalia Seeley, 1894
 Tapinocephalia Broom, 1923
 Titanosuchidae Broom, 1903
 Titanosuchidae gen. et sp. indet.

Figura 25



Figura 25 – Espécime MCP 3838-PV, dente isolado de dinocéfálio Titanosuchidae. Vistas labial (à esquerda), lateral (ao centro) e lingual (à direita). A escala mede 20 mm. Montagem a partir de fotos de Marco Brandalise Andrade.

Material: MCP 3838-PV (dente incisiforme isolado)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Fagundes, município de São Gabriel, RS. Até o momento, o registro de dinocéfálios parece restrito a estratos de idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a) e portanto, consideramos que este espécime foi coletado em um nível deste intervalo temporal para a Formação Rio do Rasto.

Características diagnósticas: o exemplar MCP 3838-PV possui a típica morfologia *talon-and-heel* dos dentes de dinocéfálios claramente preservada. Boonstra (1962) apontou a presença de cúspides (*talon*) perfurantes e mais altas (em relação aos demais grupos de dinocéfálios) nos incisiformes como características dos representantes de Titanosuchidae.

Observações: MCP 3838-PV foi atribuído à Titanosuchidae (*sensu* KING, 1988) por Langer (2000) e mencionado por Kammerer (2009) como um espécime

correspondente a um Tapinocephalidae, sem fornecer mais detalhes. Por comparação com outros exemplares de Titanosuchidae discutidos em Boonstra (1962), é mais plausível a identificação deste exemplar como pertencente a Titanosuchidae.

Dinocephalia Seeley, 1894

Anteosauria Hopson e Barghusen, 1986

Anteosauridae Boonstra, 1954

Syodontinae Ivakhnenko, 1994

Pampaphoneus biccai Cisneros *et al.* 2012

Figura 26



Figura 26 – Crânio do espécime UFRGS PV-0386-P (*Pampaphoneus biccai*) em vista lateral direita. A escala mede 100 mm. Montagem a partir de foto de Juan C. Cisneros.

Material: UFRGS PV-0386-P

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Boqueirão, município de São Gabriel, RS. Até o momento, o registro de dinocefálios parece restrito a estratos de idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a) e portanto, consideramos que o espécime foi coletado nos níveis deste intervalo temporal para a Formação Rio do Rasto.

Características diagnósticas: anteosaurídeo de médio porte que exhibe paquiostose moderada nos ossos do crânio; presença de quatro dentes na pré-maxila, presença de processo esquamosal-jugal estendendo-se além da margem mais anterior da fenestra temporal e presença de uma bossa com formato elíptico no osso angular da mandíbula. Além disso, o gênero pode ser ainda caracterizado pela presença de bossas nos pós-orbitais e pelos caninos recurvados de forma acentuada (CISNEROS *et al.*, 2012).

Observações: o holótipo de *Pampaphoneus biccai* foi preliminarmente descrito e analisado filogeneticamente por Cisneros *et al.* (2012) que o posicionaram como o membro mais basal de Syodontinae (um subclado de Anteosauridae, composto também pelos táxons *Notosyodon*, *Syodon* e *Australosyodon*). Esta posição é bastante interessante para a história biogeográfica de Syodontinae, visto que anteriormente o grupo era registrado apenas na África do Sul, Cazaquistão e Rússia (KAMMERER, 2011). Chamamos atenção para os caracteres citados em Cisneros *et al.* (2012) que distinguem *Pampaphoneus biccai* de *Syodon biarmicum*: maior tamanho corpóreo, rostro mais robusto, espessamento dos pós-orbitais e presença de cristas bem desenvolvidas que se estendem da bossa pineal à margem da órbita. Tais caracteres têm o potencial de serem influenciados pela ontogenia, como no caso dos dinocefálios Tapinocephalidae, discutido no Artigo 2 desta tese: quanto maior o espécime, mais desenvolvidas são as estruturas ligadas à paquiostose (bossas, cristas, espessamentos) e portanto, mais maduro é o indivíduo. Entretanto, seria prematuro sugerir que *Pampaphoneus* é um indivíduo adulto de *Syodon*, visto que uma descrição mais detalhada do primeiro é necessária, bem como a coleta de mais exemplares.

Dinocephalia Seeley, 1894

Anteosauria Hopson e Barghusen, 1986

Anteosauridae Boonstra, 1954

Anteosauridae indet.

Material: UFRGS PV-0314-P (dente incisivo incompleto); UFRGS PV-0249-T (fragmento ósseo contendo quatro dentes relativamente bem preservados)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Fagundes, município de São Gabriel, RS. Até o momento, o registro de dinocefálios parece restrito a estratos de idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a) e portanto, consideramos que o espécime foi coletado em um nível deste intervalo temporal para a Formação Rio do Rasto.

Características diagnósticas: UFRGS PV-0314-P é um dente incisivo com a típica morfologia *talon-and-heel* dos dinocefálios e apresenta desgaste compatível com uma oclusão interdigitada entre os dentes superiores e inferiores (LANGER, 2000). De acordo com Kammerer (2011), o dente mais bem conservado de UFRGS-PV-0249-T (aquele com coroa preservada) exibe uma base extremamente bulbosa e uma ponta em forma de cone, além de quilhas serrilhadas.

Observações: o espécime UFRGS-PV-0314-P foi classificado por Langer (2000) como referente ao táxon Anteosauridae (*sensu* KING, 1988, ou seja, incluindo Anteosauridae e Titanosuchidae). Kammerer (2009) considerou o “lingual heel” muito pequeno para ser atribuído a Titanosuchidae e sugeriu a possibilidade do espécime representar um dente gasto de Anteosauridae (identificação utilizada aqui). Já o exemplar UFRGS-PV-0249-T foi identificado por Langer (2000) como pertencendo à Anteosauridae (*sensu* HOPSON; BARGHUSEN, 1986) dentro da subfamília Brithopodinae (*sensu* KING 1988, ou seja, englobando todos os Anteosauria que não eram do gênero *Anteosaurus*). Brithopodidae foi um táxon criado por Efremov (1954) para abrigar os gêneros russos *Brithopus*, *Syodon* e *Titanophoneus*. *Brithopus* é um gênero descrito com base em materiais pós-cranianos diversos e muito fragmentários que muitas vezes não representam sequer restos de Anteosauridae (KAMMERER 2009). Tendo em vista essa problemática, Hopson e Barghusen (1986) já haviam desaconselhado o uso do nome Brithopodidae (e conseqüentemente de Brithopodinae, Brithopidae e Brithopia), mas é a revisão de Anteosauria realizada por Kammerer (2011) que tratou *Brithopus* definitivamente como *nomina dubia*. Kammerer (2009, 2011) sugeriu que UFRGS-PV-0249-T é um fragmento de dentário que poderia pertencer a *Anteosaurus* ou mesmo *Titanophoneus* devido à morfologia do dente com coroa preservada, mas por fim considerou o espécime como Anteosauridae indeterminado.

Dinocephalia Seeley, 1894

Dinocephalia indet.

Figura 27



Figura 27 – Materiais que compõem o espécime MCP 4266-PV (*Dinocephalia* indeterminado), incluindo uma lâmina histológica de um dente (no alto à direita e no detalhe), matriz (abaixo, à esquerda) e fragmento de dente (abaixo, à direita). A escala dos materiais mede 30 mm, enquanto a escala do dente em detalhe mede 10 mm. Montagem a partir de fotos de Marco Brandalise Andrade.

Material: MCP 4266-PV (fragmento de dente incisiforme, acompanhado de uma lâmina histológica contendo corte transversal de um fragmento de dente, atribuído ao mesmo espécime).

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Fagundes, município de São Gabriel, RS. Até o momento, o registro de dinocefálios parece restrito a estratos de idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a) e portanto, consideramos que este espécime foi coletado em um nível deste intervalo temporal para a Formação Rio do Rasto.

Características diagnósticas: a porção preservada de MCP 4266-PV mede pouco mais de 30 mm de comprimento, sendo maior do que os dentes apresentados em Langer (2000) e parece comprimida lateralmente. A matriz da qual o espécime foi retirado ainda preserva os contornos de um dente do tipo *talon-and-heel*.

Observações: apesar de coletado no mesmo sítio dos dentes descritos em Langer (2000), este exemplar não faz parte da amostra publicada por este autor, visto que a

coleta de MCP 4266-PV ocorreu em novembro de 2001 (de acordo com registros da Coleção de Paleontologia do Museu de Ciência e Tecnologia da PUC-RS). Dessa forma, este espécime nunca foi figurado ou descrito em uma publicação, mas apenas mencionado em Kammerer (2009) e em Boos *et al.* (2015). Ambos os trabalhos consideraram MCP 4266-PV como integrante de Tapinocephalidae, classificação que não pôde ser verificada aqui, devido à incompletude do espécime. Supõe-se que o material foi seccionado para a lâmina que o acompanha, mas nada consta nos registros da coleção em que este se encontra depositado.

Dinocephalia Seeley, 1894

Dinocephalia indet.

Material: MCN PV-2351-P (dente isolado parcialmente preservado)

Localidade e horizonte: Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano), localidade de Fazenda Fagundes, município de São Gabriel, RS. Até o momento, o registro de dinocefálios parece restrito a estratos de idade guadalupiana (DAY *et al.*, 2015a) e portanto, consideramos que o espécime foi coletado em um nível deste intervalo temporal para a Formação Rio do Rasto.

Características diagnósticas: dente que apresenta discretamente a morfologia *talon-and-heel* típica dos dinocefálios (LANGER, 2000).

Observações: é o menor dente da amostra de Langer (2000).

6.2.3. Aplicações bioestratigráficas

A bioestratigrafia global padrão para o intervalo Guadalupiano-Lopingiano está inteiramente baseada nos terápsidos encontrados no Grupo Beaufort da Bacia do Karoo na África do Sul (que dão nome às sucessivas biozonas (**Figura 28**), com a contribuição adicional de táxons correlacionados encontrados na Plataforma Russa no Leste Europeu. Não é objetivo da presente tese revisar exhaustivamente todos os dados referentes aos terápsidos desses dois depósitos e suas aplicações regionais e globais, mas para que se possa compreender as discussões levantadas a seguir, apresentamos as **Figuras 28 e 29** que trazem um resumo do conhecimento atual em relação à calibração dessas biozonas com a Carta Estratigráfica Global, bem como a amplitude estratigráfica de alguns táxons citados ao longo do texto.

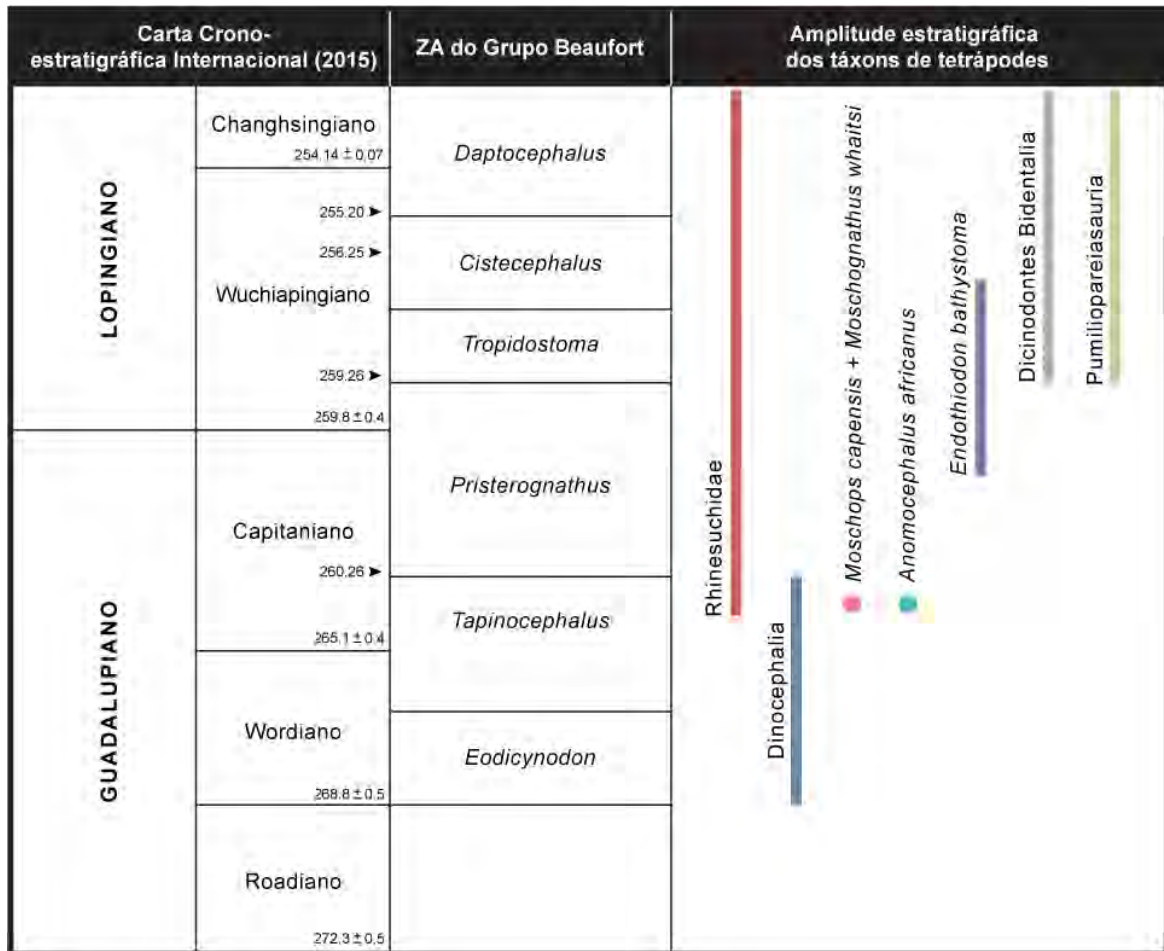


Figura 28 – Amplitude estratigráfica de alguns táxons de tetrápodes que ocorrem no Grupo Beaufort (Bacia do Karoo, África do Sul). Os mesmos táxons (ou estreitamente relacionados) ocorrem na Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Brasil). As barras sólidas indicam que a ocorrência do táxon é conhecida a partir de vários espécimes, enquanto os círculos representam táxons cuja ocorrência é conhecida a partir de um ou poucos espécimes. Os números seguidos de setas indicam as datações absolutas conhecidas para alguns intervalos das Zonas de Assembleia (ZA) de *Pristerognathus*, *Tropidostoma* e *Cistecephalus*, de forma que não é possível no momento calibrar o topo da ZA de *Eodicynodon* e a base da ZA de *Tapinocephalus* com a Carta Cronoestratigráfica Internacional. Rhinesuchidae é um grupo de anfíbios temnospôndilos, representados no Brasil por *Australerpeton cosgriffi* e pela forma de rosto curto da Serra do Cadeado (ELTINK *et al.*, 2015). *Pumiliopareiasauria* é um clado de pareiasaurídeos formado pelos táxons *Nanoparia*, *Provelosaurus* (ocorrente na Formação Rio do Rasto), *Anthodon* e *Pumiliopareia*. Dados de: Rubidge (1995), Damiani (2004), Rubidge (2005), Rubidge

et al. (2013), Day et al. (2015b), International Commission on Stratigraphy (2015) e Viglietti et al. (2016).

ICC (2015)		RRS		ZA de tetrápodes		Amplitude estratigráfica dos táxons de tetrápodes	
LOPINGIANO	Changhsingiano	TATARIANO	Vyatkiano	<i>Archosaurus rossicus</i>		Archosauromorpha	
				<i>Scutosaurus karpinskii</i>	Cp		
	Jm						
	Wuchiap.		Severodviniano	<i>Proelginia permiana</i>	Cl		
Cd							
GUADALUPIANO	Ca.	BIARMIANO	Urzhumiano	<i>Deltavjatia vjatkensis</i>		Syodontinae	
				Wordiano	<i>Ulemosaurus svijagensis</i>		
	Roadiano		<i>Estemmenosuchus uralensis</i>				
			Kung.	Kazaniano	<i>Parabradysaurus silantjevi</i>		
CISUR.	Sheshmiano						

Figura 29 – Amplitude estratigráfica de alguns táxons de tetrápodes que ocorrem na Plataforma Russa. Os mesmos táxons (ou estreitamente relacionados) ocorrem na Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Brasil). A barra sólida indica que a ocorrência do táxon é conhecida a partir de vários espécimes, enquanto a linha pontilhada representa táxons cuja ocorrência é conhecida a partir de um ou poucos espécimes. O clado Syodontinae inclui os seguintes táxons: *Syodon biarmicum*, *Notosyodon gusevi* (ambos da Plataforma Russa) e *Australosyodon nyaphuli* do Grupo Beaufort. Até o momento, as correlações entre a Carta Cronoestratigráfica Internacional (ICC) e a Carta Estratigráfica Regional da Rússia (RRS) são tentativas e não são baseadas em datações absolutas. Abreviaturas: Ca, Capitaniano; Cd,

Chroniosaurus dongusensis; CISUR., CISURALIANO; CI, *Chroniosaurus levis*; Cp, *Chroniosuchus paradoxus*; Jm, *Jarilinus mirabilis*; Kung., Kunguriano; ZA, Zona de Assembleia. Dados de: Golubev (2005) e referências citadas por esse autor, acrescidos das atualizações de International Commission on Stratigraphy (2015), Sennikov e Golubev (2006) e Kammerer (2011).

As primeiras tentativas de correlação bioestratigráfica da Formação Rio do Rasto com base em terápsidos foram realizadas durante os anos 70, com o estudo preliminar do dicinodonte *Endothiodon* (BARBERENA; ARAÚJO, 1975), proveniente da Serra do Cadeado. Com base neste material, foi proposta uma correlação direta com algumas das biozonas do Grupo Beaufort na África do Sul, de acordo com a amplitude estratigráfica conhecida para *Endothiodon* na África do Sul. Paralelamente, outros tetrápodes fósseis foram coletados e descritos para a Formação Rio do Rasto nas décadas de 70, 80 e 90 (BARBERENA; DAEMON, 1974; ARAÚJO, 1985; BARBERENA, 1998; BARBERENA; DIAS, 1998), levando à proposição de agrupar os achados dessa formação em Faunas Locais de tetrápodes (Barberena *et al.*, 1985b) correlacionáveis aos níveis atualmente equivalentes às ZAs de *Tropidostoma*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* (**Figura 30**). Langer (2000) revisitou a idade das faunas de tetrápodes da Formação Rio do Rasto e descreveu a primeira ocorrência do grupo Dinocephalia na América do Sul, a partir de dentes coletados da localidade de Posto Queimado (= Fazenda Fagundes, ponto 5 da **Figura 7**). Com base nessa ocorrência, o autor propôs correlação da fauna da localidade de Posto Queimado com as ZAs de *Eodicynodon* e *Tapinocephalus* e com as Associações Faunísticas (AF) de Ocher e Isheevov na Plataforma Russa, sugerindo que a fauna de Posto Queimado compreendia o período entre o Kazaniano tardio e o início do Tatariano (Mesopermiano) (**Figura 30**).

A partir de 2005, novos trabalhos têm sido publicados sobre os terápsidos e outros tetrápodes da Formação Rio do Rasto, especialmente descrições de novos materiais, incluindo espécimes de pareiassaurídeos (CISNEROS *et al.*, 2005), dinocefálios (CISNEROS *et al.*, 2012; BOOS *et al.*, 2015), anomodontes (CISNEROS *et al.* 2011; Artigo 2 desta tese), um diápsido Archosauromorpha (MARTINELLI *et al.*, 2016) e icnofósseis (SILVA *et al.*, 2012), além de novas proposições de correlações bioestratigráficas (CISNEROS *et al.*, 2005; LANGER *et al.*, 2009; DIAS-DA-SILVA, 2012). A **Figura 30** sumariza as correlações sugeridas por esses autores. Os critérios utilizados por estes trabalhos para correlacionar as unidades do

Brasil, Rússia e África do Sul apoiavam-se principalmente na premissa de que todos os táxons da Formação Rio do Rasto, independente da localidade onde foram encontrados, representavam uma associação faunística única e contemporânea.

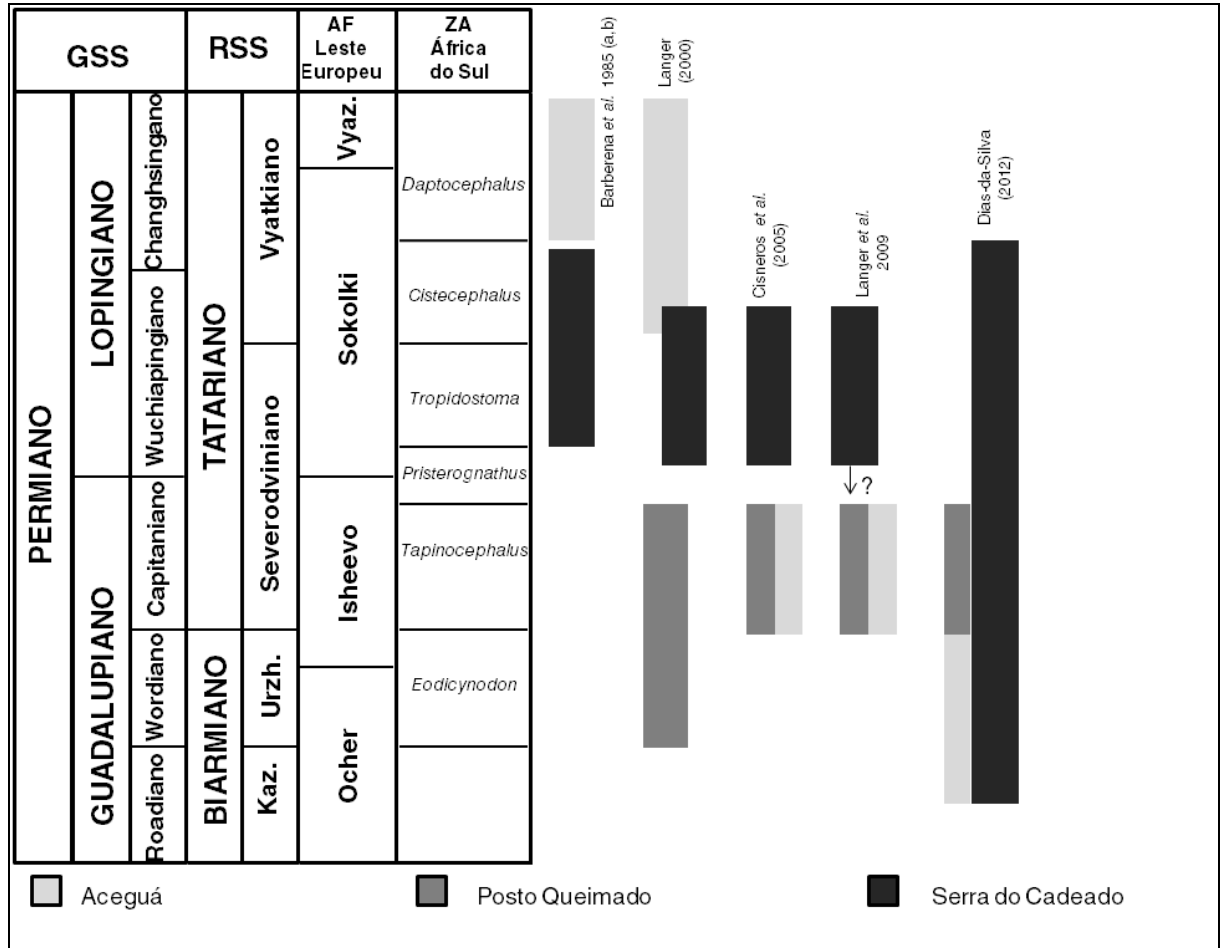


Figura 30 – Estimativas de idades e correlações bioestratigráficas propostas para algumas localidades da Formação Rio do Rasto de acordo com diferentes autores. Modificado de Boos *et al.* (2013). Abreviaturas: AF, Associação Faunística; GSS, Carta Estratigráfica Global; Kaz, Kazaniano; RSS, Carta Estratigráfica Regional da Rússia; Urzh, Urzhumiano; Vyaz., Vyazniki; ZA, Zona de Assembleia. Note que as correlações foram propostas antes da disponibilidade de dados de datações absolutas para o Grupo Beaufort.

Até o presente, os terápsidos representam os tetrápodes fósseis mais importantes da Formação Rio do Rasto sob o ponto de vista bioestratigráfico, pois alguns táxons que ocorrem nesta formação tem uma curta duração temporal, como *Dinocephalia* do Guadalupiano (RUBIDGE, 2005; DAY *et al.*, 2015a), e/ou são

correlacionáveis diretamente com outros táxons no Grupo Beaufort da Bacia do Karoo (África do Sul), em níveis mais inclusivos, como são os casos de Anomocephaloidea (que inclui *Tiarajudens eccentricus* e o anomodonte basal sul-africano *Anomocephalus africanus*) e de *Endothiodon bathystoma* (CISNEROS *et al.*, 2011; BOOS *et al.*, 2013; CISNEROS *et al.*, 2015; COX; ANGIELCZYK, 2015). Sob este ponto de vista, poderia se utilizar o dicinodonte descrito no Artigo 2 (UNIPAMPA PV-0317-P) em correlações bioestratigráficas globais, tomando os dados do Grupo Beaufort para comparação, onde o grupo Bidentalia (do qual UNIPAMPA PV-0317-P faz parte) é registrado apenas a partir da ZA de *Tropidostoma*, no Lopingiano (**Figura 28**; RUBIDGE 2005). Entretanto, as formas encontradas ali já são mais especializadas do que o espécime brasileiro. UNIPAMPA PV-0317-P representa o membro mais basal de Bidentalia conhecido até o momento (vide Artigo 2), cuja coleta ocorreu em um afloramento de onde são conhecidos um dinocefálio (CISNEROS *et al.*, 2012) e um anfíbio temnospôndilo ainda não descrito formalmente, mas identificado como pertencendo a um gênero russo do Guadalupiano (Sérgio Dias da Silva 2015, comunicação pessoal), reforçando a possibilidade deste sítio conter horizontes com tetrápodes guadalupianos. Poderia se supor que o fato de não encontrarmos representantes de Bidentalia no Guadalupiano do Grupo Beaufort seja um tendenciamento de coleta, porém, é difícil sustentar esta hipótese em face do grande esforço de coleta realizado nos estratos dessa idade ao longo dos anos (ex: NICOLAS; RUBIDGE, 2010) e recentemente (DAY, 2013). Na Plataforma Russa, o representante mais antigo de Bidentalia conhecido é *Australobarbarus* da AF de Kotelnich (correlacionável à biozona de *Deltavjatia vjatkensis* de Golubev 2005 na **Figura 29**), do Tatariano Superior (topo do Guadalupiano/base do Lopingiano; KURKIN 2010), táxon-irmão de *Tropidostoma* e uma forma relativamente mais especializada dentro de Bidentalia (KAMMERER *et al.*, 2011) – ao menos em comparação com UNIPAMPA PV-0317-P. Em outros depósitos permianos com dicinodontes, representantes do sub-clado Bidentalia aparecem apenas a partir do Lopingiano (ex: ANGIELCZYK *et al.*, 2014b). De posse desses dados, sugere-se cautela ao utilizar UNIPAMPA PV-0317-P como marcador bioestratigráfico até que se conheça mais acerca da história inicial de Bidentalia; mas como apontado no Artigo 2 desta tese, é provável que a origem deste sub-clado tenha ocorrido fora da África do Sul.

Em relação à questão da contemporaneidade dos terápsidos fósseis (e outros tetrápodes) da Formação Rio do Rasto, ainda não há um conjunto suficiente de

evidências para embasar a hipótese de que exista uma única assembleia faunística contemporânea para esta formação, visto que não são conhecidos os níveis estratigráficos exatos de onde os materiais são procedentes dentro da Formação Rio do Rasto. Somado a isso, nunca foram encontrados todos estes fósseis juntos numa mesma localidade. Levando esses dados em conta, o Artigo 1 desta tese propôs o abandono do termo “Fauna Local” para as localidades fossilíferas da Formação Rio do Rasto contendo tetrápodes.

Existem poucos dados absolutos em relação à idade dos estratos que compõem a Formação Rio do Rasto, (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 2011; Artigo 3 desta tese). Portanto, a idade desta unidade tem sido determinada por comparação com outros depósitos em que fósseis similares ocorrem e para os quais datações absolutas são conhecidas (HOLZ *et al.*, 2010). Fósseis utilizados como ferramentas nesta situação incluem principalmente invertebrados, mas também alguns vertebrados, por tratar-se de um depósito continental. A pesquisa desenvolvida ao longo desta tese demonstrou, por exemplo, que parte da localidade Serra do Cadeado (EFCP) da Formação Rio do Rasto possui estratos guadalupianos (BOOS *et al.*, 2015) devido à presença de restos de um dinocefálio (DAY *et al.*, 2015a). Até então, a presença isolada de *Endothiodon* indicava para esta localidade uma idade lopingiana (BARBERENA *et al.*, 1985a; LANGER, 2000; CISNEROS *et al.*, 2005; **Figura 30**). Em suma, os estratos da Formação Rio do Rasto em que dinocefálios foram coletados devem corresponder, com um alto grau de confiabilidade, a níveis de idade guadalupiana, cujas correlações são restringidas aos níveis contendo dinocefálios nas ZAs mais basais (*Eodicynodon* e *Tapinocephalus*) do Grupo Beaufort da África do Sul. Isto é coerente, em certa medida, com a única datação absoluta associada a restos de tetrápodes (do pareiassaurídeo *Provelosaurus*), em níveis de bentonita aflorantes na localidade de Aceguá 1, indicando a idade de 264.9 ± 2.5 milhões de anos (Capitaniano; Norberto Dani 2016, comunicação pessoal), ou seja, correlacionando os estratos de Aceguá 1 no mínimo com a ZA de *Tapinocephalus* (**Figura 28 e Figura 31**). É importante notar que em Aceguá 1 não foram encontrados até o momento restos de dinocefálios (e de nenhum outro terápsido), mas que na localidade de Fazenda Fagundes (anteriormente denominada de Posto Queimado) já foi reportada tanto a presença de *P. americanus* quanto de dinocefálios (CISNEROS *et al.*, 2005). Entretanto, não é possível determinar no momento se ambos ocorrem nos mesmo níveis.

Em relação à Plataforma Russa, apesar de existir alguma similaridade entre os táxons desta e da Bacia do Paraná, há uma série de obstáculos dificultando uma correlação mais confiável entre as duas unidades, especialmente pela forma como a estratigrafia foi abordada durante muito tempo na Rússia, tornando-a distante da abordagem “ocidental”, que separa as unidades litoestratigráficas daquelas cronoestratigráficas. Somado a isso, existe uma profusão de divisões regionais no Leste Europeu, que dificultam ainda mais a correlação com a escala global (**Figura 32**; ver discussões em MENNING *et al.*, 2006; LOZOVSKY *et al.*, 2009; RUBAN, 2009; HENDERSON *et al.*, 2012). Do ponto de vista taxonômico, a questão passa pela manutenção de táxons descritos com base em materiais muito fragmentários (BATTAIL, 2000; BATTAIL; SURKOV, 2000) ou baseados em variações morfológicas não significativas (LEE, 2000).

Apesar das limitações oferecidas pelas correlações bioestratigráficas com base em tetrápodes (em especial os terápsidos), estas ainda possuem algum valor dentro do contexto da Formação Rio do Rasto, como nos exemplos discutidos ao longo desta seção. Entretanto, apenas o tempo e a prospecção controlada desses e outros fósseis nesta formação (preferencialmente associada a datações absolutas) indicarão se é possível formar um arcabouço bioestratigráfico robusto, idealmente no formato de biozonas, como no Permo-Triássico do Grupo Beaufort (RUBIDGE, 1995) e mesmo como as biozonas triássicas da Supersequência Santa Maria (BARBERENA, 1977; ZERFASS *et al.*, 2011; HORN *et al.*, 2014). A **Figura 31** sumariza as correlações bioestratigráficas para as localidades contendo tetrápodes na Formação Rio do Rasto em seu estágio atual de conhecimento. Para uma descrição detalhada de que táxons foram utilizados para essas correlações e qual a amplitude estratigráfica deles, além de uma discussão sobre o potencial e o problema em relação ao uso de cada táxon, recomenda-se a leitura do Artigo 3 desta tese.

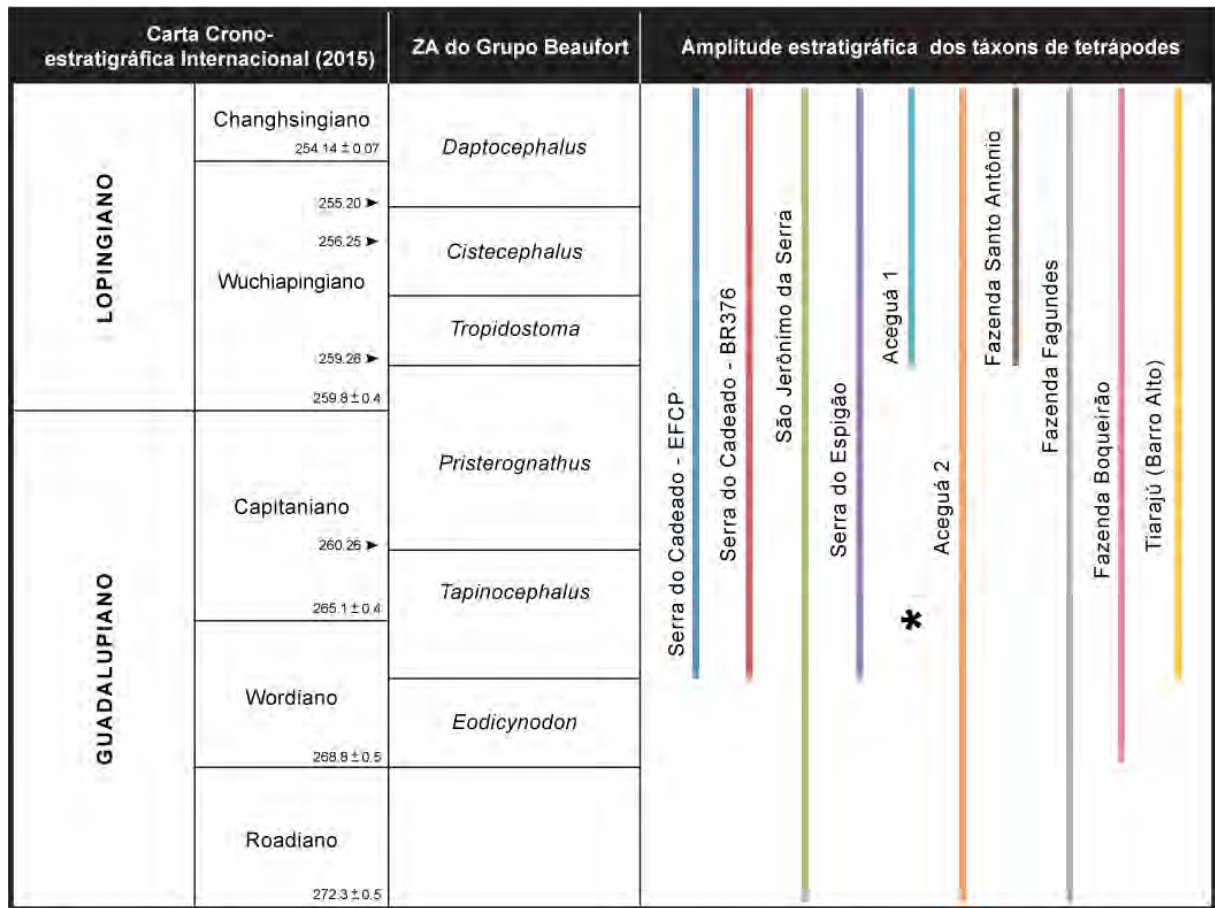




Figura 31 – Estimativas de idade e correlações estratigráficas propostas para as localidades contendo tetrápodes fósseis da Formação Rio do Rasto, apontadas na Figura 7. Dados das Zonas de Assembleia (ZA) do Grupo Beaufort na África do Sul retirados de Rubidge (2005), Rubidge *et al.* (2013), Day *et al.* (2015b) and Viglietti *et al.* (2016). O asterisco indica a datação absoluta para a localidade de Aceguá 1, abaixo do nível em que ocorre o pareiaçu *Provelosaurus americanus* (264.9 ± 2.5 My). A localidade de Fazenda Santo Antônio não está descrita no Artigo 3, mas seu conteúdo fossilífero em termos de tetrápodes, limita-se a *P. americanus*. (CISNEROS; DENTZIEN-DIAS, 2008).

Ma	Cronoestratigrafia Global			Unidades Regionais Plataforma Russa		
	Período	Época	Idade/Estágio	SPR	EPR	OER
253	Permiano	Lopingiano	Changhsingiano			
254			Wuchiapingiano			
255						
256						
257						
258						Vyatkiiano
259						
260		Guadalupiano	Capitaniano	Tatariano	Tatariano	Severodviniano
261						
262						
263						
264						
265						
266						
267			Wordiano			Urzhumiano
268						
269						Povolzhiano
270			Roadiano	Biarmiano	Kazaniiano	Sokiano
271						
272						
273						
274					Ufimiano	Ireniano
275						
276			Kunguriano		Kunguriano	Filippoviano
277						Saraniniano
278						
279						
280						Sarginiano
281						
282						
283						
284						
285			Artinskiano		Artinskiano	Irgiriano
286						Burtseviano
287						
288						
289						
290						
291						Sterlitamakiano
292						
293			Sakmariiano		Sakmariiano	Tastubiano
294						
295						
296						Shikhaniano
297			Asseliano		Asseliano	Uskalykiano
298						Sjuraniano

Figura 32 – O período/sistema Permiano e suas subdivisões globais e regionais na Plataforma Russa. Abreviaturas: EPR, Estágios Plataforma Russa; Ma, milhões de anos; OER, Outros Estágios Regionais da Plataforma Russa; SPR, Séries da Plataforma Russa. Tabela gerada com os dados disponíveis no programa Time Scale Creator 6.1.2.

7. CONCLUSÕES

Como resultado da pesquisa realizada ao longo do doutorado da autora, originaram-se três manuscritos que compõem o corpo principal dessa tese e os resumos apresentados em eventos científicos. A partir deste material e do exposto ao longo do texto referente ao estado da arte, as principais conclusões são sumarizadas a seguir:

1. O espécime UFRGS-PV-0487-P corresponde a um dinocefálio, com base na morfologia da porção mandibular preservada (pela lâmina refletida do angular sem ornamentações na face externa e pela ausência de estruturas do tipo diastema, processo coronóide e bico córneo, presentes nos demais grupos de terápsidos). Os fragmentos cranianos preservados do espécime apresentam pequeno desenvolvimento de paquiostose, uma feição comum nos grupos Anteosauridae e Tapinocephalidae dentro de Dinocephalia. Entretanto, UFRGS-PV-0487-P não demonstra evidências de ter possuído grandes dentes caninos, como os de Anteosauridae. Além disso, a morfologia do ramo mandibular do espécime brasileiro é condizente com a de outros Tapinocephalidae (como de *Moschognathus whaitsi* e *Moschops capensis*) e seu porte e paquiostose pouco desenvolvida podem ser indicativos de um espécime juvenil ou sub-adulto deste grupo. Com os dados disponíveis neste momento só é possível identificar UFRGS-PV-0487-P como um membro indeterminado de Tapinocephalidae.
2. A taxonomia de Tapinocephalidae carece de revisão, como apontado no Artigo 1 desta tese e por outros estudos (ex: BOONSTRA, 1969; KAMMERER, 2009; GÜVEN *et al.*, 2013), de maneira a esclarecer as relações entre os diferentes gêneros, que podem ter sido descritos com base em variações morfológicas não significativas, refletindo muitas vezes diferentes estágios ontogenéticos de um mesmo morfótipo. Além disso, é necessário testar filogeneticamente algumas hipóteses de parentesco dentro de Tapinocephalidae (ex: se o táxon da Rússia *Ulemosaurus* forma ou não um agrupamento distinto dos demais Tapinocephalidae), visto que o grupo nunca foi incluído em uma análise desse tipo (com exceção de uma análise bastante preliminar de Rubidge e Van Den Heever 1997).

3. O espécime UNIPAMPA PV-0317-P corresponde a um novo gênero e espécie de dicinodonte (anomodonte derivado), baseado no seguinte conjunto de características: cristas bem desenvolvidas (em norma ventral) a partir da placa mediana do pterigoide e ao longo dos ramos anteriores do pterigoide, ângulo marcado da porção posterior dos ramos do pterigoide, presença de bossa nasal confluyente com a pré-maxila, presença de crista mediana na pré-maxila, pós-orbitais estendendo-se até a porção posterior da fenestra temporal, anel ósseo margeando o forame pineal, barra intertemporal alongada, com exposição ampla dos parietais em vista dorsal na região do sulco mediano (*median groove*), fenestra mandibular estreita (*slit-like* = em forma de fenda), expansão lateral pouco desenvolvida do dentário formando a borda dorsal da fenestra mandibular, presença de processo retro-articular bem desenvolvido e em forma de bulbo na mandíbula. Além dessas características, o espécime corresponde a um dicinodonte de porte pequeno (comprimento do crânio menos de 90 mm) com duas presas caniniformes (*tusks*) pouco desenvolvidas, levantando as hipóteses de que pode se tratar de um exemplar (a) juvenil, (b) dimórfico (fêmea/macho) ou (c) apresentando alguma patologia no crescimento das presas. Com os dados disponíveis neste momento não é possível falsear ou corroborar essas hipóteses.
4. Em termos filogenéticos, UNIPAMPA PV-0317-P é considerado o dicinodonte *Bidentalía* mais basal conhecido até o momento. Este clado é o mais cosmopolita e diversificado dentro de Anomodontia, incluindo formas permianas e triássicas. O posicionamento de UNIPAMPA PV-0317-P acrescenta mais peso à hipótese de que *Bidentalía* tenha se originado fora da África do Sul, visto que seus representantes mais antigos e/ou mais basais são conhecidos da Rússia e do Brasil.
5. O tratamento dado às localidades contendo tetrápodes fósseis na Formação Rio do Rasto sob a denominação “Fauna Local” revelou-se impreciso, visto que não há como confirmar a partir dos dados disponíveis se estes tetrápodes representam de fato elementos faunísticos contemporâneos. É importante neste estágio do conhecimento tratar essas localidades de forma individualizada até que seja possível agrupar os achados em unidades ecológicas coerentes e possivelmente contemporâneas. Para tanto, são reconhecidas neste trabalho dez localidades contendo tetrápodes fósseis na Formação Rio do Rasto: Serra do Cadeado (EFCP), Serra do Cadeado

- (BR376 ou Monjolo), São Jerônimo da Serra, Serra do Espigão, Aceguá Sítio 1, Aceguá Sítio 2, Fazenda Fagundes, Fazenda Boqueirão, Tiarajú (Barro Alto) e Fazenda Santo Antônio. Destas, em apenas quatro são reportados achados corpóreos de terápsidos: Serra do Cadeado (EFCP) no estado do Paraná e as localidades do Rio Grande do Sul (todas no município de São Gabriel), Fazenda Fagundes, Fazenda Boqueirão e Tiarajú (Barro Alto).
6. Em termos bioestratigráficos, a Formação Rio do Rasto na localidade de Serra do Cadeado (EFCP) abriga tanto horizontes guadalupianos (devido à presença de um dinocéfálio Tapinocephalidae) quanto lopingianos (devido à presença do dicinodonte *Endothiodon*). Em realidade, todas as localidades da Formação Rio do Rasto em que restos de dinocéfálios foram encontrados contêm níveis de idade guadalupiana, visto que a ocorrência deste grupo de terápsidos parece restrita a este intervalo temporal. Em relação à localidade de Fazenda Boqueirão, de onde é reportada a ocorrência de UNIPAMPA PV-0317-P, não é possível utilizando este espécime refinar as correlações propostas para este sítio, que inclui também a ocorrência de dois táxons guadalupianos (entre eles, o dinocéfálio *Pampaphoneus*). É muito provável que UNIPAMPA PV-0317-P seja também um terápsido guadalupiano devido ao seu posicionamento filogenético como Bidentalía mais basal e pela idade atribuída aos demais tetrápodes encontrados no mesmo afloramento, entretanto, as camadas do sítio Fazenda Boqueirão são basculadas podendo abrigar horizontes com idades muito distintas e portanto, é necessária cautela antes de utilizar UNIPAMPA PV-0317-P como marcador bioestratigráfico na Formação Rio do Rasto.
 7. Ainda em relação à bioestratigrafia, mas tomando o conhecimento atual sobre as localidades contendo tetrápodes na Formação Rio do Rasto, não é possível correlacionar estas localidades com apenas **uma** das zonas de assembleias (ZA) do Grupo Beaufort da África do Sul ou mesmo da Plataforma Russa no momento, por que a Formação Rio do Rasto parece abrigar múltiplas assembleias de tetrápodes, das quais um retrato muito tendenciado é conhecido. Espécimes muito fragmentados, longa amplitude estratigráfica inferida para os táxons ocorrentes no Brasil e falta de dados precisos sobre os níveis estratigráficos em que os tetrápodes fósseis foram coletados na Formação Rio do Rasto contribuem para esse quadro de insuficiência de dados bioestratigráficos, em que é possível indicar

correlações com todas as biozonas permianas do Grupo Beaufort. Apenas a localidade de Aceguá Sítio 1 indica um pequeno refinamento, visto que os níveis abaixo da ocorrência de *Provelosaurus americanus* (um pareiassaurídeo) foram datados com métodos radiométricos e indicaram a idade de 264.9 ± 2.5 , demonstrando que este sítio é correlacionável a partir da ZA de *Tapinocephalus*.

REFERÊNCIAS

ABDALA, F. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. **Palaeontology**, v.50, n. 3, p. 591–618, 2007.

_____; MARSICANO, C.A.; SMITH, R.M.H.; SWART, R. Strengthening Western Gondwanan correlations: a Brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. **Gondwana Research**, v. 23, p. 1151–1162, 2013.

AGNOLIN, F.L.; EZCURRA, M.D.; PAIS, D.F.; SALISBURY, S.W. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. **Journal of Systematic Paleontology**, v. 8, n. 2, p. 257–300, 2010.

ALLIN, E.F.; Evolution of the mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, v.147, p.403–438, 1975.

AMSON, E.; LAURIN, M. On the affinities of *Tetraceratops insignis*, an Early Permian synapsid. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n. 2, p. 301–312, 2011.

ANGIELCZYK, K.D. New specimens of the Tanzanian dicynodont “*Cryptocynodon*” *parringtoni* von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. 1, p. 116–131, 2007.

_____; KURKIN, A.A. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeon biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, p. 157–212, 2003.

_____; SULLIVAN, C. *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeon distribution. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n.3, p. 788–802, 2008.

_____; HUERTAS, S.; SMITH, R. M. H.; TABOR, N.J.; SIDOR, C.A.; STEYER, J-S.; TSUJI, L.A.; GOSTLING, N.J. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.34, n. 6, p. 1408–1426, 2014a.

_____; STEYER, J-S.; SIDOR, C.A.; SMITH, R.M.H.;WHATLEY, R.L.; TOLAN, S. 2014b. Permian and Triassic dicynodont (Therapsida:Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy. In: KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds) **Early Evolutionary History of the Synapsida**. Springer: Dordrecht, p. 93–138.

ANTUNES, M. T. 1975. Sur quelques reptiles Du Karroo de Maniamba, Moçambique. **Problèmes actuels de paléontologie-évolution des vertébrés**, p. 371–378.

ARAÚJO, D.C. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I-Diagnose específica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, p. 63–66, 1985.

BAO, H.; KOCH, P.L.; HEPPLER, R.P. Hematite and calcite coatings on fossil vertebrates. **Journal of Sedimentary Research**, v. 68, n. 5, p. 727–738, 1998.

BARBERENA, M.C. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas**, v. 7, p. 111–129, 1977.

_____. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, p. 125–137, 1998.

_____; DAEMON, R. F. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto: implicações geocronológicas e estratigráficas. **Anais do XXVIII Congresso de Geologia**, Porto Alegre, v. 2, p. 251–261. 1974.

_____; ARAÚJO, D.C. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y Deriva Continental. **Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafia**, 497–504, 1975.

_____; CORREIA, N.R.; AUMOND, J. J. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (nordeste do Paraná, Brasil). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 10, p. 268–275, 1980.

_____; ARAÚJO, D.C.; LAVINA, E.L. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. **National Geographic Research**, winter, p. 5–20, 1985a.

_____; _____; _____; AZEVEDO, S. K. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: CAMPOS, D.A.; FERREIRA, C.S.; BRITO, I.M.; VIANA, C.F. (Eds). **Coletânea de trabalhos paleontológicos DNPM (série Geologia)**, v. 27, p. 21–28, 1985b.

_____; DIAS, E. V. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, n. 3, p. 465–468, 1998.

BARGHUSEN, H. R. A review of fighting adaptations in dinocephalians (Reptilia, Therapsida). **Paleobiology**, v. 1, n. 3, p. 295–311, 1975.

BATTAIL, B. A comparison of Late Permian Gondwanan and Laurasian amniote faunas. **Journal of African Earth Sciences**, v. 31, n. 1, p. 165–174, 2000.

_____. Late Permian dicynodont fauna from Laos. In: BUFFETAUT, E.; CUNY, G.; LE LOUEFF, J.; SUTEETHORN, V. (Eds) **Late Palaeozoic and Mesozoic ecosystems in SE Asia**. Londres: The Geological Society, 2009, p.33–40.

_____; SURKOV, M.V. Mammal-reptiles from Russia. In: BENTON, M.J.; SHISHKIN, M. A.; UNWIN, D. M.; KUROCHKIN, E. N. (Ed.). **The age of dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: Cambridge University, 2000, cap. 6, p. 86–119.

BENTON, M.; **Vertebrate palaeontology**. Oxford: Blackwell Publishing, 2005. 467p. 3 edição.

BLOB, R.W. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. **Paleobiology**, v. 27, n. 1, p. 14–38, 2001.

BOND, G. The palaeontology of Rhodesia. **Bulletin of the Geological Survey of Rhodesia**, v. 70, 1973, 121p.

BOONSTRA, L.D. On some South African reptiles of the suborder Therocephalia preserved in the American Museum of Natural History. **American Museum Novitates**, v. 771, p. 1–12, 1935.

_____. The cranial structure of the titanosuchian: *Anteosaurus*. **Annals of the South African Museum**, v. 42, p.108–148, 1954.

_____. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. **Annals of the South African Museum**, v. 46, p.57–112, 1962.

_____. The Fauna of the *Tapinocephalus* Zone (Beaufort Beds of the Karoo). **Annals of the South African Museum**, v. 56, n. 1, p. 1–73, 1969.

BOOS, A. D. S. **Descrição osteológica de um exemplar de *Endothiodon* (Synapsida, Dicynodontia) proveniente da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior) e suas implicações bioestratigráficas e paleobiogeográficas**. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 152f, 2012.

_____.; SCHULTZ, C.L.; VEGA, C. S.; AUMOND, J. J. On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. **Palaeontology**, v. 56, n. 4, p. 837–848, 2013.

_____.; KAMMERER, C.F.; SCHULTZ, C.L.; PAES NETO, V.D. A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 63, p. 375–384, 2015.

BOTHA, J.; ABDALA, F.; SMITH, R. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, p. 477–492.

BRINK, A.S. *Endothiodon bathystoma* Owen, 1876. Illustrated bibliographic catalogue of the Synapsida. **Geological Survey of South Africa Handbook**, v. 10, p. 212–221,1983.

BRINK, K.S.; REISZ, R. R. Morphology of the palate and braincase of *Dimetrodon milleri*. **Historical Biology: an International Journal of Paleobiology**, v.24, n. 5, p. 453–459, 2012.

BROOM, R. On an almost perfect skull of a new primitive theriodont (*Lycosuchus vanderrieti*). **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 14, p. 197–205, 1903.

_____. On the use of the term Anomodontia. **Albany Museum Records**, v. 1, p. 266–269, 1905.

CASTANHINHA, R.; ARAÚJO, R.; JÚNIOR, L.C.; ANGIELCZYK, K.D.; MARTINS, G.G.; MARTINS, R.M.S.; CHAOUIYA, C.; BECKMANN, F.; WILDE, F. Bringing dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. **PLOS ONE**, v. 8, n. 12, e80974, 2013.

CHENG, Z.; JI, S. First record of a primitive anteosaurid dinocephalian from the Upper Permian of Gansu, China. **Vertebrata Palasiatica**, n. 34, p. 123–134, 1996.

_____; LI, J. A new genus of primitive dinocephalian – the third report on Late Permian Dashankou Lower Tetrapod Fauna. **Vertebrata Palasiatica**, n. 35, p. 35–43, 1997.

CHINSAMY-TURAN, A. **Forerunners of mammals: radiation, histology, biology**. Bloomington: Indiana University Press, 2012. 330p.

CISNEROS, J. C.; ABDALA, F.; MALABARBA, M. C. Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, p. 13–24, 2005.

_____; DENTZIEN-DIAS, P.C. Uma nova localidade fossilífera no Permiano do Rio Grande do Sul: a primeira associação de vertebrados, icnofósseis e plantas na Formação Rio do Rasto. p. 67–68. In: LANGER, M.C.; BITTENCOURT, J.S.; CASTRO, M.C.(Eds). **Boletim de Resumos do VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, 208p., 2008.

_____; FIGUEIREDO, A.E.Q., LIPARINI, A., New information on Permian vertebrates from the Rio do Rasto Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. p. 68–71. In: 15th Biennial Meeting of the Palaeontological Society of Southern Africa, Matjiesfontein. **Abstracts**, 2008.

_____; RUBIDGE, B.S.; DENTZIEN-DIAS, P.C.; BUENO, A.O. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. **Science**, v. 331, p. 1603–1605, 2011.

_____; ATAYMAN-GÜVEN, S.; RUBIDGE, B. S.; SENGÖR, A. M. C.; SCHULTZ, C. L. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 5, p. 1584–1588, 2012.

_____; ABDALA, F.; JASHASHVILI; BUENO, A.O.; DENTZIEN-DIAS, P. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. **Royal Society Open Science**, v. 2, 150090, 2015.

COLBERT, E.H.; KITCHING, J.W. Scaloposaurian reptiles from the Triassic of Antarctica. **American Museum Novitates**, n. 2709, p. 1–22, 1981.

COLOMBI, C.E.; ROGERS, R.R.; ALCOBER, O.A. Vertebrate taphonomy of the Ischigualasto Formation. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n.6, p. 31–50, 2013.

CONRAD, J.; SIDOR, C.A. Re-evaluation of *Tetraceratops insignis* (Synapsida. Sphenacodontia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.21, p.42A, 2001.

COX, C.B. On the palate, dentition and classification of the fossil reptile *Endothiodon* and related genera. **American Museum Novitates**, n. 2171, p. 1–25, 1964.

_____; ANGIELCZYK, K.D. A new endothiodont dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. **Journal of Vertebrate Paleontology**, e935388-5, 2015.

CROMPTON, A.W.; JENKINS, F.A. Jr. Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v.1, p.131–155, 1973.

CRUICKSHANK, A.R.I.; CLARK, N.D.L.; ADAMS, C. A new specimen of *Dicynodon traquairi* (Newton) (Synapsida: Anomodontia) from Elgin, Scotland. **Palaeontologia Africana**, v. 41:35–43, 2005.

DAMIANI, R.; VASCONCELOS, C.; RENAUT, A.; HANCOX, J.; YATES, A. 2007. *Dolichuranus primaevus* (Therapsida: Anomodontia) from the Middle Triassic of Namibia and its phylogenetic relationships. **Palaeontology**, v. 50, n. 6, p. 1531–1546.

DAY, M.O. **Middle Permian continental biodiversity change as reflected in the Beaufort Group of South Africa: a bio- and lithostratigraphic review of the *Eodicynodon*, *Tapinocephalus* and *Pristerognathus* Assemblage Zone**. 2013. 387f. Tese de doutorado, University of the Witwatersrand, Johannesburgo, 2013.

_____; GÜVEN, S.; ABDALA, F.; JIRAH, S.; RUBIDGE, B.; ALMOND, J. Youngest dinocephalians fossils extend the *Tapinocephalus* Zone, Karoo Basin, South Africa. **South African Journal of Science**, v. 111, n. 3–4, p.1–5, 2015a.

_____; RAMEZANI, J.; BOWRING, S.A.; SADLER, P.M.; ERWIN, D.H.; ABDALA, F.; RUBIDGE, B.S. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 282, p. 1–8, 2015b.

DIAS-DA-SILVA, S. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. **Lethaia**, v. 45, p. 109–120, 2012.

EFREMOV, I. A. The fauna of terrestrial vertebrates in the Permian Copper Sandstone of the Western Cisuralian region. **Trudy Paleontologicheskogo Instituta AN SSSR**, n. 54, p. 1–416, 1954. [em russo]

ELTINK, E.; LANGER, M.C. A new specimen of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* from the late Permian of Brazil (Rio do Rasto Formation, Paraná Basin): comparative anatomy and phylogenetic relationships. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 3, p. 524–538, 2014.

_____; DIAS, E.V.; DIAS-DA-SILVA, S.; SCHULTZ, C.L.; LANGER, M.C. The cranial morphology of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* (Tetrapoda: Stereospondyli) from the Middle-Late Permian of Paraná Basin and the phylogenetic relationships of Rhinesuchidae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2015. DOI: 10.1111/zoj.12339.

EZCURRA, M.D.; SCHEYER, T.M.; BUTLER, R.J. The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. **PLOS ONE**, v. 9, n. 2, e89165, 2014.

FERREIRA-OLIVEIRA, L.G.; ROHN, R. Leaiid conchostracan from the uppermost strata of the Paraná Basin, Brazil: Chronostratigraphic and paleobiogeographic implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v.29, n. 2, p. 371–380, 2009.

FIGUEIREDO, A.E.Q.; LANGER, M.C.; SCHULTZ, C.L. Sobre um espécime de Palaeonisciformes proveniente da Serra do Cadeado, PR, Formação Rio do Rasto, Permiano Superior da Bacia do Paraná, Brasil. **Ameghiniana**, v. 48, n. 4, R239, 2011.

FRÖBISCH, J. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 117–144, 2007.

_____. Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary. **PLOS ONE**, v. 3, n. 11, e3733, 2008.

_____. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. **Earth Science Reviews**, v. 95, p. 119–157, 2009.

_____. Anomodontia: Introduction. In: KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds). **Early Evolutionary History of the Synapsida** p.89–91, 2014.

_____; REISZ, R.R. A new species of *Emydops* (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 3, p. 770–787, 2008.

_____; _____. The postcranial anatomy of *Suminia getmanovi* (Synapsida: Anomodontia), the earliest known arboreal tetrapod. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.162, n. 3, p. 661–698, 2011.

GAUTHIER, J.A.; KLUGE, A.; ROWE, T. Amniote phylogeny and the importance of fossils. **Cladistics**, v. 4, p. 105–209, 1988.

GAY, S.A.; CRUICKSHANK, A.R.I. 1999. Biostratigraphy of the Permian tetrapod faunas from the Ruhuhu Valley, Tanzania. **Journal of African Earth Sciences**, v. 29, p. 195–210.

GEBAUER, E. **Phylogeny and evolution of the Gorgonopsia with a special reference to the skull and skeleton of GPI/RE/7113 ('Aelorugnathus?' parringtoni)**. 2007. 316f. Tese de doutorado. Eberhard-Karls Universität, Tübingen, 2007.

GOLONKA, J.; FORD, D. Pangean (Late Carboniferous-Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, p. 1–34, 2000.

GOLUBEV, V. K. Permian tetrapod stratigraphy. IN: LUCAS, S. G.; ZEIGLER, K. E. (Eds). **The nonmarine Permian**, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin n. 30, p. 95–99, 2005.

GORDON JR., M. Classificação das formações gondwanicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. **Notas preliminares e estudos do Departamento Nacional de Produção Mineral**, n. 38, p. 67–86, 1947.

GOVENDER, R.; RUBIDGE, B.S.; RENAUT, A.J. The first complete vertebral column of a basal tapinocephalid dinocephalian (Synapsida: Therapsida). **South African Journal of Science**, v. 98, p.391–392, 2002.

GOWER, D. J.; SENNIKOV, A. G. Early archosaurs from Russia. In: BENTON, M.J.; SHISHKN, M. A.; UNWIN, D. M.; KUROCHKIN, E. N. (Ed.). **The age of dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: Cambridge University, 2000. cap. 8. p. 140–159.

GREGORY, W.K. The skeleton of *Moschops capensis* Broom, a dinocephalian reptile from the Permian of South Africa. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 56, p. 179–251, 1926.

HENDERSON, C. M.; DAVYDOV, V. I.; WARDLAW, B. R. The Permian Period. In: GRADSTEIN, F. M.; OGG, J. G.; SCHMITZ, M. D.; OGG, G. M. (Eds) **The geologic time scale 2012**. Oxford: Elsevier, 2012. cap. 24. p. 653–679.

HILLENIUS, W.J. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. **Evolution**, v. 48, n. 2, p. 207–229, 1994.

HOLZ, M.; FRANÇA, A. B.; SOUZA, P. A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, p. 381–399, 2010.

HOPSON, J.A.; BARGHUSEN, H.R. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON III, N.; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, E. C. (Eds.). **The ecology and biology of the mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p. 83–106.

HORN, B.L.D.; MELO, T.M.; SCHULTZ, C.L.; PHILIPP, R.P.; GOLDBERG, K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná

Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 55, p. 123–132, 2014.

HOTTON, N. The nature and diversity of synapsids: prologue to the origin of mammals. In: SCHULTZE, H-P.; TRUEB, L. (Eds). **Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus**. Ithaca: Comstock, 1991. p.598–634.

HUENE, F. von. **Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden**. Jena: Gustav Fischer, 1956. 716pp.

HUTTENLOCKER, A.K. An investigation into the cladistic relationships and monophyly of therocephalian therapsids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 157, p. 865–891, 2009.

_____; SIDOR, C.A.; SMITH, R.M.H. A new specimen of *Promoschorhynchus* (Therapsida:Therocephalia: Akidnognathidae) from the Lower Triassic of South Africa and its implications for theriodont survivorship across the Permo-Triassic boundary. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.31, n. 2, p. 405–421, 2011.

_____; SIDOR, C.A. Taxonomic revision of therocephalians (Therapsida: Theriodontia) from the Lower Triassic of Antarctica. **American Museum Novitates**, n. 3738, p. 1–19, 2012.

_____; BOTHA-BRINK, J. Body size and growth patterns in the therocephalian *Moschorhinus kitchingi* (Therapsida: Eutheriodontia) before and after the the end-Permian extinction in South Africa. **Paleobiology**, v. 39, n. 2, p. 253–277, 2013

ILHA, A.L. **Um novo dicinodonte (Therapsida, Dicynodontia) da Formação Rio do Rasto, Permiano da Bacia do Paraná: descrição anatômica e análise filogenética**. 2013. 112f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

_____; _____.; Novo registro de dicinodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupiano da Bacia do Paraná). p. 33. In: LIPARINI, A.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; PINHEIRO, F.L.(Eds). **Livro Digital de Resumos da Paleo RS 2010**, 63p., 2010.

_____; _____.; SOARES, M.B. A new record of a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of the Rio Grande do Sul State (Rio do Rasto Formation), southern Brazil. **Ameghiniana**, v. 48, n. 4, R173–R174, 2011.

INTERNATIONAL COMMISSION ON STRATIGRAPHY. Comissão Internacional sobre Estratigrafia, 2015. **International Chronostratigraphic Chart**. Disponível em: <<http://www.stratigraphy.org/>>. Acesso em: 11 jan. 2016.

IVAKHNENKO, M.F. The origin and early divergence of therapsids. **Paleontological Journal**, v. 36, p. 168–175, 2002.

_____. Eotherapsids from the east European placket (Late Permian). **Paleontological Journal**, v. 37, n. 4, p. 339–465, 2003.

_____. Cranial morphology and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe. **Paleontological Journal**, v. 42, n. 9, p. 859–995, 2008;

_____. Permian and Triassic Therocephals (Eutherapsida) of Eastern Europe. **Paleontological Journal**, v. 45, n. 9, p. 981–1144, 2011.

_____. Patterns of changes in theromorph taxa of Permian terrestrial communities of Eastern Europe. **Paleontological Journal**, v. 49, n. 1, p. 65–74, 2015.

JACOBS, L.L.; WINKLER, D.A.; NEWMAN, K.D.; GOMANI, E.M.; DEINO, A. Therapsids from the Permian Chiweta Beds and the age of the Karoo Supergroup in Malawi. **Palaeontologia Electronica**, 8, 28A, 1–21, 2005.

JASINOSKI, S.C.; RAYFIELD, E.J.; CHINSAMY, A. Comparative feeding biomechanics of *Lystrosaurus* and the generalized dicynodont *Oudenodon*. **The Anatomical Record**, v. 292, p. 862–874, 2009.

JIN, Y. G.; SHEN, S. Z.; HENDERSON, C. M.; WANG, X. D.; WANG, W.; WANG, Y.; CAO, C. Q.; SHANG, Q. H. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the boundary between the Capitanian and Wuchiapingian stage (Permian). **Episodes**, v. 29, p. 253–262, 2006.

JIANG, S.; JI, S. New specimens of *Stenocybus acidentatus* (Therapsida:Dinocephalia) from the Middle Permian Dashankou fauna of China. **Acta Geologica Sinica** (English Version), v. 88, n. 3, p. 730–737, 2014.

KAMMERER, C.F. **Cranial disparity in the non-mammalian synapsida**. Tese de doutorado. The University of Chicago, Chicago, 633pp, 2009.

_____. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 9, n. 2, p. 261–304, 2011.

_____.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsia, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 1, p. 1–158, 2011.

_____.; JANSEN, M.; FRÖBISCH, J. Therapsid phylogeny revisited. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33 (online supplement), p. 150, 2013a.

_____.; FRÖBISCH, J.; ANGIELCZYK, K.D. On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a Kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. **PLOS ONE**, v. 8, n. 5, e64203, 2013b.

_____. A redescription of *Eriphostoma microdon* Broom, 1911 (Therapsida, Gorgonopsia) from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone of South Africa and review of Middle Permian gorgonopsians. In: KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds). **Early Evolutionary History of the Synapsida** p.171–183, 2014a.

_____. Theriodontia: Introduction. In: KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds). **Early Evolutionary History of the Synapsida** p.165–169, 2014b.

_____.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. **Early Evolutionary History of the Synapsida**. Nova Iorque: Springer, 2014c. 337p.

_____.; ANGIELCZYK, K.D. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. **Zootaxa**, n. 2018, p.1–24, 2009.

KEMP, T.S. Vertebrate localities in the Karroo System of the Luangwa Valley, Zambia. **Nature**, v. 254, p. 415–416, 1975.

_____.The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B**, v. 285, n. 1005, p.73–122, 1979.

_____. **Mammal-like reptiles and the origin of mammals**. Londres: Academic Press, 1982. 363p.

_____. **The origin and evolution of mammals**. Oxford: Oxford University, 2005. 331p.

_____. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 19, n. 4, p. 1231–1247, 2006.

_____. The origin of higher taxa: macroevolutionary processes, and the case of the mammals. **Acta Zoologica**, v. 88, p. 3–22, 2007.

_____. Phylogenetic interrelationships and pattern of evolution of the therapsids: testing for polytomy. **Palaeontologia Africana**, v. 44, p. 1–12, 2009.

_____. The origin and radiation of therapsids. In: CHINSAMY-TURAN, A. (Ed) **Forerunners of mammals: radiation, histology, biology**. Bloomington: Indiana University Press, 2012, cap. 1, p. 3–28.

KEYSER, A.W.;BRINK, A.S. A new bauriamorph (*Herpetogale marsupialis*) from the Omingonde Formation (Middle Triassic) of South West Africa. **Annals of the Geological Service**, v. 12, p. 91–105, 1978.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R.L.; LUO, Z-H. **Mammals in the age of dinosaurs: origins, evolution and structure**. Nova Iorque: Columbia University Press, 2004. 630p.

KING, G.M. Anomodontia. In: WELLNHOFNER, P. (Ed). **Encyclopedia of Paleoherpertology**. Stuttgart: Gustav Fischer, 1988, p. 1–174.

_____. **The dicynodonts: a study in palaeobiology**. Londres: Chapman and Hall, 1990. 233p.

KRUGER, A.; RUBIDGE, B.S.; ABDALA, F.; CHINDEBVU, E.G.; JACOBS, L.L. *Lende chiweta*, a new therapsid from Malawi, and its influence on burnetiamorph phylogeny and biogeography. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 6, e1008698-3, 2015.

KURKIN, A. A. Late Permian dicynodonts of Eastern Europe. **Palaeontological Journal**, v. 44, n. 6, p. 672–681, 2010.

LANGER, M.C. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 215, p. 69–95, 2000.

_____; ELTINK, E.; BITTENCOURT, J. S.; ROHN, R. Serra do Cadeado, PR: uma janela paleobiológica para o Permiano continental sul-americano. p. 433–450. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C.R.G.; FERNANDES, A.C.S.; QUEIROZ, E.T.; BERBERT-BORN, M.; CAMPOS, D. A. (Eds). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. DNPM/CPRM-Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, 515p., 2009.

LAURIN, M.; REISZ, R. R. *Tetraceratops* is the oldest known therapsid. **Nature**, v. 345, p.249–250, 1990.

_____; _____. A reevaluation of early amniote phylogeny. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 113, p. 165–223, 1995.

_____; _____. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, p. 95–102, 1996.

LATIMER, E.M; GOW, C.E; RUBIDGE, B.S. 1995. Dentition and feeding niche of *Endothiodon* (Synapsida, Anomodontia). **Palaeontologia Africana**, v. 32, p. 75–82.

LAURINI, C. R. 2010. **Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)**. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada). Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 79f.

LAVINA, E. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná**. 1991. 333f. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1991.

LEE, M. S. Y. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeology. **Modern Geology**, Amsterdam, v. 21, p. 231–298, 1997.

_____. The Russian pareiasaurs. In: BENTON, M.J.; SHISHKN, M. A.; UNWIN, D. M.; KUROCHKIN, E. N. (Ed.). **The age of dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: Cambridge University, 2000. cap. 5. p. 71–85.

LEPPER, J.; RAATH, M.A.; RUBIDGE, B.S. A diverse dinocephalian fauna from Zimbabwe. **South African Journal of Science**, v.96, p. 403–405, 2000.

LI, J.; CHENG, Z. A new Late Permian vertebrate fauna from Dashanku, Gansu with comments on Permian and Triassic vertebrate Assemblage Zones of China. In SUN, A.L.; WANG, Y.Q. (Eds). **Short papers of the Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota**. Pequim: China Ocean Press, 1995. p.33–37.

LIU, J.; RUBIDGE, B.; LI, J. New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids. **Acta Palaeontologica Polonica**, v.54, n. 3, p. 393–400, 2009.

_____.; _____.; _____. A new specimen of *Biseridens qilianicus* indicates its phylogenetic position as the most basal anomodont. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 277, p. 285–292, 2010.

_____.; ABDALA, F. New discoveries from the *Sinokannemeyeria-Shansisuchus* Assemblage Zone: 2. A new species of *Nothogomphodon* (Therapsida:Therocephalia) from the Ermaying Formation of Shanxi, China. **Vertebrata Palasiatica**, v. 53, n. 2, p.123–132, 2015.

LOZOVSKY, V. R.; MINIKH, M. G.; GRUNT, T. A.; KUKHTINOV, D. A.; PONOMARENKO, A. G.; SUKACHEVA, I. D. The Ufimian Stage of East European Scale: status, validity and correlation potential. **Stratigraphy and Geological Correlation**, v. 17, n. 6, p. 602–614, 2009.

LUCAS, S.G. Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology. In: LUCAS, S.G.; CASSINIS, G.; SCHNEIDER, J.W. (Eds). **Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology**. Londres: The Geological Society, 2006. p.65–93.

_____.; WILD, R. A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. **Stuttgarter Beiträge für Naturkunde B**, v. 220, p. 1–16, 1995

MADDIN, H.C.; SIDOR, C.A.; REISZ, R.R. Cranial anatomy of *Ennatosaurus tecton* (Synapsida: Caseidae) from the Middle Permian of Russia and the evolutionary relationships of Caseidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 1, p. 160–180, 2008.

MAISCH, M.W.; VEGA, C.S.; SCHOCH, R.R. No dicynodont in the Keuper – a reconsideration of the occurrence of aff. *Dinodontosaurus* in the Middle Triassic ou Southern Germany. **Palaeodiversity**, v. 2, p. 271–278, 2009.

MALABARBA, M.C.; ABDALA, F.; WEISS, F.E.; PEREZ, P.A. 2003. New data on the late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto formation, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 6, p. 49–54.

MANFROI, J., UHL, D., GUERRA-SOMMER, M., FRANCISCHINI, H., MARTINELLI, A.G., SOARES, M.B., JASPER, A. Extending the database of Permian palaeo-wildfire on Gondwana: charcoal remains from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Middle Permian, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 436, p. 77–84, 2015.

MARTINELLI, A.G.; FRANCISCHINI, H.; DENTZIEN-DIAS, P. C.; SOARES, M.B.; SCHULTZ, C.L. The oldest archosauromorph from South America: postcranial

remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. **Historical Biology**, DOI: 10.1080/08912963.2015.1125897, 2016.

MATHEW, W.D. A four-horned pelycosaurian from the Permian of Texas. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 24, p. 183–185, 1908.

MAZIERSKI, M.D.; REISZ, R.R. Description of a new specimen of *Ianthasaurus hardestiorum* (Eupelycosauria:Edaphosauridae) and a re-evaluation of edaphosaurid phylogeny. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 47, p. 901–912, 2010.

MEI, S. L.; HENDERSON, C. M. Conodont definition of the Kungurian (Cisuralian) and Roadian (Guadalupian) boundary. In: HILLS, L. V.; HENDERSON, C. M.; BAMBER, E. W. (Eds). **Carboniferous and Permian of the world**. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, 19, p. 529–551, 2002.

MENNING, M.; ALEKSEEV, A. S.; CHUVASHOV, B. I.; DAVYDOV, V. I.; DEVUYST, F.-X.; FORKE, H. C.; GRUNT, T. A.; HANCE, L.; HECKEL, P. H.; IZOKH, N. G.; JIN, Y.-G.; JONES, P. J.; KOTLYAR, G. V.; KOZUR, H. W.; NEMYROVSKA, T. I.; SCHNEIDER, J. W.; WANG, X.-D.; WEDDIGE, K.; WEYER, D.; WORK, D. M. Global time scale and regional stratigraphic reference scales of Central and West Europe, East Europe, Tethys, South China, and North America as used in the Devonian-Carboniferous-Permian correlation chart 2003 (DCP 2003). **Palaeo** 3, v. 240, p. 318–372, 2006.

MILANI, E. J. The Paraná Basin: a multi-cycle sedimentary and magmatic intracratonic province of W Gondwana. p. 99-107. In: IANNUZZI, R.; BOARDMAN, D. R. (Eds). **Extended abstracts 1st Workshop Problems in Western Gondwana Geology**, 197p., 2007.

_____; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES, L.A.; FRANÇA, A.B. 2007. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 265–287.

MODESTO, S.; RUBIDGE, B.S. A basal anomodont therapsid from the lower Beaufort Group, Upper Permian of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n.3, p. 515–521, 2000.

_____; RYBCZYNSKI, N. The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography. In: BENTON, M.J.; SHISHKN, M. A.; UNWIN, D. M.; KUROCHKIN, E. N. (Eds). **The age of dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: Cambridge University, 2000. cap. 2. p. 17–34.

_____; RUBIDGE, B.; WELMAN, J. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 266, p. 331–337, 1999.

_____; SMITH, R.M.H.; CAMPIONE, N.E.; REISZ, R.R. The last “pelycosaur”: a varanopid synapsid from the *Pristerognathus* Assemblage Zone, Middle Permian of South Africa. **Naturwissenschaften**, v. 98, p. 1027–1034, 2011.

MORATO, L.. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos. Dissertação (Mestrado em Geociências). 158f. 2006. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

MASTERLACK, T.; CANOVILLE, A.; CHINAMY, A. New insights into the biology of the Permian genus *Cistecephalus* (Therapsida, Dicynodontia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 6, p. 1396–1410, 2012.

NEWTON, E.T. On some new reptiles from the Elgin Sandstones. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B**, v. 184, p. 431–503, 1893.

NICOLAS, M.; RUBIDGE, B.S. Changes in Permo-Triassic terrestrial tetrapod ecological representation in the Beaufort Group (Karoo Supergroup) of South Africa. **Lethaia**, v. 43, p. 45–59, 2010.

NORTON, L.A. 2012. **Relative growth and morphological variation in the skull of Aelurognathus (Therapsida:Gorgonopsia)**. 2012. 163f. Dissertação de mestrado, University of the Witwatersrand, Johannesburgo, 2012.

OLSON, E.C. Late Permian Terrestrial Vertebrates, U. S. A. and U. S. S. R. **Transactions of the American Philosophical Society New Series**, v. 52, n. 2, p. 1–224, 1962.

OLIVEIRA, T.V. **Postura e locomoção em cinodontes do Triássico sul-americano: um estudo de caso baseado em *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Soares & Schultz 2010 (Triássico Superior, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; Rio Grande do Sul, Brasil)**. 2010. 223f. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

_____; SOARES, M.B.; SCHULTZ, C.L. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). **Zootaxa**, v. 2382, p. 1–71, 2010.

OWEN, R. On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time. **Report of the British Association for the Advancement of Science**, p. 153–166, 1860.

_____. **Descriptive and illustrative catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of British Museum (Natural History)**. Londres: Taylor and Francis, 1876. 88 p.

PAULIV, V.E.; DIAS, E.V.; SEDOR, F.A.; RIBEIRO, A.M. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 1, p. 135–145, 2014.

RAMOS, B.D.; VEGA, C.S. Temnospondyl remains from the late Permian Rio do Rasto formation (Paraná basin) of Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 14, n. 1, p. 67–74, 2011.

RAY, S. Permian reptilian fauna from the Kundaram Formation, Pranhita-Godavari Valley, India. **Journal of African Earth Sciences**, v. 29, n. 1, p.211–218, 1999.

_____. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram Formation, India. **Palaeontology**, v. 43, p. 375–404, 2000.

REISZ, R.R. **Pelycosauria**. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1986. 102pp.

_____. 'Pelycosaur'-grade synapsids: Introduction. In: KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds). **Early Evolutionary History of the Synapsida** p.3–5, 2014.

RICCOMINI, C.; GIMENEZ FILHO, A; ALMEIDA, F.F.M. Considerações sobre a estratigrafia do permo-triássico na região da Serra do Cadeado, Paraná. **Anais do XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia**, 46 1984.

ROCHA-CAMPOS, A.C.; BASEI, M.A.; NUTMAN, A.P.; KLEIMAN, L.E.; VARELA, R.; LLAMBIAS, E.; CANILE, F.M.; ROSA, O.C.R. 30 million years of Permian volcanism recorded in the Choiyoi igneous province (W Argentina) and their source for younger ash fall deposits in the Paraná Basin: SHRIMP U-Pb zircon geochronology evidence. **Gondwana Research**, v. 19, p. 509–523, 2011.

ROHN, R. 1994. **Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná**. 1994. 251f. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.

_____. 2007. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress. 151–157. In: IANNUZZI, R. and BOARDMAN, D. R. (Eds). **Extended Abstracts of the 1st Workshop Problems in Western Gondwana Geology**, 197p.

ROHN, R.; RÖSLER, O. Folhas dentadas da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático. **Boletim do Instituto de Geociências-USP**, v. 7, p.127–137, 1989.

ROMER, A.S.; PRICE, L.I. Review of the Pelycosauria. **Geological Society of America Special Papers**, v. 28, p. 1–538, 1940.

ROWE, T. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, n. 3, p. 241–264, 1988.

_____. Coevolution of the mammalian middle ear and newcortex. **Science**, v. 273, n. 5275, p. 651–654, 1996.

RUBAN, D. Regional Stages: their types and chronostratigraphic utility. **Cadernos do Laboratório Xeolóxico de Laxe**, v. 34, p. 59–73, 2009.

RUBIDGE, B.; (Ed.) **Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)**. South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series 1, Pretoria: Council for Geoscience, 46p., 1995.

_____. Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. **South African Journal of Geology**, v. 108, p. 135–172, 2005.

_____.; VAN DEN HEEVER, J.A. Morphology and systematic position of the dinocephalian *Styracocephalus platyrhynchus*. **Lethaia**, v. 30, p. 157–168. 1997.

_____; SIDOR, C.A. Evolutionary patterns among Permo-triassic therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 449–480, 2001

_____; KITCHING, J.W. A new burnetiamorph (Therapsida: Biarmosuchia) from the Lower Beaufort Group of South Africa. **Palaeontology**, v. 46, n. 1, p. 199–210, 2003.

_____; ERWIN, D. H.; RAMEZANI, J; BOWRING, S. A.; DE KLERK, W. J. High-precision temporal calibration of Late Permian vertebrate biostratigraphy: U-Pb zircon constraints from the Karoo Supergroup, South Africa. 2013. **Geology**, Boulder, v. 41, n. 3, p. 363–366, 2013.

RUBAN, D. Regional Stages: their types and chronostratigraphic utility. **Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe**, v. 34, p. 59–73, 2009.

RYBCZYNSKI, N. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia getmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 130, p. 329–373, 2000.

SCHEMIKO, D.C.B.; VESELY, F.F.; FERNANDES, L.A.; SOWEK, G.A. Distinção dos elementos deposicionais fluviais, eólicos e lacustres do Membro Morro Pelado, Permiano Superior da Bacia do Paraná. **Revista do Instituto de Geociências-USP**, v. 14, n. 3, p. 29–46, 2014.

SCHOCH, R.R. A dicynodont mandible from the Triassic of Germany forms the first evidence of large herbivores in the Central European Carnian. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen** v. 263, n. 2, p. 119–123, 2012.

SEELEY, H.G. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX, section 1. On the Titanosuchia. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 185, p. 987–1018, 1894.

SIDOR, C.A. **Evolutionary trends and relationships within the Synapsida**. 2000. 370f. Tese de doutorado. The University of Chicago, Chicago, 2000.

_____. Evolutionary trends and the origin of the mammalian lower jaw. **Paleobiology**, v. 29, n. 4, p. 605–640, 2003.

_____. The first biarmosuchian from the upper Madumabisa Mudstone Formation (Luangwa Basin) of Zambia. **Palaeontologia Africana**, v. 49, p. 1–7, 2015.

_____; HOPSON, J.A. The taxonomic status of the Upper Permian eotheriodont therapsids of the San Angelo Formation (Guadalupian), Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, n. 3, p. 53A, 1995.

_____; _____. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology**, v. 24, p. 254–273, 1998.

_____; _____. KEYSER, A.W. A new burnetiamorph therapsid from the Teekloof Formation, Permian of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 938–950, 2004.

_____; ANGIELCKZYK, K.D.; WEIDE, D.M.; SMITH, R.M.H.; NESBITT, S.J.; TSUJI, L.A. Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, p. 696–703, 2010.

_____; _____; SMITH, R.H.; GOULDING, A.K.; NESBITT, S.J.; PEECOOK, B.R.; STEYER, S.; TOLAN, S. Tapinocephalids (Therapsida, Dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of southern Zambia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.34, n. 4, p. 980–986, 2014

SIGOGNEAU, D. **Révision systématique des Gorgonopsiens sud-africains**. Cahiers de Paléontologie. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique, 1970. 417pp.

SIGURDSEN, T.; HUTTENLOCKER, A.K.; MODESTO, S.P.; ROWE, T.B.; DAMIANI, R. Reassessment of the morphology of the therocephalian *Tetracynodon darti* (Therapsida), and the phylogenetic relationships of Baurioidea. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 5, p. 1113–1134, 2012.

SILVA, R.; SEDOR, F. A.; FERNANDES, A. C. S. Fossil footprints from the Late Permian of Brazil: an example of hidden biodiversity. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 38, p. 31–43, 2012.

SIMÕES, M.G.; MATOS, S.A.; ANELLI, L.E.; ROHN, R.; WARREN, L.V.; DAVID, J.M. A new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil: faunal turnover driven by regional-scale environmental changes in a vast epeiric sea. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 64, p. 14–26, 2015.

SIMON, R.V.; SIDOR, C.A.; ANGIELCZYK, K.D.; SMITH, R.M.H. First record of a tapinocephalid (Therapsida: Dinocephalia) from the Ruhuhu Formation (Songea Group) of southern Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, p. 1289–1293, 2010.

SMILEY, T.M.; SIDOR, C.A.; MAGA, A.; IDE, O. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. VI. First evidence of a gorgonopsian therapsid. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 543–547, 2008.

SMITH, R.; BOTHA, J. The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the end-Permian extinction. **Comptes Rendus Palevol**, v. 4, p. 555 – 568, 2005.

_____; RUBIDGE, B.S.; SIDOR, C.A. A new burnetiid (Therapsida: Biarmosuchia) from the Upper Permian of South Africa and its biogeographic implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 26, n. 2, p. 331–343, 2006.

SOARES, A.P.; SOARES, P.C.; HOLZ, M. Correlações conflitantes no limite permotriássico no sul da Bacia do Paraná: o contato entre duas superseqüências e implicações na configuração espacial do Aquífero Guarani. **Pesquisas em Geociências**, v. 35, n.2, p. 115–133, 2008.

SOARES, M.B.; BOOS, A.D.S.; OLIVEIRA, T.V. Antes dos mamíferos: os sinápsidos permotriássicos do sul do Brasil. In HASUI, Y.; CARNEIRO, C.D.R.; ALMEIDA, F.F.M.; BARTORELLI, A. (Org). **Geologia do Brasil** p.763–776, 2012.

STRAPASSON, A.; PINHEIRO, F.L.; SOARES, M.B. On a new stereospondylomorph temnospondyl from the Middle/Late Permian of Southern Brazil. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 60, n. 4, p. 843–855, 2015.

SUES, H. D.; BOY, J. A. A procynosuchid cynodont from central Europe. **Nature**, v. 331, p. 523–524, 1988.

SUES, H-D.; REISZ, R.R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods. **TREE**, v. 13, n. 4, p.141–145, 2008.

SULEJ, T.; NIEDŹWIEDZKI, G.; BRONOWICZ, R. A new Late Triassic vertebrate fauna from Poland with turtles, aetosaur, and coelophysoid dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 5, p. 1033–1041, 2012.

SULLIVAN, C.; REISZ, R.R.; SMITH, R.M.H. 2003. The permian mammal-like herbivore *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic armament. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences**, v. 270, p.173–178.

SUMIDA, S.S.; MARTIN, K.L.M. (Eds) **Amniota origins: completing the transition to land**. San Diego: Academic Press, 1997. 510pp.

TATARINOV, L.P. A new gorgonopian (Reptilia, Theriodontia) from the Upper Permian of the Vologda Region. **Paleontologicheskii Zhurnal**, v. 1, p. 70–78, 2000.

THULBORN, R.A. A mammal-like reptile from Australia. **Nature**, v. 303, p. 330–331, 1983.

THULBORN, T.; TURNER, S. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences**, v. 270, p. 985-993, 2003.

VEGA-DIAS, C.; MAISCH, M.W.; SCHULTZ, C.L. A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 231, p. 145–166, 2004.

VIGLIETTI, P.A., SMITH, R.M.H., ANGIELCZYK, K.D., KAMMERER, C.F., FRÖBISCH, J., RUBIDGE, B.S. The *Daptocephalus* Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: A proposed biostratigraphy based on new compilation of stratigraphic ranges. **Journal of African Earth Sciences**, v. 113, p. 153–164, 2016.

WARREN, L.V.; ALMEIDA, R.P.; HACHIRO, J.; MACHADO, R.; ROLDAN, L.F.; STEINER, S.S.; CHAMANI, M.A.C. Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto (Permo-Triássico da Bacia do Paraná) na porção centro sul do estado de Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 38, p. 213–227, 2008.

WEIDE, D.M.; SIDOR, C.A.; ANGIELCZYK, K.D.; SMITH, R.M.H. A new Record of *Procynosuchus delaharpeae* (Therapsida:Cynodontia) from the Upper Permian Usili Formation, Tanzania. **Palaeontologia Africana**, v. 44, p.21–26, 2009.

YOUNG, M.K.; BRUSATTE, S.L.; RUTA, M.; ANDRADE, M.B. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 158, p. 801–859, 2010.

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.J.V; FACCINI, U.F.; CHEMALE JR, F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, p. 85–105, 2003.

PARTE II

A segunda parte desta tese consiste em três artigos submetidos a periódicos científicos entre 2015 e 2016, são eles:

ARTIGO 1: A TAPINOCEPHALID DINOCEPHALIAN (SYNAPSIDA, THERAPSIDA) FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (PARANÁ BASIN, BRAZIL): TAXONOMIC, ONTOGENETIC AND BIOSTRATIGRAPHIC CONSIDERATIONS. ► Publicado no periódico Journal of South American Earth Sciences em 08/09/2015.

ARTIGO 2: A NEW DICYNODONT (THERAPSIDA:ANOMODONTIA) FROM THE PERMIAN OF SOUTHERN BRAZIL AND ITS IMPLICATIONS FOR BIDENTALIAN ORIGINS.

► Submetido ao periódico PLoS One em 12/01/2016.

ARTIGO 3: NEW STRATIGRAPHIC RANGES AND CONTINENTAL CORRELATIONS FOR FOSSIL TETRAPOD-BEARING LOCALITIES OF THE MIDDLE TO LATE PERMIAN (GUADALUPIAN-LOPINGIAN) RIO DO RASTO FORMATION (PARANÁ BASIN, BRAZIL).

► Submetido ao periódico Gondwana Research em 07/03/2016.



A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): Taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations



A.D.S. Boos ^{a,*}, C.F. Kammerer ^b, C.L. Schultz ^a, V.D. Paes Neto ^a

^a Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^b Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung an der Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 20 April 2015

Received in revised form

31 August 2015

Accepted 4 September 2015

Available online 8 September 2015

Keywords:

Dinocephalia
Tapinocephalidae
Biostratigraphy
South America
Permian

ABSTRACT

Permian tetrapod fossils have been recovered from the Rio do Rasto Formation of Brazil since the 1970s. Previous studies of this fauna indicated strong affinities with the Guadalupian–Lopingian vertebrates of South Africa and Eastern Europe, suggesting biostratigraphic correlations between these areas. Here, a new dinocephalian specimen from the Rio do Rasto Formation in the Serra do Cadeado area (Paraná State, Brazil) is described based on fragmentary skull remains and an associated left lower jaw ramus. Despite the fragmentary nature of these remains, they represent the most complete tapinocephalid specimen known from South America. Comparison with other tapinocephalids indicates that the material described herein represents a juvenile or sub-adult specimen. Although it is not possible to identify this material to the genus level, it most closely resembles the ‘moschopines’ *Moschops* and *Moschognathus* from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone of South Africa. As dinocephalians are known to be restricted to the Guadalupian, they are one of the best tetrapod biostratigraphic markers for the Rio do Rasto Formation, indicating that at least some of the strata in the areas where they occur [Serra do Cadeado (Paraná State), Fagundes farm and Boqueirão farm (Rio Grande do Sul State)] are Guadalupian. Vertebrate fossils from Rio do Rasto Formation occur in disperse, isolated and discontinuous outcrops, so that they have been grouped in ‘local faunas’. However, most of the specimens lack precise stratigraphic provenance data and even occurring in locations near each other they are not necessarily contemporary. Thus, until a more robust stratigraphic framework is developed, we suggest discontinuing use of ‘local faunas’ to this stratigraphic unit.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Dinocephalians are a diverse group of early synapsids known only from Guadalupian (Middle Permian) deposits (Rubidge, 2005; Day et al., 2015a,b). Two dinocephalian subclades are currently recognized: Anteosauria (containing the single family Anteosauridae) and Tapinocephalia (containing Estemmenosuchidae, Styraucocephalidae, Titanosuchidae, and Tapinocephalidae) (Hopson and Barghusen, 1986; Rubidge and van den Heever, 1997; Kammerer, 2011). Anteosaurs have recurved, often serrated

canine teeth indicative of carnivorous habits, and were likely the top predators of their time. By contrast, most tapinocephalians have dentitions indicative of herbivory, with the most specialized morphology occurring in Tapinocephalidae. Tapinocephalids have secondarily homodont dentition (distinct canines are present only in the basal genera *Tapinocaninus* and *Ulemosaurus*) with a crushing, ‘mortar-and-pestle’ system of occlusion (Boonstra, 1962).

As is the case for most non-mammalian therapsid groups, tapinocephalids were first discovered in the Karoo Basin of South Africa (Owen, 1876) and this area has produced the majority of known tapinocephalid fossils (Boonstra, 1969; Smith et al., 2012). Outside of South Africa, Boonstra (1946) reported a tapinocephalid from Zimbabwe, and more recent excavations have revealed the presence of tapinocephalids in Tanzania and Zambia (Simon et al., 2010; Sidor et al., 2014). A single Russian tapinocephalid taxon,

* Corresponding author.

E-mail addresses: alessandra.boos@ufrgs.br (A.D.S. Boos), christian.kammerer@mfn-berlin.de (C.F. Kammerer), cesar.schultz@ufrgs.br (C.L. Schultz), voltairearts@gmail.com (V.D. Paes Neto).

Ulemosaurus svijagensis, is known from multiple specimens from the Isheevu fauna of Tatarstan (Efremov, 1940; Ivakhnenko, 2003). No tapinocephalids are currently known from Permian tetrapod faunas in China. The supposed tapinocephalid *Taihangshania imperfecta* from the Late Permian Shangshihezi Formation (Young, 1979) was based on misinterpreted pareiasaur material (Sigogneau-Russell and Sun, 1981; Liu et al., 2014). Although definite dinocephalians are known from the Middle Permian Xidagou Formation, all specimens collected thus far represent anteosaurs (Liu, 2013).

Langer (2000) presented the first evidence for South American dinocephalians, based on some isolated teeth and a jaw fragment from the Rio do Rasto Formation of southeastern Brazil. The jaw fragment (UFRGS PV-0249T) bears three postcanine teeth and can be confidently identified as an anteosaurid (Kammerer, 2011); an isolated incisor (UFRGS PV-0314P) may also represent an anteosaurid (Langer, 2000). Two isolated incisiform teeth represent tapinocephalians: MCP 3838-PV, referred to Titanosuchidae (Langer, 2000), and MCP 4266-PV, referred to Tapinocephalidae (Kammerer, 2009). A final isolated tooth (MCN PV2351) probably also represents a tapinocephalian (Langer, 2000), from the posterior part of the tooth row where the 'talon-and-heel' morphology is poorly developed.

Here we present a new tapinocephalid specimen from the Rio do Rasto Formation, representing the most complete fossil of the group known from South America, as well as a discussion of its biostratigraphic implications. This material comes from the Serra do Cadeado area (Paraná State) in southern Brazil, which has also yielded remains of other Permian tetrapods, including a dicynodont (Barberena and Araújo, 1975; Boos et al., 2013) and temnospondyls (Barberena and Dias, 1998; Dias and Schultz, 2003).

Institutional abbreviations: **AMNH FARB**, American Museum of Natural History, Fossil Amphibian, Reptile, and Bird Collection, New York, USA; **BP**, Evolutionary Studies Institute (formerly the Bernard Price Institute for Palaeontological Research), University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa; **FURB**, Fundação Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Brazil; **MCN**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **MCP**, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **PIN**, Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; **SAM**, Iziko: South African Museum, Cape Town, South Africa; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

2. Geographical and geological setting

The Serra do Cadeado area (Fig. 1) is located between the municipalities of Ortigueira and Mauá da Serra in the north–central part of Paraná State, southern Brazil. This area is crossed by the highway BR 376 as well as by the Central Paraná Railway (EFCP).

Rocks of the Teresina, Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu and Serra Geral formations crop out in the area, making up a sequence spanning the Guadalupian (Middle Permian) to the Cretaceous (Riccomini et al., 1984). Fossil discoveries in the area have so far been restricted to the Permian formations and include plants (e.g. glossopterids, sphenophytes, pteridophytes), invertebrates (e.g. crustaceans, bivalves) and vertebrates (palaeonisciforms, elasmobranchs and tetrapods) (Barberena et al., 1980; Rohn, 1994; Laurini et al., 2009; Figueiredo et al., 2011). Tetrapods occur only in the upper Morro Pelado Member (Gordon, 1947) of the Rio do Rasto Formation (Barberena et al., 1980; Langer et al., 2009), which is composed mainly of fine to medium-grained reddish sandstones, commonly stratified, with pelitic intercalations containing fossils (Rohn, 2007; Holz et al., 2010). The depositional history of the Rio

do Rasto Formation is mainly continental, comprising lacustrine, fluvial and aeolian deposition (Schneider et al., 1974; Gama, 1979; Lavina, 1991; Rohn, 1994; Rohn et al., 2005; Milani et al., 2007).

Tetrapods of the Rio do Rasto Formation in the Serra do Cadeado area consist of the dicynodont *Endothiodon* sp. (Barberena and Araújo, 1975; Boos et al., 2013) and two temnospondyl amphibians: the long-snouted *Australerpeton cosgriffi* (Barberena, 1998; Eltink and Langer, 2014) and the short-snouted 'Rastosuchus' (*nomen nudum* in Barberena et al., 1980; called 'Rhinesuchus-like form' in Barberena and Dias, 1998). An additional tetrapod-bearing block from the Serra do Cadeado area was collected by the UFRGS Fossil Vertebrate Laboratory in 1976, but remained unprepared until 2011. When opened, it revealed a set of fossil bones embedded in a grayish red-violet siltstone matrix, with most of the bones covered by a dark iron oxide crust. Recent preparation of the block revealed that the fossils correspond to most of a deformed skull and lower jaw, here identified as representing a tapinocephalid dinocephalian. Review of the records of the Serra do Cadeado expeditions indicates that the referred block was collected next to one of the tunnels (annotated by the acronym 1V) of the Central Paraná Railway (EFCP). However, there is no reference regarding the exact point or level where the material was collected.

3. Systematic paleontology

Therapsida Broom, 1905.

Dinocephalia Seeley, 1894.

Tapinocephalia Broom, 1923.

Tapinocephalidae Lydekker, 1889.

Tapinocephalidae gen. et sp. indet.

3.1. Referred specimen

UFRGS PV-0487P, deformed partial skull and left lower jaw ramus, lacking the articular region.

3.2. Locality and horizon

South entrance of tunnel 1V of the Central Paraná Railway, in the municipality of Ortigueira, Paraná State, Brazil. Morro Pelado Member (Guadalupian/Lopingian), Rio do Rasto Formation, Paraná Basin.

4. Description

UFRGS PV-0487P is broken into a series of cranial fragments (Figs. 2–5), some of which were not possible to identify. Here we describe the larger elements that preserve significant morphological information.

4.1. Occiput

Sutures are not visible in this specimen, but based on comparisons with other tapinocephalids it is likely that the preserved portion of the occipital plate is composed of the opisthotic, supraoccipital, and tabular (Fig. 3). The post-temporal fenestra is present as a small circular opening on the right side of the occiput. This fenestra is typically located on the opisthotic/tabular border in tapinocephalids (King, 1988). Another circular structure is visible in a comparable location on the left side of the occiput, but this area is too damaged to assert whether it represents the left post-temporal fenestra. A large, ventrally-angled paroccipital process is present at the base of the occipital plate, as in other tapinocephalids. The occipital condyle is a tripartite structure, formed by a pair of exoccipitals and unpaired basioccipital located ventral to the

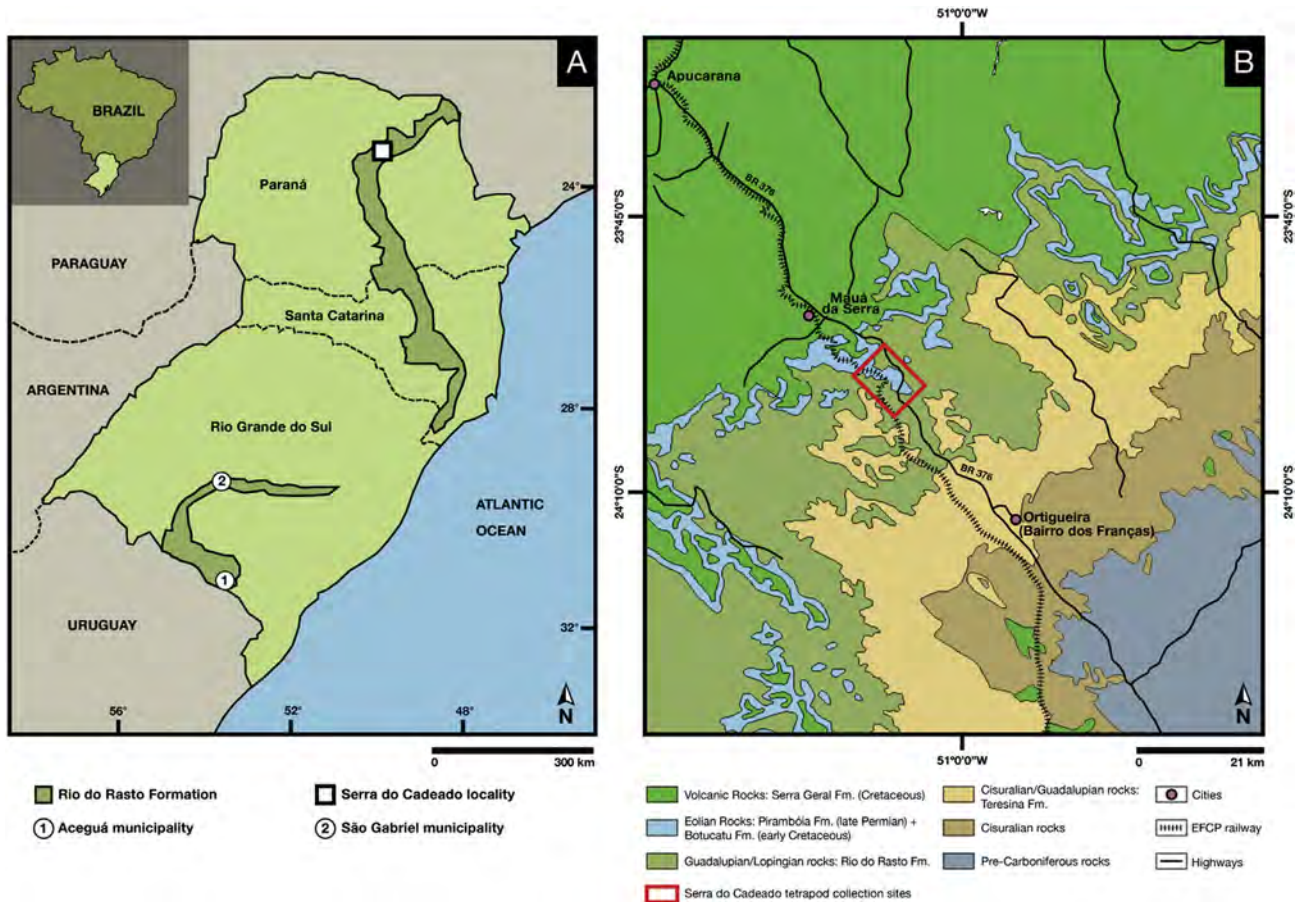


Fig. 1. Location map of the Serra do Cadeado area in the state of Paraná, Brazil. **A.** Main tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation (Guadalupian/Lopingian) in southern Brazil. Modified from Barberena et al. (1985b). **B.** Geologic map of the Serra do Cadeado area and surroundings. Based on CPRM (2004).

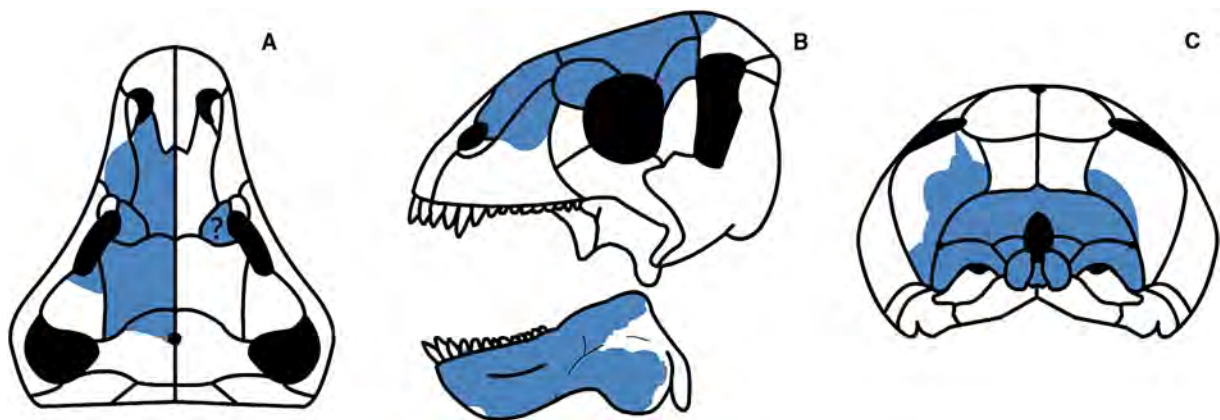


Fig. 2. Skull reconstruction of a representative tapinocephalid (*Moschops capensis*) indicating the identifiable parts of UFRGS-PV-0487P. Dorsal (A), left lateral (B) and occipital (C) views. The lower jaw depicted in B is also in left lateral view. Modified from the skull and lower jaw of *Moschops capensis* figured in King (1988, p.28).

foramen magnum. The condyle is nearly complete, although somewhat damaged on the left exoccipital. The foramen magnum is taller than wide.

4.2. Skull roof

The preserved skull roof (Fig. 4) comprises the anterior edge of the pineal boss, the left postorbital bar, the dorsal margin of the left orbit and interorbital region and the dorsal margin of the snout

(consisting of the nasals, prefrontals and part of the maxilla). A tall, chimney-like pineal boss is present. This structure is usually weakly developed in tapinocephalids, forming a broad, low boss instead of the discrete, chimney-like structure typical of other basal therapsids (Boonstra, 1953; King, 1988). However, a chimney-like pineal boss is present in at least one small tapinocephalid skull that probably represents a juvenile (SAM-PK-713, the holotype of *Delphinognathus conocephalus*). It is likely that a chimney-like pineal boss was present early in the ontogeny of tapinocephalids, but was

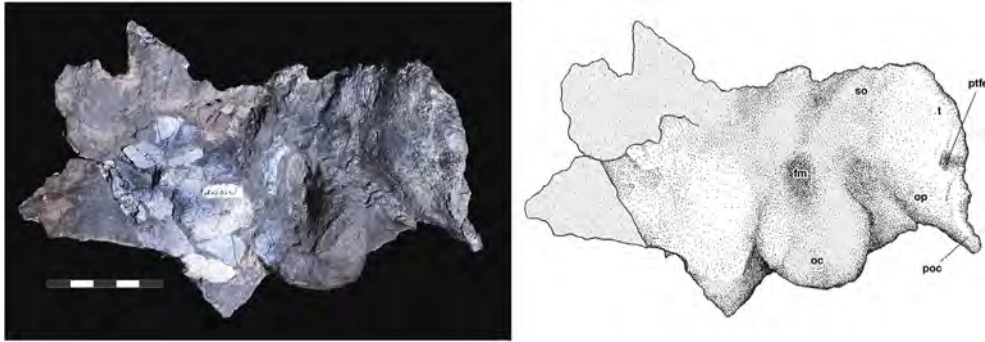


Fig. 3. Photograph and interpretative drawing of the occiput of the specimen UFRGS-PV-0487P in occipital view. Abbreviations: fm, foramen magnum; oc, occipital condyle; op, opisthotic; poc, paraoccipital process; ptfe, post-temporal fenestra; so, supraoccipital; t, tabular. Gray indicates matrix. Scale bar represents 50 mm.

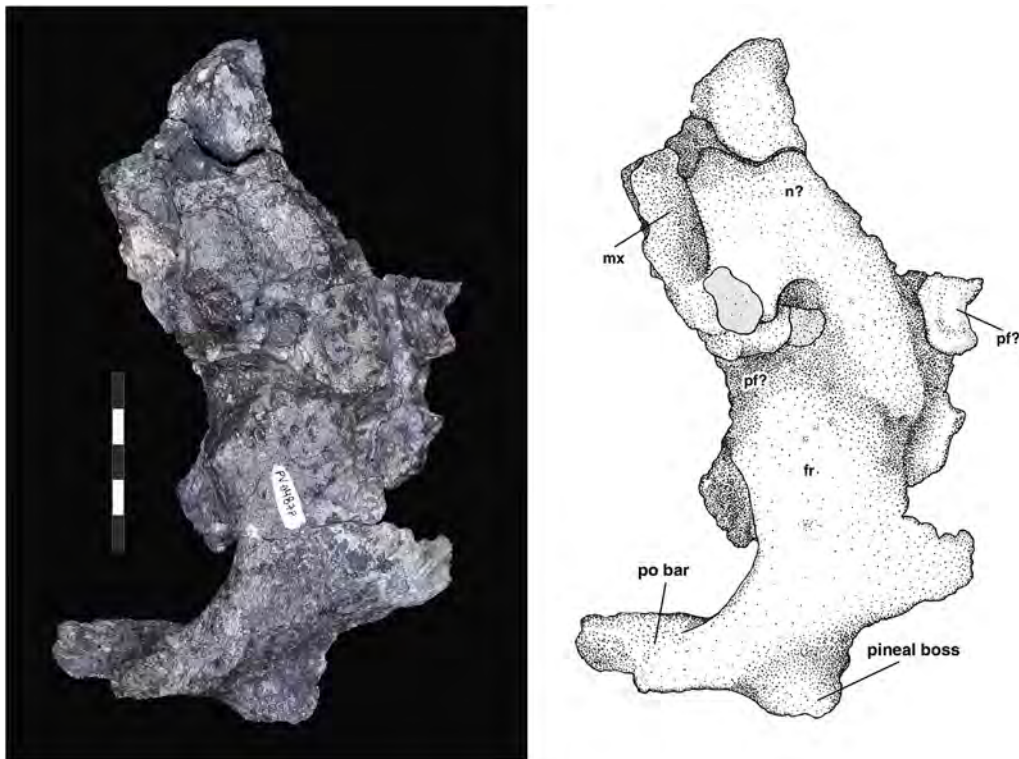


Fig. 4. Photograph and interpretative drawing of the skull roof of the specimen UFRGS-PV-0487P in dorsal view. Abbreviation: fr, frontal; mx, maxilla; n, nasal; pf, prefrontal; po bar, postorbital bar. Scale bar represents 50 mm.

obliterated by increasing pachyostosis of the skull roof in adults. This pattern is observed in the anteosaur *Titanophoneus potens*, where a chimney-like boss is present in subadults (e.g. PIN 157/1) but absent in the heavily pachyostosed largest specimens (e.g. PIN 157/3) (Kammerer, 2011). The dorsal rim of the orbit and the postorbital bar are relatively thin compared to those of other tapinocephalids (King, 1988), and do not show dermal sculpturing or pachyostosis. The interorbital region is gently rounded and weakly slopes forward, without a swollen frons as in *Tapinocephalus* or *Struthiocephalus* (Boonstra, 1969). No interorbital depressions, horns, or median ridges are present.

4.3. Lower jaw

The lower jaw (Fig. 5) is laterally compressed, moderately deep and relatively short compared to other dinocephalians (Fig. 6). The

right ramus is absent, and the left ramus lacks the surangular, prearticular and articular bones but preserves the majority of the dentary and the reflected lamina of the angular. The dentary does not bear bosses or shelves laterally, or a lateral mandibular fenestra. In lateral view, the dentary extends posteriorly until it meets the angular ventrally. A clear suture between the dentary and the angular cannot be observed and the position of the angular is inferred by the presence of the reflected lamina. The ventral margin of the mandible is strongly concave because of the ventral deflection of the large reflected lamina. Due to the absence of the prearticular, the reflected lamina is fully exposed in medial view. The reflected lamina is transversely flattened and dorsoventrally broad; bosses and grooves are absent in lateral view as in all dinocephalians. The reflected lamina is strongly directed ventrally compared to most tapinocephalids and it is possible that this represents a taphonomic artifact due to lateral compression. However, a

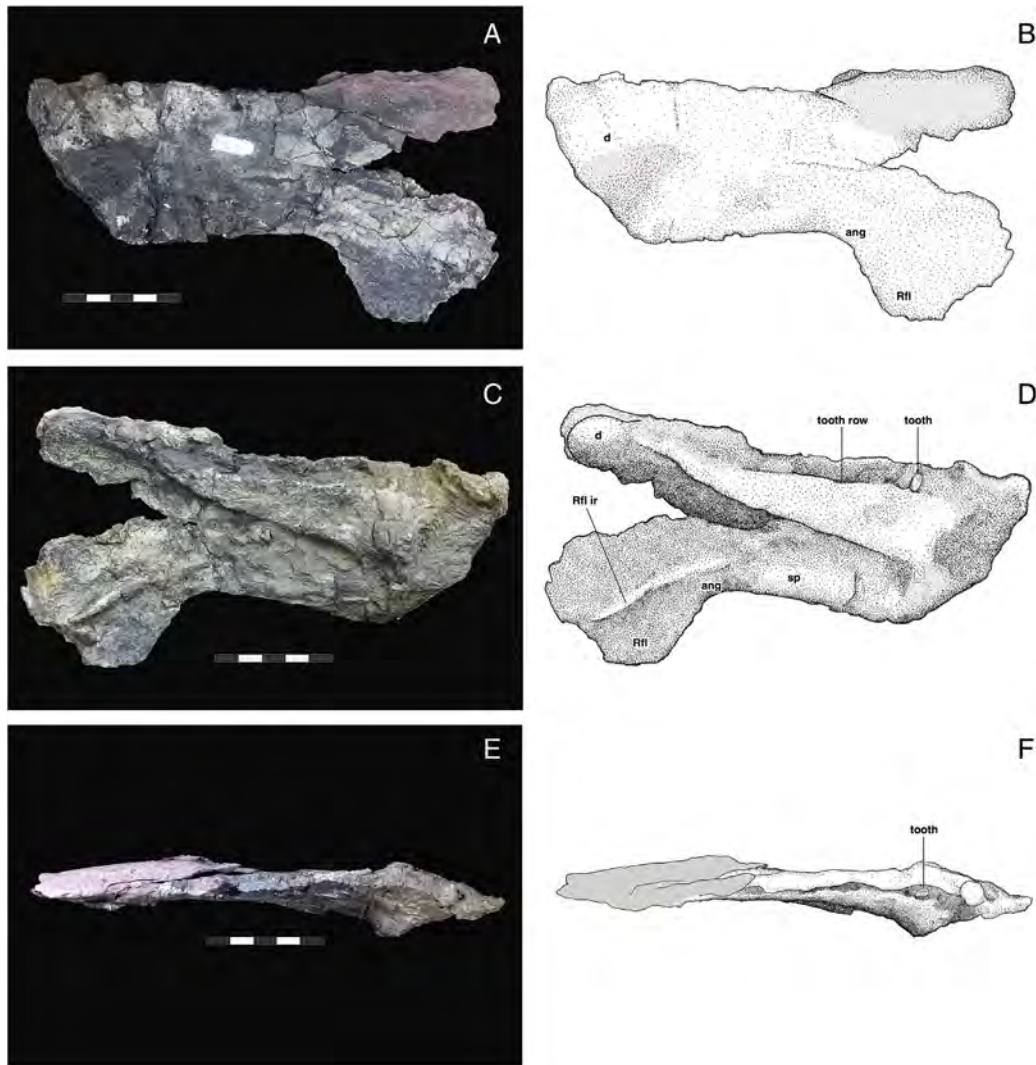


Fig. 5. Photographs and interpretative drawings of the left dentary ramus of the specimen UFRGS-PV-0487P in lateral (A and B), medial (C and D) and dorsal (E and F) views. Abbreviations: ang, angular; d, dentary; Rfl, reflected lamina of the angular; Rfl ir, internal ridge of the reflected lamina of the angular; sp, splenial. Gray indicates matrix. Scale bars represent 50 mm.

strongly deflected lamina is also known in some other tapinocephalid specimens, e.g. SAM-PK-713 (*Delphinognathus conocephalus*) and AMNH FARB 5550 (*Moschops capensis*, Fig. 6D). An internal ridge runs along the long axis of the reflected lamina. This ridge probably articulated with the prearticular and articular bones, as is the case in other tapinocephalids.

The alveolar margin of the dentary is nearly straight. The tooth row is visible as a sulcus extending from the symphysis, where it is relatively broad, and ending anterior to the coronoid eminence, where it is relatively narrow. Only one partial tooth is preserved, near to the anterior end of the tooth row (Fig. 5D). This tooth is mostly a worn root; the crown morphology is uncertain. Although a precise tooth count cannot be determined because of poor preservation of the alveoli, based on location and comparison with other tapinocephalids (Fig. 6) it is likely that the preserved tooth represents I4. It is an unusually small incisor (5.2 mm by 7.8 mm) for a short-jawed tapinocephalid (compared with taxa such as *Ulemosaurus* or *Moschognathus*), but this could be attributable to damage or its replacement history. Postmortem loss of teeth is a common taphonomic feature in tapinocephalids, and probably indicative of a weak ligamentous attachment to the jaw (Sidor et al., 2014). The mandibular symphysis is dorsoventrally tall but

unusually slender and elongated in dorsal view (Fig. 5E–F), which can be attributed to lateral compression suffered by the specimen. Posterior to the tooth row the dentary extends somewhat upwards, forming a rounded coronoid eminence. The splenial is visible only on the medial side of the jaw, making up the lower half of the ramus.

5. Discussion

UFRGS PV-0487P does not represent any previously known tetrapod group (Temnospondyli or Dicynodontia) from the Serra do Cadeado area. Comparisons with other Middle and Late Permian tetrapods indicate that UFRGS PV-0487P is a tapinocephalid dinocephalian. Characters supporting this identification include a rounded, externally featureless reflected lamina (characteristic of dinocephalians among therapsids) and the absence of a distinct canine in the mandible (characteristic of tapinocephalids among dinocephalians) (Hopson and Barghusen, 1986). Although the dentition is poorly preserved in this specimen, the lack of any swelling on the surface of the dentary and the decreasing width of the tooth row sulcus posterior to the incisor region clearly indicates that an enlarged canine was absent. Among tapinocephalids, the

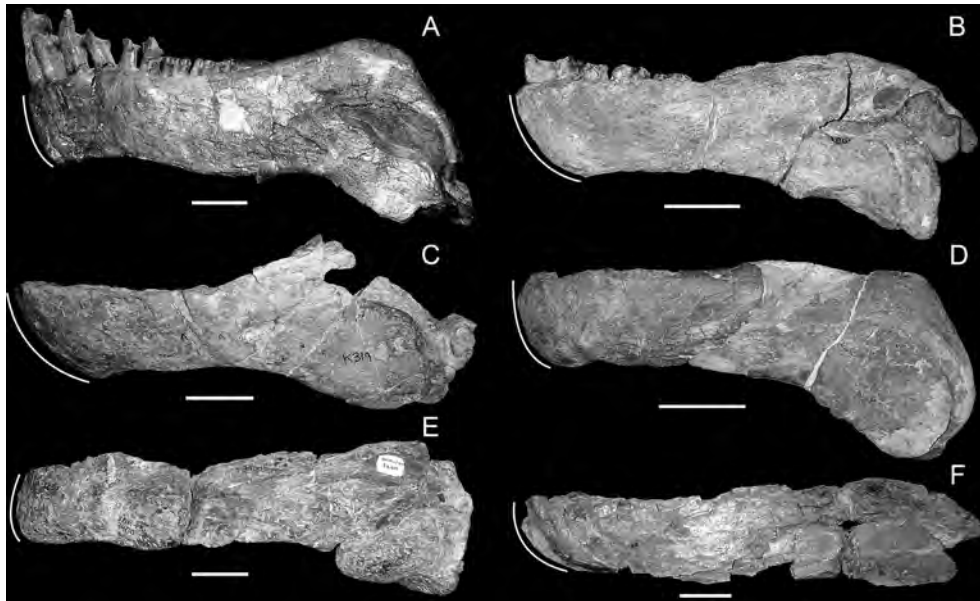


Fig. 6. Tapinocephalid mandibles in lateral view, for comparison with UFRGS-PV-0487P. Jaw symphysis outlined in white. The images in B, D, and F have been flipped for comparative purposes. **A.** PIN 2207/1, *Ulemosaurus svijagensis*; **B.** AMNH FARB 5602, *Moschognathus whaitsi*; **C.** SAM-PK-K319, *Moschops capensis*; **D.** AMNH FARB 5550, *Moschops capensis*; **E.** SAM-PK-3400, *Riebeeckosaurus longirostris*; **F.** SAM-PK-K272, *Struthiocephalus whaitsi*. Scale bars represent 50 mm.

overall shape of the lower jaw most closely resembles that of ‘moschopines’ such as *Moschops* and *Moschognathus* (see below).

5.1. Taxonomy

Rubidge and van den Heever (1997) recognized four families within Tapinocephalia: Estemmenosuchidae, Styraocephalidae, Titanosuchidae and Tapinocephalidae. The latter is the most taxonomically diverse, and includes a series of short- and long-snouted dinocephalians with moderately to highly pachyostosed skulls, which Boonstra (1969) classified in four subfamilies (Tapinocephalinae, Moschopinae, Riebeeckosaurinae, and Struthiocephalinae). Ivakhnenko (1994, 2003) split up the traditional Tapinocephalidae, proposing the new family Ulemosauridae to contain the Russian *Ulemosaurus* and the South African Eodicynodon Assemblage Zone (AZ) genus *Tapinocaninus*, which uniquely among tapinocephalids retain distinct canines. Unfortunately, there are no recent works testing the monophyly of Boonstra’s (1969) subfamilies or Ivakhnenko’s (1994) Ulemosauridae in a cladistic framework. For more on tapinocephalid taxonomy, see Atayman et al. (2009) and Güven et al. (2013).

Although a taxonomic revision of the Tapinocephalidae is beyond the scope of the present contribution, some discussion of the genera *Moschognathus* and *Moschops* is warranted, as pertains to the identification of UFRGS PV-0487P. Broom (1911) described *Moschops capensis* based on a series of skulls and partial skeletons from Spitzkop (Laingsburg District, Western Cape Province, South Africa): AMNH FARB 5550–5557. The holotype (AMNH FARB 5550, a skull and lower jaw) is significantly smaller than the other specimens and probably represents a juvenile individual (Gregory, 1926). Boonstra (1957) later referred numerous additional specimens from the SAM collections to *M. capensis*. In contrast, *Moschognathus whaitsi* is known from a single specimen (AMNH FARB 5602, composed of both premaxillae, the left jaw symphysis and right jaw ramus, a partial vertebral column including a complete, articulated cervical series, ribs, and the right pelvis and femur) collected from Beaufort West (Western Cape Province, South Africa) (Broom, 1914). Boonstra (1969) synonymized

Moschognathus with *Moschops*, and subsequent treatments of Dinocephalia have maintained this proposal (e.g. King, 1988).

Kammerer (2009) questioned the synonymy of *Moschognathus* and *Moschops*, noting that AMNH FARB 5602 differs from all known specimens of *Moschops* in its narrower snout tip, with a dorsoventrally thinner maxilla and anteroposteriorly longer premaxilla. Gregory (1926) interpreted the narrower snout of *Moschognathus* as part of an evolutionary transformation series culminating in extremely flat-snouted taxa such as *Mormosaurus* and *Struthiocephalus*. Kammerer (2009) suggested that the enigmatic type skull of *Struthionops intermedius* (SAM-PK-11947) could be conspecific with *Moschognathus whaitsi*, as it exhibits identical snout morphology. Also, unlike most other shallow-snouted tapinocephalids (e.g. *Struthiocephalus*, *Mormosaurus*), *Struthionops* has a relatively short skull that accords with the mandibular proportions of *Moschognathus*. Unfortunately, no overlapping material other than the snout tip is known between *Struthionops* and *Moschognathus*, making it difficult to evaluate this taxonomic hypothesis.

Moschognathus also differs from the type series of *Moschops capensis* in its mandibular proportions (Fig. 6B). In most tapinocephalids for which the jaw is known, the symphysis is the dorsoventrally shallowest part of the mandible, and is usually downturned at the tip (i.e. angled ventrally compared to the posterior portion of the jaw ramus) to accommodate enlarged, procumbent incisors. This is true not only for longirostrine taxa such as *Struthiocephalus* (Fig. 6F) but also for taxa with relatively short, tall mandibles such as *Ulemosaurus* (Fig. 6A). The mandible of *Moschognathus* is unusual in lacking a downturned tip and having a symphysis that is taller than the posterior portion of the dentary. The holotype (AMNH FARB 5550) (Fig. 6D) and one of the topotype (AMNH FARB 5553) specimens of *Moschops capensis* preserve mandibles, both of which have relatively short mandibular symphyses. However, both of these specimens are poorly preserved: a larger, better-preserved specimen referable to *M. capensis* (SAM-PK-K319 from Boontjiesakker, Beaufort West) shows a distinctly tall symphysis and is not downturned (Fig. 6C).

The mandible of UFRGS PV-0487P has a very tall symphysis relative to dentary length, proportionally taller than even that of

the holotype of *Moschognathus whaitsi* or SAM-PK-K319. The lower jaw of UFRGS PV-0487P is also taller overall (relative to the skull) than in any other tapinocephalid (Fig. 6). Although the mandibular height of UFRGS PV-0487P is unique among tapinocephalids, we refrain from recognizing this specimen as a new taxon here. It has clearly suffered lateral compression, which would exaggerate the dorsoventral height of the mandible in lateral view by eliminating its natural curvature. Furthermore, the lack of cranial pachyostosis and small size suggest that UFRGS PV-0487P represents a juvenile, which may also account for some of its proportional differences (for further discussion, see following section).

Based on its distinctive mandibular morphology, we can state that UFRGS PV-0487P represents a ‘moschopine’ tapinocephalid (although we emphasize that this may not represent a natural group). Unfortunately, lower-level identification is not possible at present; there are three likely options and not enough information to choose between them: 1. UFRGS PV-0487P is referable to *Moschops*; 2. UFRGS PV-0487P is referable to *Moschognathus*; or 3. UFRGS PV-0487P represents a new tapinocephalid taxon. UFRGS PV-0487P is similar in size to the smallest known *Moschops* material (e.g. AMNH FARB 5550), so it is unlikely that the proportional differences between these specimens are ontogenetic variation. They could, however, represent the results of different styles of taphonomic distortion, as noted above. If Kammerer’s (2009) hypothesis is correct and *Moschognathus* and *Struthionops* are synonymous, then UFRGS PV-0487P cannot be referred to that taxon, because it has a gently rounded skull roof like *Moschops*, instead of the sharply sloping skull of *Struthionops*. However, confirmation of that hypothesis is contingent on further research and the discovery of more tapinocephalid fossils. It is tempting to suggest that UFRGS PV-0487P represents a new taxon given its geographic separation from other nominal tapinocephalids. However, although the Serra do Cadeado fauna includes endemic temnospondyls, the only other therapsid in this fauna is the widespread *Endothiodon*, also known from South Africa, east Africa, and India (Ray, 2000; Boos et al., 2013; Cox and Angielczyk, 2015). Considering the broad trans-Pangaeian distributions of many Guadalupian tetrapod groups (Cisneros et al., 2012), we do not believe the geographic disjunct between UFRGS PV-0487P and South African tapinocephalids is necessarily of taxonomic consequence. Better-preserved material of the Serra do Cadeado tapinocephalid will be necessary to evaluate its possible distinction from other tapinocephalids.

5.2. Ontogeny in tapinocephalids

The development of cranial pachyostosis in tapinocephalids has long been recognized as dependent on age (Gregory, 1926; Boonstra, 1936). In particular, adult tapinocephalid skulls display extreme thickening of the postorbital bar and the frontal region of the skull (Gregory, 1926). Adult tapinocephalids also have smaller orbits and temporal fenestrae than juveniles, both because of typical amniote allometry and constriction due to the expanding postorbital bar. Also, due to the reduction in size of the temporal fenestrae, intertemporal width is increased in adult skulls (Barghusen, 1975). The advanced degree of pachyostosis in the circumorbital and intertemporal areas tends to create a depression in the interorbital region (because of the swollen orbital rims) and obscures the pineal boss. Other features related to ontogeny in tapinocephalids include: increase in the height and thickness of the zygomatic arch (Gregory, 1926), narrowing of the upper jaw (versus ‘deep face’ in juveniles; Gregory, 1926) and narrowing of the lower jaw (versus tall mandible in juveniles; Kammerer, 2009). Four tapinocephalid specimens that likely represent juveniles are worth comparing to UFRGS PV-0487P: SAM-PK-713 (*Delphinognathus conocephalus*, holotype), AMNH FARB 5550 (*Moschops capensis*,

holotype), SAM-PK-3015 (*Moschosaurus longiceps*, holotype) and SAM-PK-11832 (*Agnosaurus pienaari*, holotype). All of these specimens share small size and limited or no pachyostosis with UFRGS PV-0487P. Regarding the presence of a distinct pineal boss, only two specimens clearly display this feature: *Delphinognathus conocephalus*, with its cone-shaped pineal boss (Seeley, 1892), and UFRGS PV-0487P, in which the anterior portion of the pineal boss is preserved and bears a similar conical shape. The holotype of *Agnosaurus pienaari* also exhibits a pineal boss, but it is lower and less discrete than that of *Delphinognathus*. The initial stages of pachyostosis are already visible in AMNH FARB 5550, with a circumorbital swelling and the expansion of the postorbital bar; the pineal boss is not discrete in this specimen. The *Moschosaurus longiceps* skull does not seem to be pachyostosed, but a pineal boss is not preserved. However, this may be the result of damage to the intertemporal region in this specimen, which is heavily worn.

In UFRGS PV-0487P, the preserved portions of the postorbital bar and the margin of the orbit are not pachyostosed. In this specimen, as well as in the juvenile tapinocephalids mentioned above, no interorbital depression was observed. All of the specimens discussed here are small in size in comparison to other tapinocephalids. The estimated total lengths of the skulls of the juvenile tapinocephalids in our sample fall within 300–400 mm. In contrast, the skull lengths of tapinocephalids with well-developed cranial pachyostosis, such as the short-snouted *Tapinocephalus atherstonei* (SAM-PK-2344) and long-snouted *Struthiocephalus whaitsi* (BP/1/1575) range between 400 and 600 mm.

5.3. Local faunas of the Rio do Rasto Formation

Since the 1970s (Barberena and Daemon, 1974; Barberena and Araújo, 1975), the tetrapod faunas of the Rio do Rasto Formation have been used as tools for correlation with other paleofaunas around the world, especially with those of the Russian Platform and the Beaufort Group (South Africa). However, there are a series of factors hindering more detailed studies of these fossil faunas and their biostratigraphic potential, among them the rarity of systematic collections and poor description of the precise stratigraphic context for these specimens (Dias-da-Silva, 2012; Boos et al., 2013). Another problematic factor is the use of the ‘local fauna’ concept in the Rio do Rasto Formation. Originally, Wilson (1959, p. 770) proposed that the term ‘local fauna’ could be applied to “the totality of species collected from one important site or cluster of sites.” Later, Simpson (1971) included other factors in order to promote a more practical use of the term. For him, a local fauna should comprise elements that coexisted in space and time, but they cannot represent a whole stratigraphic unit. If a given fauna is distributed in a broad area or characterizes a lithologic unit, it should simply be termed a ‘fauna’ (Simpson, 1971). Initially, for the Rio do Rasto Formation, only the tetrapod faunas found in the Serra do Cadeado area and a stretch of the BR 153 (Bagé-Aceguá highway) were given the status of local faunas (Barberena et al., 1985b). In both localities, however, not all characteristics included in the definition of local fauna *sensu* Simpson were observed. The fossils of the ‘Serra do Cadeado Local Fauna’ occur in outcrops that extend north from the locality of Bairro dos Françaes (a neighborhood in the municipality of Ortigueira) to the hillsides of the Serra do Cadeado, along the Central Paraná Railway (EFCP) (Fig. 1B) (Barberena et al., 1980, 1985a).

In turn, most of the material of the temnospondyl *Australerpeton* was collected along highway BR 376 (Barberena and Daemon, 1974; Barberena, 1998; Eltink and Langer, 2014) between Bairro dos Françaes and Mauá da Serra. This highway was not included in the original definition of the Serra do Cadeado Local Fauna by Barberena et al. (1985a), who only indicated that the local fauna

occurred along the EFCP in the municipality of Ortigueira. In fact, the only *Australerpeton* material mentioned in the literature that definitely comes from the EFCP is that studied by Dias and Schultz (2003). Besides, *Australerpeton* remains were never previously found in association with other tetrapods of the Serra do Cadeado Local Fauna. Regarding the other Serra do Cadeado temnospondyl, no information about its exact locality has previously been published (Barberena et al., 1980; Barberena and Dias, 1998), but records from the UFRGS Fossil Vertebrate Laboratory indicate that '*Rastosuchus*' (the name tentatively assigned to this material by Barberena et al., 1980) was collected in tunnel 12 of the EFCP. The dicynodont *Endothiodon* (collected in tunnel 22) and the tapinocephalid dinocephalian described here (collected in tunnel 1V) come from two different tunnel entrances along the EFCP according to the aforementioned records.

We advise discontinuing use of the term 'local fauna' for the Serra do Cadeado tetrapods as a whole, and to either replace it with the broader term 'Serra do Cadeado fauna' or refer to each locality separately, indicating the number of the tunnel of the Central Paraná Railway or the point (by km) on highway BR 376 where the fossils were collected. Given the lack of precise stratigraphic context for most of these fossils, we consider it premature to conclude that these taxa represent a cohesive ecological unit rather than a sampling of animals from different times and habitats.

Similarly, the outcrops of highway BR 153 where the 'Açuá Local Fauna' was defined are separated from one another by ~30 km according to information extracted from Dias and Barberena (2001) and from the records of the UFRGS Fossil Vertebrate Laboratory. Although the exact collection sites are unknown, it is clear that the two elements that comprise this local fauna (the temnospondyl *Bageherpeton* and the pareiasaur *Provelosaurus*) were not collected together, raising the possibility that they belong to different stratigraphic levels (Cisneros et al., 2005).

When Langer (2000, p. 86) described the dinocephalian fragments (as well as fish and temnospondyl remains) collected in a single outcrop on Mr. Antonio Modesto Fagundes farm in São Gabriel municipality, he referred to these finds as the "Posto Queimado locality fauna." In the following years, new specimens were found in the same municipality, some of them from the same outcrop (Malabarba et al., 2003; Cisneros et al., 2005), but also from a locality called Boqueirão farm (Dias-da-Silva, 2012; Cisneros et al., 2012) and another in the Tiarajú district (Cisneros et al., 2011). Dias-da-Silva (2012) grouped all these finds into the 'Posto Queimado Local Fauna.' However, due to the lack of information concerning the stratigraphic provenance of several of these specimens, across three localities that could possibly represent distinct time intervals, we would argue that they not be grouped into a local fauna. Instead, they should be treated as distinct faunas until their relations and stratigraphic correlations are better clarified. Table 1 summarizes the tetrapod taxa found in each of the Rio do Rasto Formation localities.

5.4. Biostratigraphic correlations

Although we recognize that the concept of local faunas has been poorly applied to the Rio do Rasto Formation tetrapods, the lack of absolute dating means vertebrate fossils are still the best tools available for intrabasinal and transcontinental correlation. Dinocephalian remains are found in Serra do Cadeado, Fagundes farm, and Boqueirão farm (Table 1), indicating that these localities yield Guadalupian-age horizons (Cisneros et al., 2005; Langer et al., 2009; Cisneros et al., 2012; Dias-da-Silva, 2012). Fagundes farm and Serra do Cadeado share tapinocephalid dinocephalians, but due to the fragmentary nature of these specimens it is not possible to determine whether they represent the same species.

Archeogosaurid temnospondyls are known from Aceguá (*Bageherpeton*) and Boqueirão farm (UNIPAMPA-PV-00137) (Dias and Barberena, 2001; Dias-da-Silva, 2012), but Dias and Barberena (2001) noted that the identification of *Bageherpeton* as an archeogosaurid was tentative and the Boqueirão specimen has yet to be formally described.

In terms of global correlation, the only Rio do Rasto tetrapod known from other basins is *Endothiodon*, which occurs in the Serra do Cadeado area as well as in India and Africa (Antunes, 1975; Rubidge, 1995, 2005; Ray, 2000; Jacobs et al., 2005; Angielczyk et al., 2014). In the Beaufort Group of South Africa, *Endothiodon* is known from the upper part of the *Pristerognathus* AZ, the *Tropidostoma* AZ and the lower part of the *Cistecephalus* AZ (Rubidge, 1995). Recent radiometric dating of some of the fossiliferous horizons of the Beaufort Group has confirmed that the *Pristerognathus* AZ is early Lopingian (=Wuchiapingian) in age (Day et al., 2015a). Furthermore, recent research has extended the range of tapinocephalids into the lowermost part of the Teekloof Formation of the Beaufort Group, traditionally considered to be *Pristerognathus* AZ, but now bearing the upper portion of the *Tapinocephalus* AZ (Day et al., 2015b). Despite this change, however, there remains a gap between the last appearance of dinocephalians and first appearance of *Endothiodon* in South Africa: these taxa have never been found in co-occurrence. Cox and Angielczyk (2015) described a new species of *Endothiodon* (*E. tolani*) from the Ruhuhu Formation of Tanzania, which previously yielded tapinocephalid teeth (Simon et al., 2010). However, tapinocephalid remains have only been recovered in the lower Ruhuhu Formation, whereas the *Endothiodon* specimens are from the middle Ruhuhu Formation. Although endothiodont dicynodonts do occur in the lower Ruhuhu, they are not referable to the genus *Endothiodon* (Angielczyk et al., 2014). Thus, the combined presence of a tapinocephalid and *Endothiodon* in the Serra do Cadeado area poses a biostratigraphic problem. Most previous biostratigraphic correlations proposed for the Serra do Cadeado fauna placed it in the Lopingian (Late Permian) (Barberena et al., 1985a,b; Langer, 2000; Cisneros et al., 2005), which accords with the presence of *Endothiodon* but not the tapinocephalid described here.

Given available locality data, it is not currently possible to state whether the Serra do Cadeado *Endothiodon* and tapinocephalid fossils originate from strata of the same age. Comparison with the South African and Tanzanian record suggests that these finds may be from different levels in the sequence, although we leave open the possibility that the temporal ranges of these taxa were different in South America than in Africa. Even if these specimens did cooccur, however, it is unclear whether they would represent a late-surviving dinocephalian or an early record of *Endothiodon*. We propose to broadly correlate the Serra do Cadeado fauna as a whole with the *Tapinocephalus* through *Cistecephalus* assemblage zones of the Beaufort Group, based on the known therapsids in these faunas (Boonstra, 1969; Rubidge, 1995; Day, 2013). Although poorly constrained, this correlation is in agreement with the bivalve and conchostracan data noted by Holz et al. (2010), who indicated that the Rio do Rasto Formation comprises a sedimentary succession from the Wordian (middle Guadalupian) to the Wuchiapingian (base of the Lopingian). Systematic collections and stratigraphic mapping in the Serra do Cadeado area will be required to refine the age of this fauna and establish definite cooccurrence data for its component taxa. Although new tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation in the states of Paraná and Santa Catarina have recently been studied (Ramos and Vega, 2011; Silva et al., 2012; Strapasson et al., in press), thus far only ichnofossils and locally endemic temnospondyl remains have been reported from these sites.

Table 1

Tetrapod occurrences of the main localities of the Guadalupian/Lopingian Rio do Rasto Formation, southern Brazil. Data from: Barberena et al. (1980), Araújo (1985), Langer (2000), Dias and Barberena (2001), Malabarba et al. (2003), Cisneros et al. (2005), Kammerer (2009), Cisneros et al. (2012), Dias-da-Silva (2012) and the present contribution. Numbers in subscript indicate the number of the tunnel where specimen was recovered. The sign * indicates number of the tunnel is unknown. Abbreviation: EFCP, Central Paraná Railway.

Serra do Cadeado		Açuguá municipality		São Gabriel municipality		
EFCP	BR 376	Site 1	Site 2	Fagundes farm	Boqueirão farm	Tiarajú
Temnospondyli <i>Australerpeton cosgriffi</i> * <i>Rastosuchus</i> ¹²	Temnospondyli <i>Australerpeton</i> <i>cosgriffi</i>	Pareiasauria <i>Provelosaurus</i> <i>americanus</i>	Temnospondyli <i>Bageherpeton</i> <i>longignathus</i>	Temnospondyli Temnospondyli indet. Pareiasauria <i>Provelosaurus</i> <i>americanus</i> Dinocephalia Anteosauria indet. Titanosuchidae indet. Tapinocephalidae indet.	Temnospondyli UNIPAMPA-PV-00137 Dinocephalia <i>Pampaphoneus</i> <i>biccai</i> Anomodontia UNIPAMPA-PV-00317	Anomodontia <i>Tiarajudens</i> <i>eccentricus</i>
Dinocephalia Tapinocephalidae indet. ^{1V}						
Anomodontia <i>Endothiodon</i> sp. ²²						

6. Conclusions

A new tetrapod record (UFRGS PV-0487P) is described for the Serra do Cadeado area, Paraná State, Brazil and is identified as a tapinocephalid dinocephalian. Previously, dinocephalians had been reported only from Rio Grande do Sul State in Brazil and tapinocephalids were represented by an isolated tooth. UFRGS PV-0487P is an exploded skull and the left ramus of a lower jaw that most closely resembles the South African taxa *Moschognathus whaitsi* and *Moschops capensis* from the Guadalupian *Tapinocephalus* AZ. Comparisons with other tapinocephalid specimens indicate that UFRGS PV-0487P represents a juvenile or sub-adult individual.

We suggest that the term 'local fauna' be discontinued for the tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation, since there is no reliable information on the stratigraphic levels where many of the specimens were collected, and this 'local fauna' may be grouping non-contemporaneous taxa. To date, the most valuable biostratigraphic markers recovered from these localities are dinocephalians (a group restricted to the Guadalupian) and the dicynodont *Endothiodon* (a taxon known from the lower part of the Lopingian). Given the presence of the former in Serra do Cadeado, Fagundes farm and Boqueirão farm, we conclude that at least part of the Rio do Rasto Formation can be confidently placed in the Guadalupian. We tentatively correlate Serra do Cadeado strata with those of the Beaufort Group based on the distributions of shared tapinocephalid dinocephalians and *Endothiodon*, broadly covering the *Tapinocephalus* AZ through the base of the *Cistecephalus* AZ (upper Guadalupian to lower Lopingian). We emphasize, however, that this correlation is preliminary, and requires further refinement through additional fieldwork in the region.

Acknowledgments

We thank the members of the UFRGS Fossil Vertebrate Laboratory who collected and transported the block containing the specimen described here in 1976. We also express our gratitude for the curators and staff of the following collections: AMNH, BP, MCP, PIN, SAM and UFRGS. A.D.S.B. thanks Karine Lohmann Azevedo (UFRGS), Addressa Paim (UFRGS) and Fernando Abdala (BP) for help in the initial stages of this research. All photos of UFRGS PV-0487P were taken by Luiz Flavio Lopes (UFRGS) and edited by Mario Quiñones Faúndez (University of South Wales). Mario Quiñones is also acknowledged for his work in Fig. 1. Useful comments by Bruce Rubidge, Max Langer and Juan Cisneros helped to improve the manuscript. Financial support was provided by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (140745/2012-2) – in the form of a doctoral scholarship granted to A.D.S.B.

Support for C. F. K. was provided by an Eigene Stelle from the Deutsche Forschungsgemeinschaft (KA 4133/1-1) and a Sofja Kovalevskaja Award to Jörg Fröbisch.

References

- Angielczyk, K.D., Huertas, S., Smith, R.M.H., Tabor, N.J., Sidor, C.A., Steyer, J.-S., Tsuji, L.A., Gostling, N.J., 2014. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania. *J. Vertebr. Paleontol.* 34, 1408–1426.
- Antunes, M.T., 1975. Sur quelques reptiles Du Karroo de Maniamba, Moçambique. *Problèmes Actuels Paleontologie-évolution Vertébrés* 371–378.
- Araújo, D.C., 1985. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I-Diagnose específica. *An. Acad. Bras. Ciências* 57, 63–66.
- Atayman, S., Rubidge, B.S., Abdala, F., 2009. Taxonomic re-evaluation of tapinocephalid dinocephalians. *Palaeontol. Afr.* 44, 87–90.
- Barberena, M.C., 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. *An. Acad. Bras. Ciências* 70, 125–137.
- Barberena, M.C., Araújo, D.C., 1975. Tetrapodos fósiles de Sudamérica y Deriva Continental. In: *Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 497–504.
- Barberena, M.C., Daemon, R.F., 1974. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto: implicações geocronológicas e estratigráficas. In: *Anais do XXVIII Congresso de Geologia, Porto Alegre, vol. 2*, pp. 251–261.
- Barberena, M.C., Dias, E.V., 1998. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *An. Acad. Bras. Ciências* 70, 465–468.
- Barberena, M.C., Correia, N.R., Aumond, J.J., 1980. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (nordeste do Paraná, Brasil). *Rev. Bras. Geociências* 10, 268–275.
- Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, E.L., Azevedo, S.K., 1985a. O estado atual do conhecimento sobre os tetrapodos permianos e triássicos do Brasil meridional. In: *Campos, D.A., Ferreira, C.S., Brito, I.M., Viana, C.F. (Eds.), Coletânea de trabalhos paleontológicos DNPm (série Geologia)*, vol. 27, pp. 21–28.
- Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, E.L., 1985b. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. *Natl. Geogr. Res.* 5–20. Winter 1985.
- Barghusen, H.R., 1975. A review of fighting adaptations in Dinocephalians (Reptilia, Therapsida). *Paleobiology* 1, 295–311.
- Broom, R., 1905. On the use of the term Anomodontia. *Rec. Albany Mus.* 1, 266–269.
- Broom, R., 1911. On some new South African Permian reptiles. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1073–1082.
- Broom, R., 1914. A further comparison of the South African dinocephalians with the American pelycosaur. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 33, 135–141.
- Broom, R., 1923. On the structure of the skull in the carnivorous dinocephalian reptiles. *Proc. Zoological Soc. Lond.* 1923, 661–684.
- Boonstra, L.D., 1936. Some features of the cranial morphology of the tapinocephalid dinocephalians. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 72, 75–98.
- Boonstra, K.D., 1946. Report on some reptilian fossils from Gonyanka's Kraal, Busi Valley. *Proc. Trans. Rhod. Soc. Assoc.* 41, 46–49.
- Boonstra, L.D., 1953. The cranial morphology and taxonomy of the tapinocephalid genus *Struthiocephalus*. *Ann. South Afr. Mus.* 42, 32–53.
- Boonstra, L.D., 1957. The moschopid skulls in the South African Museum. *Ann. South Afr. Mus.* 44, 15–38.
- Boonstra, L.D., 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians. *Ann. South Afr. Mus.* 46, 57–112.
- Boonstra, L.D., 1969. The fauna of the *Tapinocephalus* zone (Beaufort Beds of the Karoo). *Ann. South Afr. Mus.* 56, 1–73.

- Boos, A.D.S., Schultz, C.L., Vega, C.S., Aumond, J.J., 2013. On the presence of the Late Permian dicyonodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology* 56, 837–848.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Malabarba, M.C., 2005. Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Rev. Bras. Paleontol.* 8, 13–24.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.O., 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Science* 331, 1603–1605.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B.S., Sengör, A.M.C., Schultz, C.L., 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 10, 1584–1588.
- Cox, C.B., Angielczyk, K.D., 2015. A new endothiodont dicyonodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. *J. Vertebrate Paleontology* 35 (4), e935388, 1–25.
- CPRM – Serviço Geológico do Brasil, 2004. Mapa Geológico Do Brasil Ao Milionésimo. Folhas SG, 22 Curitiba e SF22 Paranapanema. Published at. <http://www.cprm.gov.br/publique/cgi/cgilua.exe/sys/start.htm?infoid=298&sid=26> (accessed 09.04.15.).
- Day, M.O., 2013. Middle Permian Continental Biodiversity Changes as Reflected in the Beaufort Group of South Africa: a Bio- and Lithostratigraphic Review of the *Eodicyonodon*, *Tapinocephalus* and *Pristerognathus* Assemblage Zones. University of the Witwatersrand. Ph.D. thesis.
- Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, S.A., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S., 2015a. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. *Proc. R. Soc. B* 282, 20150834.
- Day, M.O., Güven, S., Abdala, F., Jirah, S., Rubidge, B., Almond, J., 2015b. Youngest dinocephalian fossils extend the *Tapinocephalus* zone, Karoo Basin, South Africa. *South Afr. J. Sci.* 111, 1–5.
- Dias, E.V., Barberena, M.C., 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of southern Brazil. *An. Acad. Bras. Ciências* 73, 135–143.
- Dias, E.V., Schultz, C.L., 2003. The first Paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Rev. Bras. Paleontol.* 6, 29–42.
- Dias-da-Silva, S., 2012. Middle-late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. *Lethaia* 45, 109–120.
- Efremov, I.A., 1940. *Ulemosaurus svjagensis* Riab. — ein Dincephale aus den Ablagerungen des Perm der USSR. *Nova Acta Leopoldina* 9, 155–205.
- Eltink, E., Langer, M.C., 2014. A new specimen of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* from the late Permian of Brazil (Rio do Rasto Formation, Paraná Basin): comparative anatomy and phylogenetic relationships. *J. Vertebrate Paleontology* 34, 524–538.
- Figueiredo, A.E.Q., Langer, M.C., Schultz, C.L., 2011. Sobre um espécime de palaeonisciformes proveniente da Serra do Cadeado, PR, Formação Rio do Rasto, Permiano Superior da Bacia do Paraná, Brasil. *Ameghiniana* 48, R239.
- Gama Jr., E., 1979. A sedimentação do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Irati): um modelo morfológico. *Rev. Bras. Geociências* 9, 1–16.
- Gordon, M., 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos. Dep. Nac. Produção Mineral/Divisão Geol. Mineral.* 38, 1–20.
- Gregory, W.K., 1926. The skeleton of *Moschops capensis* Broom, a dinocephalian reptile from the Permian of South Africa. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 56, 179–251.
- Güven, S., Rubidge, B.S., Abdala, F., 2013. Cranial morphology and taxonomy of South African Tapinocephalidae (Therapsida, Dinocephalia): the case of *Avenantia* and *Riebeckosaurus*. *Palaeontol. Afr.* 48, 24–33.
- Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Rohn, R., 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *J. S. Am. Earth Sci.* 29, 381–399.
- Hopson, J.A., Barghusen, H., 1986. An analysis of therapsid relationships. In: Hotton, N., MacLean, P.D., Roth, J.J., Roth, E.C. (Eds.), *The Ecology and Biology of the Mammal-like Reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 83–106.
- Ivakhnenko, M.F., 1994. New late Permian Dromasaurians (Anomodontia) from Eastern Europe. *Paleontol. Zhurnal* 1, 77–84.
- Ivakhnenko, M.F., 2003. Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian). *Paleontol. J.* 37 (4), S339–S465.
- Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Newman, K.D., Gomani, E.M., Deino, A., 2005. Therapsids from the Permian Chiweta Beds and the age of the Karoo Supergroup in Malawi. *Palaeontol. Electron.* 8 (28A), 1–21.
- Kammerer, C.F., 2009. Cranial Disparity in the Non-mammalian Synapsida. Ph.D. thesis. The University of Chicago.
- Kammerer, C.F., 2011. Systematics of the anteosauria (Therapsida: dinocephalia). *J. Syst. Paleontol.* 9, 261–304.
- King, G., 1988. Anomodontia. In: Wellnhofer, P. (Ed.), *Encyclopedia of Paleotheropology*, Part 17C. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 1–174.
- Langer, M.C., 2000. The first record of dinocephalians in South America: late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 215, 69–95.
- Langer, M.C., Eltink, E., Bittencourt, J.S., Rohn, R., 2009. Serra do Cadeado, PR: uma janela paleobiológica para o Permiano continental sul-americano. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S., Queiroz, E.T., Berbert-Born, M., Campos, D.A. (Eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. DNP/CPRM-Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP)*, Brasília, pp. 433–450.
- Laurini, C.R., Richter, M., Langer, M.C., 2009. Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brazil. *J. Vertebrate Paleontology* 29 (3), 133A.
- Lavina, E.L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scithiano) da Bacia do Paraná. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Ph.D. thesis.
- Liu, J., 2013. Osteology, ontogeny, and phylogenetic position of *Sinophoneus yumenensis* (Therapsida, Dinocephalia) from the Middle Permian Dashankou Fauna of China. *J. Vertebr. Paleontol.* 33, 1394–1407.
- Liu, J., Xu, L., Jia, S.-H., Pu, H.-Y., Liu, X.-L., 2014. The Jiyuan tetrapod fauna of the Upper Permian of China—2. stratigraphy, taxonomical review, and correlation. *Vertebr. Palasiat.* 52, 328–339.
- Lydekker, R., 1889. Part III. Palæozoology: vertebrata. In: Nicholson, H.A., Lydekker, R. (Eds.), *A Manual of Palæontology for the Use of Students*, vol. 2. William Blackwood and Sons, Edinburgh, pp. 889–1474.
- Malabarba, M.C., Abdala, F., Weiss, F.E., Perez, P.A., 2003. New data on the late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 6, 49–54.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Bol. Geociênc. Petrobras* 15 (2), 265–287.
- Owen, R., 1876. Descriptive and Illustrative Catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa in the Collection of British Museum (Natural History). Taylor and Francis, London.
- Ramos, B.D., Vega, C.S., 2011. Temnospondyl remains from the late Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 14 (1), 67–74.
- Ray, S., 2000. Endothiodont dicyonodont from the late Permian Kundaram Formation, India. *Palaeontology* 43, 375–404.
- Riccomini, C., Gimenez Filho, A., Almeida, F.F.M., 1984. Considerações sobre a estratigrafia do permo-triássico na região da Serra do Cadeado, Paraná. *An. do XXXIII Congr. Bras. Geol.* 46.
- Rohn, R., 1994. Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. Universidade de São Paulo. Ph.D. thesis.
- Rohn, R., 2007. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress. In: Iannuzzi, R., Boardman, D.R. (Eds.), *Extended Abstracts of the 1st Workshop Problems in Western Gondwana Geology*, pp. 151–157.
- Rohn, R., Assine, M.L., Meghioratti, T., 2005. A new insight on the Late Permian environmental changes in the Paraná Basin, south Brazil. *Abstr. Gondwana* 12, 316.
- Rubidge, B.S. (Ed.), 1995. Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series 1 Council for Geoscience, Pretoria.
- Rubidge, B.S., 2005. Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. *South Afr. J. Geol.* 108, 135–172.
- Rubidge, B.S., van den Heever, J.A., 1997. Morphology and systematic position of the dinocephalian *Styracocephalus platyrhynchus*. *Lethaia* 30, 157–168.
- Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, R., Medeiros, R.A., Daemon, R.F., Nogueira, A.A., 1974. *An. do XXVIII Congr. Bras. Geol.* 1, 41–65.
- Seeley, H.G., 1892. On *Delphinognathus conocephalus* (Seeley) from the middle Karoo Beds, Cape Colony, preserved in the South African Museum, Capetown. *Q. J. Geol. Soc. Lond.* 48, 469–475.
- Seeley, H.G., 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX, section 1. On the Titanosuchia. *Philos. Trans. R. Soc.* 185, 987–1018.
- Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H., Goulding, A.K., Nesbitt, S.J., Peacock, B.R., Steyer, J.S., Tolan, S., 2014. Tapinocephalids (Therapsida, dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of Southern Zambia. *J. Vertebr. Paleontol.* 34 (4), 980–986.
- Sigogneau-Russell, D., Sun, A.-L., 1981. A brief review of Chinese synapsids. *Geobios* 14 (2), 275–279.
- Silva, R.C., Sedor, F.A., Fernandes, A.C.S., 2012. Fossil footprints from the Late Permian of Brazil: an example of hidden biodiversity. *J. S. Am. Earth Sci.* 38, 31–43.
- Simon, R.V., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H., 2010. First record of a tapinocephalid (Therapsida: Dinocephalia) from the Ruhuhu Formation (Songea Group) of southern Tanzania. *J. Vertebrate Paleontology* 30, 1289–1293.
- Simpson, G.G., 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. *Rev. la Asoc. Geol. Argent.* 26, 281–297.
- Smith, R., Rubidge, B., van der Walt, M., 2012. Therapsid biodiversity patterns and paleoenvironments of the Karoo Basin, South Africa. In: Chinsamy-Turan, A. (Ed.), *Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology*, pp. 30–62.
- Strapasson A., Pinheiro F.L. and Soares M.B., On a new stereospondylomorph temnospondyl from the Middle/Late Permian of Southern Brazil. *Acta Palaeontol. Pol. (in press)* <http://dx.doi.org/10.4202/app.00059.2014>
- Wilson, J.A., 1959. Stratigraphic concepts in vertebrate paleontology. *Am. J. Sci.* 257, 770–778.
- Young, C.C., 1979. A late permian fauna from Jiyuan, Henan. *Vertebr. Palasiat.* 17, 99–113.



Alessandra Boos <aleboos@gmail.com>

PLOS ONE Author Notice: Passed Tech Check - [EMID:35f4cbaadc4c8aef]

1 mensagem

PLOS ONE <em@editorialmanager.com>

11 de janeiro de 2016 16:29

Responder a: PLOS ONE <plosone@plos.org>

Para: Alessandra Daniele da Silva Boos <aleboos@gmail.com>

A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and Its Implications for Bidentalian Origins

Dear Mrs Boos,

Thank you for submitting your work to PLOS ONE. We are writing to let you know that your manuscript is progressing to assessment by an in-house editor for checks related to our editorial policies. Once complete it will proceed to review with an Academic Editor. This is part of our standard process for submissions and no action is required from you at this time.

For your reference, our submission guidelines can be found on this page of our website: <http://journals.plos.org/plosone/s/submission-guidelines>.

Thank you for submitting your work to PLOS ONE.

Kind regards,

Samantha Russell
PLOS ONE

A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and Its Implications for Bidentalians Origins

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Article Type:	Research Article
Full Title:	A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and Its Implications for Bidentalians Origins
Short Title:	A New Permian Dicynodont from Brazil
Corresponding Author:	Alessandra Daniele da Silva Boos Universidade Federal do Rio Grande do Sul Porto Alegre, Rio Grande do Sul BRAZIL
Keywords:	Synapsida; Dicynodontia; South America; Biogeography; Gondwana
Abstract:	Dicynodonts were a highly successful group of herbivorous therapsids that inhabited terrestrial ecosystems from the Middle Permian through the end of the Triassic periods. Permian dicynodonts are extremely abundant in African deposits, but are comparatively poorly known from the other regions of Gondwana. Here we describe a new South American dicynodont, <i>[redacted]</i> gen. et sp. nov., from the Boqueirão farm site of the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Guadalupian/Lopingian of Brazil. Diagnostic features of <i>[redacted]</i> include well developed ridges extending from the crista oesophagea anteriorly along the pterygoid rami, strong posterior angulation of the posterior pterygoid rami, and a bulbous, well-developed retroarticular process of the articular. Phylogenetic analysis indicates that <i>[redacted]</i> is the earliest and most basal member of Bidentalina, a cosmopolitan clade that includes Permian and Triassic dicynodonts whose dentition is usually reduced to a pair of maxillary tusks.
Order of Authors:	Alessandra Daniele da Silva Boos Christian F Kammerer Cesar L Schultz Marina B Soares Ana L R Ilha
Opposed Reviewers:	
Additional Information:	
Question	Response
Financial Disclosure Please describe all sources of funding that have supported your work. A complete funding statement should do the following: Include grant numbers and the URLs of any funder's website. Use the full name, not acronyms, of funding institutions, and use initials to identify authors who received the funding. Describe the role of any sponsors or funders in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.	This work was partially funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (http://www.cnpq.br/) through scholarships granted to ADSB and CLS. CFK support was provided by an Eigene Stelle from the Deutsche Forschungsgemeinschaft (KA 4133/1-1) and a Sofja Kovalevskaja Award to Jörg Fröbisch. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. No additional external funding received for this study.

If they had no role in any of the above, include this sentence at the end of your statement: "*The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.*"

If the study was **unfunded**, provide a statement that clearly indicates this, for example: "*The author(s) received no specific funding for this work.*"

* typeset

Competing Interests

You are responsible for recognizing and disclosing on behalf of all authors any competing interest that could be perceived to bias their work, acknowledging all financial support and any other relevant financial or non-financial competing interests.

Do any authors of this manuscript have competing interests (as described in the [PLOS Policy on Declaration and Evaluation of Competing Interests](#))?

If yes, please provide details about any and all competing interests in the box below. Your response should begin with this statement: *I have read the journal's policy and the authors of this manuscript have the following competing interests:*

If no authors have any competing interests to declare, please enter this statement in the box: "*The authors have declared that no competing interests exist.*"

* typeset

Ethics Statement

You must provide an ethics statement if your study involved human participants, specimens or tissue samples, or vertebrate animals, embryos or tissues. All information entered here should **also be included in the Methods section** of your

The authors have declared that no competing interests exist.

All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all relevant regulations. Permission to excavate the specimens from the Boqueirão farm site was obtained from the landholders by the team of the Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA) of the São Gabriel municipality in 2010. The specimen UNIPAMPA PV317P is currently housed in the collections of the Laboratório de Paleobiologia of UNIPAMPA, in São Gabriel, Rio Grande do Sul State, Brazil. Permission to access and study the specimen here described was granted to the co-authors by the curator of the aforementioned collection, Dr. Felipe Lima Pinheiro.

manuscript. Please write "N/A" if your study does not require an ethics statement.

Human Subject Research (involved human participants and/or tissue)

All research involving human participants must have been approved by the authors' Institutional Review Board (IRB) or an equivalent committee, and all clinical investigation must have been conducted according to the principles expressed in the [Declaration of Helsinki](#). Informed consent, written or oral, should also have been obtained from the participants. If no consent was given, the reason must be explained (e.g. the data were analyzed anonymously) and reported. The form of consent (written/oral), or reason for lack of consent, should be indicated in the Methods section of your manuscript.

Please enter the name of the IRB or Ethics Committee that approved this study in the space below. Include the approval number and/or a statement indicating approval of this research.

Animal Research (involved vertebrate animals, embryos or tissues)

All animal work must have been conducted according to relevant national and international guidelines. If your study involved non-human primates, you must provide details regarding animal welfare and steps taken to ameliorate suffering; this is in accordance with the recommendations of the Weatherall report, "[The use of non-human primates in research](#)." The relevant guidelines followed and the committee that approved the study should be identified in the ethics statement.

If anesthesia, euthanasia or any kind of animal sacrifice is part of the study, please include briefly in your statement which substances and/or methods were applied.

Please enter the name of your Institutional Animal Care and Use Committee (IACUC)

<p>or other relevant ethics board, and indicate whether they approved this research or granted a formal waiver of ethical approval. Also include an approval number if one was obtained.</p> <p>Field Permit</p> <p>Please indicate the name of the institution or the relevant body that granted permission.</p>	
<p>Data Availability</p> <p>PLOS journals require authors to make all data underlying the findings described in their manuscript fully available, without restriction and from the time of publication, with only rare exceptions to address legal and ethical concerns (see the PLOS Data Policy and FAQ for further details). When submitting a manuscript, authors must provide a Data Availability Statement that describes where the data underlying their manuscript can be found.</p> <p>Your answers to the following constitute your statement about data availability and will be included with the article in the event of publication. Please note that simply stating 'data available on request from the author' is not acceptable. If, however, your data are only available upon request from the author(s), you must answer "No" to the first question below, and explain your exceptional situation in the text box provided.</p> <p>Do the authors confirm that all data underlying the findings described in their manuscript are fully available without restriction?</p>	<p>Yes - all data are fully available without restriction</p>
<p>Please describe where your data may be found, writing in full sentences. Your answers should be entered into the box below and will be published in the form you provide them, if your manuscript is accepted. If you are copying our sample text below, please ensure you replace any instances of XXX with the appropriate details.</p> <p>If your data are all contained within the paper and/or Supporting Information files, please state this in your answer below. For example, "All relevant data are within the paper and its Supporting Information files."</p>	<p>All relevant data are within the paper and its Supporting Information file.</p>

<p>If your data are held or will be held in a public repository, include URLs, accession numbers or DOIs. For example, "All XXX files are available from the XXX database (accession number(s) XXX, XXX)." If this information will only be available after acceptance, please indicate this by ticking the box below. If neither of these applies but you are able to provide details of access elsewhere, with or without limitations, please do so in the box below. For example:</p> <p>"Data are available from the XXX Institutional Data Access / Ethics Committee for researchers who meet the criteria for access to confidential data."</p> <p>"Data are from the XXX study whose authors may be contacted at XXX."</p> <p>* typeset</p>	
<p>Additional data availability information:</p>	<p>Tick here if the URLs/accession numbers/DOIs will be available only after acceptance of the manuscript for publication so that we can ensure their inclusion before publication.</p>

December 29th 2015.

Scientific Editors

PLOS ONE

I am writing to submit our manuscript entitled, “A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and Its Implications for Bidentalians Origins,” for consideration for publication as a research article in this journal.

Our work describes a new genus and species of dicynodont (extinct group that comprise the most abundant vertebrate herbivores of terrestrial ecosystems before the dawn of dinosaurs) from the Rio do Rasto Formation of Rio Grande do Sul State in Brazil. The specimen represents the most complete Permian dicynodont remains of Brazil and South America known to date. In fact, Permian forms of this group are rare outside Africa (e.g. this is the second occurrence for South America) and the present work will contribute significantly to the knowledge of this clade in Gondwana, but also to the origins of the sub-clade Bidentalia (which is cosmopolitan), since the material reported here is the most basal member of it.

If this submission is considered relevant for the journal, we would like to suggest as our Academic Editors Dr. Andrew Farke and Dr. Leon Claessens. Regarding reviewers, we believe that the most suitable researchers for this task are Dr. Kenneth Angielczyk, Dr. Jörg Fröbisch and Dr. Cristina Silveira Vega.

This manuscript describes original work and is not under consideration by any other journal. All authors approved the manuscript and this submission.

Kind regards,

Alessandra D. S. Boos

PhD Candidate, UFRGS - Universidade Federal do Rio Grande do Sul

1 **A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of**
2 **Southern Brazil and Its Implications for Bidentalians Origins**

3

4 Alessandra D. S. Boos^{1*}, Christian F. Kammerer², Cesar L. Schultz¹, Marina B.
5 Soares¹, Ana L. R. Ilha¹

6 ¹Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
7 Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

8 ²Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und
9 Biodiversitätsforschung, Berlin, Germany

10

11 * Corresponding author

12 E-mail: alessandra.boos@ufrgs.br (ADSB)

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

1 China, India, Laos, Madagascar, Malawi, Mozambique, Russia, Scotland,
2 Tanzania, Zambia and Zimbabwe [1,5-17]. Triassic occurrences of the group
3 are additionally known from Antarctica, Argentina, Australia, Brazil, China,
4 Germany, India, Madagascar, Mongolia, Morocco, Namibia, Poland, Russia,
5 Tanzania, the United States, and Zambia (Fröbisch [5] and references cited
6 therein, updated with 18-23). Because of their abundance, wide geographical
7 distribution and relatively short species-level temporal ranges (with some
8 notable exceptions, e.g., *Diictodon feliceps*), dicynodonts have been
9 extensively used in vertebrate biostratigraphy, especially for intrabasinal and
10 transcontinental correlations (e.g., 24,25).

11 In Brazil, dicynodonts have only been reported from the Paraná Basin in
12 the southeastern part of the country. Permian records consist of only two
13 specimens from the Rio do Rasto Formation (Guadalupian/Lopingian): one
14 assigned to *Endothiodon* [26] and the other representing the material
15 described here. By contrast, Triassic dicynodonts are common components of
16 the Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz and Candelária sequences (Middle/Upper
17 Triassic) and represent three genera: *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria* and
18 *Jachaleria* [27,28]. No Brazilian-endemic dicynodont genera are currently
19 known, with *Endothiodon* being particularly widespread (it is also known in
20 India, southern and southeast Africa; Cox and Angielczyk [17]),
21 *Dinodontosaurus* and *Jachaleria* occurring in Brazil and Argentina [29], and
22 *Stahleckeria* occurring in Brazil and Namibia [22].

23 The specimen here described was figured in Dias-da-Silva ([30]; Figure
24 4) and mentioned in Boos et al. [26,31] but has never received a formal
25 description. It represents the second dicynodont taxon from the Permian of

1 South America and is the best preserved specimen by far, comprising an
2 almost complete skull with lower jaws and several postcranial elements.

3

4 **Geological Setting**

5 The Paraná Basin is an intracratonic basin (approximate area of
6 1,500.000 km²) that extends over parts of Brazil, Argentina, Paraguay and
7 Uruguay [32]. In Brazil, it comprises deposits from Ordovician to Cretaceous
8 age, divided into six supersequences (from base to top): Rio Ivaí (Ordovician-
9 Silurian), Paraná (Devonian), Gondwana I (Carboniferous-Early Triassic),
10 Gondwana II (Middle to Late Triassic), Gondwana III (Late Jurassic-Early
11 Cretaceous) and Bauru (Late Cretaceous) [33]. The Permian interval is
12 recorded in rocks belonging to the Gondwana I Supersequence, made up of
13 the top of the Itararé Group and the Guatá and Passa Dois groups [32] (Fig
14 1A). In the upper portion of the Passa Dois Group is located the Rio do Rasto
15 Formation, the first unit bearing terrestrial tetrapods in the Paraná Basin,
16 which is of Guadalupian/Lopingian age [34] (Fig 1B).

17

18 **Fig 1. Geological context of the study area.** (A) Stratigraphic context of the
19 Permian units of the Paraná Basin in Brazil (based on [34]); (B) Location map
20 of the Rio do Rasto Formation in southern Brazil, indicating the municipality
21 of São Gabriel where the study area (Boqueirão farm) is located; (C)
22 Photograph of the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto Formation as
23 exposed on the Boqueirão farm. Note that the rock layers are tilted in this
24 site; (D) Aerial image (Google Earth) showing the exposures of the Morro

1 Pelado Member on the Boqueirão farm, indicating the outcrops where
2 coprolites occur and where tetrapod remains were collected. Note that the
3 tetrapod outcrop is the same shown in C.

4

5 The depositional history of the Rio do Rasto Formation is mainly
6 interpreted as continental, comprising lacustrine, fluvial and aeolian
7 deposition [32,35-37]. The formation is divided into two members: Serrinha
8 (lower) and Morro Pelado (upper). The former consists of fine sandstones with
9 coarser grains at the base but fining upwards with the eventual occurrence of
10 mudstone and siltstone [38], whereas the Morro Pelado Member is
11 characterized by fine to medium-grained sandstone with pelitic intercalations
12 [34,38]. On the top of the Morro Pelado Member is observed an increase in the
13 deposition of sandstone layers, pointing to a trend of growing aridity [35].
14 Tetrapod remains are usually found in the fluvio-deltaic facies of the Morro
15 Pelado Member in Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul states, and
16 include temnospondyl amphibians, parareptiles and therapsid synapsids [39].
17 The fossil occurrences of the Morro Pelado Member are not restricted to
18 tetrapods, they also include fish remains (e.g. [40-41]), ichnofossils (e.g. [42-
19 43]), plants (e.g. glossopterids, pecopterids, sphenophytes) (e.g. [44]) and
20 invertebrates (e.g. bivalves, conchostracans) (e.g. [45]).

21 The dicynodont material described here was found at the Boqueirão
22 farm outcrop, located in the municipality of São Gabriel, approximately in the
23 central part of the Rio Grande do Sul State (Fig 1C), inside a private property.
24 The fossil was embedded in pinkish fine sandstone and the bones were
25 covered by a dark iron oxide crust. A pond separates two exposures of the Rio

1 do Rasto Formation in the site. The SW outcrop contains only coprolites [46]
2 whereas the NE outcrop yields tetrapod remains, such as the dicynodont
3 described here, the dinocephalian *Pampaphoneus biccai* and a temnospondyl
4 amphibian [30,47]. The layers of the NE outcrop are tilted (with a SW dip),
5 whereas those of the SW outcrop are horizontal, so it is not clear if these two
6 exposures are coeval.

7 The presence of *Pampaphoneus* points to a Guadalupian age for the NE
8 outcrop based on its affinities with the anteosaurid dinocephalians of South
9 Africa and the Russian Platform [47]. The phylogenetic position of the new
10 dicynodont here described is also concordant with this age.

11

12 **Methods**

13 **Ethics statement**

14 All necessary permits were obtained for the described study, which
15 complied with all relevant regulations. Permission to excavate the specimens
16 from the Boqueirão farm site was obtained from the landholders by the team
17 of the Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA) of the São Gabriel
18 municipality in 2010. The specimen UNIPAMPA PV317P is currently housed in
19 the collections of the Laboratório de Paleobiologia of UNIPAMPA, in São
20 Gabriel, Rio Grande do Sul State, Brazil. Permission to access and study the
21 specimen here described was granted to the co-authors by the curator of the
22 aforementioned collection, Dr. Felipe Lima Pinheiro.

23

1 **Nomenclatural acts**

2 The electronic edition of this article conforms to the requirements of
3 the amended International Code of Zoological Nomenclature, and hence the
4 new names contained herein are available under that Code from the
5 electronic edition of this article. This published work and the nomenclatural
6 acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration
7 system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be
8 resolved and the associated information viewed through any standard web
9 browser by appending the LSID to the prefix “<http://zoobank.org/>”. The LSID
10 for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:60995DB7-406B-458C-87C1-
11 ECFC49FA6816. The electronic edition of this work was published in a journal
12 with an ISSN, and has been archived and is available from the following digital
13 repositories: PubMed Central (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/>) and
14 LOCKSS (<http://www.lockss.org>).

15

16 **Preparation**

17 The specimen was prepared using both chemical and mechanical
18 methods. For mechanical preparation, matrix was removed using micro
19 pneumatic hammers whereas iron oxide layers were removed with the help of
20 a small metal chisel. Chemical preparation was done by baths in hydrogen
21 peroxide solution.

22

23 **Phylogeny**

1 We included UNIPAMPA PV317P in the most recent version (Kammerer
 2 et al. [48]) of the anomodont data matrix of Kammerer et al. [4], composed
 3 of 174 characters and 102 taxa. However, the specimen studied herein was
 4 only coded for cranial and mandibular characters —postcranial characters will
 5 be considered in the future, upon the full description of the
 6 postcranium. The analysis was run in TNT v1.1 [49] using New Technology
 7 search parameters (sectorial searching, parsimony ratchet, tree drift, and
 8 tree fusing utilized; search level set to 65; required to find minimal tree
 9 length 20 times). Symmetric resampling values are based on 10000 replicates
 10 in TNT.

11

12 Systematic Paleontology

13 Therapsida Broom, 1905 [50]

14 Anomodontia Owen, 1860 [51]

15 Chainosauria Nopcsa, 1923 [52]

16 Dicynodontia Owen, 1860 [51]

17 Bidentalina Bain *vide* Owen, 1876 [53]

18 n. gen.

19 urn:lsid:zoobank.org:act: XXXXXXXX

20

21 Etymology

22 A combination of (from Rio do Rasto Formation) and (from
 23 ancient Greek, tooth).

24

1 Diagnosis

2 As for type and only species .

3

4 n. gen. n. sp.

5 urn:lsid:zoobank.org:act:XXXXXXX

6

7 Etymology

8 in reference to a notable feature of the taxon: its well -
9 developed ridges ('lophus' in ancient Greek) on the pterygoid bone.

10

11 Holotype

12 UNIPAMPA PV317P, an almost complete skull with attached lower jaws and
13 unprepared postcranium.

14

15 Locality and horizon

16 Boqueirão farm (S 30 0 6.394; W 54 5 10.067), São Gabriel municipality, Rio
17 Grande do Sul State. Exposure of the Morro Pelado Member
18 (Guadalupian/Lopingian) of the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin. Other
19 tetrapods known from this locality are the anteosaurid dinocephalian
20 Pampaphoneus biccai [47] and an undescribed temnospondyl amphibian [30].

21

22 Diagnosis

1 Small dicynodont characterized by the following unique combination of
 2 characters: well -developed ridges extending from the crista oesophagea
 3 anteriorly along the pterygoid rami, strong posterior angulation of the
 4 posterior pterygoid rami, snout with median nasal boss confluent with
 5 premaxilla, median ridge present on premaxilla, squamosal folded anteriorly
 6 dorsal to quadratojugal, postorbitals extending to posterior end of the
 7 temporal fenestra that remain broad at tip, collar -like boss surrounding the
 8 pineal foramen, elongate intertemporal bar with parietals broadly exposed in
 9 median groove, narrow slit -like mandibular fenestra, thin lateral dentary shelf
 10 forming the dorsal border of the mandibular fenestra, and well -developed,
 11 bulbous retroarticular processes of the articular.

12

13 Description

14 The holotype and only specimen of (UNIPAMPA
 15 PV317P) is a somewhat dorsoventrally flattened skull of small size (basal skull
 16 length: 86 mm) with the lower jaw rami occluded with the palatal surface of
 17 the skull. The specimen also includes a series of unprepared postcranial
 18 elements that will be described in a future contribution.

19

20 Skull in dorsal and lateral views

21 The skull of UNIPAMPA PV317P is typical for a dicynodont, with a
 22 shortened pre -orbital region, zygomatic arch emarginated upwards, lateral
 23 process of the pterygoid directed forwards [2], and large temporal fenestra . It
 24 is somewhat dorso-ventrally compressed, resulting in some distortion of the

1 orbits (more ovoid in lateral view and exposed dorsally than would be the
2 case in the living animal) and the tip of the snout, which is compressed
3 against the anterior portion of the dentaries (Fig 2).

4

5 Fig 2. in dorsal view. Photograph (left) and
6 interpretative drawing (right). Fr, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Na, nasal;
7 Pa, parietal; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; Pof, postfrontal; Pr,
8 preparietal; Prf, prefrontal; Smx, septomaxilla; Sq, squamosal.

9

10 Anteriorly, the tip of the snout consists of the premaxillae, which are
11 completely fused into a single element. A smooth median ridge is visible on
12 the anterodorsal face of the premaxillae. A similar structure is also known fo r
13 *Emydops oweni* [54] and *Prosiactodon dubei* [55]. The dorsal process of the
14 premaxilla is narrow and elongate, and separates the nasals for nearly half of
15 their length. Due to breakage, the anteriormost portion of the premaxilla is
16 missing. The anterior margin of the external nares is bordered by the
17 premaxilla, whereas the posterior margin is made up of the nasal and the
18 maxilla. Within the narial opening is located the septomaxilla, which has a
19 semicircular shape and is only preserved on the left side of the specimen.

20 Laterally, the premaxilla contributes to the anterior margin of the naris
21 and has a small contact with the septomaxilla. Slightly posterior to this
22 contact, the premaxilla contacts a small portion of the maxilla. There appear
23 to be no premaxillary teeth —although the ventral surface of the premaxilla is
24 obscured by the dentary, premaxillary teeth are absent in nearly all
25 dicynodonts.

1 Dorsally, the nasals are bordered posteriorly by the frontals and
 2 posterolaterally by the prefrontals. The contact with the frontals is marked by
 3 a interdigitated transverse suture. Each nasal bears a boss, bulging laterally,
 4 and these bosses are united medially with the premaxilla to form a single
 5 raised region. Nasal bosses are broadly distributed across Dicynodontia, and
 6 median nasal bosses are common in basal dicynodonts such as Pristerodon and
 7 pylaecephalids [4,56-59]. Boss size in dicynodonts seems to be correlated with
 8 the maturity of the individual (with larger specimens bearing better -
 9 developed bosses), and also with sexual dimorphism (see Tollman et al. [60]
 10 for a discussion on Aulacephalodon and Kammerer et al. [61] for
 11 Pelanomodon). Lateral contact between the nasal and the maxilla and
 12 lacrimal are best -preserved on the left side of the specimen (Fig 3A and 3C).
 13 The surface of both premaxilla and nasals is ornamented, bearing a dense
 14 array of foramina, which are thought to be associated with a keratinous
 15 covering of these structures in life [2].

16

17 Fig 3. in lateral views. Photographs (A and B) and
 18 interpretative drawings (C and D). Ang, angular; Art, articular; De, dentary;
 19 Ept, epipterygoid; Fr, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Lds; lateral dentary
 20 shelf; Mf, mandibular fenestra; Mx, maxilla; Na, nasal; Pmx, premaxilla; Po,
 21 postorbital; Prf, prefrontal; Pro, prootic; Prs, presphenoid; Qd, quadrate;
 22 Qdf, quadrate foramen; Qdj, quadratojugal; Rfl, reflected lamina of angular;
 23 Smx, septomaxilla; Sq, squamosal; Sur, surangular .

24

1 The prefrontals are exposed dorsally and laterally on the skull. They
2 contribute to the anterodorsal margin of the orbit. Besides the nasals, the
3 prefrontals contact the lacrimals ventrally and the frontals medially (Fig 3C).
4 A marked notch in the lateral outline of the snout is observed between the
5 nasals and the prefrontals in dorsal view.

6 The maxilla is the largest element of the lateral side of the snout. It
7 contacts the premaxilla and septomaxilla anteriorly, and the nasal and
8 lacrimal dorsally. Posteriorly, the maxilla extends onto the zygomatic arch,
9 contacting the jugal, but not contributing to the ventral rim of the orbit. A
10 contact with the lateral process of the squamosal is present on both sides of
11 the skull. The maxilla bears a ventrally-directed caniniform process, as is
12 typical for dicynodonts. A small tusk erupts from a short incisure slightly
13 posterior to the tip of the caniniform process and seems to be anteriorly
14 directed. It is not clear whether the reduced size of the tusks represents a
15 pathology, an ontogenetic feature or sexual dimorphism. The small size of the
16 specimen could be suggestive of juvenile/sub-adult status, but we cannot
17 exclude the possibility of tusk dimorphism, as observed in *Diictodon* [62], or
18 intraspecific variation, as observed in *Tropidostoma* [63]. Posteriorly, the
19 border of the caniniform process is gently curved downwards. Caudal to this
20 curve, the palatal rim bears a vascular foramen on each side of the maxilla
21 (*Fo* in Fig 4). On the right maxilla, a second foramen is located in front of the
22 aforementioned foramen. The presence or absence of postcanine teeth
23 cannot be confirmed, because the mandibles are still tightly in place.

24

1 Fig 4. in ventral view. Photograph (left) and
 2 interpretative drawing (right). Ang, angular; Apt, anterior ramus of the
 3 pterygoid; Art, articular; Bo, basioccipital; Bt, basal tuber; Co, crista
 4 oesophagea; De, dentary; Ecp, ectopterygoid; Fo, foramen; Ipv,
 5 interpterygoid vacuity; Jf, jugular foramen; Ju, jugal; Lds, lateral dentary
 6 shelf; Mx, maxilla; Oc, occipital condyle; Op, opisthotic; Pbs,
 7 parabasisphenoid; Pl, palatine; Po, postorbital; Pra, prearticular; Qd,
 8 quadrate; Qdj, quadratojugal; Qpt, quadrate ramus of the pterygoid; Spl,
 9 splenial; Sq, squamosal; Vo, vomer.

10

11 The lacrimal is preserved on the left side of the skull, forming the
 12 anteriormost portion of the margin of the orbit, where it displays a swollen
 13 appearance. The lacrimal foramen is visible in this protuberance, at the inner
 14 surface of the orbit rim. Dorsally, the lacrimal contacts the prefrontal,
 15 anteriorly the nasal and the maxilla, and posterolaterally the jugal.

16 The jugal forms the ventral margin of the orbit and medially and
 17 posteriorly contributes to the zygomatic arch. The jugal is best preserved on
 18 the left side of the specimen (Fig 3A and 3C), where it meets the maxilla and
 19 the lacrimal anteriorly and the squamosal posteriorly. On the left lateral
 20 surface of the zygomatic arch, between the orbit and the temporal fenestra,
 21 a small portion of the post orbital overlies the jugal. Ventrally, contacts with
 22 the maxilla and the squamosal are clearly present, but position of the
 23 contacts with the palatine and the ectopterygoid are uncertain due to
 24 coverage by the mandible.

1 The frontals are rectangular elements located on the skull roof,
2 extending from the interorbital region to the anterior portion of the
3 intertemporal region. Laterally, of the frontal makes up the majority of the
4 dorsal margin of the orbit. The frontals also contact the nasals anteriorly,
5 prefrontals anterolaterally, postfrontals posterolaterally, and the parietals
6 and preparietal posteriorly. The frontal envelops the preparietal posteriorly
7 with an arc-shaped suture. Attenuate posterior process of the frontals extend
8 between the postfrontals and preparietal, terminating between the anterior
9 processes of the parietals at a level immediately posterior to the mid-length
10 of the pineal foramen.

11 On the right side of the skull roof the postfrontal is weathered, so this
12 description is primarily based on the left side. The postfrontal is triangular in
13 outline with an attenuate posterior process extending between the postorbital
14 and frontal. This element contributes to a small portion of the posterodorsal
15 margin of the orbits. Posteriorly, the postfrontal has a very short contact with
16 the lateral anterior process of the parietal.

17 The postorbital is also best preserved on the left side of UNIPAMPA
18 PV317P. It is divided into a lateral process that makes up most of the
19 posterior margin of the orbit and contacts the jugal ventrally, and a posterior
20 process which extends along most of the medial edge of the temporal
21 fenestra. The posterior end of each postorbital is broad at tip in dorsal view.
22 The postorbital forms a ridge at its contact with the parietal in the
23 intertemporal bar such that the latter bone is housed in a median groove and
24 is not visible in lateral view.

1 The preparietal is a single median element, roughly ovoid in outline,
2 modified posteriorly into a collar-like boss that surrounds the anterior half of
3 the elliptical pineal foramen. The preparietal is transversely expanded
4 anteriorly and has a rounded anterior margin. It is flat and flush with the rest
5 of the skull roof except where it forms part of the pineal boss. It is
6 surrounded by the frontals anteriorly and bordered laterally and posteriorly by
7 the parietals.

8 The parietals are exposed only in dorsal view, since they are
9 overlapped laterally by the posterior portion of the postorbitals. The dorsal
10 surface of the parietals is weakly concave, lower at their median suture than
11 their lateral border with the postorbitals. Each parietal bears two attenuate
12 anterior processes: a relatively short lateral process that extends between the
13 postorbital and frontal and contacts the posterior end of the postfrontal at
14 tip, and a longer medial process that extends between the frontal and
15 preparietal. Ventrally, the descending flange of the parietal contacts the
16 ascending ramus of the epipterygoid. Posteriorly, the parietals contact the
17 postparietal, but this contact is not clear at that area.

18 The unpaired postparietal (partially homologous with the interparietal
19 in mammals, see Koyabu et al. [64]) forms part of the sloping occiput
20 between the ridges formed by the postorbitals and parietals.

21 The squamosals of UNIPAMPA PV147P are made up of three rami, as is
22 typical of dicynodonts, but they are not fully preserved on the right side of
23 the specimen. In dorsal view, the contact of the dorsal process of the
24 squamosal with the postorbital is located where the two ridges bordering the
25 intertemporal region diverge from each other. The lateral process of the

1 squamosal comprises part of the posterior half of the zygomatic arch and
2 delimits the posterolateral margin of the temporal fenestra. Anteriorly, it
3 meets the maxilla and the jugal in the zygomatic arch. The long
4 posteroventral process of the squamosal has an extensive contact with the
5 quadrate and the quadratojugal, and medially, it contacts the paraoccipital
6 process of the opisthotic. The posteroventral process of the squamosal has an
7 anterior fold dorsal to the quadratojugal, similar to the condition in
8 *Daqingshanodon* [4].

9 The quadratojugal is a plate-like element, broader dorsally and
10 narrower ventrally. Its dorsal surface contacts the squamosal, whereas its
11 medial and ventral portion meets the quadrate.

12 The quadrates are not fully exposed in UNIPAMPA PV317P, since they
13 are articulated with the posterior region of the lower jaws. Dorsally, the
14 quadrate is partially covered by the squamosal and dorsomedially, the
15 quadrate meets the quadratojugal. A quadrate foramen is visible on both
16 sides of the skull.

17 The epipterygoid (Fig 3B and 3D) is preserved only on the right side of
18 the specimen, but it exhibits the typical morphology found in other
19 dicynodonts. It is made up of a footplate attached to the dorsal surface of the
20 pterygoids and a thin, anterodorsally-ascending process that reaches the skull
21 roof, contacting the ventral surface of the parietals.

22

23 **Ventral view**

1 Due to the occlusion of the mandible with the skull, the premaxillary
2 and maxillary portions of the palate are not visible. The anteriormost
3 structure visible in ventral view is the vomer. The vomer is visible anterior to
4 the interpterygoid vacuity and has paired ventral ridges that surround a
5 vaulted anterior portion. Little is exposed of the anterior portion of the
6 palatines and the presence of the right ectopterygoid is only tentatively
7 indicated in Fig 4. The exposed posterior portion of the palatine is smooth like
8 in primitive dicynodonts, but it is possible that a more rugose anterior area of
9 the palatine is not visible.

10 The pterygoids are X-shaped, made up of an anterior (palatal) ramus,
11 median plate and a posterior (quadrate) ramus. A notable feature of
12 is the strong development of ventral ridges on the anterior rami of the
13 pterygoids. These ridges are present in many dicynodonts, but are unusually
14 tall and discrete in , converging posteriorly to unite with a very well -
15 developed, relatively long crista oesophagea on the median plate. These
16 ridges appear to extend far anteriorly, onto the palatines . The anterior ramus
17 of the pterygoid contacts the ectopterygoid and a small portion of the
18 palatine. The median pterygoid plate contributes to the posterior border of
19 the interpterygoid vacuity and is divided medially by the crista oesophagea .
20 The crista oesophagea bifurcates posteriorly, forming two ridges that extend
21 to the anterior margins of the basal tubera. The quadrate ramus arises from
22 the lateral edge of the median plate and posteriorly contacts the medial part
23 of the quadrate. The posterior ramus of the pterygoid is strongly posteriorly -
24 angled in , contrary to many dicynodonts in which it has a broad

1 lateral splay. On the dorsal surface of the posterior ramus of the pterygoid is
2 located the footplate of the epipterygoid.

3 The parabasisphenoid (an element formed by fusion of the
4 parasphenoid and basisphenoid) is exposed on the ventral surface of
5 UNIPAMPA PV147P. Anteriorly, it meets the median plate of the pterygoid and
6 posteriorly, the basal tubera. There is a shallow weak anterodorsal slope of
7 the basisphenoid contribution to the tuber towards the median pterygoid
8 plate, which is primitive for dicynodonts [4]. In lateral view (Fig 3B and 3D),
9 the cultriform process of the parasphenoid is visible with a triangular
10 presphenoid attached to its dorsal surface.

11 Most of the basioccipital bone is observed on the ventral surface of the
12 specimen, where it contributes to the basal tubera. They are somewhat
13 elongated. Anteriorly, the basioccipital contacts the parabasisphenoid. The
14 distinction between the basioccipital and opisthotic is unclear, and it may
15 contribute to the periotic in this taxon.

16

17 **Occipital view**

18 The occipital plate of UNIPAMPA PV147P is well preserved ventrally, but
19 worn and damaged towards its dorsal margins. The foramen magnum is
20 circular in shape. A post-temporal fenestra is present in both sides of the
21 skull, at the same level of the midpoint of the foramen magnum. It seems
22 that most of the bones of the occipital plate (basioccipital, exoccipital,
23 supraoccipital, opisthotic, and prootic) are fused into a single element, the
24 periotic. Because of this, sutures are difficult to interpret in this region of the

1 skull and the tracings shown in Fig 5 are tentative. The periotic contributes to
 2 the dorsal margin of the foramen magnum and to the medial rim of the post -
 3 temporal fenestra. A lateral process of the periotic (the portion that would be
 4 made up of supraoccipital in an unfused occiput) also contacts the ventral
 5 expansion of the squamosal and the ventral border of the tabular. Dorsally,
 6 the periotic would meet the ventral margin of the postparietal, however, the
 7 shape of this contact is not clear since most of the dorsal border is damaged.

8

9 Fig 5. in occipital view. Photograph (left) and
 10 interpretative drawing (right). Art, articular; Bo, basioccipital; Eo,
 11 exoccipital; Fm, foramen magnum; Ipa, interparietal; Jf, jugular foramen;
 12 Op, opisthotic; Ptf, post-temporal fenestra; Qd, quadrate; So, supraoccipital;
 13 Sq, squamosal; Ta, tabular .

14

15 On the dorsal portion of the occipital surface, the postparietal is
 16 present, but the bone surface is badly weathered in this area; what is shown
 17 in Fig 5 is a tentative interpretation. The tabulars are thin elements exposed
 18 on the dorsal portion of the occiput. They are located lateral to the
 19 postparietal and medial to the squamosals. Ventromedially, they contact the
 20 supraoccipital portion of the periotic.

21 The occipital condyle is trilobate and presumably composed of the
 22 paired exoccipitals that form the two upper lobes and the unpaired
 23 basioccipital, which forms the ventral lobe of the condyle. Lateral to the

1 occipital condyle, a jugular foramen is present on each side of the skull where
2 the exoccipital, opisthotic and basioccipital meet.

3 The paroccipital processes of the petrotic (opisthotic in taxa where this
4 element is unfused) extend lateral to the foramen magnum. They expand in
5 height laterally before contacting the occipital portion of the squamosal in a
6 broad suture. A weak posterior projection is present in the ventral portion of
7 the paroccipital process near its border with the squamosal. The paroccipital
8 processes notably curved ventrolaterally, such that their tips are located
9 ventral to the occipital condyle and basal tubera. Ventrally, the paroccipital
10 process contacts the posterodorsal edge of the quadrate.

11

12 **Lower jaws**

13 The mandible of UNIPAMPA PV317P consists of two nearly complete
14 rami (Figs 3 and 4). Anteriorly, the two dentaries are fused together across
15 the midline and curved upwards. The anterior surface of the symphysis bears
16 a longitudinal ridge where the two dentaries meet. Most of the dorsal margin
17 of the dentaries is fixed against the palatal region of the skull, making it
18 impossible, at present, to determine whether dentary tables, coronoid
19 eminences or teeth are present. Posterior to this region covered by the
20 palate, there is a long flattened region on the dorsal surface of the lower jaw.
21 It could represent the posterior dentary sulcus. On the lateral surface of each
22 dentary, a prominent but thin lateral dentary shelf is present. The dorsal
23 surface of the shelf is flat but at the posterior end it is slightly depressed.
24 Posterior to the shelf, the dentaries meet the surangular at the dorsal rim of

1 the jaw and the angular at the ventral rim of the jaw. The mandibular
2 fenestra is bordered dorsally by the lateral dentary shelf. The fenestra is
3 elongated, slit-like and bordered posteriorly by the angular.

4 The thin and slender splenial is only visible in ventral and medial views.
5 It is fused across its midline, at the posteroventral edge of the jaw symphysis.
6 There, the splenial is taller than its posterior portion, which extends along the
7 medial surface of the dentary rami until it meets the angular and the
8 prearticular. A narrow, triangular anterior process of the splenial extends
9 between the two sides of the dentary at the base of the jaw symphysis (Fig
10 4).

11 The ventral margin of the jaws are gently curved where the dentary
12 and the angular meets. Anteriorly, in external view, the angular meets the
13 dentary posterior to the dentary shelf and posteriorly, it contacts the
14 surangular. The angular bears a reflected lamina, which is best preserved on
15 the right side of the jaw. The reflected lamina is large considering the
16 proportions of the mandible. No ornamentation is present on the lamina.

17 The surangular is visible on both sides of the jaws and forms the dorsal
18 margin of the lower jaw posterior to the dentary shelf and anterior to the
19 articular. Ventrally, the surangular contacts the angular.

20 The prearticular is a rod-shaped element only visible on the ventral
21 surface of the lower jaws. Anteriorly, it contacts the angular and the splenial
22 and posteriorly, it probably meets the articular though the suture with the
23 latter is not visible.

24 The articular is the posterior-most element of the jaw and it is
25 attached to the skull with the quadrate. It contacts the surangular

1 anterodorsally and probably the prearticular medially. It is very similar in
2 shape with the articular found in most dicynodonts, with an articular surface
3 and a lateral surface. Anteriorly, the articular forms part of the articular
4 recess with the surangular. Posteriorly, the articular bears a large, rounded
5 ventrally -directed retroarticular process.

6

7 Discussion

8

9 Comparisons with other basal dicynodonts

10

11 exhibits a very generalized dicynodont skull
12 morphology, making this taxon difficult to diagnose on the basis of
13 autapomorphies. However, this taxon can clearly be distinguished from all
14 other dicynodonts based on its unique combination of cranial characters.
15 Distinctions between and highly autapomorphic dicynodont taxa
16 such as endothiodontids and 'higher' cryptodonts and dicynodontoids (i.e.,
17 geikiids, rhachiocephalids, lystrosaurids, and kannemeyeriiforms) are self-
18 evident (refer to Kammerer and Angielczyk [58], Kammerer et al. [4], and Cox
19 and Angielczyk [17] for autapomorphies of those clades, distinguishing them
20 from basal taxa such as). The current section is concerned primarily
21 with distinguishing from the phylogenetically volatile array of other,
22 mostly generalized taxa at the base of Therochelonina.

1 Pylaecephalidae is a well-supported clade (containing the genera
 2 *Diictodon*, *Eosimops*, *Prosictodon*, and *Robertia*) of predominantly African
 3 dicynodonts with an unstable position in dicynodont phylogeny, having been
 4 recovered as either one of the most basal dicynodont groups [4,13,54,65–68]
 5 or as the sister-taxon of Emydopoidea within Therochelonia [23,48].
 6 It lacks the key pylaecephalid synapomorphies of a precaniniform notch and
 7 bifurcate posterior margin of the dorsal process of the premaxilla. It also
 8 differs from all pylaecephalids in its proportionally longer temporal region,
 9 better-developed crests on the anterior rami of the pterygoids that converge
 10 into a longer, taller crista oesophagea, more elongate dorsal premaxillary
 11 process, dorsoventrally lower snout (even factoring in dorsoventral
 12 compression — in badly dorsoventrally crushed specimens of *Diictodon*
 13 *felicaps* [e.g., BP/1/494, SAM-PK-11563, USNM 23340] the snout remains tall,
 14 as it is the most robust part of the dicynodont cranium), and broader, lower
 15 occiput, with longer paroccipital processes that curve ventrolaterally,
 16 extending well below the ventral margins of the basal tubera (the short, stout
 17 paroccipital processes of pylaecephalids have a ventrolateral tip at the same
 18 level as the ventral margins of the basal tubera [56]). It can further be
 19 distinguished from *Diictodon* (but not the other pylaecephalid genera) by its
 20 broader median exposure of the parietals and larger postfrontal.

21 Eumantelliidae is currently monotypic (containing only *Pristerodon*
 22 *mackayi*), but this family requires revision; it is likely that '*P. mackayi*' as
 23 currently conceived [69–70] contains multiple distinct species (Kammerer
 24 pers. obs.) This said, it can be distinguished from all specimens
 25 currently referred to *Pristerodon* by its proportionally longer snout and

1 intertemporal region, intertemporal region that narrows posteriorly and lacks
 2 a significant postparietal contribution to the skull roof, more elongate dorsal
 3 process of the premaxilla (although some *Pristerodon* premaxillae have similar
 4 proportions, e.g., BP/1/3024), longer posterior processes of the frontals
 5 (extending past the mid-length of the pineal foramen; in all specimens of
 6 *Pristerodon* the posterior frontal processes terminate at the anterior margin
 7 of the pineal foramen at most), and proportionally broader occiput with
 8 longer, more ventrolaterally curved paroccipital processes. *Pristerodon* can also
 9 be distinguished from *Pristerodon* by its preparietal morphology, making up
 10 the entire anterior half of the pineal boss and expanding anteriorly with a
 11 broadly rounded anterior edge. Although preparietal morphology is notoriously
 12 variable in anomodonts and generally not a useful species-specific character
 13 [4,71], all specimens of *Pristerodon* have a diamond-shaped preparietal, with
 14 narrow, pointed posterior and anterior tips. The sole exception may be
 15 NHMUK R4955 (holotype of *Palemydops platysoma*) which, uniquely among
 16 known dicynodont specimens, has a trident-shaped preparietal. *Palemydops*
 17 *platysoma* was considered a possible specimen of *Pristerodon mackayi* by
 18 Keyser [69], but in the end he deemed it a *nomen dubium* due to its
 19 incomplete preparation. More research on this specimen is required to
 20 confirm its possible relationship to *Pristerodon*, but it is clearly not the same
 21 as *Pristerodon*.

22 *Emydopoidea* represents one of the three main therochelonian lineages
 23 and currently contains four families (*Emydopidae*, *Kingoriidae*, *Myosauridae*,
 24 and *Cistecephalidae*; [58]). *Cistecephalids* have extremely short, broad skulls
 25 and are highly specialized for a burrowing lifestyle. The Early Triassic

1 Myosaurus, the sole currently -recognized myosaurid, also has an unusually
 2 short skull, albeit with massive orbits compared to cistecephalids. Although
 3 somewhat more generalized in overall skull shape (with species of
 4 Dicynodontoides often historically confused with Dicynodon and Oudenodon;
 5 Kammerer et al. [4]), kingoriids are a highly autapomorphic group in their own
 6 right: their extremely narrow intertemporal regions (with the pineal foramen
 7 enveloped by the sagittal crest or absent) and complete (or nearly -complete)
 8 occlusion of the mandibular fenestra readily distinguish this group from
 9 . Cistecephalids, myosaurids, and kingoriids are also distinguished
 10 from by their shared absence of the postfrontal bone and expansion
 11 of the anterior orbital wall to close off the snout from the rest of the skull.
 12 Finally, can be distinguished from Emydops (the sole recognized
 13 emydopid genus) by its longer, narrower intertemporal region (with a median
 14 trough for the parietals, unlike the flat -to-convex posterior skull roof in
 15 Emydops), generally lower skull and occiput, lack of an elongate, spike -like
 16 posterior protrusion on the paroccipital process, and well -developed
 17 pterygoid crests converging into the crista oesophagea (convergence of these
 18 crests is also absent in kingoriids). can further be distinguished from
 19 all emydopoids (including the recently -redescribed Digalodon, of uncertain
 20 familial attribution; Kammerer et al. [48]) by the absence of an embayment
 21 of the palatal rim anterior to the caniniform process, keel -like extension of
 22 palatal rim posterior to the caniniform process, and jaw symphysis with
 23 shovel-shaped tip [58] .

24 Within Bidentalia (the clade containing Cryptodontia, Dicynodontoidea,
 25 and all taxa more closely related to them than to emydopoids), very few

1 generalized, basal forms are known; most bidentalian taxa are readily
 2 referable to either Cryptodontia or Dicynodontoidea. The only bidentalian
 3 taxa sometimes recovered outside of those groups are Elph and
 4 Interpresosaurus from the Late Permian of Russia [7 2] and Katumbia from the
 5 Late Permian of Tanzania and possibly Zambia [13 ,16]. These taxa are
 6 variously recovered (sometimes forming a clade, Elphidae) as either the
 7 basalmost bidentalian or at the base of Dicynodontoidea [4,23,48] . These
 8 taxa can be distinguished from by their proportionally shorter,
 9 broader skulls, broader dorsal process of the premaxilla, extensive overlap of
 10 the parietals by postorbitals in the intertemporal bar, and absence of an
 11 anterior process of the splenial (with the latter two characters being
 12 dicynodontoid synapomorphies).

13 Two basal (i.e., not oudenodontid, rhachiocephalid, or geikiid) genera
 14 are known in Cryptodontia: Daqingshanodon from the Late Permian of China
 15 and Keyseria from the Late Permian of South Africa [4]. can be
 16 distinguished from Daqingshanodon by its proportionally longer skull
 17 (particularly the temporal and basicranial regions), broader median exposure
 18 of the parietals, longer, taller crista oesophagea, and absence of a sharp
 19 lateral ridge on the canini form process. additionally differs from
 20 Daqingshanodon (and oudenodontids, rhachiocephalids, and geikiids) in the
 21 absence of typical cryptodont synapomorphies: it has no postcaniniform crest,
 22 only a median, weakly -developed nasal boss, and possesses a distinct
 23 postfrontal. also lacks a labial fossa (sensu Angielczyk and Kurkin
 24 [67]), which further distinguishes it from geikiids (and dicynodontoids).

1 cryptodont or dicynodontoid rather than a 'stem' -bidental, but it is
2 unlikely to represent a more basal taxon.

3 The major dicynodont subclade Bidentalia must have diverged by the
4 Middle Permian (based on the presence of the oudenodontid cryptodont
5 *Australobarbarus* in the Middle Permian Kotelnich fauna of Russia), but
6 members of this group are conspicuously absent in Guadalupian rocks of
7 Africa. Despite intense study and a rich dicynodont fossil record, the
8 *Eodicynodon* and *Tapinocephalus* AZs of South Africa have not produced any
9 bidental fossils. The first record of a bidental in South Africa is the
10 appearance of the oudenodontid cryptodont *Tropidostoma dubium* in its
11 eponymous assemblage zone at the base of the Upper Permian. Given recent,
12 detailed scrutiny of the *Tapinocephalus* AZ [73] it is unlikely that
13 misidentification or inadequate sampling can explain the absence of
14 bidentals in the Middle Permian record of South Africa. Rather, it is likely
15 that the early evolution of this group was occurring outside of African basins.
16 represents the first example of a basal bidental occurring in the
17 Middle Permian (*Elph*, *Interpresosaurus*, and *Katumbia* are all Late Permian
18 taxa, and these genera may represent dicynodontoids as noted above).
19 Considering that true cryptodonts (as represented by *Australobarbarus*) were
20 already present in Russia in the Middle Permian, it seems that bidentals
21 radiated rapidly and achieved broad distribution early in their history. The
22 reasons for their exclusion from African basins is currently unknown. Further
23 research into understudied Middle Permian records (such as those of South
24 America and Asia) is needed to better understand the origins of this important
25 clade.

1

2 Acknowledgments

3 Felipe Lima Pinheiro (UNIPAMPA) for the loan of the specimen and support
4 throughout this research; Luiz Flavio Lopes (UFRGS) for the photographs of
5 the specimen; Mario Quiñones Faúndez for the figure 1 and interpretative
6 drawings; Heitor Francischini (UFRGS) for discussions on the geology of the
7 Boqueirão farm. We also thank the students and researchers from UNIPAMPA
8 who collected the specimen in 2010.

9

10 Supporting information

11 S1 Text. Data matrix coded for [Anomodontia](#) based on Kammerer
12 et al [48] .

13

14 References

- 15 1. King G. Anomodontia. In: Wellnhofer, P, editor. Encyclopedia of
16 Paleoherpitology. Stuttgart: Gustav Fischer; 1988. p.1 -174.
- 17 2. King G. The dicynodonts: a study in paleobiology. London: Chapman
18 and Hall; 1990 .
- 19 3. Fröbisch, J. Global Taxonomic Diversity of Anomodonts (Tetrapoda,
20 Therapsida) and the Terrestrial Rock Record across the Permian -Triassic
21 Boundary. PLoS ONE. 2008 Nov 17; 3(11):e3733. doi:
22 10.1371/journal.pone.0003733

- 1 4. Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J. A comprehensive taxonomic
2 revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications
3 for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal*
4 *of Vertebrate Paleontology*. 2011;31:1-158.
- 5 5. Fröbisch, J. Composition and similarity of global anomodont-bearing
6 tetrapod faunas. *Earth-Science Reviews*. 2009;95:119-157.
- 7 6. Newton ET. On some new reptiles from the Elgin Sandstones.
8 *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 1893;184:
9 431-503.
- 10 7. Bond G. The palaeontology of Rhodesia. *Bulletin of the Geological*
11 *Survey of Rhodesia*. 1973;70:1-121.
- 12 8. Barberena, MC, Araújo, DC. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y Deriva
13 Continental. *Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y*
14 *Bioestratigrafía*; 1974 Aug 12-16; Tucumán, Argentina. Buenos Aires:
15 *Asociación Paleontológica Argentina*; 1975.
- 16 9. Antunes MT. Sur quelques reptiles Du Karroo de Maniamba,
17 Moçambique. *Problèmes actuels de paleontologie-évolution des*
18 *vertébrés*. 1975;371-378.
- 19 10. Mazin JM, King GM. The first dicynodont from the Late Permian of
20 Malagasy. *Palaeontology*. 1991;34(4):837-842.
- 21 11. Ray S. Permian reptilian fauna from the Kundaram Formation,
22 Pranhita-Godavari Valley, India. *Journal of African Earth Sciences*.
23 1999;29(1):211-218.

- 1 12. Jacobs LL, Winkler DA, Newman KD, Gomani EM, Deino A. Therapsids
2 from the Permian Chiweta Beds and the age of the Karoo Supergroup in
3 Malawi. *Palaeontologia Electronica*. 2005;8(1)28A:23p.
- 4 13. Angielczyk KD. New specimens of the Tanzanian dicynodont
5 “*Cryptocynodon*” *parringtoni* Von Huene, 1942 (Therapsida,
6 Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont
7 phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2007;27(1):116-131.
- 8 14. Battail B. Late Permian dicynodont fauna from Laos. In: Buffetaut E,
9 Cuny G, Le Loeruff J, Suteethorn V, editors. *Late Palaeozoic and*
10 *Mesozoic Ecosystems in SE Asia*. London: The Geological Society of
11 London; 2009. p.33-40.
- 12 15. Castanhinha R, Araújo R, Júnior LC, Angielczyk KD, Martins GG, Martins
13 RMS, et al. Bringing Dicynodonts Back to Life: Paleobiology and
14 Anatomy of a New Emydopoid Genus from the Upper Permian of
15 Mozambique. *PLoS ONE*. 2013;8(12):e80974. doi:
16 10.1371/journal.pone.0080974
- 17 16. Angielczyk KD, Huertas S, Smith RMH, Tabor NJ, Sidor CA, Steyer J-S,
18 et al. New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated
19 tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group,
20 Ruhuhu Basin) of southern Tanzania. *Journal of Vertebrate*
21 *Paleontology*. 2014;34:1408-1426.
- 22 17. Cox CB, Angielczyk KD. A new endothiodont dicynodont (Therapsida,
23 Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of
24 Tanzania and its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
25 2015;35(4):e935388. doi: 10.1080/02724634.2014.935388

- 1 18. Maisch MW, Vega CS, Schoch RS. No dicynodont in the Keuper - a
2 reconsideration of the occurrence of aff. *Dinodontosaurus* in the Middle
3 Triassic of Southern Germany. *Palaeodiversity*. 2009;2:271-278.
- 4 19. Rozefelds AC, Warren A, Whitfield A, Bull S. New evidence of large
5 Permo-Triassic dicynodonts (Synapsida) from Australia. *Journal of*
6 *Vertebrate Paleontology*. 2011;31(5):1158-1162.
- 7 20. Schoch RR. A dicynodont mandible from the Triassic of Germany forms
8 the first evidence of large herbivores in the Central Europe Carnian.
9 *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*. 2012;
10 263(2):119-123.
- 11 21. Sulej T, Bronowick R, Talanda M, Niedźwiedzki G. A new dicynodont-
12 archosaur assemblage from the Late Triassic (Carnian) of Poland. *Earth*
13 *and Environmental Science Transactions of the Royal Society of*
14 *Edinburgh*. 2011;101:261-269.
- 15 22. Abdala F, Marsicano CA, Smith RMH, Swart R. Strengthening Western
16 Gondwanan correlations: a Brazilian dicynodont (Synapsida,
17 Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research*.
18 2013;23:1151-1162.
- 19 23. Kammerer CF, Fröbisch J, Angielczyk KD. On the Validity and
20 Phylogenetic Position of *Eubrachiosaurus browni*, a Kannemeyeriiform
21 Dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLoS ONE*.
22 2013;8(5):e64203. doi:10.1371/journal.pone.0064203
- 23 24. Rubidge BS. Re-uniting lost continents - Fossil reptiles from the ancient
24 Karoo and their wanderlust. *South African Journal of Geology*. 2005;
25 108:135-172.

- 1 25. Angielczyk KD, Sullivan C. *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a
2 dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeian
3 distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2008; 28(3):788-802.
- 4 26. Boos ADS, Schultz CL, Vega CS, Aumond JJ. On the presence of the
5 Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology*. 2013;
6 56:837-848.
- 7 27. Vega-Dias C. Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida):
8 morfologia, filogenia e paleobiologia [dissertation]. Universidade
9 Federal do Rio Grande do Sul; 2005.
- 10 28. Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. A
11 new third-order sequence stratigraphic framework applied to the
12 Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on
13 structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South
14 American Earth Sciences*. 2014;55:123-132.
- 15 29. Da Silva Boos AD, Silveira Vega C. Dicynodonts from Brazil: importance
16 of taxa to paleobiology studies and biostratigraphy. *Ameghiniana*. 2011;
17 48(4):R144.
- 18 30. Dias-da-Silva S. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto
19 Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. *Lethaia*.
20 2012;45:109-120.
- 21 31. Boos ADS, Kammerer CF, Schultz CL, Paes Neto VD. A tapinocephalid
22 dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation
23 (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic
24 considerations. *Journal of South American Earth Sciences*. 2015;
25 63:375-384.

- 1 32. Milani EJ, Melo JHG, Souza PA, Fernandes LA, França AB. Bacia do
2 Paraná. Boletim de Geociências da Petrobrás. 2007;15(2):265-287.
- 3 33. Milani EJ. The Paraná Basin: a multi-cycle sedimentary and magmatic
4 intracratonic province of W Gondwana. Extended Abstracts of the 1st
5 Workshop Problems in Western Gondwana Geology; 2007 Aug 27-29;
6 Gramado, Brazil. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do
7 Sul; 2007.
- 8 34. Holz M, França AB, Souza PA, Iannuzzi R, Rohn R. A stratigraphic chart
9 of the Late Carboniferous / Permian succession of the eastern border of
10 the Paraná Basin, Brazil, South America. Journal of South American
11 Earth Sciences. 2010;29:381-399.
- 12 35. Lavina EL. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e
13 Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scithiano) da Bacia do Paraná
14 [dissertation]. Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 1991.
- 15 36. Rohn R. Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o
16 Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná [dissertation].
17 Universidade de São Paulo; 1994.
- 18 37. Rohn R, Assine ML, Meghioratti T. A new insight on the Late Permian
19 environmental changes in the Paraná Basin, south Brazil. Abstracts
20 Gondwana 12 Conference; 2005 Nov 6-11; Mendoza, Argentina. 2005.
- 21 38. Rohn R. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations
22 in progress. Extended Abstracts of the 1st Workshop Problems in
23 Western Gondwana Geology; 2007 Aug 27-29; Gramado, Brazil. Porto
24 Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 2007.

- 1 39. Barberena MC, Araújo DC, Lavina EL. Late Permian and Triassic
2 tetrapods of southern Brazil. *National Geographic Research*. 1985
3 Winter; 5-20.
- 4 40. Richter M, Langer MC. Fish remains from the Upper Permian Rio do
5 Rasto Formation (Paraná Basin) of South Brazil. *Journal of African Earth
6 Sciences*. 1998;27(1):158-159.
- 7 41. Figueiredo AEQ, Langer MC, Schultz CL. Sobre um espécime de
8 palaeonisciformes proveniente da Serra do Cadeado, PR, Formação Rio
9 do Rasto, Permiano Superior da Bacia do Paraná, Brasil. *Ameghiniana*.
10 2011;48:R239.
- 11 42. Dentzien-Dias PC, Figueiredo AEQ, Horn B, Cisneros JC, Schultz CL.
12 Paleobiology of a unique vertebrate coprolites concentration from Rio
13 do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Paraná Basin, Brazil.
14 *Journal of South American Earth Sciences*. 2012;40:53-62.
- 15 43. Silva RC, Sedor FA, Fernandes ACS. Fossil footprints from the Late
16 Permian of Brazil: an example of hidden biodiversity. *Journal of South
17 American Earth Sciences*. 2012;38:31-43.
- 18 44. Rohn R, Rösler O. Folhas denteadas da formação Rio do Rasto (Bacia do
19 Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático.
20 *Boletim IG-USP Publicação Especial*. 1989;7:127-137.
- 21 45. Ferreira-Oliveira LG. Conchostráceos permianos da Bacia do Paraná:
22 taxonomia, evolução, bioestratigrafia e paleobiogeografia
23 [dissertation]. Universidade Estadual Paulista; 2007.

- 1 46. Dentzien-Dias PC, Cisneros JC, Liparini A, Quezado AE. Coprólitos da
2 Formação Rio do Rasto (Permiano: Guadalupiano) do Rio Grande do Sul,
3 sul do Brasil. *Paleontologia em Destaque*. 2009;62:34.
- 4 47. Cisneros JC, Abdala F, Atayman-Güven S, Rubidge BS, Sengör AM,
5 Schultz, CL. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of
6 Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *Proceedings of the National
7 Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;10:1584-
8 1588.
- 9 48. Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J. Redescription of *Digalodon*
10 *rubidgei*, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from
11 the Late Permian of South Africa. *Fossil Record*. 2015;18:43-55.
- 12 49. Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. TNT, a free program for phylogenetic
13 analysis. *Cladistics*. 2008;24:774-786.
- 14 50. Broom R. On the use of the term Anomodontia. *Records of the Albany
15 Museum*.1905;1:266-269.
- 16 51. Owen R. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their
17 distribution in time. Report of the British Association for the
18 Advancement of Science. 1860;153-166.
- 19 52. Nopcsa F. Die Familien der Reptilien. Berlin: Verlag von Gebrüder
20 Borntraeger; 1923.
- 21 53. Owen R. Descriptive and Illustrated Catalogue of the Fossil Reptilia of
22 South Africa in the Collection of the British Museum. London: Taylor
23 and Francis; 1876.

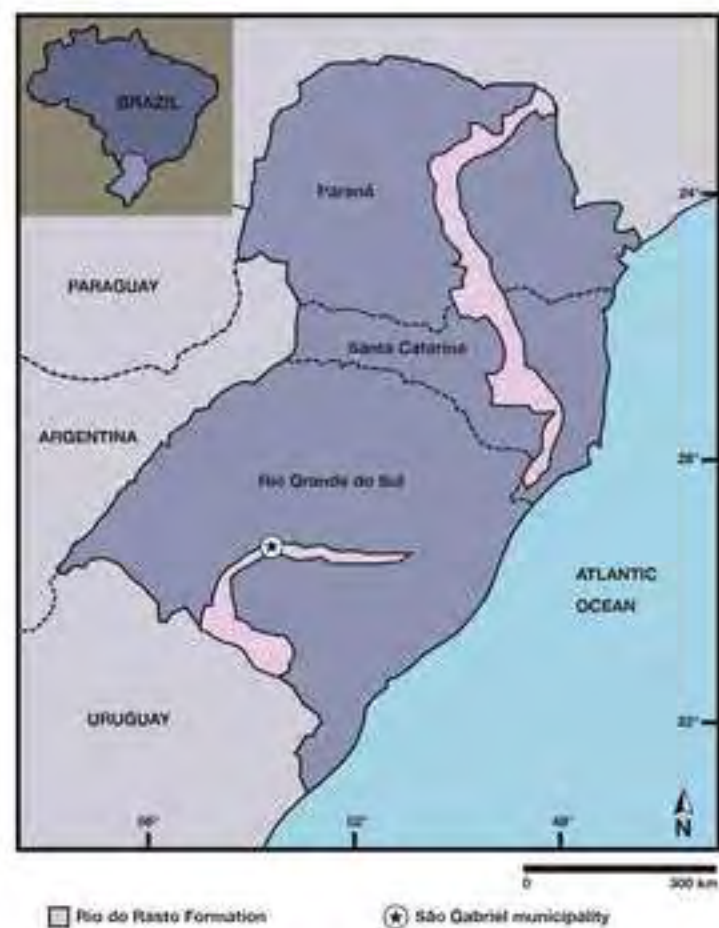
- 1 54. Fröbisch J, Reisz RR. A new species of *Emydops* (Synapsida,
2 Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in
3 dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2008; 28(3):770-787.
- 4 55. Angielczyk KD, Rubidge BS. A new pylaecephalid dicynodont
5 (Therapsida, Anomodontia) from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone,
6 Karoo Basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate
7 Paleontology*. 2010; 30(5):1396-1409.
- 8 56. Sullivan C, Reisz RR. Cranial anatomy and taxonomy of the Late
9 Permian dicynodont *Diictodon*. *Annals of Carnegie Museum*. 2005;
10 74(1):45-75.
- 11 57. Damiani R, Vasconcelos C, Renaut A, Hancox J, Yates A. *Dolichuranus
12 primaevus* (Therapsida: Anomodontia) from the Middle Triassic of
13 Namibia and its phylogenetic relationships. *Palaeontology*. 2007;
14 50(6):1531-1546.
- 15 58. Kammerer CF, Angielczyk KD. A proposed higher taxonomy of
16 anomodont therapsids. *Zootaxa*. 2009;2018:1-24.
- 17 59. Hancox PJ, Angielczyk KD, Rubidge BS. *Angonisaurus* and *Shansiodon*,
18 Dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from Subzone C of the
19 *Cynognathus* Assemblage Zone (Middle Triassic) of South Africa. *Journal
20 of Vertebrate Paleontology*. 2013;33(3):655-676.
- 21 60. Tollman SM, Grine FE, Hahn BD. Ontogeny and sexual dimorphism in
22 *Aulacephalodon* (Reptilia, Anomodontia). *Annals of the South African
23 Museum*. 1980;81(4):159-186.
- 24 61. Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J. Redescription of the geikiid
25 *Pelanomodon* (Therapsida, Dicynodontia) with a reconsideration of

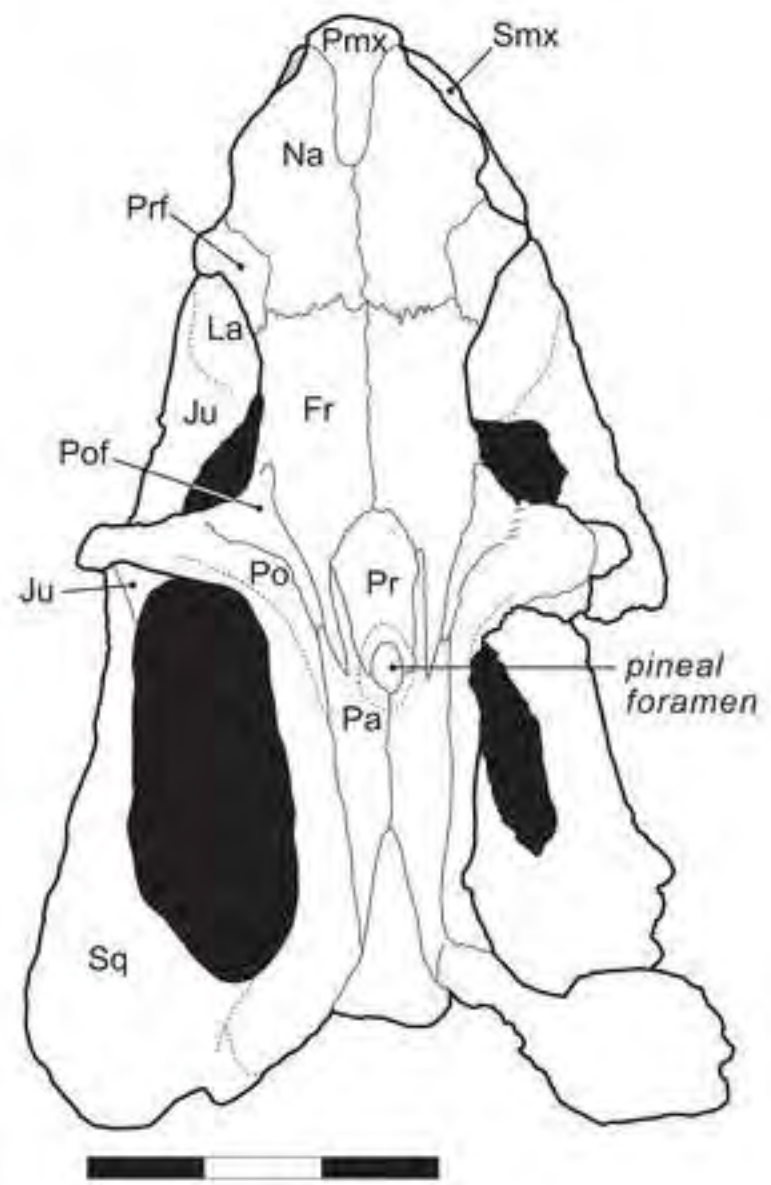
- 1 ‘Propelanomodon’. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2015; doi:
2 10.1080/02724634.2015.1030408
- 3 62. Sullivan C, Reisz RR, Smith RMH. The Permian mammal-like herbivore
4 *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic armament.
5 *Proceedings of the Royal Society of London B*. 2003;270:173-178. doi:
6 10.1098/rspb.2002.2189
- 7 63. Botha J, Angielczyk KD. An integrative approach to distinguishing the
8 Late Permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma*
9 *microtrema* (Therapsida: Anomodontia). *Paleontology*.
10 2007;50(5):1175-1209.
- 11 64. Koyabu D, Maier W, Sánchez-Villagra MR. Paleontological and
12 developmental evidence resolve the homology and dual embryonic
13 origin of a mammalian skull bone, the interparietal. *Proceedings of the*
14 *National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;
15 109(35):14075-14080. doi: 10.1073/pnas.1208693109
- 16 65. Angielczyk KD. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic
17 congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida).
18 *Palaeontologia Africana*. 2001;37:53-79.
- 19 66. Angielczyk KD. Redescription, phylogenetic position, and stratigraphic
20 significance of the dicynodont genus *Odontocyclops* (Synapsida:
21 Anomodontia). *Journal of Paleontology*. 2002;76(6):1047-1059.
- 22 67. Angielczyk KD, Kurkin AA. Phylogenetic analysis of Russian Permian
23 dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian
24 biostratigraphy and Pangaeen biogeography. *Zoological Journal of the*
25 *Linnean Society*. 2003;139:157-212.

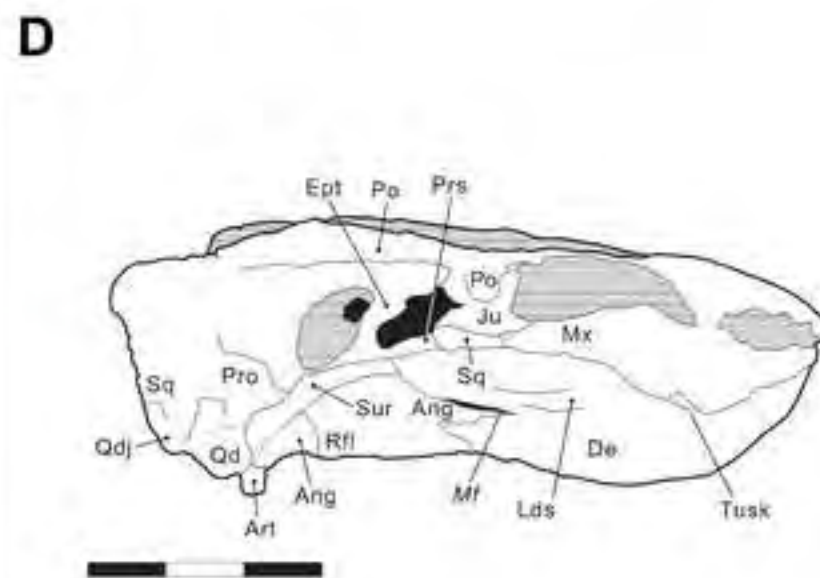
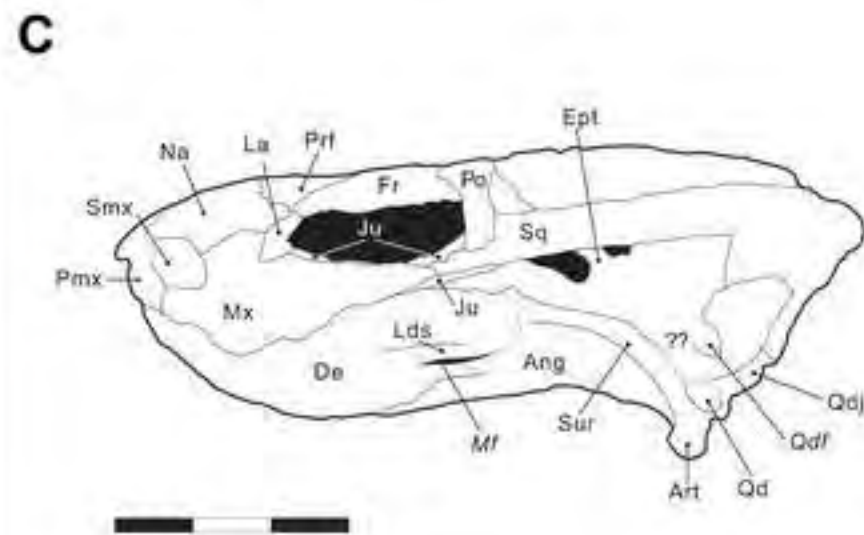
- 1 68. Fröbisch J. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton
2 (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont
3 therapsids. Zoological Journal of Linnean Society. 2007; 150:117-144.
- 4 69. Keyser AW. A re-evaluation of the smaller Endothiodontidae. Memoirs
5 of the Geological Survey of South Africa. 1993;82:1-53.
- 6 70. King GM, Rubidge BS. A taxonomic revision of small dicynodonts with
7 postcanine teeth. Zoological Journal of the Linnean Society.
8 1993;107:131-154.
- 9 71. Keyser AW. A re-evaluation of the cranial morphology and systematics
10 of some tuskless Anomodontia. Memoirs of the Geological Survey of
11 South Africa. 1975;67:1-110.
- 12 72. Kurkin AA. Dicynodontids of Eastern Europe. Paleontological Journal.
13 2012;46(2):187-198.
- 14 73. Day MO, Güven S, Abdala F, Jirah S, Rubidge B, Almond J. Youngest
15 dinocephalian fossils extend the *Tapinocephalus* Zone, Karoo Basin,
16 South Africa. South African Journal of Science. 2015; 111:1-5.

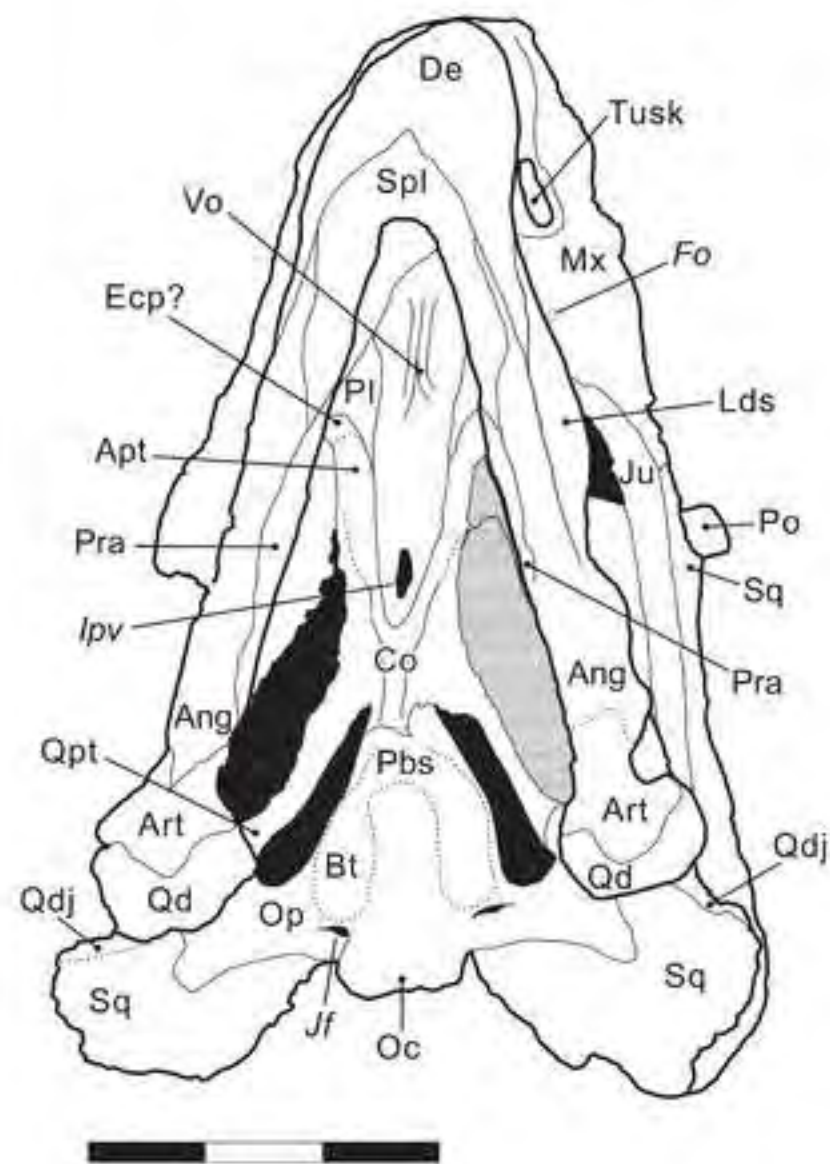
A

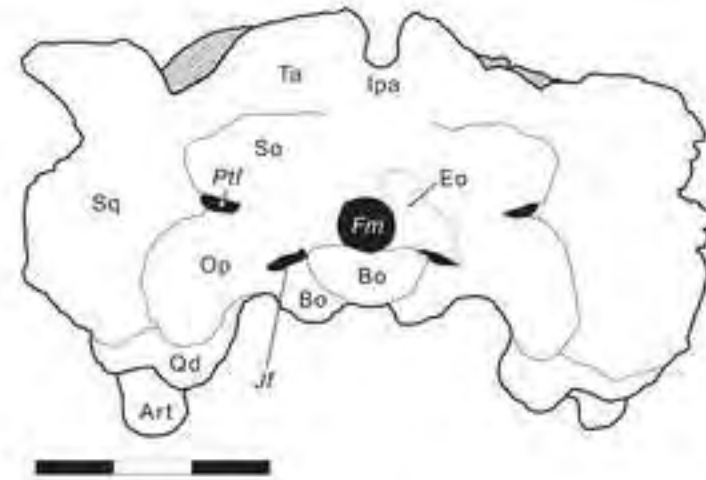
GEOCHRONOLOGY			LITHOSTRATIGRAPHY		
PERMIAN	Lopingian	Changhsingian	Passa Dois Group	Rio do Rasto	
		Wuchiapingian			
	Guadalupian	Capitanian			
		Wordian			
		Roadian			
	Cisuralian	Kungurian			Teresina
		Artinskian			Serra Alta
		Sakmarian			Irati
					Asselian
		CARBONIFEROUS			
			Taciba		

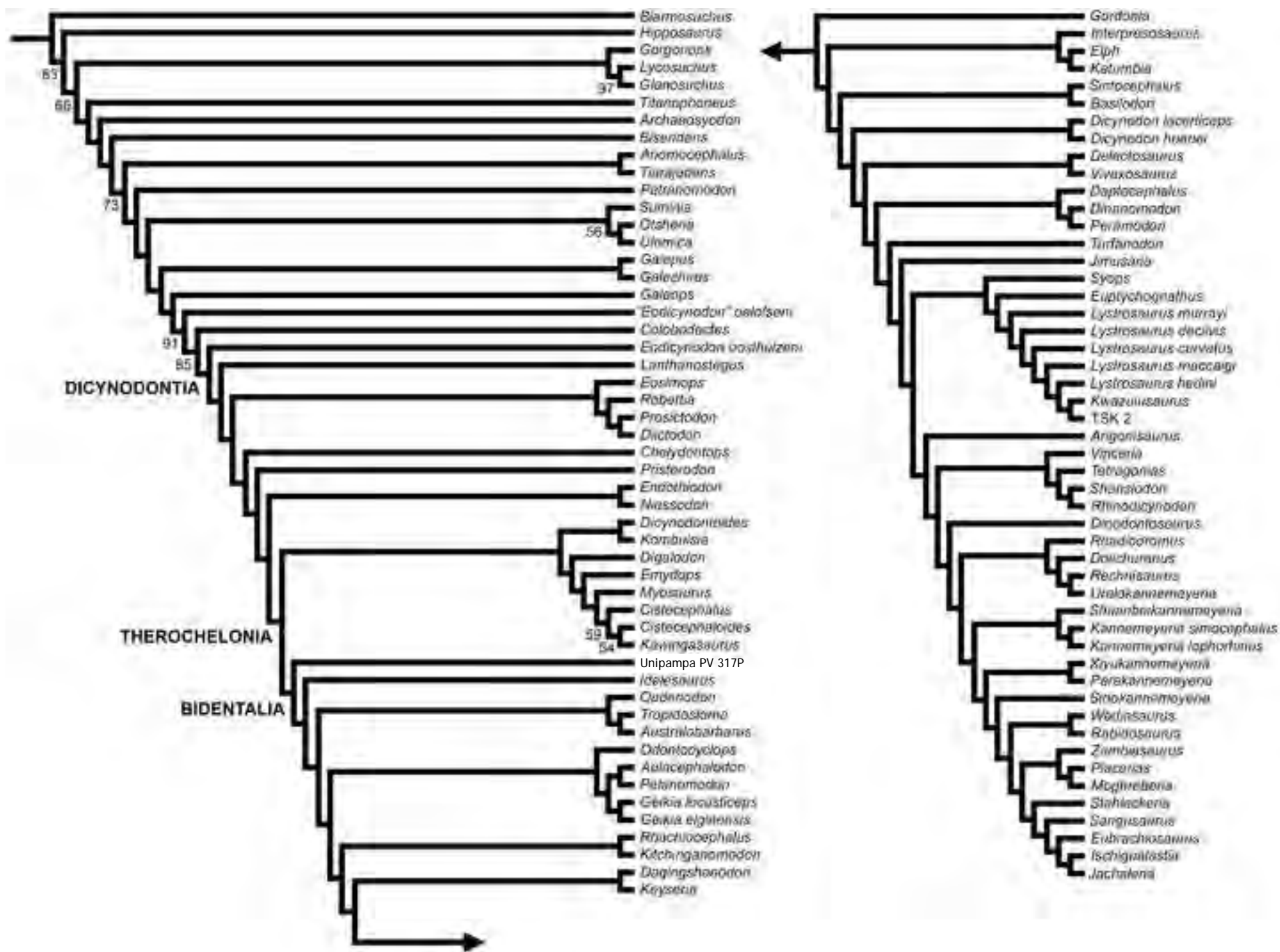
B**C****D**











Click here to access/download
Supporting Information
.nex



Alessandra Boos <aleboos@gmail.com>

Submission Confirmation

1 mensagem

Gondwana Research <santosh@cugb.edu.cn>

7 de março de 2016 19:51

Para: aleboos@gmail.com

Article Type: Research Paper

Dear Ms. Alessandra D S Boos,

Your submission entitled "New stratigraphic ranges and continental correlations for fossil tetrapod-bearing localities of the Middle to Late Permian (Guadalupian-Lopingian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil)" has been received by Gondwana Research

You may check on the progress of your paper by logging on to the Elsevier Editorial System as an author. The URL is <http://ees.elsevier.com/gr/>.

Your username is: aleboos@gmail.com

Your password is: *****

Your manuscript will be given a reference number once an Editor has been assigned.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System
Gondwana Research

Manuscript Number:

Title: New stratigraphic ranges and continental correlations for fossil tetrapod-bearing localities of the Middle to Late Permian (Guadalupian-Lopingian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil)

Article Type: Research Paper

Corresponding Author: Ms. Alessandra D S Boos,

Corresponding Author's Institution: UFRGS

First Author: Alessandra D S Boos

Order of Authors: Alessandra D S Boos; Cesar L Schultz

Abstract: The fossil tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation of Brazil is currently the only known source of Guadalupian and Lopingian tetrapod fossils in South America comprising temnospondyl amphibians, therapsid, diapsid and parareptiles. The age of the Rio do Rasto Formation has been debated but, it is considered to range between the Wordian and the Changhsingian based on its fossil content. What this study currently demonstrates is that the identified tetrapod-bearing localities in Brazil represent incomplete but multiple faunal assemblages that correlate to the late Guadalupian and late Lopingian epochs of South Africa's Beaufort Group and the Russian Platform. Therapsid fauna which mainly comprises anomodonts (including dicynodonts) and dinocephalians represent the best biostratigraphic markers for correlations among the three tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation. However, the only absolute dates from the Rio do Rasto Formation are associated with a single pareiasaurid specimen, *Provelosaurus americanus* which fits age estimates for the *Tapinocephalus* AZ (264.9 ± 2.5 My).

Suggested Reviewers: Michael Benton
University of Bristol
mike.benton@bristol.ac.uk

Sergio Dias-da-Silva
University of Santa Maria (UFSM)
paleosp@gmail.com

Bruce Rubidge
University of the Witwatersrand
Bruce.Rubidge@wits.ac.za

Max C Langer
University of São Paulo (USP)
mclanger@ffclrp.usp.br

Fernando Abdala
University of the Witwatersrand
Nestor.Abdala@wits.ac.za

Opposed Reviewers:

March 7th 2016.

Scientific Editors

Gondwana Research

I am writing to submit our manuscript entitled, “New stratigraphic ranges and continental correlations for fossil Tetrapod-bearing localities of the Middle to Late Permian (Guadalupian-Lopingian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil),” for consideration for publication in this journal.

This paper is important mainly for its contribution to the biostratigraphy of the Rio do Rasto Formation since there is scarce data regarding radiometric dating of the strata of this deposit. Instead, the age of this formation is determined by comparison with other localities worldwide (especially in South Africa and in Russia) where similar fossils occur and an absolute age is known. The fossils used as tools include mainly invertebrates but land vertebrates as well. Our research shows that the Rio do Rasto Formation tetrapod-bearing localities in Brazil represent incomplete but multiple faunal assemblages that correlate to the late Guadalupian and late Lopingian epochs of South Africa’s Beaufort Group and the Russian Platform. Our paper offers a critical analysis on the biostratigraphic correlations proposed for the Rio do Rasto Formation until date but also presents preliminary data regarding the first radiometric dating associated to vertebrate remains in the Rio do Rasto Formation, indicating that the locality where they occur can be correlated with horizons younger than 265 My.

This manuscript describes original work and is not under consideration by any other journal. All authors approved the manuscript and this submission.

Kind regards,

Alessandra D. S. Boos

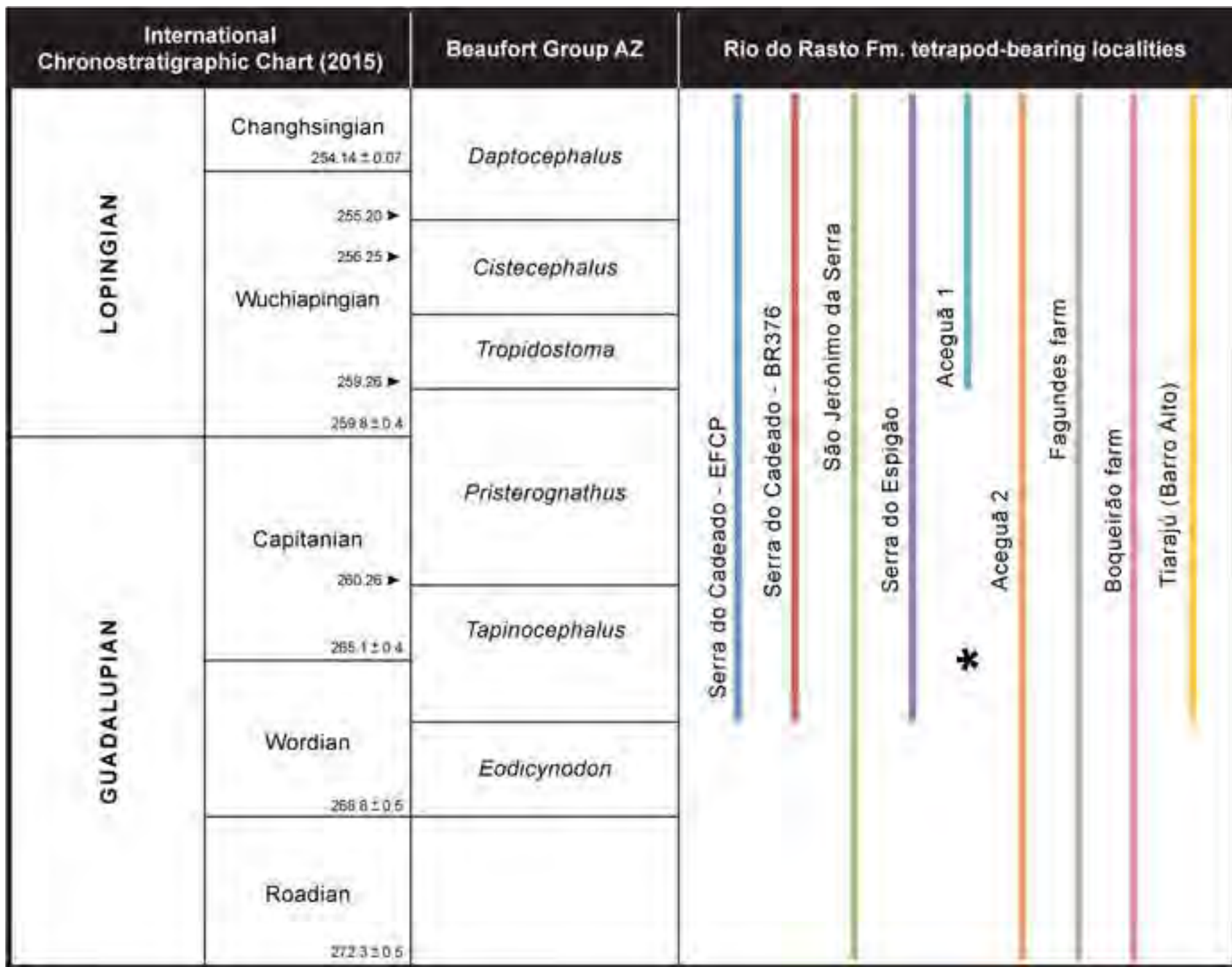
PhD Candidate, UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Nine tetrapod-bearing localities are recognized in the Rio do Rasto Fm.

Rio do Rasto Fm. tetrapod-bearing localities represent multiple faunal assemblages.

The first radiometric dating associated to tetrapod remains in this unit is discussed.

Aceguá Site 1 horizons are younger than 265 My



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

New stratigraphic ranges and continental correlations for fossil Tetrapod-bearing localities of the Middle to Late Permian (Guadalupian-Lopingian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil)

ALESSANDRA D. S. BOOS^{1*} AND CESAR L. SCHULTZ¹

¹ Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS Brazil; e-mail: alessandra.boos@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br.

* Corresponding author

ABSTRACT

The fossil tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation of Brazil is currently the only known source of Guadalupian and Lopingian tetrapod fossils in South America comprising temnospondyl amphibians, therapsid, diapsid and parareptiles. The age of the Rio do Rasto Formation has been debated but, it is considered to range between the Wordian and the Changhsingian based on its fossil content. What this study currently demonstrates is that the identified tetrapod-bearing localities in Brazil represent incomplete but multiple faunal assemblages that correlate to the late Guadalupian and late Lopingian epochs of South Africa's Beaufort Group and the Russian Platform. Therapsid fauna which mainly comprises anomodonts (including dicynodonts) and dinocephalians represent the best biostratigraphic markers for correlations among the three tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto

1 Formation. However, the only absolute dates from the Rio do Rasto Formation
2 are associated with a single pareiasaurid specimen, *Provelosaurus americanus*
3 which fits age estimates for the *Tapinocephalus* AZ (264.9 ± 2.5 My).
4
5
6
7
8

9 **Keywords:** Biostratigraphy, land vertebrates, South America, terminal
10 Paleozoic
11
12
13

14 1. Introduction

15
16 In Brazil, the rocks of the Paraná Basin (**Fig. 1**) record a succession of
17 depositional environments from the Ordovician until the end of the
18 Cretaceous periods and are divided into six supersequences: Rio Ivaí
19 (Ordovician-Silurian), Paraná (Devonian), Gondwana I (Carboniferous–Early
20 Triassic), Gondwana II (Mid–Late Triassic), Gondwana III (Late Jurassic–Early
21 Cretaceous) and Bauru (Late Cretaceous) (Milani et al., 2007). Marine
22 sedimentation was influenced by multiple transgression-regression cycles
23 which occurred in the Paleozoic, including glacial periods, are recorded in the
24 Rio Ivaí Supersequence (SS), Paraná SS and the base of the Gondwana I SS
25 (Milani et al., 1995; Holz et al., 2010). The next phase of the sedimentation in
26 the Paraná Basin consisted of a gradual increase in the continental
27 sedimentation (top of the Gondwana I SS and Gondwana II SS), terminating in
28 the formation of a large desert and the overlying lavas covering it, originated
29 from the rift of the South Atlantic (Gondwana III SS; Milani et al., 2007).
30 Bauru SS records semi-arid conditions during the Late Cretaceous and
31 according to Fernandes and Coimbra (1996) it should be treated as a separate
32 basin.
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

In the Gondwana I SS, Passa Dois Group comprises a series of lithostratigraphic units of Permian age (Fig. 1C). The uppermost unit is the Rio do Rasto Formation and is the only unit in Brazil, and South America, to yield continental tetrapod assemblages that range between late Guadalupian and late Lopingian in age (Langer, 2000; Cisneros et al., 2005; Boos et al., 2015). The Rio do Rasto Formation is divided into two members, from base to top: Serrinha and Morro Pelado (Gordon Jr. et al., 1947). The former comprises fine laminated sandstones, with hummocky and swaley cross-stratification, intercalated with mudstones and siltstones (Rohn, 2007; Warren et al., 2008). The presence of carbonate concretions in the mudstones and in the fine sandstones is common and their formation probably occurred in a lacustrine system (Alessandretti et al., 2015). Currently, Serrinha Member depositional history is interpreted as lacustrine with occasional restricted marine facies associations (Warren et al., 2008; Alessandretti et al., 2015; Simões et al., 2015).

The Morro Pelado Member consists of fine to medium-grained sandstones with pelitic intercalations (Barberena et al., 1980; Holz et al., 2010). The upper Morro Pelado Member gradually increases in the sandstone content and records a palaeoenvironmental trend towards increasing aridity (Lavina, 1991). Schemiko et al. (2014) identified four lithofacies associations in the Morro Pelado Member of eastern Santa Catarina and Paraná states: meandering fluvial, distal fluvial, lacustrine floodplain delta and wet aeolian. This identification is consistent with the interpretation of the Morro Pelado Member influenced by fluvial, shallow deltaic and aeolian depositions proposed by other authors (e.g. Lavina, 1991; Rohn, 1994; Warren et al.,

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

2008; Holz et al., 2010). Tetrapod fossils are usually found in the fluvio-deltaic facies of this member in Rio Grande do Sul, Santa Catarina and Paraná states (Barberena et al., 1985b; Strapasson et al., 2015; Martinelli et al., 2016).

The earliest discoveries of tetrapod fossils from the Rio do Rasto Formation took place in the Serra do Cadeado area (Paraná State) in the 1970s (Barberena et al., 1980). These findings included the therapsid *Endothiodon* and the temnospondyl *Australerpeton* (identified as *Platyops* by that time) (Barberena and Daemon, 1974; Barberena and Araújo, 1975; Barberena et al., 1985a; Barberena, 1998). Subsequent collections by the UFRGS Fossil Vertebrate Laboratory and collaborators occurred in Rio Grande do Sul State from that moment on and in Santa Catarina State, in 1985, 2012 and 2013. Many of these field trips generated publications of taxa that have been used tentatively in correlations with other basins of similar age, namely the Karoo Basin of South Africa and the Russian Platform in Eastern Europe. Barberena et al. (1985a) suggested organizing the Guadalupian/Lopingian tetrapod-bearing localities from Paraná and Rio Grande do Sul states into two local faunas (LF), respectively the Serra do Cadeado LF and Aceguá LF. The presence of *Endothiodon* in the first one was used to correlate it to the *Cistecephalus* AZ from South Africa, whereas the occurrence of “*Pareiasaurus*” (later reassigned to *Provelosaurus* by Lee (1997) was considered an indication of a somewhat younger age for the second LF (*Cistecephalus* AZ/*Daptocephalus* AZ). The LF concept was widely accepted and applied to the Rio do Rasto Formation in the following works (e.g. Langer, 2000; Cisneros et al., 2005; Dias-da-Silva, 2012; Boos et al., 2013) with some

1 differences in the ages estimates for each LF (with a trend of suggesting
2 correlations with older AZs of the Beaufort Group). The last LF to be defined
3 was the Posto Queimado from the Rio Grande do Sul State, which is correlated
4 with the *Eodicynodon* and *Tapinocephalus* AZs. According to this scheme, the
5 bedrocks containing each LF could be correlated with other strata where the
6 same or similar taxa occurred locally or worldwide, either by taking into
7 account the stratigraphic ranges of all tetrapods of a single LF (e.g. Serra do
8 Cadeado LF in Dias-da-Silva, 2012) or using the co-occurrence of taxa in each
9 LF (Posto Queimado and Aceguá LFs in Cisneros et al., 2005). However, Boos
10 et al. (2015) proposed discontinuing the use of the term ‘local fauna’ for the
11 tetrapod occurrences of this unit since the many fossils from these sites have
12 poor provenance data and are not helpful in distinguishing distinct faunal
13 communities. So far the tetrapods of the Rio do Rasto Formation comprise
14 therapsids (anomodonts and dinocephalians), parareptiles (a pareiasaurid),
15 several temnospondyls and a diapsid (an archosauromorph) (Barberena and
16 Araújo, 1975; Araújo, 1985; Barberena, 1998; Barberena and Dias, 1998;
17 Langer, 2000; Dias and Barberena, 2001; Cisneros et al., 2005; Cisneros et al.,
18 2011; Ramos and Vega, 2011; Cisneros et al., 2012; Dias-da-Silva, 2012; Boos
19 et al., 2015; Strapasson et al., 2015; Martinelli et al., 2016). These fossils
20 were recovered from at least nine sites (Table 1). Besides body fossils, the
21 formation yields a vertebrate ichnological record which has received deserved
22 attention recently (Dentzien-Dias et al., 2012; Silva et al., 2012), as well as
23 fossil plant (e.g. Rohn and Rösler 1989; Christiano-de-Souza and Ricardi-
24 Branco, 2015), fish (e.g. Dias 2012; Pauliv et al., 2014) and invertebrate
25 remains (Ferreira-Oliveira and Rohn 2009; Simões et al., 2015).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

The present contribution briefly reviews the localities where tetrapod discoveries from the rocks of the Guadalupian and Lopingian of the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) were made, examines the significance of these tetrapods from a biostratigraphic point of view, assesses how these fossils have aided in correlation with other basins worldwide and ultimately gives perspectives on their study.

2. Materials and Methods

The dataset of localities and fossil tetrapods of the Rio do Rasto Formation was assembled from the current literature available on this deposit, as well as from personal observations of the authors, and included an exhaustive search of each description of a new tetrapod specimen/taxon/locality for this formation. **Table 1** summarizes this dataset. Data regarding tetrapod correlations and biozones of the Beaufort Group of South Africa and Russian Platform in Eastern Europe were compiled from Rubidge (1995), Damiani (2004), Rubidge (2005), Golubev (2005), Rubidge et al. (2013), Day et al. (2015a) and Viglietti et al. (2016) in order to build Figs 2-6. The taxa selected from the Beaufort Group to represent the stratigraphic ranges Brazilian tetrapods used in this study are: *Endothiodon bathystoma*, *Anomocephalus africanus* (for *Tiarajudens eccentricus*), *Moschops capensis* and *Moschognathus whaitsi* (for the Serra do Cadeado tapinocephalid dinocephalian, since it displays strong affinities with them; Boos et al. 2015), *Nanoparia* + *Anthodon* + *Pumiliopareia* (for *Provelosaurus americanus*, since they form the clade Pumiliopareiasauria with it; Benton, 2016), *Bidentalialia* dicynodonts (for a new dicynodont occurrence from the Boqueirão Farm

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

locality), Rhinesuchidae (for *Australerpeton cosgriffi* and the Serra do Cadeado short-snouted temnospondyl) and Dinocephalia (for teeth described in Langer 2000). The fauna and their location are shown in Table 1 and their inferred stratigraphic ranges are shown in **Fig. 2**.

The taxa selected from the Russian Platform to represent the stratigraphic ranges of some of the tetrapods occurring in Brazil are: Syodontinae (including *Notosyodon* and *Syodon* from the Platform, but also *Australosyodon* from the Beaufort Group, in order to represent *Pampaphoneus biccai*). These stratigraphic ranges are depicted in **Fig. 3**. These taxa from the Beaufort Group and Russian Platform were chosen because 1. They represent similar taxa occurring in deposits from Brazil and South Africa (like *Endothiodon bathystoma*; Cox and Angielczyk, 2015), 2. they are closely related to Brazilian forms (i.e. *Anomocephalus* and *Tiarajudens* which might be a single genus; Cisneros et al., 2015) or 3. they form a monophyletic clade with Brazilian forms (e.g. Syodontinae, Rhinesuchidae; Cisneros et al., 2012; Eltink et al., 2015). The estimated stratigraphic ranges of the tetrapods of the Rio do Rasto Formation are shown on **Fig. 4**.

In the next sub-sections (from 2.1 until 2.7) we will briefly present each of the Rio do Rasto Formation tetrapod-bearing localities regarding their stratigraphic, sedimentological and paleontological aspects. Paraná State sites are discussed in 2.1 and 2.2, Santa Catarina State site in 2.3. and Rio Grande do Sul State sites from 2.4 to 2.7.

2.1. Serra do Cadeado (EFCP and BR 376, respectively localities 1 and 2 in Fig. 1)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

The Serra do Cadeado area is located between the municipalities of Ortigueira and Mauá da Serra in the north-central part of Paraná State, southern Brazil. This area is crossed by the highway BR 376 as well as by the Central Paraná Railway (EFCP). Both BR 376 and EFCP bear outcrops of the Rio do Rasto Formation, where fossil crustaceans, bivalves, plants (glossopterids, sphenophytes, pteridophytes), fishes (paleonisciforms and elasmobranchs) and tetrapods are found from the transition Serrinha Member/Morro Pelado Member until the top of the latter (Barberena et al., 1980; Rohn, 1994; Ferreira-Oliveira and Rohn 2009; Laurini et al., 2009; Figueiredo et al., 2011; Eltink and Langer, 2014). Fossil tetrapods include two temnospondyl varieties, *Australerpeton cosgriffi* (Barberena, 1998; Eltink et al., 2015) and a short-snouted form (Barberena et al. 1980; Barberena and Dias 1998), and two therapsid forms: *Endothiodon bathystoma* and a tapinocephalid dinocephalian (Boos et al., 2013; Boos et al., 2015; Cox and Angielczyk, 2015). However, it is important to stress that the specimens referred to these taxa were not collected in a single exposure (Barberena and Daemon, 1974; Barberena, 1998; Langer et al., 2009; Boos et al., 2015), but in different points within a railroad section that connects the cities of Ortigueira and Mauá da Serra (Barberena et al., 1980; Dias and Schultz, 2003), and at one site at the highway BR-376 named “Monjolo” (Eltink and Langer, 2014). The BR-376 runs approximately parallel to the railway, to the NE of it. At the entrance of the last tunnel of the EFCP, which corresponds to the highest point of the considered section, one can clearly observe the upper contact of the Morro Pelado Member with the aeolian sandstones of the Pirambóia Formation. Thus, it can be said that all fossils found in Serra do Cadeado locality come

1 from the upper levels of the Morro Pelado Member, just below the contact
2 with Pirambóia Formation. In these levels, the Morro Pelado Member is
3 represented by fluvial facies, comprising a sequence of very fine to fine-
4 grained sandstones intercalated with laminated siltstone (Barberena et al.,
5 1980).The sandstones are either tabular or lenticular, with intraformational
6 conglomerate lags (Barberena et al., 1985b). The sandstone content increases
7 towards the top of the Morro Pelado Member (Schemiko et al., 2014).
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

19 *2.2. São Jerônimo da Serra (PR090; locality 3 in Fig. 1)*

20
21
22
23

24 São Jerônimo da Serra locality is situated at the 122 km along highway
25 PR090, between Sapopema and São Jerônimo da Serra municipalities,
26 northern part of Paraná State. Fossil tetrapod remains and traces are
27 restricted to the Morro Pelado Member in the area, encompassing
28 temnospondyl body and ichnofossils (Ramos and Vega, 2011) and other
29 ichnofossils attributed to a parareptile (Procolophonoidea), a diapsid
30 (Lepidosauromorpha) and synapsids (including a basal synapsid) (Silva et al.,
31 2012). Other fossils found in this site include bivalves, ostracods,
32 conchostraceans, fish scales and sphenophyte remains (Silva et al., 2012). São
33 Jerônimo da Serra outcrop comprises a succession of siltstones with
34 intercalations of very fine to fine-grained sandstones, interpreted as distal
35 alluvial fan deposits (Azevedo et al., in preparation). For a detailed section of
36 this site, refer to Silva et al. (2012).
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58

59 *2.3. Serra do Espigão (BR 116; locality 4 in Fig. 1)*

60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

The Serra do Espigão locality corresponds to a site situated on the 108 km along highway BR 116, between the municipalities of Monte Castelo and Santa Cecília, northern Santa Catarina State. According to Strapasson et al. (2015), this outcrop comprises a sequence of fine to medium-grained sandstones intercalated with siltstone layers that are interpreted as delta-front deposits. Frequently fossiliferous horizons occur that contain fragmented bones. The temnospondyl *Parapytanga catarinensis* has been found at this locality, however, there is no information regarding the exact stratigraphic position that it was collected. Serra do Espigão locality probably comprises the upper portion of the Morro Pelado Member too, as suggested by its abrupt erosive contact with the overlying Botucatu Formation. However, the absence of the Pirambóia Formation between these units suggests it is an erosive contact, and part of the Rio do Rasto Formation was either eroded or never deposited. For a detailed section of this site, see Strapasson et al. (2015).

2.4. Aceguá Site 1 (locality 5 in Fig.1) and Aceguá Site 2 (locality 6 in Fig.1)

Both sites are situated in a stretch of the BR153 highway between the Aceguá and Bagé municipalities, southern Rio Grande do Sul State, close to the border with Uruguay.

Aceguá 1 is located at km 204 of the BR153 highway, where the holotype of the parareptile *Provelosaurus americanus* was found (Araújo, 1985). Araújo (1982) described the outcrop as mainly comprising finely laminated siltstones and mudstones, with a predominance of siltstone. Rare

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
lenticular sandstone lenses also occur. The holotype was collected in a
siltstone layer from the upper portion of the site. In addition, some
postcranial elements of *P. americanus* were also found at a different outcrop
named “km 204 + 600m” (West from the former), where very fine to fine-
grained sandstones predominate (Araújo, 1982). According to Araújo (1982),
P. americanus remains were collected from the lowest sandstone layer at the
site, which also contained diagenetic carbonate concretions.

17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
Aceguá 2 is an outcrop located at 176 km along the BR 153. Fossils
found at this site include the temnospondyl *Bageherpeton longignathus* in
association with fish scales (Dias and Barberena, 2001). According to Würdig-
Maciel (1975), the exposure assigned to the Rio do Rasto Formation comprises
siltstone with horizontal lamination, and rare lenses of fine to medium-
grained sandstone. The vertebrate fossils mentioned previously were
collected together in a single sandstone lense. For a detailed profile of this
site, see Würdig-Maciel (1975).

37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
Holz et al. (2010) considered the Aceguá outcrops as belonging to the
lower portion of the Rio do Rasto Formation (i.e. the Serrinha Member) due to
their lithological characteristics. However, it does not fit with the
chronostratigraphic ranges of Pareiasauria (Figs. 2 and 3).

66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
326
327
328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523
524
525
526
527
528
529
530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556
557
558
559
560
561
562
563
564
565
566
567
568
569
570
571
572
573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635
636
637
638
639
640
641
642
643
644
645
646
647
648
649
650
651
652
653
654
655
656
657
658
659
660
661
662
663
664
665
666
667
668
669
670
671
672
673
674
675
676
677
678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726
727
728
729
730
731
732
733
734
735
736
737
738
739
740
741
742
743
744
745
746
747
748
749
750
751
752
753
754
755
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769
770
771
772
773
774
775
776
777
778
779
780
781
782
783
784
785
786
787
788
789
790
791
792
793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822
823
824
825
826
827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852
853
854
855
856
857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884
885
886
887
888
889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915
916
917
918
919
920
921
922
923
924
925
926
927
928
929
930
931
932
933
934
935
936
937
938
939
940
941
942
943
944
945
946
947
948
949
950
951
952
953
954
955
956
957
958
959
960
961
962
963
964
965
966
967
968
969
970
971
972
973
974
975
976
977
978
979
980
981
982
983
984
985
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000
1001
1002
1003
1004
1005
1006
1007
1008
1009
1010
1011
1012
1013
1014
1015
1016
1017
1018
1019
1020
1021
1022
1023
1024
1025
1026
1027
1028
1029
1030
1031
1032
1033
1034
1035
1036
1037
1038
1039
1040
1041
1042
1043
1044
1045
1046
1047
1048
1049
1050
1051
1052
1053
1054
1055
1056
1057
1058
1059
1060
1061
1062
1063
1064
1065
1066
1067
1068
1069
1070
1071
1072
1073
1074
1075
1076
1077
1078
1079
1080
1081
1082
1083
1084
1085
1086
1087
1088
1089
1090
1091
1092
1093
1094
1095
1096
1097
1098
1099
1100
1101
1102
1103
1104
1105
1106
1107
1108
1109
1110
1111
1112
1113
1114
1115
1116
1117
1118
1119
1120
1121
1122
1123
1124
1125
1126
1127
1128
1129
1130
1131
1132
1133
1134
1135
1136
1137
1138
1139
1140
1141
1142
1143
1144
1145
1146
1147
1148
1149
1150
1151
1152
1153
1154
1155
1156
1157
1158
1159
1160
1161
1162
1163
1164
1165
1166
1167
1168
1169
1170
1171
1172
1173
1174
1175
1176
1177
1178
1179
1180
1181
1182
1183
1184
1185
1186
1187
1188
1189
1190
1191
1192
1193
1194
1195
1196
1197
1198
1199
1200
1201
1202
1203
1204
1205
1206
1207
1208
1209
1210
1211
1212
1213
1214
1215
1216
1217
1218
1219
1220
1221
1222
1223
1224
1225
1226
1227
1228
1229
1230
1231
1232
1233
1234
1235
1236
1237
1238
1239
1240
1241
1242
1243
1244
1245
1246
1247
1248
1249
1250
1251
1252
1253
1254
1255
1256
1257
1258
1259
1260
1261
1262
1263
1264
1265
1266
1267
1268
1269
1270
1271
1272
1273
1274
1275
1276
1277
1278
1279
1280
1281
1282
1283
1284
1285
1286
1287
1288
1289
1290
1291
1292
1293
1294
1295
1296
1297
1298
1299
1300
1301
1302
1303
1304
1305
1306
1307
1308
1309
1310
1311
1312
1313
1314
1315
1316
1317
1318
1319
1320
1321
1322
1323
1324
1325
1326
1327
1328
1329
1330
1331
1332
1333
1334
1335
1336
1337
1338
1339
1340
1341
1342
1343
1344
1345
1346
1347
1348
1349
1350
1351
1352
1353
1354
1355
1356
1357
1358
1359
1360
1361
1362
1363
1364
1365
1366
1367
1368
1369
1370
1371
1372
1373
1374
1375
1376
1377
1378
1379
1380
1381
1382
1383
1384
1385
1386
1387
1388
1389
1390
1391
1392
1393
1394
1395
1396
1397
1398
1399
1400
1401
1402
1403
1404
1405
1406
1407
1408
1409
1410
1411
1412
1413
1414
1415
1416
1417
1418
1419
1420
1421
1422
1423
1424
1425
1426
1427
1428
1429
1430
1431
1432
1433
1434
1435
1436
1437
1438
1439
1440
1441
1442
1443
1444
1445
1446
1447
1448
1449
1450
1451
1452
1453
1454
1455
1456
1457
1458
1459
1460
1461
1462
1463
1464
1465
1466
1467
1468
1469
1470
1471
1472
1473
1474
1475
1476
1477
1478
1479
1480
1481
1482
1483
1484
1485
1486
1487
1488
1489
1490
1491
1492
1493
1494
1495
1496
1497
1498
1499
1500
1501
1502
1503
1504
1505
1506
1507
1508
1509
1510
1511
1512
1513
1514
1515
1516
1517
1518
1519
1520
1521
1522
1523
1524
1525
1526
1527
1528
1529
1530
1531
1532
1533
1534
1535
1536
1537
1538
1539
1540
1541
1542
1543
1544
1545
1546
1547
1548
1549
1550
1551
1552
1553
1554
1555
1556
1557
1558
1559
1560
1561
1562
1563
1564
1565
1566
1567
1568
1569
1570
1571
1572
1573
1574
1575
1576
1577
1578
1579
1580
1581
1582
1583
1584
1585
1586
1587
1588
1589
1590
1591
1592
1593
1594
1595
1596
1597
1598
1599
1600
1601
1602
1603
1604
1605
1606
1607
1608
1609
1610
1611
1612
1613
1614
1615
1616
1617
1618
1619
1620
1621
1622
1623
1624
1625
1626
1627
1628
1629
1630
1631
1632
1633
1634
1635
1636
1637
1638
1639
1640
1641
1642
1643
1644
1645
1646
1647
1648
1649
1650
1651
1652
1653
1654
1655
1656
1657
1658
1659
1660
1661
1662
1663
1664
1665
1666
1667
1668
1669
1670
1671
1672
1673
1674
1675
1676
1677
1678
1679
1680
1681
1682
1683
1684
1685
1686
1687
1688
1689
1690
1691
1692
1693
1694
1695
1696
1697
1698
1699
1700
1701
1702
1703
1704
1705
1706
1707
1708
1709
1710
1711
1712
1713
1714
1715
1716
1717
1718
1719
1720
1721
1722
1723
1724
1725
1726
1727
1728
1729
1730
1731
1732
1733
1734
1735
1736
1737
1738
1739
1740
1741
1742
1743
1744
1745
1746
1747
1748
1749
1750
1751
1752
1753
1754
1755
1756
1757
1758
1759
1760
1761
1762
1763
1764
1765
1766
1767
1768
1769
1770
1771
1772
1773
1774
1775
1776
1777
1778
1779
1780
1781
1782
1783
1784
1785
1786
1787
1788
1789
1790
1791
1792
1793
1794
1795
1796
1797
1798
1799
1800
1801
1802
1803
1804
1805
1806
1807
1808
1809
1810
1811
1812
1813
1814
1815
1816
1817
1818
1819
1820
1821
1822
1823
1824
1825
1826
1827
1828
1829
1830
1831
1832
1833
1834
1835
1836
1837
1838
1839
1840
1841
1842
1843
1844
1845
1846
1847
1848
1849
1850
1851
1852
1853
1854
1855
1856
1857
1858
1859
1860
1861
1862
1863
1864
1865
1866
1867
1868
1869
1870
1871
1872
1873
1874
1875
1876
1877
1878
1879
1880
1881
1882
1883
1884
1885
1886
1887
1888
1889
1890
1891
1892
1893
1894
1895
1896
1897
1898
1899
1900
1901
1902
1903
1904
1905
1906
1907
1908
1909
1910
1911
1912
1913
1914
1915
1916
1917
1918
1919
1920
1921
1922
1923
1924
1925
1926
1927
1928
1929
1930
1931
1932
1933
1934
1935
1936
1937
1938
1939
1940
1941
1942
1943
1944
1945
1946
1947
1948
1949
1950
1951
1952
1953
1954
1955
1956
1957
1958
1959
1960
1961
1962
1963
1964
1965
1966
1967
1968
1969
1970
1971
1972
1973
1974
1975
1976
1977
1978
1979
1980
1981
1982
1983
1984
1985
1986
1987
1988
1989
1990
1991
1992
1993
1994
1995
1996
1997
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
2013
2014
2015
2016
2017
2018
2019
2020
2021
2022
2023
2024
2025
2026
2027
2028
2029
2030
2031
2032
2033
2034
2035
2036
2037
2038
2039
2040
2041
2042
2043
2044
2045
2046
2047
2048
2049
2050
2051
2052
2053
2054
2055
2056
2057
2058
2059
2060
2061
2062
2063
2064
2065
2066
2067
2068
2069
2070
2071
2072
2073
2074
2075
2076
2077
2078
2079
2080
2081
2082
2083
2084
2085
2086
2087
2088
2089
2090
2091
2092
2093
2094
2095
2096
2097
2098
2099
2100
2101
2102
2103
2104
2105
2106
2107
2108
2109
2110
2111
2112
2113
2114
2115
2116
2117
2118
2119
2120
2121
2122
2123
2124
2125
2126
2127
2128
2129
2130
2131
2132
2133
2134
2135
2136
2137
2138
2139
2140
2141
2142
2143
2144
2145
2146
2147
2148
2149
2150
2151
2152
2153
2154
2155
2156
2157
2158
2159
2160

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

base of the Rio do Rasto Formation should be around 266 Ma (Wordian/Capitanian limit).

More recently, Norberto Dani (personal communication, 2015) dated (also using U-Pb SHRIMP in zircons) a sample of bentonite from the Aceguá Site 1 that was collected just below the level that the pareiasaurid fossils were recovered, and obtained an age of 264.9 ± 2.5 My (Capitanian). Although not published data, it is the only absolute date available with regards to an identified tetrapod taxon for the Rio do Rasto Formation.

2.5. *Fagundes farm (locality 7 in Fig.1)*

The Fagundes farm locality is located inside a private property in the Timbaúva region 20 km from the São Gabriel municipality, which is approximately in the central part of the Rio Grande do Sul State (Malabarba et al. 2003). Rocks of the Morro Pelado Member are exposed in several ravines at the site, comprising sequences of red laminated mudstones intercalated with conglomerates (Langer, 2000). The depositional environment of the outcropping units is interpreted as lacustrine with occasional interbedded high-energy fluvial deposits (Lavina, 1991; Langer, 2000). Fossil fish (including condrichthyans, actinopterygian and dipnoan remains), temnospondyls, parareptiles and therapsids have also been recovered from the Fagundes farm site (Malabarba et al., 2003).

This locality was originally termed as Posto Queimado outcrop by Langer (2000) and its fossil tetrapod content as Posto Queimado LF (Cisneros et al., 2005; Dias-da-Silva, 2012). However, this LF grouped tetrapod findings

1 from Fagundes farm together with others coming from distinct outcrops from
2 the same region (here referred as Boqueirão farm and Tiarajú-Barro Alto), not
3 necessarily reflecting a contemporaneous fauna.
4
5
6
7
8

9 **2.6. Boqueirão farm (locality 8 in Fig.1)**

10
11
12
13
14 The Boqueirão farm locality is another site located in the São Gabriel
15 municipality, in the Catuçaba district and 10 km NE from the Fagundes farm
16 site (Martinelli et al., 2016). The outcrop is divided into two exposures of the
17 Morro Pelado Member, separated by a pond. Cisneros et al. (2008) described
18 Boqueirão farm as a succession of siltstones interbedded with lenses of
19 intraformational conglomerates and sandstones layers, interpreted as fluvio-
20 lacustrine depositional environments. From the SW exposure only coprolites
21 have been found (Paula Dentzien-Dias personal communication, 2016),
22 whereas in the NE exposure tetrapod fossils have been collected, such as the
23 therapsids *Pampaphoneus bicaii*, a new dicynodont taxon and a temnospondyl
24 amphibian (Cisneros et al., 2012; Dias-da-Silva, 2012). What is noteworthy are
25 that the layers of the NE outcrop are tilted (with a SW dip), while those of the
26 SW outcrop are horizontal and unaffected by tectonics, making it unclear
27 whether these two exposures are coeval.
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

51 **2.7. Tiarajú (Barro Alto; locality 9 in Fig.1)**

52
53
54
55
56 The Barro Alto locality is situated in the Tiarajú district of the São Gabriel
57 municipality, 20 km SW from the Fagundes farm site. It comprises a succession
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

of massive and finely laminated mudstones occasionally interbedded with conglomerates containing vertebrate fossils, and isolated sand lenses (Cisneros et al., 2015). The depositional context of this site is interpreted as fluvial with wide floodplains cut by small channels (Martinelli et al., 2016). Fossil remains reported for the Morro Pelado Member of this locality include charcoalfied plant remains, invertebrate traces, fish teeth, isolated bones and scales. The basal therapsid *Tiarajudens eccentricus* and a fragmented diapsid humerus have also been found at this site (Cisneros et al., 2011; Manfroi et al., 2015; Martinelli et al., 2016). For a detailed section of this site, see Martinelli et al. (2016).

3. Results

According to Damiani (2004), the Rhinesuchidae of the Beaufort Group first appear in the *Tapinocephalus* AZ and only disappear at the termination of the *Dicynodon* AZ (now redefined as the *Daptocephalus* AZ by Viglietti et al. 2016). In Brazil, the group is represented in the Rio do Rasto Formation by *Australerpeton cosgriffi*, the Serra do Cadeado short-snouted temnospondyl and maybe by *Parapytanga catarinensis* (Barberena and Dias 1998; Eltink and Langer, 2014; Strapasson et al., 2015). Despite the lack of refinement of this correlation suggested by *Australerpeton* and the short-snouted form, they still represent the best taxonomic and age-constrained temnospondyls of the formation until now (Eltink et al., 2015). For example, *Bageherpeton longignathus* was tentatively assigned to Archegosauridae (a taxon occurring at the base of the Guadalupian in the Russian Platform; Golubev, 2005), but it is only known by the holotype that consists of an incomplete lower jaw which

1 was never included in a phylogenetic analysis (Dias and Barberena, 2001).
2 Indeterminate temnospondyls are reported from the Fagundes Farm and São
3 Jerônimo da Serra localities, making these specimens not useful for
4 biostratigraphic correlation. One potential informative specimen might be the
5 temnospondyl of Boqueirão Farm locality figured in Dias-da-Silva (2012),
6 preliminarily assigned to a Guadalupian Russian taxon.
7
8
9
10
11
12
13

14 The endemic *Provelosaurus americanus* of the Rio do Rasto Formation
15 belongs to the Pumiliopareiasauria (Lee, 1997; Benton, 2016), whose
16 stratigraphic range in the Beaufort Group comprises the *Tropidostoma*,
17 *Cistecephalus* and *Daptocephalus* AZs (Rubidge et al., 1995). A correlation to
18 these three South African biozones could be made, but an absolute age
19 obtained from a bentonite layer (represented by an asterisk in Figs.5-6) below
20 the *P. americanus* specimen from Aceguá Site 1 indicates a Capitanian (264.9
21 \pm 2.5) age. This means the depositional age more likely correlates to South
22 Africa's *Tapinocephalus* AZ.
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

36 We can offer two explanations for the discrepancy between the
37 absolute dating associated with *P. americanus* in Brazil and the first
38 appearance of Pumiliopareiasauria in South Africa: 1. There is a
39 temporal/depositional hiatus of at least 5 My separating the layers below the
40 appearance of *Provelosaurus* in the Rio do Rasto Formation (Capitanian in
41 age, correlated with the *Tapinocephalus* AZ) from the layers on top
42 (containing *Provelosaurus*, correlated from *Tropidostoma* AZ upwards) or 2.
43 *Provelosaurus americanus* is the oldest member of Pumiliopareiasauria, as
44 suggested by Cisneros et al. (2005). Unfortunately, it is not possible to prove
45 either hypothesis at this stage.
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Therapsid occurrences in Brazil have allowed for more refined correlations to the Beaufort Group of South Africa's Karoo Basin. *Endothiodon bathystoma* represents the only taxon which can provide a direct correlation at genus and species level and it is found in the Beaufort Group's *Pristerognathus*, *Tropidostoma* and lowermost *Cistecephalus* AZs (all Lopingian in age; Rubidge, 1995, 2005). *Tiarajudens eccentricus* stratigraphic range is represented by the only occurrence of its sister-taxon *Anomocephalus africanus* from the *Tapinocephalus* AZ. Both taxa are only known by holotypic material but, they might represent dimorphic specimens of the same taxon since they are only distinguished by the absence or presence of a long saber-canine (Cisneros et al., 2015). Another specimen in a similar situation is that of the tapinocephalid dinocephalian recovered from the Serra do Cadeado (EFCP) locality. Its stratigraphic range is based on the occurrences of the tapinocephalids *Moschognathus whaitsi* (only known by its holotype) and *Moschops capensis* (known by a dozen specimens) in the Beaufort Group, which is restricted to the *Tapinocephalus* AZ (Rubidge, 1995; Day et al. 2015a). *Moschognathus* was synonymized with *Moschops* by Boonstra (1969), but in Brazil they are still treated as two genera. This is because there is not enough material preserved in the *Moschognathus* holotype to merge it with *Moschops*, in addition to differences in mandibular proportions and morphology (see Boos et al. 2015). As in the case of *Tiarajudens*, only further collections will reveal if these therapsid taxa represent one or separated genera. For now, dinocephalian and *T. eccentricus* remains have potential to indicate a Guadalupian age for the levels where they occur and correlation with only one biozone of the Beaufort Group. UNIPAMPA PV-317P is a

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

dicynodont specimen identified as the most basal member of Bidentalina (Boos et al., in press).

Bidentalina occurrences in the Beaufort Group are recorded from the *Tropidostoma* AZ until the Triassic AZs (Rubidge, 1995; Rubidge, 2005). This range could be assumed for UNIPAMPA PV-317P (except the Triassic AZs) however, that does not seem the case. Bidentalinas from the *Tropidostoma* AZ upwards represent more derived forms than the Brazilian forms. Also, the locality where UNIPAMPA PV-317P was collected (Boqueirão Farm) bears only Guadalupian tetrapods (the dinocephalian *P. biccai* and an unpublished temnospondyl Guadalupian taxon), though the layers of this site are tilted and perhaps not deposited at the same time interval. On the other hand, there is only another bidentalina that might be recorded from the Guadalupian: *Australobarbarus* from the *Deltavjatia vjatkensis* AZ of the Russian Platform (Kotelnich Faunal Sub assemblage, which is equivalent the Guadalupian/Lopingian boundary according to Golubev, 2005, and Kurkin, 2010).

We can hypothesize that UNIPAMPA PV-317P is the most basal and oldest bidentalina dicynodont known to date and the strata it occurs in is Guadalupian in age or, the locality (Boqueirão Farm) comprises at least two distinct faunal assemblages (one Guadalupian and the other Lopingian in age). The presence of the dinocephalians can confidently assign strata to the Guadalupian (Day et al., 2015b) which correlates them either to the *Eodicynodon* AZ and/or *Tapinocephalus* AZ (e.g. Langer, 2000). Also noteworthy is the estimated Syodontinae stratigraphic range includes the top of the Kungurian (Cisuralian) and the base of the Guadalupian (until the

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Wordian), which means correlations with the *Eodicynodon* AZ in South Africa, but also with older strata in Eastern Europe (Kazakhstan and Russia) (Kammerer, 2011; Cisneros et al., 2012).

The only Permian diapsid remains recovered from the Rio do Rasto Formation is an indeterminate archosauromorph fragment, and poses some problems for correlation with other basins due to the rare and sparse records of archosauromorphs in the Permian and to its absence in the Beaufort Group (Ezcurra et al., 2014; Martinelli et al. 2016). Though not found in the Permian strata of South Africa, archosauromorphs are already present in the Capitanian (top), Wuchiapingian and Changhsingian strata of the Russian Platform (Tatarinov, 1960; Sennikov, 1997; Sennikov and Golubev, 2006). Therefore, the location of the archosauromorph specimen could mean strata is equivalent to the *Daptocephalus* AZ. However, the locality where the Brazilian Permian archosauromorph was recovered is the same as the basal anomodont *T. eccentricus* which suggests correlation with the *Tapinocephalus* AZ is also possible (Martinelli et al., 2016).

4. Discussion

Most previous workers who considered the biostratigraphic relationships of the Rio do Rasto Formation using tetrapods correlated it with one or more assemblage zones (AZ) of the Beaufort Group of South Africa and with one or more tetrapod faunal complexes of the Russian Platform (e.g. Barberena et al., 1985b; Cisneros et al., 2005; Langer, 2009; Dias-da-Silva, 2012). However, a robust correlation of the tetrapod zones of the Russian Platform to the international marine stages is not possible at this stage. This is due to the

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

scarcity of absolute ages from the continental deposits of the Russian Platform and due to the uncertainty regarding the Russian regional scale and its equivalent stages on the international time scale. For these reasons biostratigraphic correlation of the tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation is primarily based on the AZs of the Beaufort Group.

São Jerônimo da Serra, Aceguá Site 2 and Fagundes farm represent the localities with the most poorly constrained calibration against the Beaufort Group AZs (Fig.5). This happens in part due to the uncertainty around the affinities of the temnospondyl occurrences of the three sites (Dias and Barberena, 2001; Malabarba et al., 2003; Ramos and Vega, 2011), but also due to the lack of tetrapod material (as is the case of São Jerônimo and Aceguá 2 where temnospondyls are the only tetrapod body remains) recovered from these outcrops. Fagundes farm is more diverse than the other two localities, but its fossil tetrapod content is constitutes very fragmentary specimens, sometimes not identifiable at more inclusive taxonomic levels (except from *Provelosaurus americanus*; see Table 1). The Fagundes farm locality could therefore comprise strata that are representative of all six Permian AZs from South Africa (eg. *Eodicynodon* until *Daptocephalus* AZ) (Fig,6). At present, the three localities discussed above cannot contribute significantly to the biostratigraphic correlations of the Rio do Rasto Formation based on tetrapods however, further collecting could indicate whether they represent depauperated faunas or if this is an artifact of collection. The latter hypothesis is likely to be confirmed, since São Jerônimo da Serra site, for example, is a relatively new outcrop explored in the formation whose first paleontological works are from the 2010s (e.g. Ramos and Vega, 2011; Silva et

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

al., 2012; Pauliv et al., 2014). On the other hand, Aceguá Site 2 and Fagundes farm have not been in the route for recent expeditions and the last works concerning new findings of tetrapods date back to the first half of the 2000s (e.g. Dias and Barberena, 2001; Cisneros et al. 2005).

Boqueirão farm is also a diverse locality of the Rio do Rasto Formation, but its tetrapods pose a biostratigraphic puzzle, combining the presence of a Syodontinae dinocephalian (which occur in the lower tetrapod biozones of the Russian Platform and of the Beaufort Group, (Fig.3), a Guadalupian temnospondyl (Dias-da-Silva, 2011) and a basal bidentaliant dicynodont (which is known in the Guadalupian-Lopingian limit in Russia and only in the Lopingian of South Africa; Figs 2 and 4), which allow correlation with all Permian AZs of the Beaufort Group and even lower strata from the Russian Platform (Fig.5). It is possible that the site bears at least two different tetrapod assemblages, the lowest comprising a dinocephalian and a temnospondyl from the Guadalupian and the upper containing a Lopingian bidentaliant dicynodont. However, another hypothesis can be suggested for Boqueirão farm (though less parsimonious): the bidentaliant dicynodont can represent the oldest record of the group, being Guadalupian in age and contemporaneous to the other two taxa found in the outcrop, whereas *P. biccai*, the dinocephalian, could be the youngest Syodontinae (since the other occurrences for the group are restricted to the levels correlating to the *Eodicynodon* AZ in South Africa and older strata in the Russian Platform). In addition, correlation with the *Eodicynodon* AZ is unlikely given the paucity of fossils from this biozone in the Karoo Basin (Rubidge 1990; Nicolas and Rubidge 2010). The hypotheses can be tested after collection of more

1 material in the site or occurrence of the same taxa in other basins (ideally
2 associated to a radiometric dating).
3

4
5 When combining all tetrapod ranges (**Fig. 5**) of the Serra do Cadeado
6 (EFCP), Serra do Cadeado (BR 376) and Serra do Espigão localities, they all
7 seem to overlap stratigraphically from the *Tapinocephalus* AZ until the
8 *Daptocephalus* AZ (from the Capitanian to the Changhsingian; or possibly from
9 the top of the Wordian until the Changhsingian) due to the long range of
10 Rhinesuchidae (*A. cosgriffi*, short-snouted form and perhaps *P. catarinensis*;
11 **Fig.4**). Though temnospondyls are the most abundant tetrapods of the Rio do
12 Rasto Formation (see **Table 1**), most of the taxa are endemic to the formation
13 at generic level and thus, correlations with other basins worldwide are still
14 based on less inclusive level (Rhinesuchidae) which hinders any attempt of
15 more refined correlations. Serra do Cadeado (EFCP), however, provide slightly
16 different correlations between the Rio do Rasto Formation and the Beaufort
17 Group when we consider the taxa are in co-occurrence in that locality. Serra
18 do Cadeado-EFCP findings include rhinesuchid temnospondyls, the therapsid
19 *Endothiodon bathystoma* (a dicyodont) and a tapinocephalid dinocephalian
20 (see **Table 1**). The only biozone in the Beaufort Group where tapinocephalids
21 and rhinesuchids co-occur is the *Tapinocephalus* AZ (Day et al., 2015a), thus
22 the lowest possible biozone for correlation would be *Tapinocephalus* AZ
23 (**Fig.6**). On the other hand, the upper limit for this correlation is given by
24 *Endothiodon bathystoma*, whose stratigraphic range comprises the top of the
25 *Priesterognathus* AZ, the *Tropidostoma* AZ and the base of the *Cistecephalus*
26 AZ (**Fig.2**). It is important to remember that the fossil tetrapods recovered
27 from this locality might not represent a contemporaneous assemblage (they
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 were collected in different exposures along the railway) and until more
2 specimens are collected from Serra do Cadeado-EFCP any attempts to
3 determine the age of the Rio do Rasto Formation in this area are speculative
4 and not definite.
5
6
7
8

9 Tiarajú locality also falls within a wide stratigraphic interval, from the
10 *Tapinocephalus* AZ to the *Daptocephalus* AZ, due to the combined ranges of
11 the basal anomodont *Tiarajudens eccentricus* and archosauromorphs (based
12 on the occurrences of the Russian Platform; **Figs 3-4**), with a possible gap in
13 the *Pristerognathus* AZ equivalent horizons. Here it is worth noting that
14 archosauromorphs have not been reported for the Permian of the Beaufort
15 Group yet and for this reason, the stratigraphic range of Archosauromorpha in
16 Russia was converted to its equivalent in the international time scale and
17 consequently correlated with the Beaufort Group AZs. If we use the data from
18 the Russian Platform to assign a relative age to Tiarajú locality regarding the
19 occurrence of an archosauromorph postcranial fragment (**Figs. 3**), we can
20 tentatively assume this is the oldest record of the group in order to close the
21 gap between the occurrences of the two tetrapods of the site (**Fig.6**). It is
22 tempting to correlate the Rio do Rasto Formation in the Tiarajú (Barro Alto)
23 site with a single biozone (*Tapinocephalus* AZ) of the Beaufort Group
24 according to this arrangement (**Fig.6**). However, *T. eccentricus* and the
25 indeterminate archosauromorph are recorded in the same outcrop and might
26 come from different horizons (Martinelli et al., 2016) which means they could
27 not be contemporaneous. Additionally, archosauromorphs are very rare
28 findings in the Permian and more studies are needed in order to clarify their
29 origins and distribution during this period (Ezcurra et al., 2014).
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Aceguá 1 possibly yields horizons correlated with the Beaufort Group from the *Tropidostoma* AZ until the *Daptocephalus* AZ (Fig.5), representing the best age constrained tetrapod-bearing site of the Rio do Rasto Formation. Also, it has an absolute dating associated with the occurrence of its only tetrapod, the pareiasaurid *Provelosaurus americanus*, deserving some further considerations.

Chronostratigraphic data from the Rio do Rasto Formation comes entirely from bentonite layers that crops out at Aceguá region, southwestern Rio Grande do Sul. Considering the absolute ages obtained until now for the ashlayers that occur around the Brazilian/Uruguayan border, we have a range from 264.9 ± 2.5 My (Norberto Dani, personal communication = Captanian) to ± 258 Ma (Rocha-Campos et al., 2011 = Middle Wuchiapingian). However, only the first of these dates can be directly correlated to a fossil tetrapod occurrence, obtained from a bentonite layer just below the occurrence of pareiasaurid remains at Aceguá Site 1 (represented by an asterisk in Figs 5 and 6).

Since there may be more than one bentonite layer occurring in Aceguá region, these different ages may reflect real different ages for distinct bentonite layers rather than methodological shortcomings. The source of all Permo-Triassic bentonites of the Western Gondwana is theorized to be Choiyoi magmatic episode (Rocha-Campos et al., 2011). All these chronostratigraphic data point to an age in agreement with those suggested by biostratigraphic data coming from the fossil tetrapods (see Boos et al., 2013 for a revision). In this scenario, if the hypothesis that all fossil tetrapods of the Rio do Rasto Formation are contemporaneous is correct (observe correlations for each

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
locality in **Figs.5-6**), their correlation with the tetrapods of the Beaufort Group is only possible in the interval between the *Tropidostoma* AZ and the *Daptocephalus* AZ, where horizons are younger than 264.9 My and pareiasaurids occur. However, based on currently available sample, evidence suggests (observe all localities with tetrapod occurrences correlated with levels lower than *Tropidostoma* AZ in **Fig.6** plus the occurrence of dinocephalians in **Fig.2**, which is restricted to the Guadalupian) that there is more than one tetrapod-bearing layer occurring within the Rio do Rasto Formation, as seen in other contemporaneous basins of southern Africa, where incomplete (when compared to the Beaufort Group of South Africa) tetrapod assemblages are preserved (see Smith et al., 1993; Catuneanu et al. 2005; Sidor et al., 2010; Angielczyk et al., 2014). In such a scenario, the total range of possible correlations of the Rio do Rasto tetrapod faunas should be a longer stratigraphic interval that comprises strata that ranges between the *Tapinocephalus* (according to the absolute dating from Aceguá Site 1) and *Daptocephalus* AZs from the Beaufort Group of South Africa (**Fig.6**).

39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
The precise relationships between the Rio do Rasto formation fossil tetrapod-bearing localities will probably not be fully resolved without very fine-scale mapping. Until then, it is expected that the collection of more fossils in the Rio do Rasto Formation combined with additional chronostratigraphic data will eventually allow for the building of a consistent biostratigraphic framework, divided into well-defined biozones like those of the Beaufort Group, South Africa.

56 57 58 59 60 61 62 63 64 65

5. Conclusions

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

The present study recognized nine tetrapod-bearing localities in the Rio do Rasto Formation of the Paraná Basin: Serra do Cadeado-EFCP, Serra do Cadeado (BR376), São Jerônimo da Serra, Serra do Espigão, Fagundes farm, Boqueirão farm, Tiarajú (Barro Alto), Aceguá Site 1 and Aceguá Site 2, located in the states of Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul. They record Guadalupian and Lopingian continental environments, influenced by fluvial, lacustrine, deltaic and aeolian.

Regarding biostratigraphy, given the long range of some taxa and collection bias, it is not possible at the moment to constrain the time interval of the tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto Formation to only one biozone of the Beaufort Group or the Russian Platform. Even in localities where taxonomic diversity is higher (e.g. Fagundes farm, Boqueirão farm), the problem of stratigraphic resolution is not solved due to fragmented nature of the specimens and/or lack of precise provenance data. For now what this study demonstrates is that the identified localities in Brazil likely represent incomplete but multiple faunal assemblages that correlate to the Guadalupian/Lopingian of South Africa's Beaufort Group and the Russian Platform. Therapsids represent the best biostratigraphic markers for correlations among the three areas, allowing correlation at more inclusive taxonomic levels (i.e. *Endothiodon bathystoma*, Anomocephaloidea, Syodontinae) or better constrained ages for the strata where they occur, as the case of dinocephalians.

Absolute dating associated with a tetrapod occurrence for this formation at Aceguá Site 1 indicates that the levels bearing the pareiasaurid *Provelosaurus americanus* are younger than 265 My and can be correlated with

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

the *Tapinocephalus* AZ to the *Daptocephalus* AZ. Ideally, future collections should be associated with more precise stratigraphic and geographic data, but also with absolute datings in order to calibrate the tetrapod occurrences against the global time scale.

Acknowledgments

We are indebted to all researchers, curators and students of UFRGS, PUC, FZ, UNIPAMPA, FURG and UFPR who have collected, studied and cared for the fossil tetrapods of the Rio do Rasto Formation along the years. We also thank Bruno L. D. Horn (UFRGS/CPRM) for valuable discussions concerning biostratigraphy, Pia A. Viglietti (WITS/Evolutionary Studies Institute) for critical comments and proofreading the manuscript and Prof. Norberto Dani, Karine L. Azevedo (both from UFRGS) and Paula C. Dentzien-Dias (FURG) for kindly giving access to their unpublished data. Mario Quiñones Faúndez is thanked for his work on the figures of the manuscript. ADSB and CLS thank CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - for its financial support, in the form of a doctoral scholarship granted to ADSB and in the form of research projects to CLS.

References

Alessandretti, L., Warren, L.V., Machado, R., Novello, V.F., Sayeg, I.J., 2015. Septarian carbonate concretions in the Permian Rio do Rasto Formation: Birth, growth and implications for the early diagenetic history of southwestern Gondwana succession. *Sedimentary Geology*, 326, 1-15.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Angielczyk, K.D., Steyer, S., Sidor, C.A., Smith, R.M.H., Whatley, R. L., Tolan, S., 2014. Permian and Triassic Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) Faunas of the Luangwa Basin, Zambia: Taxonomic Update and Implications for Dicynodont Biogeography and Biostratigraphy. In Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., Fröbisch, J. (Eds): Early Evolutionary History of the Synapsida, 93-138 Springer Netherlands.

Araújo, D.C.F., 1982. Estudo do material Pareiasauroidea (Reptilia, Anapsida, Cotylosauria, Procolophonia) do Neopermiano do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Ph.D. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Araújo, D.C., 1985. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I-Diagnose específica. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 57, 63-66.

Barberena, M.C., 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 70, 125-137.

Barberena, M.C., Araújo, D.C., 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y Deriva Continental. Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafia, 497-504.

Barberena, M.C., Daemon, R.F., 1974. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto: implicações geocronológicas e estratigráficas. Anais do XXVIII Congresso de Geologia, Porto Alegre, 2, 251-261.

1 Barberena, M.C., Dias, E.V., 1998. On the presence of a short-snouted
2 rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of
3
4 Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70, 465-468.
5
6

7
8 Barberena, M.C., Correia, N.R., Aumond, J.J., 1980. Contribuição à
9
10 estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado
11
12 (nordeste do Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, 10, 268-275.
13
14
15

16 Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, E.L. , Azevedo, S.K., 1985a. O estado
17
18 atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil
19
20 meridional. In: D.A. Campos, C.S. Ferreira, I.M. Brito , C.F. Viana (Eds.),
21
22 *Coletânea de trabalhos paleontológicos DNPM (série Geologia)*, 27, 21-28.
23
24
25

26 Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, E.L., 1985b. Late Permian and Triassic
27
28 tetrapods of southern Brazil. *National Geographic Research/Winter 1985*, 5-
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

66 Benton, M.J., 2016. The Chinese pareiasaurs. *Zoological Journal of the*
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
326
327
328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523
524
525
526
527
528
529
530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556
557
558
559
560
561
562
563
564
565
566
567
568
569
570
571
572
573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635
636
637
638
639
640
641
642
643
644
645
646
647
648
649
650
651
652
653
654
655
656
657
658
659
660
661
662
663
664
665
666
667
668
669
670
671
672
673
674
675
676
677
678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726
727
728
729
730
731
732
733
734
735
736
737
738
739
740
741
742
743
744
745
746
747
748
749
750
751
752
753
754
755
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769
770
771
772
773
774
775
776
777
778
779
780
781
782
783
784
785
786
787
788
789
790
791
792
793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822
823
824
825
826
827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852
853
854
855
856
857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884
885
886
887
888
889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915
916
917
918
919
920
921
922
923
924
925
926
927
928
929
930
931
932
933
934
935
936
937
938
939
940
941
942
943
944
945
946
947
948
949
950
951
952
953
954
955
956
957
958
959
960
961
962
963
964
965
966
967
968
969
970
971
972
973
974
975
976
977
978
979
980
981
982
983
984
985
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000

985 Benton, M.J., 2016. The Chinese pareiasaurs. *Zoological Journal of the*
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000

1001 Boos, A.D.S., Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Paes Neto, V., 2015. A
1002
1003 tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto
1004
1005 Formation (Paraná Basin, Brazil): Taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic
1006
1007 considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 375-384.
1008
1009
1010
1011
1012
1013
1014
1015
1016
1017
1018
1019
1020
1021
1022
1023
1024
1025
1026
1027
1028
1029
1030
1031
1032
1033
1034
1035
1036
1037
1038
1039
1040
1041
1042
1043
1044
1045
1046
1047
1048
1049
1050
1051
1052
1053
1054
1055
1056
1057
1058
1059
1060
1061
1062
1063
1064
1065
1066
1067
1068
1069
1070
1071
1072
1073
1074
1075
1076
1077
1078
1079
1080
1081
1082
1083
1084
1085
1086
1087
1088
1089
1090
1091
1092
1093
1094
1095
1096
1097
1098
1099
1100
1101
1102
1103
1104
1105
1106
1107
1108
1109
1110
1111
1112
1113
1114
1115
1116
1117
1118
1119
1120
1121
1122
1123
1124
1125
1126
1127
1128
1129
1130
1131
1132
1133
1134
1135
1136
1137
1138
1139
1140
1141
1142
1143
1144
1145
1146
1147
1148
1149
1150
1151
1152
1153
1154
1155
1156
1157
1158
1159
1160
1161
1162
1163
1164
1165
1166
1167
1168
1169
1170
1171
1172
1173
1174
1175
1176
1177
1178
1179
1180
1181
1182
1183
1184
1185
1186
1187
1188
1189
1190
1191
1192
1193
1194
1195
1196
1197
1198
1199
1200
1201
1202
1203
1204
1205
1206
1207
1208
1209
1210
1211
1212
1213
1214
1215
1216
1217
1218
1219
1220
1221
1222
1223
1224
1225
1226
1227
1228
1229
1230
1231
1232
1233
1234
1235
1236
1237
1238
1239
1240
1241
1242
1243
1244
1245
1246
1247
1248
1249
1250
1251
1252
1253
1254
1255
1256
1257
1258
1259
1260
1261
1262
1263
1264
1265
1266
1267
1268
1269
1270
1271
1272
1273
1274
1275
1276
1277
1278
1279
1280
1281
1282
1283
1284
1285
1286
1287
1288
1289
1290
1291
1292
1293
1294
1295
1296
1297
1298
1299
1300
1301
1302
1303
1304
1305
1306
1307
1308
1309
1310
1311
1312
1313
1314
1315
1316
1317
1318
1319
1320
1321
1322
1323
1324
1325
1326
1327
1328
1329
1330
1331
1332
1333
1334
1335
1336
1337
1338
1339
1340
1341
1342
1343
1344
1345
1346
1347
1348
1349
1350
1351
1352
1353
1354
1355
1356
1357
1358
1359
1360
1361
1362
1363
1364
1365
1366
1367
1368
1369
1370
1371
1372
1373
1374
1375
1376
1377
1378
1379
1380
1381
1382
1383
1384
1385
1386
1387
1388
1389
1390
1391
1392
1393
1394
1395
1396
1397
1398
1399
1400
1401
1402
1403
1404
1405
1406
1407
1408
1409
1410
1411
1412
1413
1414
1415
1416
1417
1418
1419
1420
1421
1422
1423
1424
1425
1426
1427
1428
1429
1430
1431
1432
1433
1434
1435
1436
1437
1438
1439
1440
1441
1442
1443
1444
1445
1446
1447
1448
1449
1450
1451
1452
1453
1454
1455
1456
1457
1458
1459
1460
1461
1462
1463
1464
1465
1466
1467
1468
1469
1470
1471
1472
1473
1474
1475
1476
1477
1478
1479
1480
1481
1482
1483
1484
1485
1486
1487
1488
1489
1490
1491
1492
1493
1494
1495
1496
1497
1498
1499
1500
1501
1502
1503
1504
1505
1506
1507
1508
1509
1510
1511
1512
1513
1514
1515
1516
1517
1518
1519
1520
1521
1522
1523
1524
1525
1526
1527
1528
1529
1530
1531
1532
1533
1534
1535
1536
1537
1538
1539
1540
1541
1542
1543
1544
1545
1546
1547
1548
1549
1550
1551
1552
1553
1554
1555
1556
1557
1558
1559
1560
1561
1562
1563
1564
1565
1566
1567
1568
1569
1570
1571
1572
1573
1574
1575
1576
1577
1578
1579
1580
1581
1582
1583
1584
1585
1586
1587
1588
1589
1590
1591
1592
1593
1594
1595
1596
1597
1598
1599
1600
1601
1602
1603
1604
1605
1606
1607
1608
1609
1610
1611
1612
1613
1614
1615
1616
1617
1618
1619
1620
1621
1622
1623
1624
1625
1626
1627
1628
1629
1630
1631
1632
1633
1634
1635
1636
1637
1638
1639
1640
1641
1642
1643
1644
1645
1646
1647
1648
1649
1650
1651
1652
1653
1654
1655
1656
1657
1658
1659
1660
1661
1662
1663
1664
1665
1666
1667
1668
1669
1670
1671
1672
1673
1674
1675
1676
1677
1678
1679
1680
1681
1682
1683
1684
1685
1686
1687
1688
1689
1690
1691
1692
1693
1694
1695
1696
1697
1698
1699
1700
1701
1702
1703
1704
1705
1706
1707
1708
1709
1710
1711
1712
1713
1714
1715
1716
1717
1718
1719
1720
1721
1722
1723
1724
1725
1726
1727
1728
1729
1730
1731
1732
1733
1734
1735
1736
1737
1738
1739
1740
1741
1742
1743
1744
1745
1746
1747
1748
1749
1750
1751
1752
1753
1754
1755
1756
1757
1758
1759
1760
1761
1762
1763
1764
1765
1766
1767
1768
1769
1770
1771
1772
1773
1774
1775
1776
1777
1778
1779
1780
1781
1782
1783
1784
1785
1786
1787
1788
1789
1790
1791
1792
1793
1794
1795
1796
1797
1798
1799
1800
1801
1802
1803
1804
1805
1806
1807
1808
1809
1810
1811
1812
1813
1814
1815
1816
1817
1818
1819
1820
1821
1822
1823
1824
1825
1826
1827
1828
1829
1830
1831
1832
1833
1834
1835
1836
1837
1838
1839
1840
1841
1842
1843
1844
1845
1846
1847
1848
1849
1850
1851
1852
1853
1854
1855
1856
1857
1858
1859
1860
1861
1862
1863
1864
1865
1866
1867
1868
1869
1870
1871
1872
1873
1874
1875
1876
1877
1878
1879
1880
1881
1882
1883
1884
1885
1886
1887
1888
1889
1890
1891
1892
1893
1894
1895
1896
1897
1898
1899
1900
1901
1902
1903
1904
1905
1906
1907
1908
1909
1910
1911
1912
1913
1914
1915
1916
1917
1918
1919
1920
1921
1922
1923
1924
1925
1926
1927
1928
1929
1930
1931
1932
1933
1934
1935
1936
1937
1938
1939
1940
1941
1942
1943
1944
1945
1946
1947
1948
1949
1950
1951
1952
1953
1954
1955
1956
1957
1958
1959
1960
1961
1962
1963
1964
1965
1966
1967
1968
1969
1970
1971
1972
1973
1974
1975
1976
1977
1978
1979
1980
1981
1982
1983
1984
1985
1986
1987
1988
1989
1990
1991
1992
1993
1994
1995
1996
1997
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
2013
2014
2015
2016
2017
2018
2019
2020
2021
2022
2023
2024
2025
2026
2027
2028
2029
2030
2031
2032
2033
2034
2035
2036
2037
2038
2039
2040
2041
2042
2043
2044
2045
2046
2047
2048
2049
2050
2051
2052
2053
2054
2055
2056
2057
2058
2059
2060
2061
2062
2063
2064
2065
2066
2067
2068
2069
2070
2071
2072
2073
2074
2075
2076
2077
2078
2079
2080
2081
2082
2083
2084
2085
2086
2087
2088
2089
2090
2091
2092
2093
2094
2095
2096
2097
2098
2099
2100
2101
2102
2103
2104
2105
2106
2107
2108
2109
2110
2111
2112
2113
2114
2115
2116
2117
2

1 Boos, A.D.S., Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Soares, M.B., Ilha, A.L.R., A New
2 Dicyodont (Therapsida:Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil
3 and Its Implications for Bidentalians Origins. Plos1 (in press).
4
5
6

7 Calarge, L.M., Meunier, A., Formoso, M.L.L., 2003. A bentonite bed in the
8 Aceguá (RS, Brazil) and Melo (Uruguay) areas: a highly crystallized
9 montmorillonite. Journal of South American Earth Sciences, 16, 187-198.
10
11
12
13

14 Catuneanu, O., Wopfner, H., Eriksson, P.G., Cairncross, B., Rubidge, B.S.,
15 Smith, R.M.H., Hancoz, P.J., 2005. The Karoo basins of south-central Africa.
16 Journal of African Earth Sciences, 43, 211-253.
17
18
19
20
21

22 Christiano-de-Souza, I.C., Ricardi-Branco, F.S., 2015. Study of the West
23 Gondwana Floras during the Late Paleozoic: A paleogeographic approach in
24 the Paraná Basin - Brazil. Palaeogeography, Palaeoclimatology,
25 Palaeoecology, 426, 159-169.
26
27
28
29
30
31
32
33

34 Cisneros, J.C., Abdala, F., Malabarba, M.C., 2005. Pareiasaurids from the Rio
35 do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian
36 faunas of the Paraná Basin. Revista Brasileira de Paleontologia, 8, 13-24.
37
38
39
40
41
42
43

44 Cisneros, J.C., Dentzien-Dias, P.C., Figueiredo, A.E.Q., Liparini, A., 2008.
45 New information on Permian vertebrates from the Rio do Rasto Formation of
46 Rio Grande do Sul, Brazil. In: 15th Biennial Meeting of the Palaeontological
47 Society of Southern Africa, 2008, Matjiesfontein. Abstracts, 68-71.
48
49
50
51
52
53

54 Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.O.,
55 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines
56 from the Permian of Brazil. Science, 331, 1603-1605.
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Cisneros, J. C., Abdala, F., Atayman-Güven, S.; Rubidge, B.S.; Sengör, A.M. C.; Schultz, C.L., 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 10, 1584-1588.

Cisneros, J.C., Abdala, F., Jashashvili, T., Bueno, A.O., Dentzien-Dias, P., 2015. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. Royal Society Open Science, DOI: 10.1098/rsos.150090.

Cox, C.B., Angielczyk, K.D., 2015. A new endothiodont dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. Journal of Vertebrate Paleontology, 35(4):e935388, 1-25.

Damiani, R.J., 2004. Temnospondyls from the Beaufort Group (Karoo Basin) of South Africa and their biostratigraphy. Gondwana Research, 7(1), 165-173.

Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, S.A., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S., 2015a. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. Proceedings of the Royal Society B, 282, 20150834.

Day, M.O., Güven, S., Abdala, F., Jirah, S., Rubidge, B., Almond, J., 2015b. Youngest dinocephalian fossils extend the *Tapinocephalus* Zone, Karoo Basin, South Africa. South African Journal of Science, 111, 1-5.

1 Dentzien-Dias, P.C., Figueiredo, A.E.Q., Horn, B., Cisneros, J.C., Schultz,
2 C.L., 2012. Paleobiology of a unique vertebrate coprolites concentration from
3 the Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Paraná Basin, Brazil.
4 Journal of South American Earth Sciences, 40, 53-62.
5
6
7

8
9
10 Dias, E.V., 2012. A new deep-bodied fossil fish (Actinopterygii) from the Rio
11 do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil. Zootaxa, 3192, 1-23.
12
13
14

15
16 Dias, E.V., Barberena, M.C., 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do
17 Rasto Formation, Upper Permian of southern Brazil. Anais da Academia
18 Brasileira de Ciências, 73, 135-143.
19
20
21

22
23
24
25 Dias, E.V., Schultz, C.L., 2003. The first Paleozoic temnospondyl postcranial
26 skeleton from South America. Revista Brasileira de Paleontologia, 6, 29-42.
27
28
29

30
31 Dias-da-Silva, S., 2012. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto
32 Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. Lethaia, 45, 109-
33
34
35
36
37
38
39
40

41
42 Eltink, E., Langer, M.C., 2014. A new specimen of the temnospondyl
43 *Australerpeton cosgriffi* from the late Permian of Brazil (Rio do Rasto
44 Formation, Paraná Basin): comparative anatomy and phylogenetic
45 relationships. Journal of Vertebrate Paleontology, 34, 524-538.
46
47
48
49

50
51 Eltink, E., Dias, E.V., Dias-da-Silva, S., Schultz, C.L., Langer, M.C., 2015. The
52 cranial morphology of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* (Tetrapoda:
53 Stereospondyli) from the Middle-Late Permian of Paraná Basin and the
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 phylogenetic relationships of Rhinesuchidae. Zoological Journal of the Linnean
2 Society, doi: 10.1111/zoj.12339.
3

4
5 Fernandes, L.A.; Coimbra, A.M., 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior,
6 Brasil). Anais da Academia Brasileira de Ciências, 68(2):195-205.
7

8
9
10 Ferreira-Oliveira, L.G.; Rohn, R., 2009. Leaiid conchostracan from the
11 uppermost strata of the Paraná Basin, Brazil: Chronostratigraphic and
12 paleobiogeographic implications. Journal of South American Earth Sciences,
13 29(2): 371-380.
14
15

16
17 Figueiredo, A.E.Q., Langer, M.C., Schultz, C.L., 2011. Sobre um espécime de
18 palaeonisciformes proveniente da Serra do Cadeado, PR, Formação Rio do
19 Rasto, Permiano Superior da Bacia do Paraná, Brasil. Ameghiniana, 48, R239.
20
21

22
23 Golubev, V. K. Permian tetrapod stratigraphy. 2005. In Lucas, S. G.; Zeigler,
24 K. E. (Eds). The nonmarine Permian, New Mexico Museum of Natural History
25 and Science Bulletin, 30, 95-99.
26
27

28
29 Gordon Jr., M. 1947. Classificação das formações gondwanicas do Paraná,
30 Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Notas preliminares e estudos do
31 Departamento Nacional de Produção Mineral, 38, 67-86.
32
33

34
35 Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Rohn, R., 2010. A
36 stratigraphic chart of the Late Carboniferous / Permian succession of the
37 eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. Journal of South
38 American Earth Sciences, 29, 381-399.
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

International Commission on Stratigraphy. 2015. Chart/Time scale. Available at: <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>. Last access: March 2016.

Kammerer, C.F., 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 9, 261-304.

Kurkin, A.A., 2010. Late Permian dicynodonts of Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 44(6), 672-681.

Langer, M.C., 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläeontologie Abhandlungen*, 215, 69-95.

Langer, M.C., Eltink, E., Bittencourt, J.S., Rohn, R., 2009. Serra do Cadeado, PR: uma janela paleobiológica para o Permiano continental sul-americano. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Souza, C.R.G., Fernandes, A.C. S., Queiroz, E.T., Berbert-Born, M., Campos, D.A. (Eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. DNPM/CPRM-Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP)*, Brasília, 433-450.

Laurini, C.R.; Richter, M.; Langer, M.C., 2009. Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 133A.

Lavina, E. L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scithiano) da Bacia do Paraná. Ph.D. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Lee, M.S.Y., 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeology. *Modern Geology*, 21, 231-298.

López-Gamundí, O. 2006. Permian plate margin volcanism and tuffs in adjacent basins of west Gondwana: age constraints and common characteristics. *Journal of South American Earth Sciences*, 22, 227-238.

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

Manfroi, J., Uhl, D., Guerra-Sommer, M., Francischini, H., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Jasper, A. 2015. Extending the database of Permian palaeo-wildfire on Gondwana: charcoal remains from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Middle Permian, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 436, 77-84.

Martinelli, A.G.; Francischini, H.; Dentzien-Dias, P. C.; Soares, M.B.; Schultz, C.L. The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Historical Biology*, DOI:10.1080/08912963.2015.1125897, 2016.

Milani, E.J., Assine, M.L., Soares, P.C., Daemon, R.F. 1995. A Sequência Ordovício-Siluriana da Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8, 257-273.

Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 15(2), 265-287.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Nicolas, M.; Rubidge, B.S., 2010. Changes in Permo-Triassic terrestrial tetrapod ecological representation in the Beaufort Group (Karoo Supergroup) of South Africa. *Lethaia*, 43, 45-59.

Pauliv, V.E.; Dias, E.V.; Sedor, F.A.; Ribeiro, A.M., 2014. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(1), 135-145.

Ramos, B.D., Vega, C.S., 2011. Temnospondyl remains from the Late Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1), 67-74.

Rocha-Campos, A.C.; Basei, M.A.; Nutman, A.P.; Kleiman, L.E.; Varela, R.; Llambias, E.; Canile, F.M.; Rosa, O.C.R., 2011. 30 million years of Permian volcanism recorded in the Choiyoi igneous province (W Argentina) and their source for younger ash fall deposits in the Paraná Basin: SHRIMP U-Pb zircon geochronology evidence. *Gondwana Research*, 19, 509-523.

Rohn, R. 1994. *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná*. Ph.D. thesis, Universidade de São Paulo.

Rohn, R. 2007. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress. In: Iannuzzi, R., Boardman, D.R. (Eds.), *Extended Abstracts of the 1st Workshop Problems in Western Gondwana Geology*, 151-157.

1 Rohn, R.; Rösler, O., 1989. Folhas dentadas da Formação Rio do Rasto (Bacia
2 do Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático.
3 Boletim do Instituto de Geociências-USP, 7, 127-137.
4

5
6
7 Rubidge, B.S., 1990. A new vertebrate biozone at the base of the Beaufort
8 Group, Karoo Sequence (South Africa). *Palaeontologia Africana*, 27, 17-20.
9

10
11
12 Rubidge, B.S., 1995. Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo
13 Supergroup). South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic
14 Series 1, Pretoria: Council for Geoscience, 46p.
15

16
17
18 Rubidge, B.S. 2005. Re-uniting lost continents - Fossil reptiles from the
19 ancient Karoo and their wanderlust. *South African Journal of Geology*, 108,
20 135-172.
21

22
23
24 Rubidge, B.S., Erwin, D.H., Ramezani, J., Bowring, S.A., de Klerk, W.J., 2013.
25 High-precision temporal calibration of Late Permian vertebrate
26 biostratigraphy: U-Pb zircon constraints from the Karoo Supergroup, South
27 Africa. *Geology*, 41, 363-366.
28

29
30
31 Schemiko, D.C.B., Vesely, F.F., Fernandes, L.A., Sowek, G.A., 2014. Distinção
32 dos elementos deposicionais fluviais, eólicos e lacustres do Membro Morro
33 Pelado, Permiano Superior da Bacia do Paraná. *Revista do Instituto de*
34 *Geociências -USP*, 14(3), 29-46.
35

36
37
38 Sennikov, A.G.,1997. An enigmatic reptile from the Upper Permian of the
39 Volga River Basin. *Palaeontological Journal*, 31, 94-101.
40

41
42
43 Sennikov, A.G., Golubev, V. K. 2006. Vyazniki biotic assemblage of the
44 terminal Permian. *Palaeontological Journal*, 40, S475-S481.
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 Sidor C.A., Angielczyk, K.D., Weide, D.M., Smith, R.M.H., Nesbitt, S.J.,
2 Tsuji, L.A. 2010. Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea
3 Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record.
4 Journal of Vertebrate Paleontology, 30, 696-703.
5
6
7
8
9

10 Silva, R.C., Sedor, F.A., Fernandes, A.C.S., 2012. Fossil footprints from the
11 Late Permian of Brazil: an example of hidden biodiversity. Journal of South
12 American Earth Sciences, 38, 31-43.
13
14
15
16
17

18 Simões, M.G.; Matos, S.A.; Anelli, L.E.; Rohn, R.; Warren, L.V.; David, J.M. A
19 new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation,
20 Paraná Basin, Brazil: faunal turnover driven by regional-scale environmental
21 changes in a vast epeiric sea. 2015. Journal of South American Earth Sciences,
22 64, 14-26.
23
24
25
26
27
28
29
30

31 Smith, R.M.H., Eriksson, P.G., Botha, W.J. 1993. A review of the stratigraphy
32 and sedimentary environments of the Karoo-aged basins of Southern Africa.
33 Journal of African Earth Sciences, 16, 143-169.
34
35
36
37
38

39 Strapasson, A., Pinheiro, F.L., Soares, M.B., 2015. On a new
40 stereospondylomorph temnospondyl from the Middle/Late Permian of Southern
41 Brazil. Acta Palaeontologica Polonica, 60(4), 843-855.
42
43
44
45
46

47 Tatarinov, L.P., 1960. Discovery of pseudosuchians in the Upper Permian of
48 SSSR. Palaeontological Journal, 74-80.
49
50
51
52

53 Viglietti, P.A., Smith, R.M.H., Angielczyk, K.D., Kammerer, C.F., Fröbisch, J.,
54 Rubidge, B.S. 2016. The *Daptocephalus* Assemblage Zone (Lopingian), South
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2 Africa: A proposed biostratigraphy based on new compilation of stratigraphic
3 ranges. *Journal of African Earth Sciences*, 113, 153-164.

4
5 Warren, L.V.; Almeida, R.P.; Hachiro, J.; Machado, R.; Roldan, L.F.; Steiner,
6 S.S.; Chamani, M.A.C. 2008. Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto
7 (Permo-Triássico da Bacia do Paraná) na porção centro sul do estado de Santa
8 Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 38, 213-227.

9
10 Würdig-Maciel, N.L., 1975. Ichtiodontes e Ichtiodorulitos (Pisces) da Formação
11 Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas*,
12 5, 7-166.

23 24 25 26 **Figure captions**

27
28 **Fig.1.** Geological and geographical context of the study area. **A.**
29 Supersequences of the Paraná Basin, their time span and the main
30 depositional environments they contain. Gondwana I Supersequence is
31 highlighted in order to indicate it bears the Rio do Rasto Formation. Data from
32 Milani et al. (2007); **B.** Map showing location of the Rio do Rasto Formation in
33 southern Brazil and the approximate locations of the main tetrapod-bearing
34 localities of this unit. Numbers indicate the following sites: (1) Serra do
35 Cadeado-EFCP, (2) Serra do Cadeado- BR 376, (3) São Jerônimo da Serra, (4)
36 Serra do Espigão, (5) Aceguá Site 1, (6) Aceguá Site 2, (7) Fagundes farm, (8)
37 Boqueirão farm and (9) Tiarajú (Barro Alto). Modified from Barberena et al.
38 (1985b). **C.** Generalized lithostratigraphy of the Passa Dois Group of the
39 Paraná Basin. Correlations between lithostratigraphy and marine stages based
40 on Holz et al. (2010). Neither the marine stages nor the stratigraphic units are
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 scaled to their relative temporal durations or their relative thickness in the
2 field. Abbreviations: BR 376, the highway crossing the Serra do Cadeado area;
3
4 EFCP: Central Paraná Railway, the railroad crossing the Serra do Cadeado
5
6 area.
7
8
9

10
11 **Fig.2.** Stratigraphic ranges of some tetrapod taxa occurring in the Beaufort
12 Group (Karoo Basin, South Africa). The same or very similar taxa also occur in
13 the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil). Solid lines indicate the
14 taxon is known from many specimens and its stratigraphic position in the
15 Beaufort Group is well-resolved, whereas a single dot indicates the taxon is
16 known only by one or few specimens. Absolute datings only available for some
17 intervals of the *Priesterognathus*, *Tropidostoma* and *Cistecephalus* AZs
18 (indicated by arrows) and thus, it is not possible to calibrate the top of the
19 *Eodicynodon* AZ and the base of the *Tapinocephalus* AZ against the
20 International Chronostratigraphic Chart at the moment. Data from: Rubidge
21 (1995), Damiani (2004), Rubidge (2005), Rubidge et al. (2013), Day et al.
22 (2015), International Commission on Stratigraphy (2015) and Viglietti et al.
23 (2016). Abbreviation: AZ, Assemblage Zone.
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42

43 **Fig.3.** Stratigraphic ranges of some tetrapod taxa occurring in the Russian
44 Platform (Eastern Europe). The same higher taxa also occur in the Rio do
45 Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil). Solid lines indicate the taxon is known
46 from many specimens and its stratigraphic position in the Russian Platform is
47 well-known, whereas dashed lines indicate the taxon is known by few
48 specimens. Syodontinae includes the following taxa: *Syodon biarmicum*,
49 *Notosyodon gusevi* (both from the Russian Platform) and the South African
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Australosyodon nyaphuli. Note that at moment, any correlation between the International Cronostratigraphic Chart (ICC) and the Russian Regional Scale (RRS) is tentative and not based on absolute dating.. Abbreviations: AZ, Assemblage Zone; Ca, Capitanian; *Cd*, *Chroniosaurus dongusensis*; CISUR., CISURALIAN; *Cl*, *Chroniosaurus levis*; *Cp*, *Chroniosuchus paradoxus*; *Jm*, *Jarilinus mirabilis*; Kung., Kungurian. Data from Golubev (2005) and references cited therein, with updates from International Commission on Stratigraphy (2015), Sennikov and Golubev (2006) and Kammerer (2011).

Fig.4. Estimated stratigraphic ranges proposed for some fossil tetrapods occurring in the Rio do Rasto Formation, according to their distribution in the Beaufort Group of South Africa and in the Russian Platform. Archosauromorphs were not found in the Permian of the Beaufort Group until now and thus, their range as shown here is based on a cross-correlation between the Beaufort Group and the Russian Platform. Time scale according to the International Commission on Stratigraphy (2015). South African AZs based on data from Rubidge (2005), Rubidge et al. (2013), Day et al. (2015) and Viglietti et al.(2016).

Fig.5. Age estimates and stratigraphic correlations proposed for the Rio do Rasto Formation fossil tetrapod-bearing localities according to the occurrences of tetrapod taxa in each locality (following Table 1 and Figs 2-4). Time scale according to the International Commission on Stratigraphy (2015). South African AZs based on data from Rubidge (2005), Rubidge et al. (2013), Day et al. (2015) and Viglietti et al. (2016). Asterisk indicates radiometric dating below the pareiasaurid level in Aceguá Site 1 (264.9 ± 2.5 My).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Fig.6. Age estimates and stratigraphic correlations proposed for the Rio do Rasto Formation fossil tetrapod-bearing localities according to the co-occurrences of tetrapod taxa in each locality (following Table 1 and Fig 4). Time scale according to the International Commission on Stratigraphy (2015). South African AZs based on data from Rubidge (2005), Rubidge et al. (2013), Day et al. (2015) and Viglietti et al. (2016).

Table caption

Table 1. Tetrapod taxa of the main localities of the Guadalupian/Lopingian Rio do Rasto Formation, southern Brazil. Data from: Barberena and Araújo (1975), Araújo (1985), Barberena (1998), Barberena and Dias (1998), Langer (2000), Dias and Barberena (2001), Malabarba et al. (2003), Cisneros et al. (2005), Cisneros et al (2011), Ramos and Vega (2011), Cisneros et al. (2012), Dias-da-Silva (2012), Strapasson et al (2015), Boos et al (2015) and Martinelli et al (2016). Abbreviations: A, Amphibia; Ano, Anomodontia; D, Diapsida; Din, Dinocephalia; EFCP, Central Paraná Railway; P, Parareptilia; Rh, Rhinesuchidae; SC, Santa Catarina; T, Therapsida (derived Synapsida). All amphibian remains known to date in the Rio do Rasto Formation are identified as temnospondyls. *Provelosaurus americanus* is a pareiasaurid taxon. * According to Boos et al (2015).

Figure 1
[Click here to download high resolution image](#)

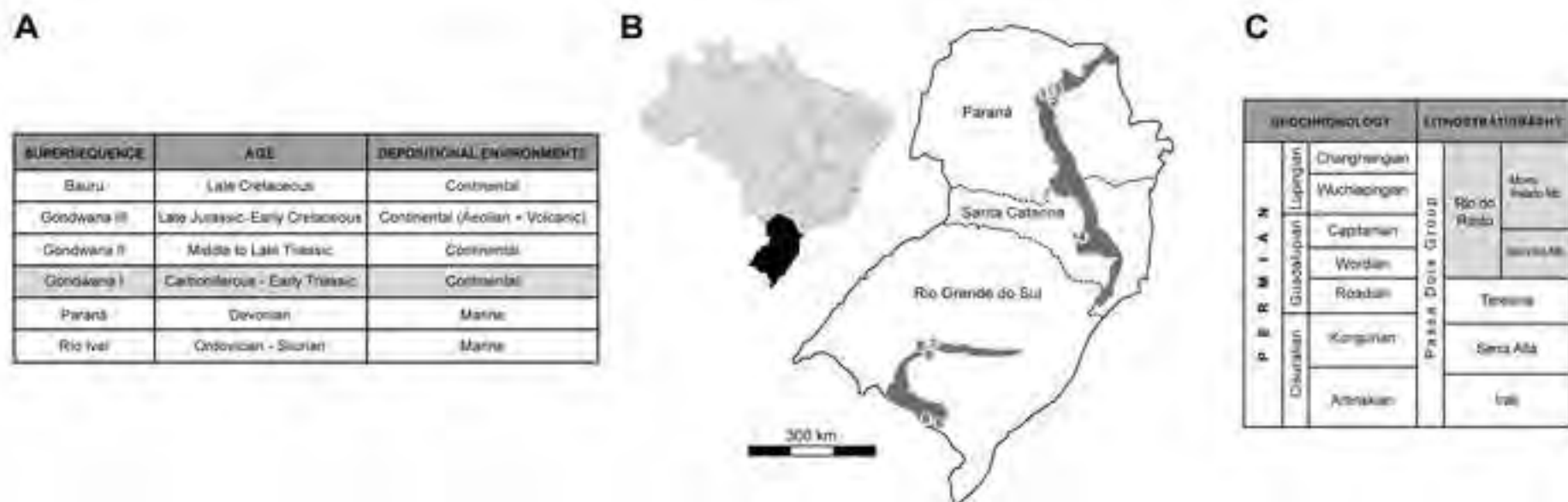


Figure 2
[Click here to download high resolution image](#)

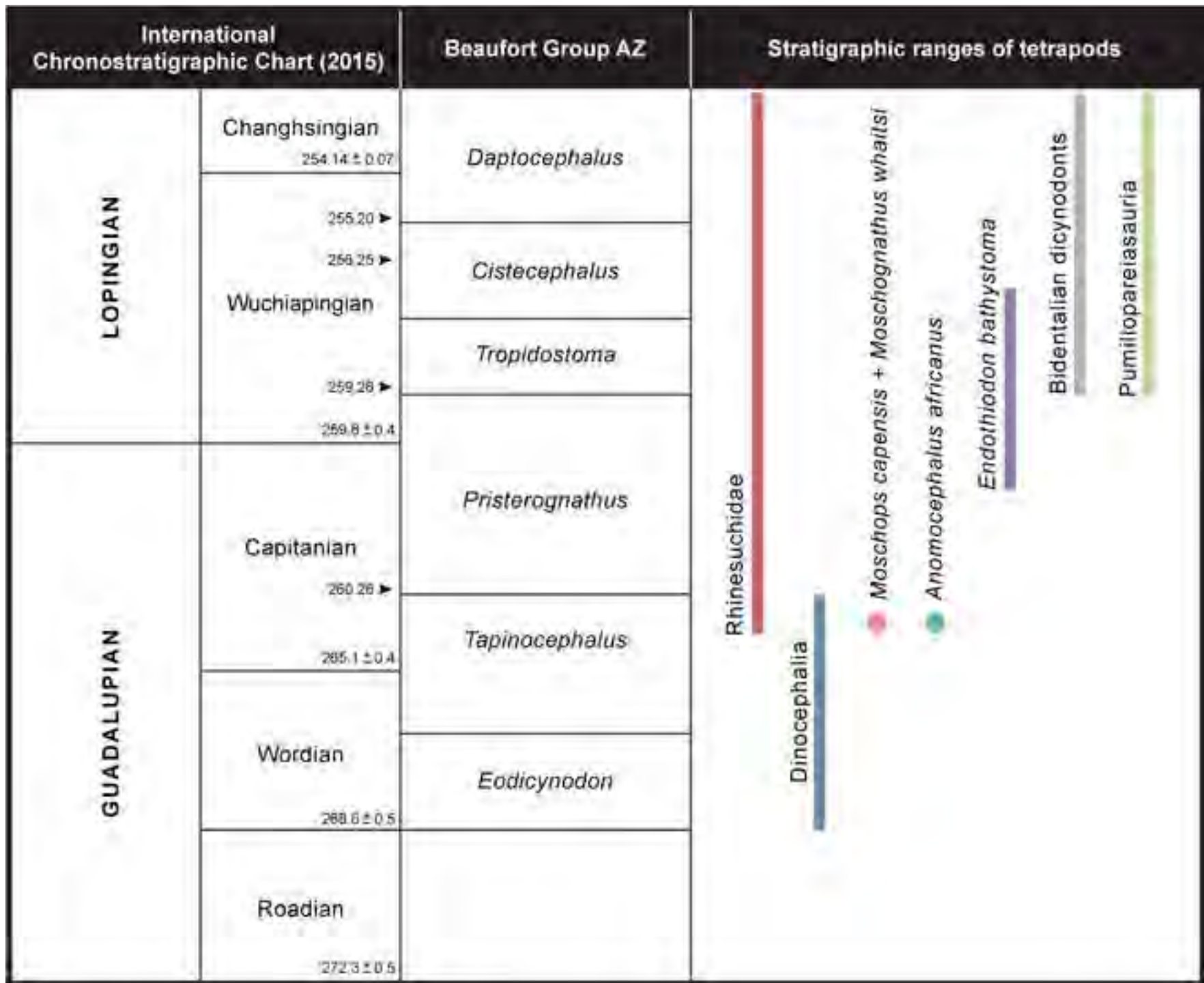


Figure 3
[Click here to download high resolution image](#)

ICC (2015)		RRS		Tetrapod AZ		Stratigraphic ranges of tetrapods	
CISUR.	Kung.	Roadian	BIARMIAN	Kazanian	<i>Parabradysaurus silantjevi</i>		Syodontinae
Ca.	Severodvinian	<i>Ulemosaurus svijagensis</i>	Archosauromorpha				
				Wuchiap.	Vyatkian	<i>Deltavjatia vjatkensis</i>	
Changhsingian	TATARIAN	<i>Proetginia permiana</i>	Cf				
				Lopingian	Vyatkian	<i>Scutosaurus karpinskii</i>	Cp
Lopingian	Vyatkian	<i>Archosaurus rossicus</i>	Jm				

Figure 4
[Click here to download high resolution image](#)

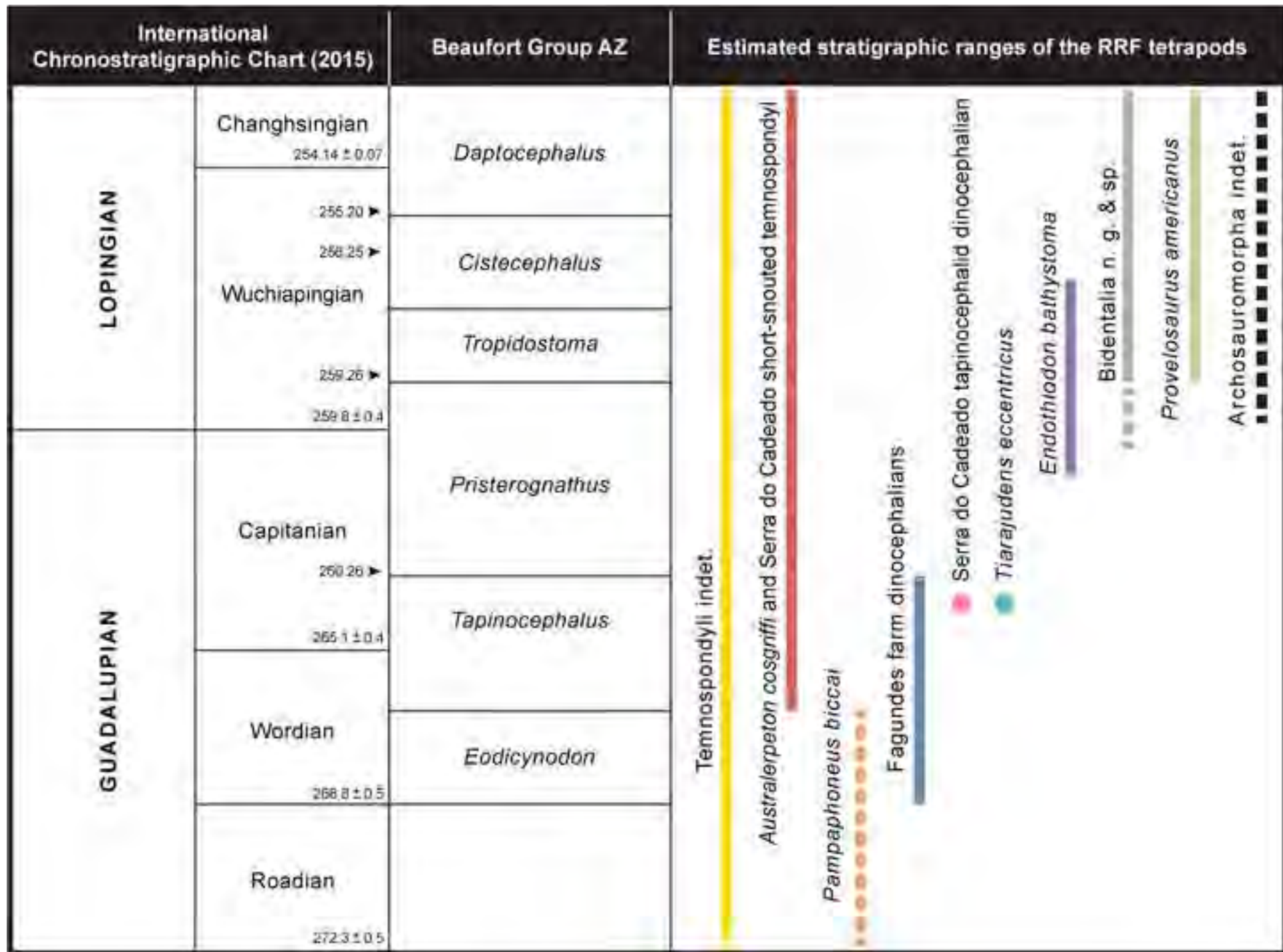


Figure 5
[Click here to download high resolution image](#)

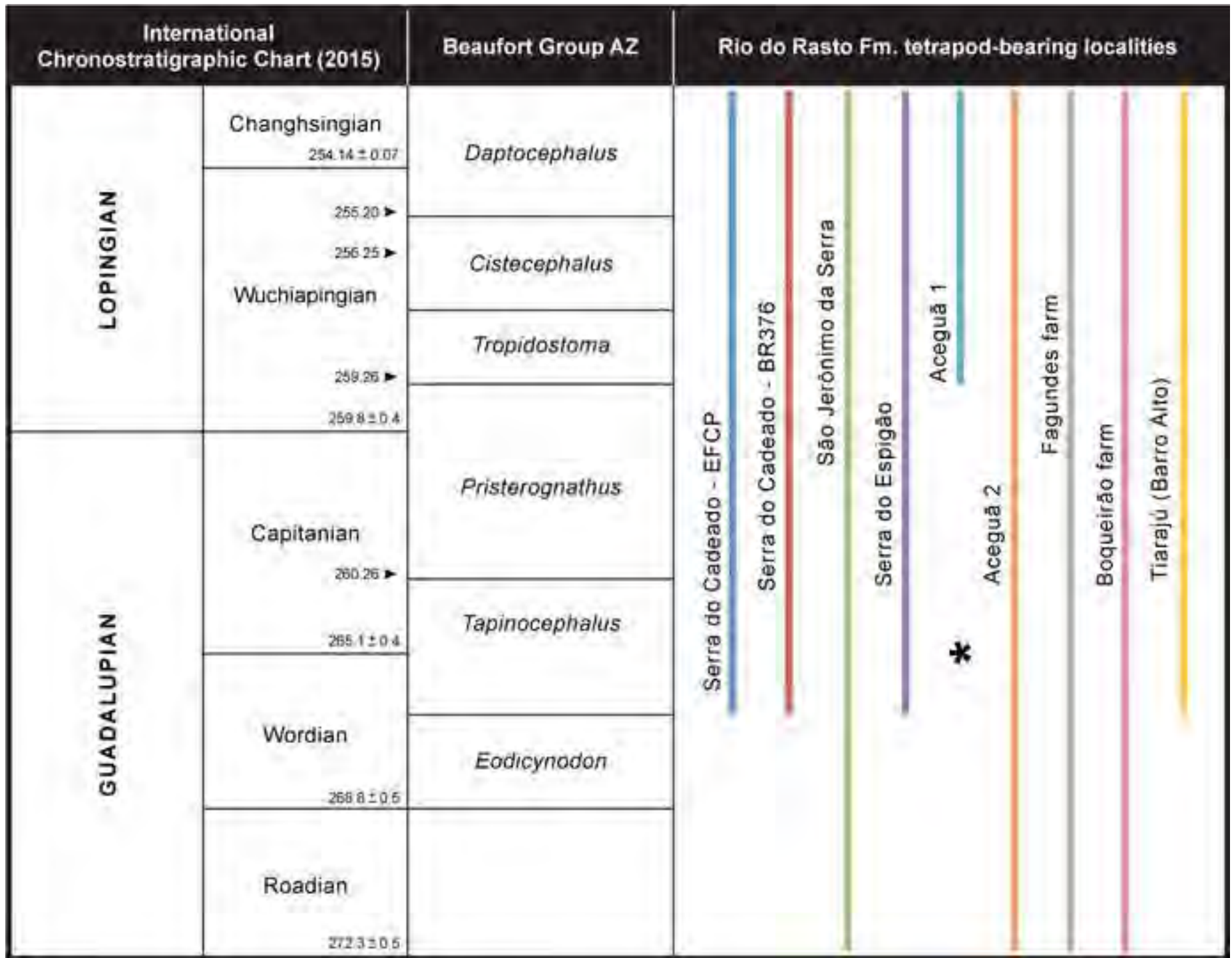


Figure 6
[Click here to download high resolution image](#)

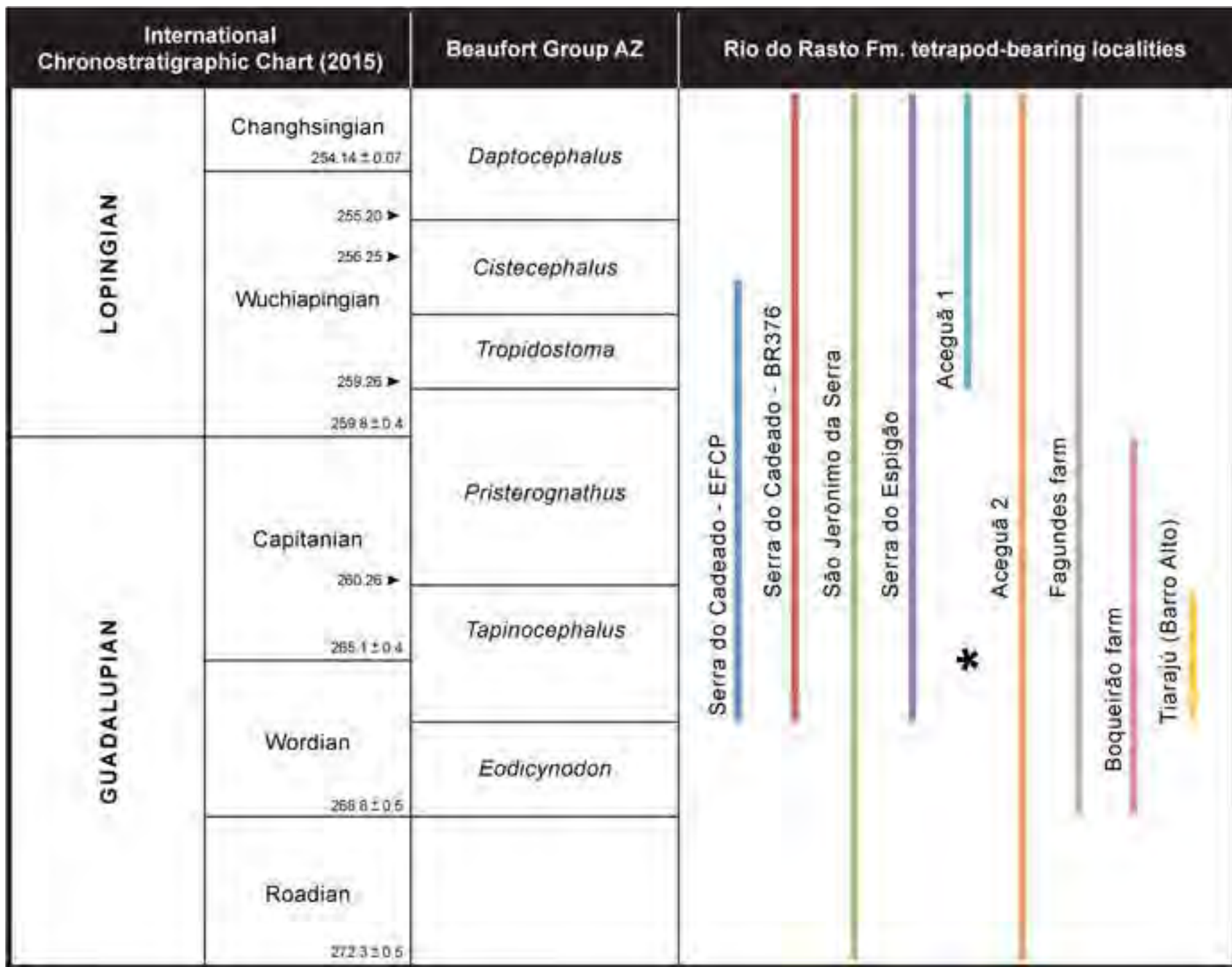


Table 1

Outcrops/ Tetrapods		PARANÁ STATE			RIO GRANDE DO SUL STATE				SC STATE	
		Serra do Cadeado (EFCP)	Serra do Cadeado (BR 376)	São Jerônimo da Serra (PR 090)	Aceguá Site 1 *	Aceguá Site 2 *	Fagundes farm	Boqueirão farm	Tiarajú (Barro Alto)	Serra do Espigão (BR 116)
A (Rh)	<i>Australerpeton cosgriffi</i>	x	x							
A (Rh)	Short-snouted temnospondyl	x								
A	<i>Bageherpeton longignathus</i>					x				
A	Temnospondyli indet.			x			x			
A	Temnospondyli n. sp. (UNIPAMPA-PV-00137)							x		
A (Rh?)	<i>Parapytanga catarinensis</i>									x
P	<i>Provelosaurus americanus</i>				x		x			
D	Archosauromorpha indet.								x	
T (Ano)	<i>Tiarajudens eccentricus</i>								x	
T (Ano)	<i>Endothiodon</i> sp.	x								
T (Ano)	Bidentalina n.g. & sp. (UNIPAMPA-PV-317P)							x		
T (Din)	Tapinocephalidae indet.	x					x			
T (Din)	Anteosauria indet.						x			
T (Din)	Titanosuchidae indet.						x			
T	<i>Pampaphoneus biccai</i>							x		

PARTE III

A terceira parte desta tese consiste em outras publicações produzidas ao longo do doutorado da autora e dividem-se em (1) diretamente relacionadas ao tema central da tese e (2) não relacionadas. São incluídos ainda o histórico do curso e os pareceres emitidos pela banca no Exame de Qualificação.

ANTES DOS MAMÍFEROS: OS SINÁPSIDOS PERMOTRIÁSSICOS DO SUL DO BRASIL

Marina Bento Soares
Alessandra D. S. Boos
Téo Veiga de Oliveira

No final do período Carbonífero (cerca de 320 milhões de anos atrás), surgiram os primeiros tetrápodes amniotas, o clado que hoje consiste de “répteis”, aves e mamíferos. Devido ao seu modo de reprodução por fecundação interna, independentemente do meio aquático, e com a produção de um ovo com casca carbonática, os amniotas puderam conquistar definitivamente o ambiente terrestre. Com isso, a estrutura trófica dos ecossistemas continentais começou a estabelecer-se no sentido de a cadeia alimentar depender cada vez menos de organismos aquáticos (como algas, peixes e anfíbios). Árvores altivas e samambaias forneciam sombra à beira de pequenos corpos d’água, enquanto uma fauna diversificada de tetrápodes desempenhava os diferentes papéis que lhe cabiam: uns escavavam em busca de alimento ou para construir suas tocas, alguns pastavam e se fartavam com a vegetação mais rasteira, enquanto outros, caçadores solitários ou gregários, ficavam à espreita de suas presas. Os principais personagens deste cenário eram os sinápsidos (Synapsida), grupo que compõe uma linhagem de tetrápodes amniotas independente da linhagem dos Sauropsida, a qual inclui tartarugas, lagartos, crocodilos e aves atuais, além de pterossauros e dinossauros não avianos, entre outras formas fósseis.

O Clado Synapsida é um grupo monofilético, ou seja, um grupo natural que reúne todos os descendentes de um ancestral comum, incluindo os táxons extintos e os vivos. Nesta concepção, os seus representantes atuais são os mamíferos.

Os primeiros sinápsidos que se diversificaram e dominaram os ecossistemas terrestres foram os “pelicossauros”, que viveram durante o final do Carbonífero e em grande parte do Permiano (Romer e Price 1940, Hopson e Barghusen 1986). Eles foram os primeiros amniotas carnívoros a surgir no planeta (mas

também existiam formas herbívoras) e alguns atingiram mais de 3 m de comprimento. Os “pelicossauros” formam um grupo artificial de sinápsidos, ou seja, representam um agrupamento parafilético que compreende vários táxons aparentados, mas sem levar em consideração todos os seus descendentes (neste caso os terápsidos, que serão abordados logo adiante no texto). Entretanto, por se tratar de um termo corrente na literatura, optou-se por utilizá-lo aqui entre aspas.

Os “pelicossauros” compartilhavam muitas características anatômicas com seus primos saurópsidos, como um grande número de ossos no crânio e na mandíbula, e um esqueleto pós-craniano com a postura abduzida dos membros, ou seja, úmero e fêmur posicionados paralelos ao solo (como nos lagartos). Entretanto, sua anatomia craniana mostra que eles estão mais proximamente relacionados aos mamíferos que aos “répteis”. Isso é atestado pela presença de uma abertura, ou fenestra, localizada de cada lado da região temporal do crânio, limitada ventralmente pelos ossos jugal e esquelomaxilar e, dorsalmente, pelos ossos pós-orbitais e esquelomaxilares (Fig. 1). Esta fenestra é encontrada em todos os sinápsidos e destina-se à fixação dos músculos adutores da mandíbula. Por conta disso, diz-se que este tipo de crânio é sinápsido (em oposição aos crânios anápsidos das tartarugas e diápsidos dos demais “répteis” e aves, com nenhuma e duas aberturas, respectivamente) (Fig. 2).

Em termos de feições osteológicas, os “pelicossauros” apresentavam um grande número de dentes indiferenciados nas margens da maxila e da mandíbula; dentes estavam presentes também no palato e na face lingual da mandíbula; as coanas (narinas internas) eram posicionadas bem anteriormente no palato, mostrando que não havia separação entre as passagens do ar e do alimento dentro da boca; as costelas ocupavam toda a caixa torácica e não havia diferenciação

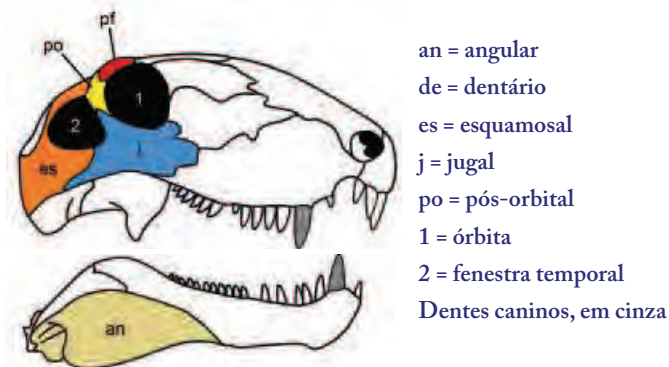


Figura 1. Crânio de *Dimetrodon* (“pelicossauro” esfenacodontídeo) em vista lateral, mostrando a abertura temporal sinápsida. (Modif. de Hopson 1994)

das vértebras na coluna. Os “pelicossauros” diversificaram-se em várias famílias, mas os táxons mais conhecidos são *Dimetrodon* (família Sphenacodontidae) da América do Norte e *Edaphosaurus* (família Edaphosauridae) da América do Norte e Europa (Fig. 3). Estes animais desenvolveram longos prolongamentos (espinhos neurais) em suas vértebras, formando uma vela que, segundo alguns autores, poderia atuar na regulação térmica corporal como superfície de troca de calor (Bennet 1996). O registro dos “pelicossauros” é praticamente restrito ao hemisféio norte (Laurásia), sendo a grande maioria das formas proveniente da América do Norte (Reisz 1980), mas fósseis são também encontrados na Rússia e na Europa. O único táxon de “pelicossauro” registrado até agora em rochas do Gondwana é *Elliotsmithia* (Reisz et al. 1998), do Eopermiano da África do Sul. Para a América do Sul, Piñeiro et al. (2003) mencionaram um provável registro relictual no Permiano Superior-Triássico Inferior, do Uruguai. No Brasil, uma trilha de pegadas da Formação Corumbataí do estado de São Paulo foi atribuída a “pelicossauros” (Silva et al. 2012).

Possivelmente, devido ao seu metabolismo estar mais próximo ao dos “répteis” modernos, ou seja, ectotérmico, os “pelicossauros” tenham ficado confinados às lati-

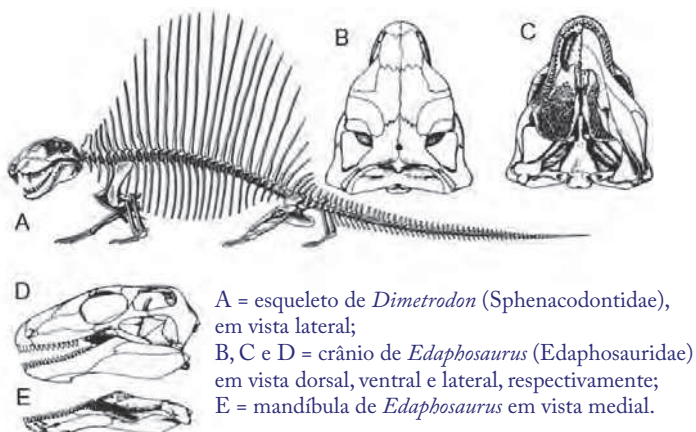


Figura 3. “Pelicossauros”. Fora de escala. (Modif. de Kemp 2005)

tudes mais baixas da Laurásia durante o Permocarbonífero, quando vigoravam condições climáticas mais amenas que no Gondwana (Fig. 4).

Ao final do Permiano, os “pelicossauros” foram substituídos por um novo grupo de sinápsidos mais avançados, os terápsidos (Therapsida). Os “pelicossauros” Sphenacodontidae são apontados como o grupo-irmão dos terápsidos (Rubidge e Sidor 2001). Dentro do grupo são reconhecidos seis clados: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (Olson 1986). Este último inclui os mamíferos (Fig. 5).

O CLADO THERAPSIDA

A história evolutiva dos terápsidos documenta com bastante detalhe os passos anatômicos envolvidos na transição de um padrão amniota basal, pouco eficiente em termos energéticos, com um aparato mastigatório rudimentar e postura abduzida dos membros, para formas mais ativas metabolicamente, cada vez mais similares ao padrão mamaliano (Fig. 6). Comparados aos “pelicossauros” os terápsidos mostram um aumento da fenestra temporal e do processo coronoide do dentário onde os músculos adutores da mandíbula se fixam. Isso conferiu uma força maior de mordida, o que também é atestado pelo aumento dos dentes caninos (Fig. 7).

Segundo Kemp (2012), o surgimento dos terápsidos pode ser considerado uma revolução na história da vida na Terra, uma vez que a aquisição da endotermia, capacidade de gerar calor interno e manter a temperatura do corpo constante, deu seus passos iniciais dentro da linhagem terápsida, antes mesmo do surgimento dos mamíferos. Possivelmente, esta nova estratégia fisiológica tenha possibilitado a ampla dispersão do grupo ao longo do Pangea (Laurásia e Gondwana) (Fig. 8).

É importante observar que a ampla distribuição temporal dos terápsidos não mamíferos, do Neopermiano ao Eocretáceo, implica na sobrevivência do grupo ao maior evento de extinção em massa que ocorreu no planeta no limite Permotriássico, dizimando cerca de 90% de todos os organismos que viviam, seja no domínio terrestre

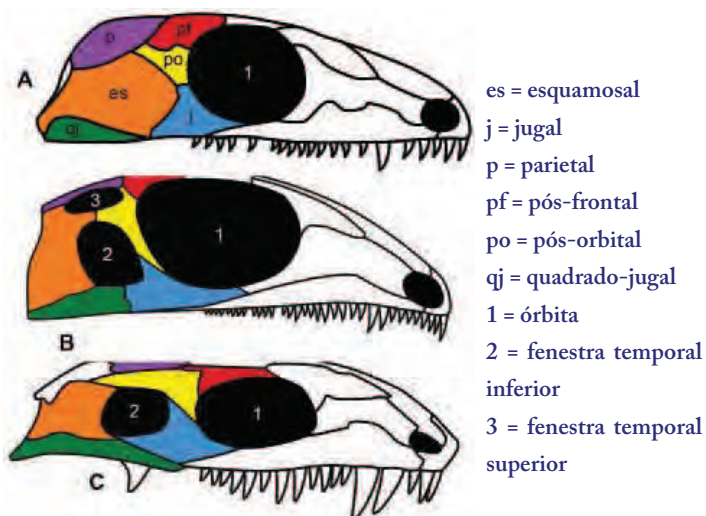


Figura 2. Padrões cranianos dos amniotas. (A) amniota primitivo *Paleothyris* (Carroll 1988); (B) diápsido primitivo *Petrolacosaurus* (Carroll 1988); (C) “pelicossauro” caseassáurio *Eothyris* (Reisz et al. 1999)

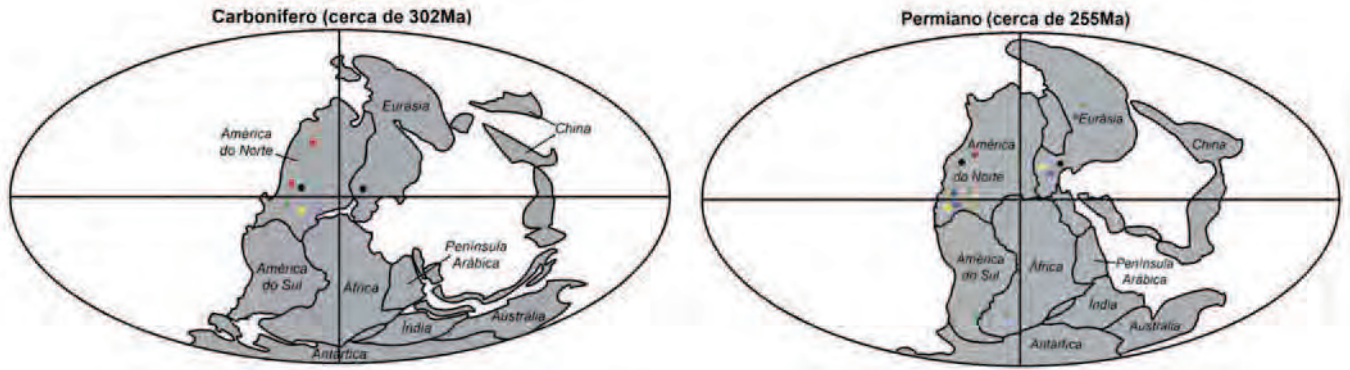


Figura 4. Registros de “pelicossauros” no Carbonífero e no Permiano (disposição dos continentes segundo Golonka e Ford 2000). Os registros referem-se a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes.
 ● = Caseasauria; ● = Edaphosauridae; ● = Ophiacodontidae; ● = Sphenacodontidae; ● = Varanopseidae.

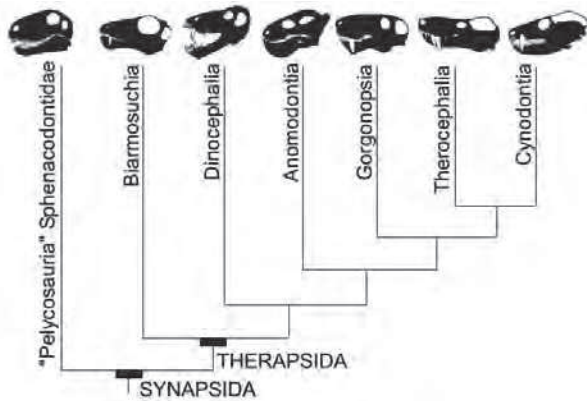


Figura 5. Cladograma mostrando as relações do clado (Synapsida (Therapsida)) (Modif. de Hopson 1991).

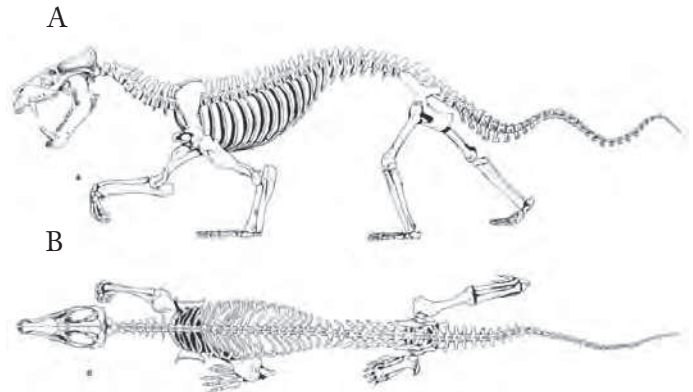


Figura 6. Reconstrução esquelética de *Trucidocynodon riograndensis*, cinodonte carnívoro do Triássico Superior. (A) vista lateral; (B) vista dorsal. Comprimento = 120 cm (Oliveira et al. 2010)

ou no aquático (Benton 2003). Os sinápsidos foram os mais afetados pela extinção. Das 37 famílias de tetrápodes presentes no final do Permiano, 27 foram extintas, sendo que 15 delas eram famílias de sinápsidos. Apenas três grupos de terápsidos sobreviveram à grande extinção do Permotriássico: anomodontes (na forma de dicinodontes), terocefálios e cinodontes (Benton 2003). Foi no Triássico que os sobreviventes dicinodontes e cinodontes atingiram seu maior grau de cosmopolitismo. E foi no final deste período que um dos eventos mais cruciais na história evolutiva de Cynodontia, a transição “cinodonte”-mamífero, ocorreu. Assim, sob a forma de pequenos mamíferos, os cinodontes viveram por milhões de anos, na Era Mesozoica, em ecossistemas dominados por dinossauros e testemunharam com discrição o seu declínio. Somente a partir do final do Cretáceo os mamíferos passaram por intensa irradiação adaptativa e hoje os vários grupos de mamíferos ocupam os mais diversos nichos ecológicos, habitando praticamente todos os ecossistemas terrestres.

Os primeiros registros confirmados de terápsidos provêm do Mesopermiano da Rússia e da África do Sul. O grupo rapidamente atingiu uma diversidade bem maior que aquela de seus antecessores “pelicossauros” (Kemp 2005) e, durante o Neopermiano, os terápsidos já se encontravam plenamente estabelecidos (Fig. 9).

Os **biarmossúquios** (Biarmosuchia) formam o grupo mais basal dentro dos terápsidos e apresentam uma configuração da região temporal do crânio similar a dos

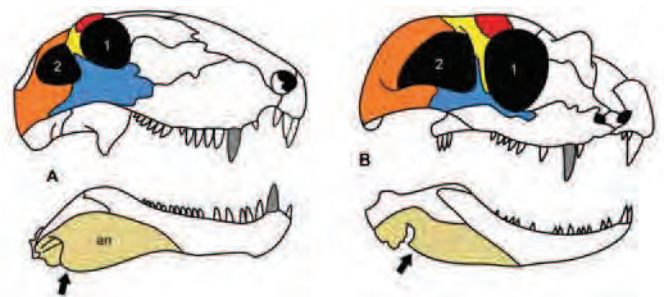


Figura 7. Caracteres compartilhados entre um “pelicossauro” Sphenacodontidae e um Therapsida. (A) *Dimetrodon* (Carroll 1988), (B) *Tetraceratops* (Laurin e Reisz 1996). O dente canino (cinza) permite a distinção entre incisiviformes (à frente) e pós-caninos (atrás); 1 = órbita; 2 = fenestra temporal.

“pelicossauros” da família Sphenacodontidae (Fig. 9A). Apesar desta semelhança, os representantes deste clado também apresentam suas próprias inovações, como um processo zigomático alongado que se estende abaixo da órbita e osso esquamal com um longo ramo ventral, entre outras características (Rubidge e Sidor 2001, Kemp 2005). Protuberâncias ósseas e/ou espessamento no crânio são comuns, dando um aspecto bizarro a alguns desses terápsidos. Os biarmossúquios eram carnívoros de pequeno a médio porte, que viveram durante a metade e o final do Permiano em regiões que atualmente correspondem à África do Sul, Malauí, Tanzânia e Rússia.

Os **dinocefálios** (Dinocephalia) são tradicionalmente divididos em dois grandes grupos: Anteosauridae

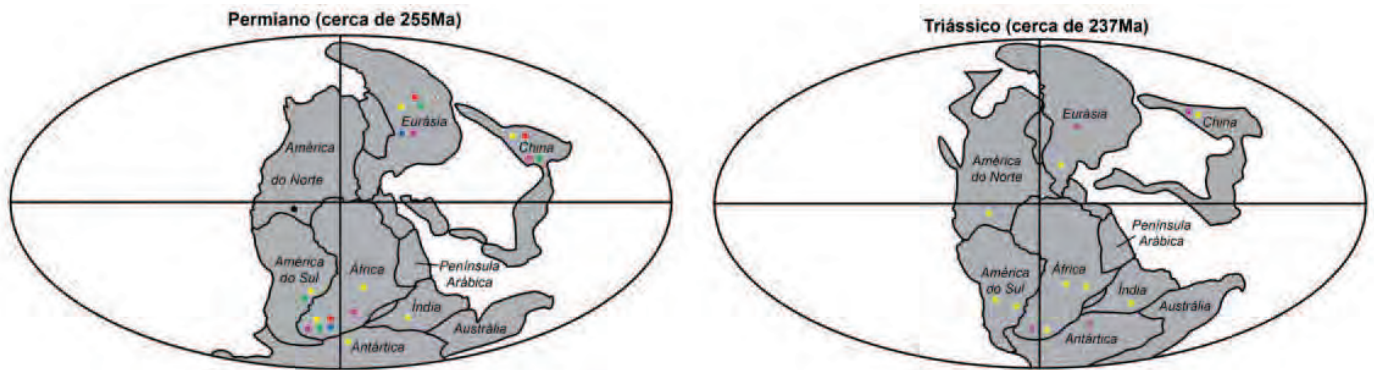


Figura 8. Registros de terápsidos não Cynodontia no Permiano e no Triássico (disposição dos continentes segundo Golonka e Ford 2000). Os registros referem-se a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes.

● = Anomodontia; ● = Biarmosuchia; ● = Dinocephalia; ● = Gorgonopsia; ● = *Tetraceratops*; ● = Therocephalia

(carnívoros) (Fig. 9B) e Tapinocephalidae (herbívoros). Os últimos, de forma similar aos biarmossúquios, porém mais pronunciadamente, apresentam muitas vezes um grande espessamento (paquiostose) do teto do crânio. Isto sugere que esta região poderia ser usada para “dar cabeçadas”, à maneira como fazem os carneiros atuais. Os integrantes de Tapinocephalidae foram os maiores herbívoros do seu tempo, chegando a atingir 2,5 m de comprimento total. Os dinocefálios foram os primeiros terápsidos a experimentar uma grande radiação, mas, apesar do seu “sucesso”, viveram em um curto intervalo de tempo, que compreende apenas o Mesopermiano (Rubidge e Sidor 2001, Rubidge 2005). O grupo pode ser caracterizado pelo aumento no tamanho da fenestra temporal; encurtamento do comprimento da mandíbula (devido a um deslocamento anterior da articulação mandibular); dentes incisivos *talon-and-heel* (ou seja, com um formato similar ao de uma garra de ave de rapina, sendo que a base do dente é mais alargada do que o ápice); oclusão interdigitada entre os dentes superiores e inferiores (característica também encontrada em alguns biarmossúquios e gorgonopsídeos), entre ou-

tros caracteres (Kemp 2005). O registro de dinocefálios está preservado em rochas da China, Cazaquistão, Rússia, África do Sul, Brasil e Zimbábue.

Os **anomodontes** (Anomodontia) surgiram no Mesopermiano e foram os principais herbívoros dos ecossistemas terrestres durante o Neopermiano, sobrevivendo até o Neotriássico. Cosmopolitas, seus restos e vestígios (ex: pegadas, tocas) são encontrados em rochas de todos os continentes, incluindo a Antártida, sendo que o maior volume de achados se deu na Rússia, com os anomodontes basais (Fig. 9C), e na África do Sul, com os anomodontes derivados (ou dicinodontes) (Fig. 9D). O tamanho desses terápsidos variava bastante, desde o correspondente a um camundongo até formas tão grandes quanto um hipopótamo (King 1990). As principais características do crânio dos anomodontes são as seguintes: região pré-orbital encurtada, arco zigomático curvado dorsalmente, ausência de serrilhas nos dentes marginais, presença de uma fenestra na face lateral da mandíbula e a presença de uma eminência formada pelos ossos dentário e supra-angular na face dorsal da mandíbula (Kemp 2005, Kammerer e Angielczyk 2009). Os dicinodontes (Dicynodontia), que representam os anomodontes mais conhecidos e numerosos, são geralmente reconhecidos pela presença de dois processos caniniformes na maxila, de onde podem apontar duas presas. Entretanto, as formas mais basais podem manter uma grande quantidade de dentes, tanto superiores quanto inferiores, às vezes com a presença das duas presas ao mesmo tempo. O que é observado ao longo da evolução dos dicinodontes é uma simplificação do aparato mastigatório, no sentido de diminuir a quantidade de elementos deste conjunto e, em última instância, levando a formas que só possuem os dois processos caniniformes, sem presas (King 1990, Kammerer e Angielczyk 2009). Outras características marcantes dos dicinodontes são a grande fenestra temporal posicionada dorsalmente no crânio, o recobrimento por tecido córneo de regiões da maxila e da mandíbula (que têm um formato similar ao bico das tartarugas atuais) e a capacidade de movimentar a mandíbula para frente e para trás (propalinia) (King 1990).



Figura 9. Crânio e mandíbula dos terápsidos. (A) biarmossúquio *Proburnetia* (Rubidge e Sidor 2002); (B) dinocefálio *Titanophoneus* (Kemp 2005); (C) anomodonte primitivo *Suminia* (Rybczynski 2000); (D) dicinodonte *Dinodontosaurus* (Morato 2006); (E) gorgonópsio *Arctognathus* (Kemp 1982); (F) terocefálio *Lycosuchus*. (Kemp 2005)

Os **gorgonópsios** (*Gorgonopsia*) aparecem no final do Mesopermiano como carnívoros de pequeno porte e, mais tarde, durante o Neopermiano, tornam-se os carnívoros dominantes dos ecossistemas terrestres, alcançando os maiores tamanhos que um predador sinápsido já atingiu até hoje, ultrapassando as dimensões de um urso grande (Kemp 2005, Gebauer 2007). Esses terápsidos são facilmente reconhecidos pelos grandes dentes caninos (no melhor estilo dente-de-sabre) e pelos seus incisivos bem desenvolvidos (Fig. 9E); suas presas preferenciais deveriam ser dinocéfálios e dicinodontes (Gebauer 2007). O pós-crânio dos gorgonópsios não difere muito do padrão basal dos terápsidos, mas o crânio apresenta algumas especializações, como: região pré-orbital alongada e plana, grande fenestra temporal, presença do osso pré-parietal, palato amplo, entre outras (Kemp 2005). Até o momento, são conhecidos registros desse grupo na Rússia, África do Sul, Malauí, Moçambique, Tanzânia, Zimbábue e Índia.

Os **terocefálios** (*Terocephalia*), grupo que compreende carnívoros de pequeno e médio porte e algumas formas derivadas que se adaptaram à herbivoria, surgiram no final do Mesopermiano e sobreviveram até o começo do Triássico (Fig. 9F). Apesar de os primeiros terocefálios terem um aspecto semelhante ao dos gorgonópsios, eles apresentam uma série de características distintas no crânio e no pós-crânio em relação a estes, tais como: um par de vacuidades suborbitais no palato, região intertemporal no teto do crânio estreitada (característica compartilhada com os cinodontes), lâmina refletida do angular desenvolvida (na mandíbula), costelas lombares reduzidas e horizontais, fórmula dos dígitos das mãos e pés 2.3.3.3.3

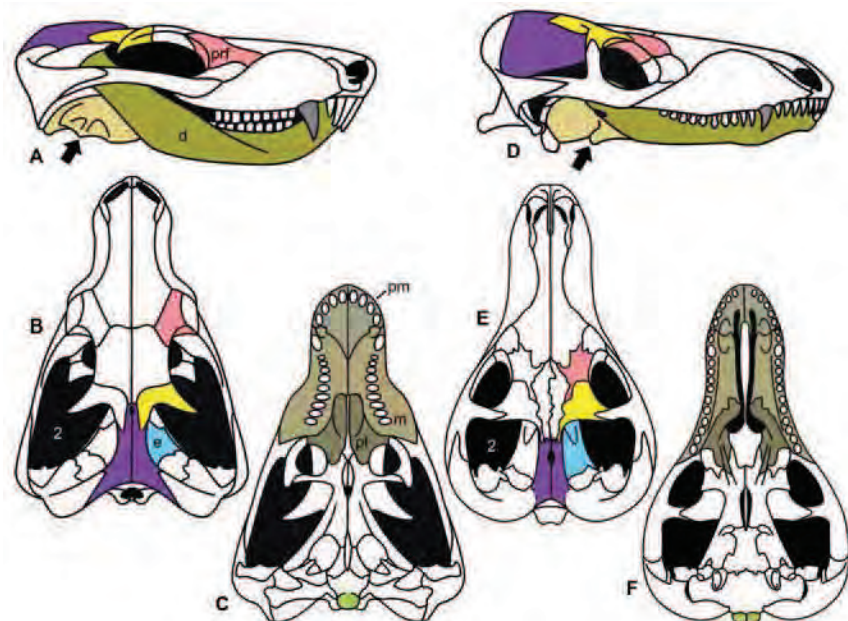


Figura 10. Caracteres compartilhados entre Terocephalia e Cynodontia. A-C, o terocefálio avançado *Bauria* (Brink 1963). D-F, o cinodonte primitivo *Procynosuchus* (Kemp 1979). Os côndilos occipitais estão coloridos em verde e as setas apontam a lâmina refletida do angular. As imagens aparecem em norma lateral direita (A e D), dorsal (B e E) e palatal (C e F) e não estão em escala. (D) dentário, (e) ectopterigóide, (pl) palatino, (pm) pré-maxila (prf) pré-frontal, (2) fenestra temporal.

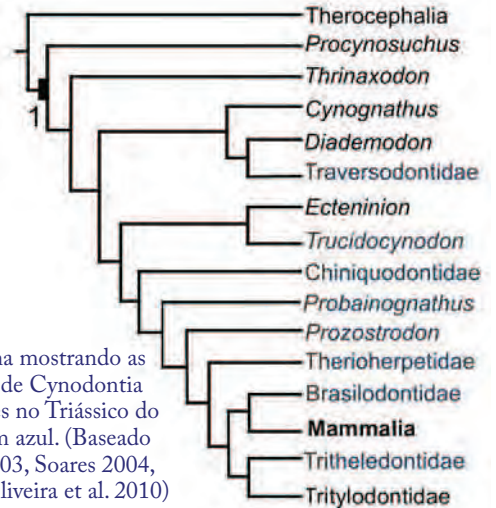


Figura 11. Cladograma mostrando as relações filogenéticas de Cynodontia (nó 1). Táxons presentes no Triássico do Rio Grande do Sul, em azul. (Baseado em Bonaparte et al. 2003, Soares 2004, Martinelli et al. 2005, Oliveira et al. 2010)

(igual à dos cinodontes) (Kemp 2005). Os terocefálios são encontrados em rochas da Antártida, África do Sul, Tanzânia, China, Mongólia e Rússia.

Os **cinodontes** (*Cynodontia*) compartilham com os terocefálios feições como a expansão em sentido medial da fenestra temporal, estreitando o teto craniano e levando ao desenvolvimento de uma crista sagital, a redução do pré-frontal e do pós-orbital e o aumento do tamanho do dentário, dentre outras características (Fig. 10).

Como já mencionado, os cinodontes compõem o clado monofilético que inclui os mamíferos (Fig. 11). Isso gera certa confusão nomenclatural, uma vez que, quando usamos o termo cinodonte estamos automaticamente incluindo aí não só formas fósseis, como também todos os mamíferos fósseis e atuais. Assim, a partir de agora, vamos adotar “cinodontes” (entre aspas) para todos os táxons de cinodontes extintos, que não são considerados mamíferos.

Quando nos referirmos a cinodontes (sem aspas) ou a Cynodontia, estaremos incluindo automaticamente os mamíferos.

Cynodontia foi o último dos grandes grupos de terápsidos a surgir, com os primeiros representantes registrados no Neopermiano da África e Alemanha (Kemp 1979, Sues e Boy 1988). No Mesotriássico os “cinodontes” atingiram o auge de sua diversificação, com várias famílias bem estabelecidas (Traversodontidae, Chiniquodontidae, Probainognathidae, etc.) em todos os continentes, exceto Oceania. A representatividade do grupo foi maior na África do Sul e na América do Sul. Apenas duas famílias – Tritheledontidae e Tritylodontidae – romperam o limite Triássico-Jurássico e apenas a última sobreviveu até o Eocretáceo (Kemp 2005) (Fig. 12).

Em termos de dimensões, os “cinodontes” variavam desde o tamanho de um cão de grande porte até o tamanho de

um camundongo. Alguns fósseis da África do Sul foram encontrados associados a tocas, o que sugere hábito escavador (Groenewald et al. 2001, Damiani et al. 2003). As diferentes morfologias dentárias exibidas pelos representantes do grupo mostram que os “cinodontes” estavam adaptados a explorar diversos recursos alimentares, como plantas, vertebrados e artrópodes. Os “cinodontes” são os primeiros terápsidos a apresentarem, de fato, heterodontia, com dentes incisivos, caninos e pós-caninos. Dois padrões básicos de dentes pós-caninos são observados nos diferentes táxons de “cinodontes”: dentes gonfodonte e dentes setoriais. Os dentes gonfodonte, típicos de espécies herbívoras/onívoras, são alargados lateralmente, adquirindo uma forma retangular, e exibindo cúspides. Já os dentes setoriais, típicos dos carnívoros/insetívoros, são comprimidos lateralmente, com uma série de cúspides alinhadas anteroposteriormente (Fig. 13). A substituição dos dentes nos “cinodontes” era do tipo polifodonte, como nos demais sinápsidos e saurópsidos, ou seja, várias substituições ao longo da vida (nos mamíferos,

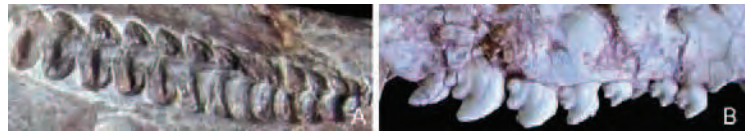


Figura 13. Padrões dentários de “cinodontes”. (A) dentes pós-caninos gonfodonte de *Massetognathus* (UFRGS-PV-0968-T), em vista ventral (lado direito). (B) detalhe da dentição pós-canina setorial de *Trucidocynodon* (holótipo UFRGS-PV-1070-T), em vista lateral direita. Fora de escala.

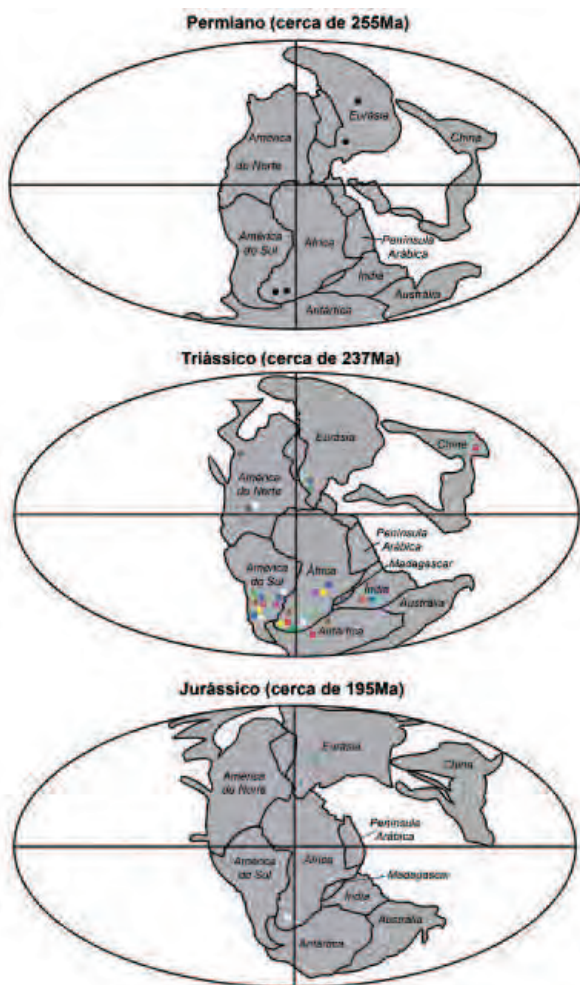


Figura 12. Registros de cinodontes no Permiano, Triássico e Jurássico (disposição dos continentes segundo Golonka e Ford 2000). Os registros referem-se a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes. ● = *Dvinia*, *Procynosuchus* e outras formas primitivas; ● = *Galesauridae* e *Thrinaxodontidae*; ● = *Cynognathidae*; ● = *Diademodontidae*; ● = *Traversodontidae*; ● = *Chiniquodontidae*; ● = *Tritylodontidae*; ○ = *Tritheledontidae*; ● = mamíferos basais.

a substituição é do tipo difiodonte). Entretanto, alguns autores sugerem que as formas mais avançadas poderiam apresentar menor número de substituições, o que seria atestado pelo alto grau de desgaste no esmalte dos dentes (Bonaparte et al. 2003, Kielan-Jaworowska et al. 2004). Acompanhando as mudanças na dentição, ocorre, ao longo da evolução do grupo, o fechamento do palato ósseo secundário (céu da boca) e seu alongamento. Isso permitiu uma separação efetiva entre as passagens do ar e do alimento dentro da boca, fazendo com que este pudesse ser mastigado por mais tempo e melhor processado. No crânio, a fenestra temporal sinápsida sofreu modificações, tornando-se mais dorsalizada e cada vez mais ampla, ficando confluyente com a órbita nos táxons mais avançados, devido à perda da barra pós-orbital (como nos mamíferos). Nos “cinodontes” mais basais, além do dentário, os demais ossos mandibulares (ossos pós-dentários) ocupavam um espaço considerável na mandíbula, padrão observado nos demais sinápsidos e nos saurópsidos. Em relação aos terocefálios, os “cinodontes” apresentam redução no tamanho da lâmina refletida do angular e, ao longo da história do grupo, ocorreu o aumento progressivo do osso dentário, em detrimento dos ossos pós-dentários (angular, articular, supra-angular, esplenial etc.), o que possibilitou o aumento da área de inserção dos músculos relacionados à mastigação (Fig. 10). A articulação entre o crânio e a mandíbula dava-se por um desses ossos pós-dentários, o articular, e pelo osso quadrado do crânio. Tal articulação quadrado-articular é o tipo comum de articulação de todos os saurópsidos e dos demais sinápsidos. No Mesotriássico, surgiram “cinodontes” com uma articulação adicional, entre o osso supra-angular (mandíbula) e o esquamosal (crânio), que se somou à articulação quadrado-articular. Por fim, em algumas formas mais avançadas, a articulação quadrado-articular ainda foi mantida, mas a articulação supra-angular-esquamosal desapareceu. Concomitantemente, o dentário passou a fazer contato com o esquamosal (articulação que vem a se estabelecer definitivamente nos mamíferos). Outra inovação dos “cinodontes” refere-se à área dos côndilos occipitais (projeção na parte posterior do crânio onde a primeira vértebra da coluna se articula), os quais passaram a ser um par, contrastando com o côndilo ímpar dos demais sinápsidos e saurópsidos. No esqueleto pós-cranial observa-se uma postura mais ereta (aduzida) dos membros, especialmente nas formas

mais avançadas, e uma regionalização da coluna vertebral, que passa a ser dividida em região cervical, dorsal, lombar, sacral e caudal, característica tipicamente mamaliana. As costelas ficam confinadas à caixa torácica, o que sugere a presença de um diafragma (Fig. 6). A maior parte das reconstituições de “cinodontes” apresentadas em trabalhos científicos e de divulgação retratam estes animais com o corpo revestido por pelos, à semelhança dos mamíferos. De fato, várias feições anatômicas sugerem que a endotermia foi sendo adquirida ao longo da história evolutiva dos “cinodontes”, não se constituindo, portanto, em uma característica exclusivamente mamaliana e que, da mesma forma, os pelos teriam surgido antes do estabelecimento do Clado Mammalia (Bennet e Ruben 1986). Entretanto, Ruben e Jones (2000) entendem que o desenvolvimento de pelos nos “cinodontes” deveria estar restrito inicialmente a algumas regiões do corpo, servindo para captação de estímulos do meio ou proteção contra abrasão, visto que nesse estágio, ainda seriam insuficientes para propiciarem isolamento térmico efetivo (Rodrigues 2005).

REGISTRO DE TERÁPSIDOS PERMOTRIÁSSICOS NO BRASIL

O mapa (Fig. 14) mostra os depósitos da Bacia do Paraná onde ocorrem registros de terápsidos permotriássicos no Brasil. Estes se distribuem na Formação Rio do Rasto (Permiano Médio e Superior) e na Supersequência Santa Maria (Triássico Médio e Superior).

TERÁPSIDOS PERMIANOS

Em território brasileiro, os registros de tetrápodes continentais permianos parecem estar restritos à Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, no estado do Maranhão, e à Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, no sul do Brasil. Entretanto, terápsidos fósseis foram encontrados, até o momento, apenas nesta última unidade.

A Formação Rio do Rasto está localizada no topo do Grupo Passa Dois, sobrepondo-se à Formação Teresina, e corresponde a um pacote de rochas do Permiano Médio e Superior. A formação se estende pelos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, sendo dividida em dois membros, da base para o topo: Serrinha, caracterizado por lamitos, siltitos e arenitos cuja granulação é decrescente da base para o topo (Holz et al. 2010) e Morro Pelado, formado principalmente por arenitos finos a médios, geralmente estratificados e intercalado por pelitos vermelhos que contém conchostráceos, bivalves, escamas de peixes e restos de plantas e tetrápodes (Barberena et al. 1980, Holz et al. 2010) (Figs. 15 e 16). Na realidade, os conchostráceos são os fósseis mais abundantes ao longo de toda a seção correspondente à For-



Figura 14. Mapa das localidades permotriássicas da Bacia do Paraná, sul do Brasil, onde há registros de terápsidos. As localidades dentro da Supersequência Santa Maria não foram individualizadas, visto que os terápsidos ocorrem praticamente ao longo de toda esta unidade (Modif. de Barberena et al. 1985 e Malabarba et al. 2003)

mação Rio do Rasto, e corroboram a hipótese de uma idade meso e neopermiana para este depósito, além de sugerir que o ambiente deposicional era de água doce (Holz et al. 2010). Menos abundantes, mas notáveis pelo seu valor bioestratigráfico, são os tetrápodes fósseis (incluindo terápsidos) registrados na Formação Rio do Rasto. Eles permitem a correlação desta unidade com o Grupo Beaufort da Bacia do Karoo, localizado na África do Sul, e com as assembleias faunísticas do leste europeu (em especial as da Rússia).

O Grupo Beaufort representa uma das sequências mais completas de rochas continentais do Mesopermiano ao início do Mesotriássico e, por isso, o seu biozoneamento constitui-se em uma espécie de “modelo” para este intervalo de tempo, sendo tentativamente aplicado para vários



Figura 15. Vista de afloramento da Formação Rio do Rasto, São Gabriel, Rio Grande do Sul (Foto de Alexandre Liparini)



Figura 16. Vista de afloramento da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, às margens da Estrada de Ferro Central do Paraná, Ortigueira, Paraná (Foto de Cesar Schultz)

depósitos ao redor do mundo. Desta forma, a sequência sedimentar é dividida em oito zonas de assembleias de táxons (ZA), da mais antiga para a mais recente: ZA *Eodicynodon*, ZA *Tapinocephalus*, ZA *Pristerognathus*, ZA *Tropidostoma*, ZA *Cistecephalus*, ZA *Dicynodon*, ZA *Lystrosaurus* e ZA *Cynognathus* (Rubidge 1995, 2005). As zonas de assembleia foram batizadas com os nomes dos terápsidos mais expressivos daquele intervalo bioestratigráfico e, apesar da composição faunística de cada zona ser diferente, às vezes alguns táxons (seja em nível de família, gênero) podem ser encontrados em mais de uma delas. De forma similar, existe também um biozonamento que leva em consideração as faunas do Permiano da Rússia,

compreendendo três superassembleias faunísticas: Eryopoidea, Dinocephalia e Theriodontia, que são datadas respectivamente como eopermiana, mesopermiana e neopermiana. Cada superassembleia é composta por até duas assembleias, nomeadas da seguinte forma: Inta (dentro da Superassembleia de Eryopoidea), Ocher e Isheevo (Superassembleia de Dinocephalia); Sokolki e Vyazniki (Superassembleia de Theriodontia) (Golubev 2005).

Em contrapartida, três localidades da Formação Rio do Rasto destacam-se pelo seu conteúdo fóssilífero e receberam a denominação de faunas locais, sendo elas: Aceguá e Posto Queimado no estado do Rio Grande do Sul, e Serra do Cadeado no estado do Paraná (Barberena et al. 1985, Langer 2000). A fauna de tetrápodes de Aceguá é constituída até o momento por pareiazauros e anfíbios temnospôndilos (Boos 2012), enquanto a de Posto Queimado engloba dinocefálios, anfíbios temnospôndilos, pareiazauros e anomodontes (Cisneros et al. 2005, Cisneros et al. 2011, Dias da Silva 2012, Cisneros et al. 2012). A fauna da Serra do Cadeado inclui materiais atribuídos a anfíbios temnospôndilos e a um dicinodonte basal (Barberena e Araújo 1975, Boos 2012). Todos os elementos encontrados nas faunas de tetrápodes da Formação Rio do Rasto também estão presentes em depósitos da África (em especial da África do Sul) e vários desses grupos fósseis também estão representados no leste europeu (Fig. 17). A seguir, trazemos uma discussão sobre a importância dos terápsidos coletados na Formação Rio do Rasto.

Dinocefálios

O registro deste grupo no Brasil é representado por dentes isolados (tanto de formas carnívoras quanto de herbívoras) (Langer 2000) e um crânio completo e bem preservado (de aproximadamente 32 cm) do predador *Pampaphoneus biccai* (Cisneros et al. 2012). Todos estes materiais são provenientes da Fauna Local de Posto Queimado, localizada no município de São Gabriel, no Rio Grande do Sul (Figs. 18 e 19).

Apesar da pequena quantidade de material, esses espécimes são extremamente importantes, pois representam o único registro conhecido até o momento deste grupo na América do Sul. Além disso, a presença de dinocefálios nesta fauna permite a correlação desta com as faunas de localidades já bastante estudadas como as da África do Sul e da Rússia. Com base nesta comparação, acredita-se que a Fauna de Posto Queimado possa ser a mais antiga dentre todas as faunas da Formação Rio do Rasto (Langer 2000). O estudo de *Pampaphoneus* ("o predador dos Pampas") também trouxe novidades para a interpretação das relações entre as faunas do Gondwana e da Laurásia, pois este táxon ocupa uma posição "intermediária" na evolução de Anteosauridae (cujos representantes são encontrados também na África do Sul, Rússia, Cazaquistão e China). Ou seja,

	AF Europa Oriental	ZA África do Sul	Faunas RR Sul do Brasil	Táxons de terápsidos com importância bioestratigráfica encontrados no Brasil
NEOPERMIANO	Vyaz.			
	Sokolki	<i>Dicynodon</i>		
		<i>Cistecephalus</i>		
		<i>Tropidostoma</i>	Serra do Cadeado	
		<i>Pristerognathus</i>		
MESOPERMIANO	Isheevo	<i>Tapinocephalus</i>	Aceguá e Posto Queimado	<i>Pampaphoneus</i> (Dinocephalia)
				<i>Tiarajudens</i> (Anomodontia)
	Ocher	<i>Eodicynodon</i>		<i>Erdobiodon</i> (Anomodontia)

Figura 17. Correlações bioestratigráficas propostas para as faunas de tetrápodes da Formação Rio do Rasto (Permiano Médio e Superior), com ênfase em terápsidos. Dados de Cisneros et al. (2005) e Rubidge (2005, 2009). Abreviações: (AF) Associação Faunística, (Fm.) Formação, (RR) Rio do Rasto, (Vyaz.) Vyazniki, (ZA) Zona de Assembleia. A distribuição temporal de *Pampaphoneus* foi baseada na da família Anteosauridae, na qual este táxon está incluído; a de *Tiarajudens* foi inferida a partir dos dados de *Anomocephalus*, seu táxon-irmão; *Erdobiodon* segue a distribuição temporal do gênero na África do Sul. Início do Mesopermiano (em milhões de anos): $272,3 \pm 0,5$. Início Neopermiano (em milhões de anos): $259,9 \pm 0,4$, segundo ICS 2012.

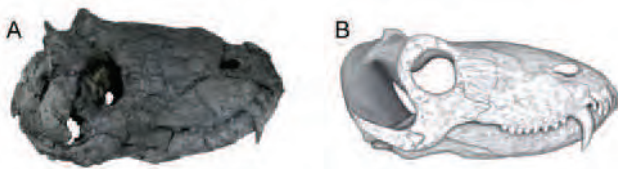


Figura 18. *Pampaphoneus biccai* (holótipo UFRGS-PV-386-P). (A) fotografia; (B) desenho de J. C. Cisneros.

existiu uma circulação de dinocéfálios (e possivelmente de outros tetrápodes continentais) livre de obstáculos geográficos, no sentido Norte-Sul (e vice-versa) duranteo Mesopermiano, onde o Brasil estaria no meio do caminhosta migração (Cisneros et al. 2012).

Anomodontes

Até o presente, o registro corpóreo deste grupo no Permiano do Brasil está representado por três espécimes provenientes da Formação Rio do Rasto: um crânio parcialmente preservado do dicinodonte *Endothiodon* sp., da Fauna da Serra do Cadeado, estado do Paraná; um crânio e pós-crânio parcialmente preservados do anomodonte basal *Tiarajudens eccentricus* e um dicinodonte ainda não descrito formalmente, ambos da Fauna de Posto Queimado, Rio Grande do Sul (Cisneros et al. 2011, Dias da Silva 2012).

O gênero *Endothiodon* Owen 1876 compreende desde formas pequenas (crânios com 15 cm) até formas de grande porte, cujos crânios atingiam mais de 50 cm de comprimento (Ray 2000) (Fig. 20). O aparato mastigatório deste dicinodonte é muito peculiar, pois um grande número de dentes (tanto inferiores quanto superiores) é encontrado, além da presença na mandíbula de um bico bastante curvo e pontudo que se encaixava perfeitamente no céu da boca (Ray 2000, Boos 2012). Os dentes superiores estão dispostos em uma única fileira de dentes e são maiores que os inferiores, sendo que os dois primeiros estão localizados na pré-maxila, enquanto os demais na maxila. Já os dentes inferiores, que são menores e mais próximos uns dos outros, estão dispostos como se formassem várias fileiras ao longo dos dois ramos da mandíbula. Outra característica do táxon é a presença de uma protuberância arredondada (bossa) na margem ventral do osso jugal e de outras duas protuberâncias, uma de cada lado do dentário (visíveis em vista ventral). Aparentemente, os indivíduos deste táxon eram capazes de realizar dois tipos distintos de movimentos com a mandíbula: para frente e para trás (propalinal; movimento também utilizado pelos demais dicinodontes ao triturar o alimento) e de um lado para o outro (movimento que permitiria um corte ainda mais eficiente do alimento) (Ray 2000). O material atribuído a *Endothiodon* representa o primeiro dicinodonte permiano encontrado na América do Sul e sua presença na fauna local da Serra do Cadeado permite a correlação desta localidade com



Figura 19. Cena do Permiano Superior no Rio Grande do Sul (Formação Rio do Rasto), com o dinocéfálio *Pampaphoneus* em primeiro plano e um pareiaossauro (Sauropsida, Parareptilia), em segundo plano (Reconstituição Voltaire Dutra Paes Neto)

algumas das ZA (*Pristerognathus*, *Tropidostoma* e *Cistecephalus*; Rubidge 2005) do Grupo Beaufort da África do Sul, onde este táxon é registrado em abundância (Boos 2012). Além da África do Sul e do Brasil, o dicinodonte *Endothiodon* é encontrado em depósitos da Zâmbia, do Zimbábue, da Tanzânia, de Moçambique, de Malauí e da Índia, demonstrando que não deveriam existir barreiras geográficas significativas para a dispersão deste animal terrestre. Esta situação é mais bem explicada pela existência do Pangea, em que todas as massas de terra estavam unidas em um supercontinente.

Tiarajudens eccentricus (Cisneros et al. 2011) é um herbívoro engimático com dentes-de-sabre e dentes palatais muito complexos (Fig. 21). A função dos primeiros é desconhecida, afinal, era um animal herbívoro, mas sugere-se que poderiam ser usados para afastar predadores, atrair parceiros na época de acasalamento ou mesmo para disputas territoriais. Já os dentes palatais poderiam auxiliar no processamento oral de alimentos ricos em fibras (Cisneros et al. 2011). *Tiarajudens* é o grupo-irmão do táxon sul-africano *Anomocephalus*, registrado na ZA de *Tapinocephalus*, reforçando as afinidades dos anomodontes permianos brasileiros com os do continente africano. O crânio de *Tiarajudens* mede pouco mais de 20 cm de comprimento, o que é considerado grande para os anomodontes da sua época, cuja média estava entre 5 cm e 10 cm.

TERÁPSIDOS TRIÁSSICOS

Dicinodontes e “cinodontes” são os terápsidos registrados no Triássico do Rio Grande do Sul em rochas relacionadas às Formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita. Sob o paradigma da estratigrafia de



Figura 20. Reconstituição do esqueleto de *Endothiodon bathystoma*, de acordo com Broom (1905). Cerca de 90 cm de comprimento. Direita: Reconstituição artística de *Endothiodon uniseries*. Sem escala (Desenho de Marcel L. Santos)

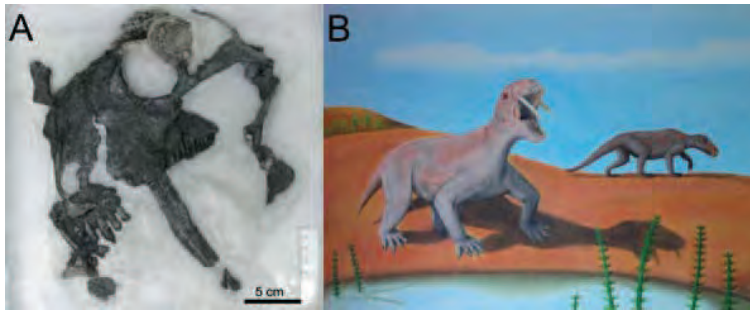


Figura 21. (A) *Tiarajudens eccentricus* (holótipo UFRGS-PV-393-P); (B) Cena do Permiano Superior do RS, com *T. eccentricus* em primeiro plano e um dinocéfalo atrás (Fotografia e desenho de Juan C. Cisneros)

seqüências, estas formações geológicas estão inseridas nas Superseqüências Sanga do Cabral e Santa Maria (Zerfass et al. 2003) que abrangem o intervalo que vai do Eo ao Neotriássico (Fig. 22).

A Superseqüência Sanga do Cabral (Eopermiano) representa um ambiente deposicional gerado por um sistema fluvial entrelaçado, em um clima árido a semiárido (Holz e Scherer 2000). Os fósseis mais comuns da Formação Sanga do Cabral são anfíbios temnospônidos (Dias da Silva et al. 2005), mas também foram encontrados materiais de procolofonídeos (Lavina 1983, Cisneros 2008) e prolacertiformes (Dias da Silva 1998, Langer e Lavina 2000). Apenas dois registros pontuais

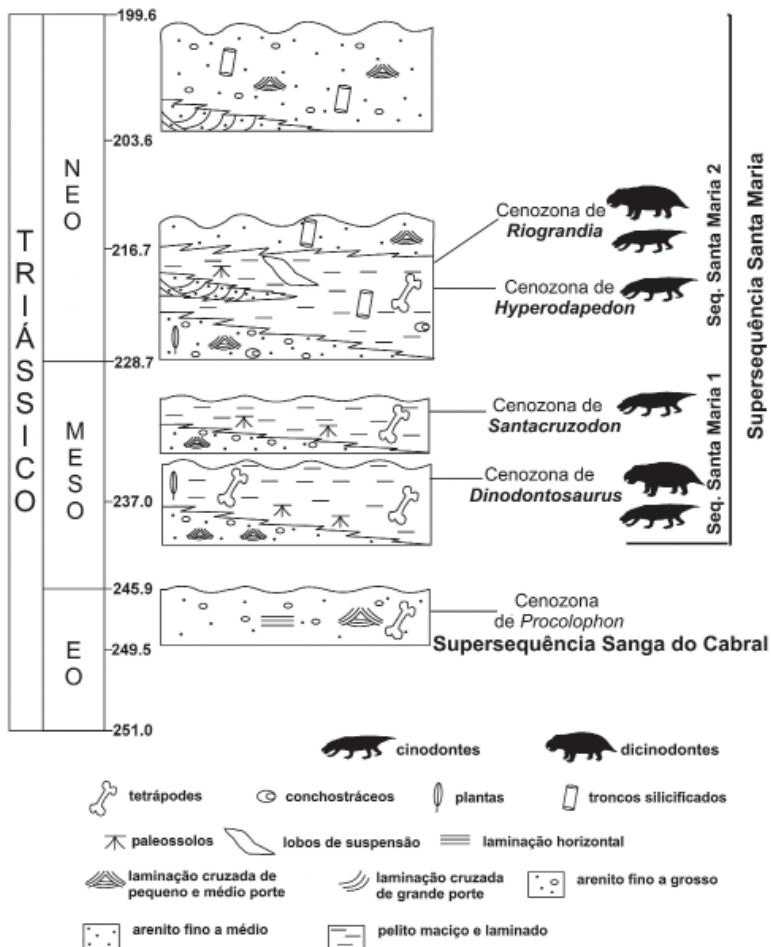


Figura 22. Crono e bioestratigrafia da seqüência triássica do Rio Grande do Sul. (Modif. de Zerfass et al. 2003). Registros confirmados de terápsidos (dicinodontes e “cinodontes”) ocorrem nas seqüências Santa Maria 1 e 2.

de terápsidos foram reportados até o momento para a Formação Sanga do Cabral. O primeiro achado refere-se a um osso tentativamente relacionado, por Schwanke e Kellner (1999), ao sistema auditivo de um dicinodonte. Posteriormente, alguns materiais pós-cranianos referidos a “cinodontes” foram registrados por Abdala *et al.* (2002), mas sem uma vinculação taxonômica mais precisa.

O registro de dicinodontes e “cinodontes” passa a ser bem mais expressivo nas seqüências Santa Maria 1 (Mesotriássico) e Santa Maria 2 (Neotriássico) da Superseqüência Santa Maria, de onde provém também fósseis de procolofonídeos, esfenodontes, rincossauros, dinossauros e outros arcossauros.

A Seqüência Santa Maria 1 e a base da Seqüência Santa Maria 2, relacionadas à Formação Santa Maria, caracterizam-se por níveis fossilíferos onde predominam pelitos laminados a maciços, que correspondem a depósitos de planícies de inundação, relacionados a um sistema fluvial anastomosado/meandrante (Scherer et al. 2000, Zerfass et al. 2003) (Fig. 23). Já os depósitos relacionados ao topo da Seqüência Santa Maria 2 (Formação Caturrita) caracterizam-se pelo predomínio de arenitos, que ocorrem como lentes maciças ou estratificadas interpretadas como corpos de areia amalgamados relacionados a canais fluviais entrelaçados (Zerfass et al. 2003, Rubert e Schultz 2004) (Fig. 24).

Quatro associações faunísticas distintas, individualizadas como Zonas de Assembleia ou Cenozonas, sucedem-se no tempo ao longo das seqüências Santa Maria 1 e Santa Maria 2: *Dinodontosaurus*, *Santacruzodon*, *Hyperodapedon* e *Riograndia* (Barberena et al. 1985, Soares et al. 2011) (Fig. 22). As idades propostas para estas unidades bioestratigráficas são primordialmente baseadas em correlações com faunas da Argentina (formações Chañares, Ischigualasto e Los Colorados) e de Madagascar (Formação Isalo II). Já os nomes destas cenozonas fazem referência ao táxon mais abundante ou, então, ao táxon presente em um maior número de localidades. *Dinodontosaurus* é um dicinodonte, *Santacruzodon* e *Riograndia* são “cinodontes” e *Hyperodapedon* é um rincossauro (arcossauro-morfo).

Como vemos, os terápsidos desempenham um papel-chave no refinamento bioestratigráfico do Triássico do Rio Grande do Sul, batizando três das quatro cenozonas. Contudo, enquanto fósseis de dicinodontes estão restritos às cenozonas de *Dinodontosaurus* e *Riograndia*, os “cinodontes” compõem o grupo com maior número de táxons em todas as quatro unidades bioestratigráficas.



Figura 23. Vista geral do afloramento Sítio Janner (Formação Santa Maria; Cenozona de *Hyperodapedon*), Agudo, Rio Grande do Sul (Foto de Téo V. Oliveira)



Figura 24. Vista geral do afloramento Linha São Luiz (Formação Caturrita; Cenozona de *Riograndia*), Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul (Foto de Marina B. Soares)

Dicynodontes

Os dicynodontes triássicos estão representados no Brasil por vários registros, todos provenientes do Rio Grande do Sul (Fig. 25). Da cenozona de *Dinodontosaurus* (Triássico Médio) são conhecidos *Dinodontosaurus turpior* e *Stableckeria potens*, enquanto da Cenozona de *Riograndia* (Triássico Superior) apenas *Jachaleria candelariensis* foi registrado até o momento.

Dinodontosaurus turpior (Huene 1935), que batiza a cenozona de mesmo nome, é um táxon cujos indivíduos adultos atingiam um porte médio, com crânios robustos entre 30 e 40 cm de comprimento e duas presas bem desenvolvidas na maxila (Morato 2006) (Fig. 25C). Este é, até o momento, o dicynodonte encontrado no Brasil com maior quantidade de material coletado, incluindo esqueletos completos, até de filhotes. O achado desses últimos levanta uma série de questões em relação ao comportamento desses terápsidos. Nos anos 1970, próximo à cidade de Candelária, foram encontrados cerca de dez indivíduos juvenis, próximos uns aos outros (Fig. 25D). Essa associação de elementos juvenis pode sugerir que *Dinodontosaurus* vivia em bandos, que existia algum grau de cuidado com a prole (Morato 2006) e que estes filhotes teriam sido soterrados dentro de um abrigo (por exemplo, uma toca). Um caso parecido foi registrado para o dicynodonte *Parakannemeyeria*, do Triássico Médio da China, onde nove juvenis completos e articulados foram encontrados juntos (Sun 1989). *Dinodontosaurus* é também encontrado na Argentina, na Formação Los Chañares (Triássico Médio).

Stableckeria potens (Huene 1935) também compreende espécimes adultos e juvenis que podiam atingir em torno de 3,5 m de comprimento. Esse dicynodonte de grande porte não possuía as presas características do

grupo, mas apenas um processo caniniforme em cada maxila (Vega-Dias et al. 2005). O crânio de *Stableckeria* é facilmente reconhecido pelas grandes expansões laterais do osso esquamosal e pelo teto do crânio bastante alargado (Abdala et al. no prelo) (Fig. 25B). A presença deste táxon foi considerada como exclusiva ao Brasil por muitos anos (cenozona de *Dinodontosaurus*), mas recentemente ele também foi encontrado na Namíbia, reforçando as relações dos depósitos sedimentares do leste do Brasil com os do oeste do continente africano (Abdala et al. no prelo).

Jachaleria candelariensis (Araújo e Gonzaga 1980) é um dos dicynodontes mais jovens do mundo e possivelmente conviveu com os primeiros dinossauros que surgiram no final do Triássico (Fig. 25A). Curiosamente, foram encontradas marcas de predação ou de necrofagia em uma escápula de *Jachaleria* (cenozona de *Riograndia*), atribuídas a um arcossauro carnívoro (Vega-Dias e Schultz

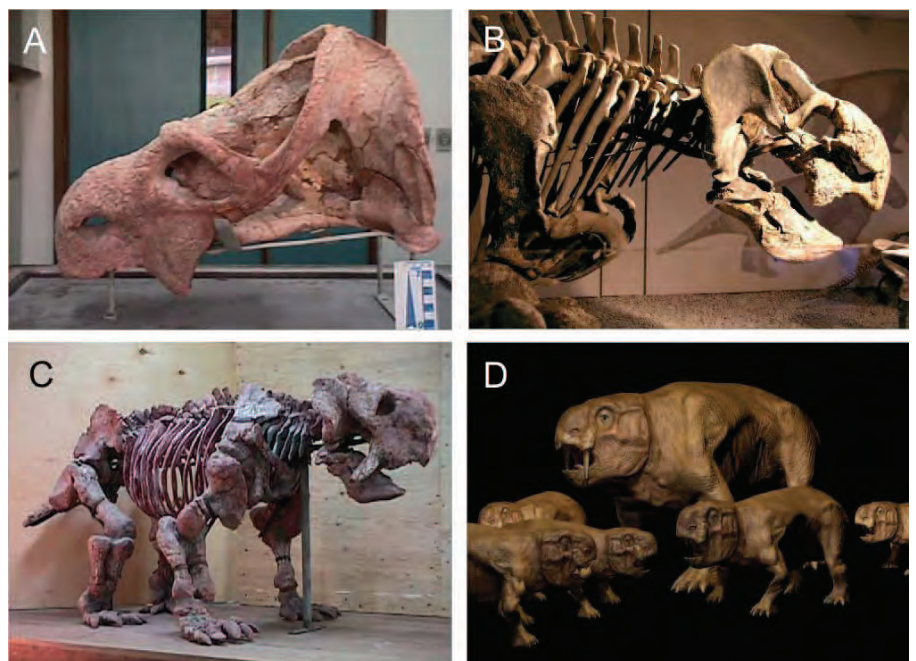


Figura 25. Dicynodontes triássicos brasileiros. (A) *Jachaleria candelariensis*, crânio (holótipo UFRGS-PV-0151-T) em vista lateral; (B) Esqueleto de *Stableckeria potens* em exibição no museu da Universidade de Tübingen, Baden-Württemberg, Alemanha. Comprimento total de aproximadamente 3 m; (C) Esqueleto de *Dinodontosaurus turpior* (UFRGS-PV-0121-T). Comprimento total de aproximadamente 2,3 m; (D) Reconstituição digital de um indivíduo adulto e filhotes de *D. turpior*, de Adolfo Bittencourt (Fotos de Cristina Silveira Vega)

2007). Assim como *Stableckeria*, *Jachaleria* era um dicinodonte de grandes proporções, atingindo cerca de 3 m de comprimento e caracterizado pela ausência de presas na maxila e por uma região pré-orbital do crânio menor do que a pós-orbital. Além do Brasil, a presença de *Jachaleria* (*J. colorata*) também é reportada no Triássico Superior da Argentina, na Formação Los Colorados.

Cinodontes

Como mencionado, os “cinodontes” formam o grupo taxonômico mais diverso do Triássico do Rio Grande do Sul. Assim, vamos apresentar de forma sintética as principais famílias registradas, com ênfase para alguns táxons. A maior parte das características apresentadas refere-se ao crânio, à mandíbula e à dentição, pois representam as estruturas mais diagnósticas. Além das famílias listadas a seguir, e de *Trucidocynodon riograndensis* (Oliveira et al. 2010), o qual recebeu igual destaque, vale mencionar algumas formas sem vinculação a estas famílias, como: *Prozostrodon brasiliensis* (Bonaparte e Barberena 2001) (Fig. 27E), da cenozona de *Hyperodapedon*, um pequeno “cinodonte” carnívoro que foi encontrado no mesmo afloramento que *Therioherpeton*, e que mostra semelhanças na dentição com os chiniquodontídeos; *Probainognathus* sp., um gênero argentino encontrado na cenozona de *Santacruzodon* (Soares et al. 2011b); *Candelariodon barberenai* (Oliveira et al. 2011a), na cenozona de *Dinodontosaurus*, que apresenta uma dentição inferior semelhante ao gênero *Aleodon* (Crompton 1955) da Tanzânia.

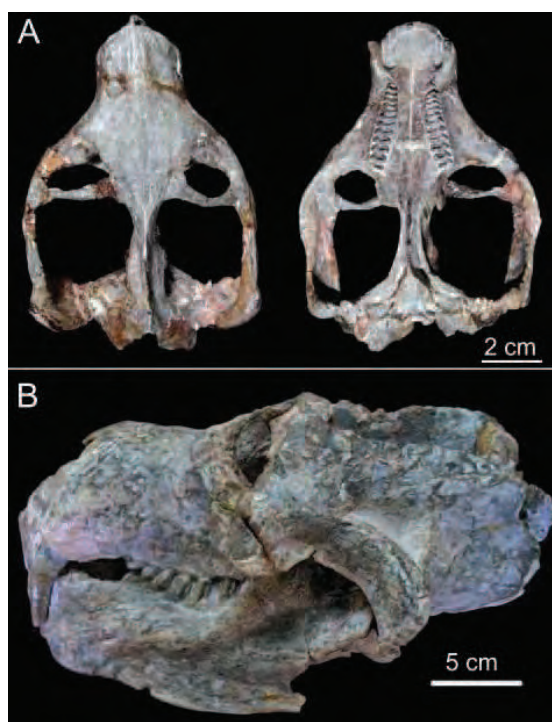


Figura 26. A - Cinodontes herbívoros/onívoros. A - o traversodontídeo *Massetognathus* (UFRGS-PV-0968-T), crânio em vista dorsal e palatal; B - o traversodontídeo *Exaeretodon brasiliensis* (UFRGS-PV-0715-T), crânio e mandíbula em vista lateral (Foto de Luiz F. Lopes)

Traversodontidae constitui a família de “cinodontes” mais diversificada, cujo registro vai do Eo ao Neotriássico (Bonaparte 1963). Os traversodontídeos apresentaram ampla distribuição geográfica, sendo encontrados na África do Sul, norte da África, América do Sul, América do Norte e Rússia (Kemp 2005). De hábito herbívoro/onívoro, os traversodontídeos possuem dentes pós-caninos com padrão gonfodonte, e os caninos inferiores geralmente são reduzidos nas formas mais avançadas. Um diastema separa os incisivos dos pós-caninos. O comprimento do palato ósseo secundário não atinge o nível dos últimos pós-caninos superiores. Apresentam barra pós-orbital e seu arco zigomático é robusto. A articulação crânio-mandibular é formada pelos ossos quadrado e articular e, também, pela articulação acessória entre supra-angular e esquamosal. As formas mais avançadas, como *Exaeretodon* (Bonaparte 1962, Abdala et al. 2002), apresentam o dentário muito desenvolvido, com amplo processo coronoide (Fig. 26B). Os ossos pós-dentários ainda ocupam boa parte da mandíbula. Em termos de esqueleto pós-cranial, nos traversodontídeos mais basais as costelas lombares apresentam amplas placas costais, as quais se tornaram progressivamente mais reduzidas, até desaparecerem nas formas mais avançadas (Hopson e Kitching 1972).

No Rio Grande do Sul, os traversodontídeos são o grupo mais bem representado. Na cenozona de *Dinodontosaurus*, ocorrem *Traversodon stableckeri* (Huene 1936), *Massetognathus ochagaviae* (Barberena 1974), *Luangwa sudamericana* (Abdala e Teixeira 2004) e *Protuberum cabralensis* (Reichel et al. 2009). *Santacruzodon hopsoni* (Abdala e Ribeiro 2003) e *Menadon* sp. (Melo et al. 2009) são provenientes da cenozona de *Santacruzodon*. Na cenozona de *Hyperodapedon* ocorrem *Gomphodontosuchus brasiliensis* (Huene 1928) e *Exaeretodon brasiliensis* (Abdala et al. 2002). A forma mais abundante do Mesotriássico é *Massetognathus* (Fig. 26A), também encontrada na Argentina (Formação Chanãres). Na América do Sul, os últimos traversodontídeos são registrados no início do Neotriássico e são representados por *Exaeretodon*, que também ocorre na Formação Ischigualasto da Argentina.

Chiniquodontidae é um grupo exclusivo do continente sul-americano (Brasil e Argentina) que viveu do Mesotriássico ao início do Neotriássico (Bonaparte 1966). Eram “cinodontes” carnívoros com dentes comprimidos lateralmente (setoriais), com uma cúspide principal recurvada para trás e uma série de cúspides acessórias anteriores e posteriores. Apresentam grandes caninos. Seu crânio exhibe uma barra pós-orbital e o arco zigomático é menos robusto do que o dos traversodontídeos. A feição que diagnostica a família é uma angulação que se forma na parte ventral da base do arco zigomático (Hopson e Barghusen 1986). O dentário é o elemento dominante na mandíbula dos chiniquodontídeos, mas os ossos pós-dentários ainda são de-

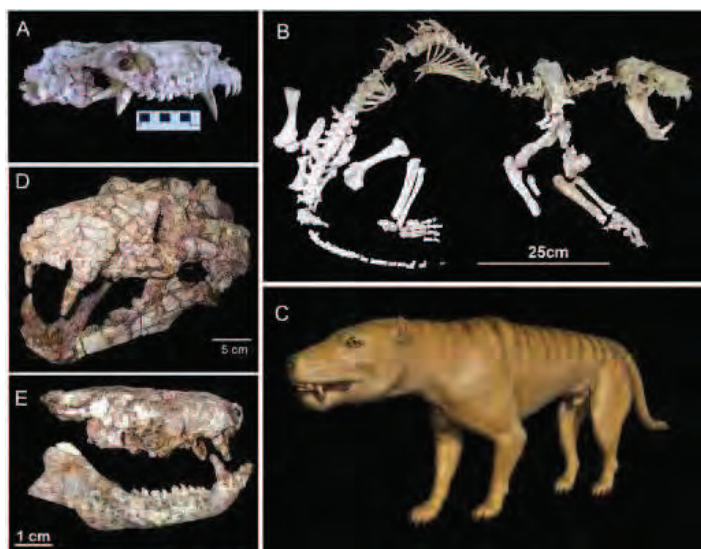


Figura 27. Cinodontes carnívoros. (A) *Trucidocynodon riograndensis* (holótipo UFRGS-PV-1070-T), crânio em vista lateral; (B) *T. riograndensis* (holótipo UFRGS-PV-1070-T) esqueleto completo. (Fotos de Téo V. Oliveira); (C) Reconstituição digital de *T. riograndensis*, de Adolfo Bittencourt; (D) *Chiniquodon theotonicus* (UFRGS-PV-0146-T), crânio em vista lateral; (E) *Prozoostrodon brasiliensis* (UFRGS-PV-0248-T) (Fotos de Luiz F. Lopes)

envolvidos. Além da articulação quadrado-articular, estava presente a articulação acessória supra-angular-esquamosal. A característica mais derivada dos chiniquodontídeos é o longo palato ósseo secundário que se estende além do nível dos últimos pós-caninos superiores.

Os chiniquodontídeos estão representados na cenozona de *Dinodontosaurus* por *Chiniquodon theotonicus* (Huene 1936, Teixeira 1982, Abdala e Giannini 2002), um animal do porte de um cão de médio porte (Fig. 27D). Abdala et al. (2001) mencionaram a presença de *Chiniquodon* sp. na cenozona de *Santacruzodon*.

Trucidocynodon riograndensis (Oliveira et al. 2010), um cinodonte carnívoro da cenozona de *Hyperodapedon*, compartilha com *Ecteninion lunensis* (Martinez et al. 1996), da Formação Ischigualasto, da Argentina, uma série de características. São animais com dentes setoriais cujas bordas são serrilhadas, inclusive nos grandes caninos. As cúspides são voltadas para trás, como nos chiniquodontídeos, entretanto o palato ósseo secundário é curto. O arco zigomático é estreito e a barra pós-orbital está presente. O processo coronoide do dentário é bem desenvolvido e os ossos pós-dentários são reduzidos e posicionados no sulco pós-dentário. O esqueleto pós-craniano de *Trucidocynodon*, praticamente completo e com cerca de 1 m, evidencia uma postura dos membros ereta, à semelhança dos mamíferos e um padrão de locomoção dígitigrado (apoiado nos dedos) para os membros anteriores (Fig. 27A, B, C).

Therioherpetidae forma um grupo de pequenos carnívoros, com caninos inferiores reduzidos e dentes pós-caninos setoriais, cujas raízes são incipientemente bifurcadas, característica derivada. Seu arco zigomático é bastante delgado. A órbita é confluyente com a fe-

nebra temporal, devido à perda da barra pós-orbital. As características diagnósticas da família são baseadas em *Therioherpeton cagnini* (Bonaparte e Barberena 1975), um pequeno cinodonte proveniente do município de Santa Maria (cenozona de *Hyperodapedon*). O pouco que ficou preservado em termos de esqueleto pós-craniano de *Therioherpeton* revela uma grande semelhança com o mamífero basal *Morganucodon* (Bonaparte e Barberena 2001). *Charruodon tetracuspidatus* (Abdala e Ribeiro 2000), também da cenozona de *Hyperodapedon*, apresenta morfologia pós-canina muito semelhante à de *Therioherpeton*, o que justificou sua inclusão na família Therioherpetidae.

Tritheledontidae eram pequenos insetívoros que se assemelhavam, grosso modo, a um camundongo. Estes “cinodontes” avançados compartilham com os mamíferos basais uma série de características derivadas no crânio e na mandíbula, dentre elas: presença de um palato secundário bastante longo, terminando além da fileira dentária superior, arco zigomático delgado e perda da barra pós-orbital. Na mandíbula, o dentário é muito desenvolvido, com um amplo processo coronoide. Na sua porção mais posterior, o dentário apresenta uma projeção que sugere um incipiente contato com o esquamosal. Os ossos pós-dentários são extremamente reduzidos, alojando-se no estreito sulco pós-dentário, como nos primeiros mamíferos. Apresentam os incisivos inferiores procumbentes, sendo o primeiro, hipertrofiado. A morfologia dos pós-caninos é variável entre os diferentes táxons da família, não se assemelhando, em nenhum deles, à dentição “triconodonte” dos primeiros mamíferos. As raízes dos pós-caninos são incipientemente bifurcadas, condição derivada. O esqueleto pós-cranial dos tritheledontídeos assemelha-se bastante ao dos primeiros mamíferos (Gow 2001, Martinelli et al. 2005). Na América do Sul, o registro desta família, que foi apontada por diversos autores como o táxon-irmão dos mamíferos, era restrito à Argentina até alguns anos atrás (*Chalimimia musteloides* Bonaparte, 1980). No Brasil, o primeiro tritheledontídeo descrito foi *Riograndia guaibensis* (Bonaparte et al. 2001) (Fig. 28 A, B); e posteriormente, foi descrito *Irajatherium hernandezii* (Martinelli et al. 2005, Oliveira et al. 2011b), ambos da cenozona de *Riograndia*. Os registros sul-americanos são os mais antigos para esta família, visto que os tritheledontídeos ocorrem somente a partir do Eojurássico, tanto na África do Sul, quanto na América do Norte.

Brasilodontidae é uma família que foi erigida por Bonaparte et al. (2005) e que reúne duas formas de “cinodontes” avançados da cenozona de *Riograndia*: *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis* (Bonaparte et al. 2003) (Fig. 28C, D). Mais recentemente, foi descrito um novo brasilodontídeo, *Minicynodon maieri*, também da mesma cenozona (Bonaparte et al. 2010). Além destes, Bonaparte et al. (2006) apontaram *Protheriodon estudianti*, da cenozona de *Dinodontosaurus*,

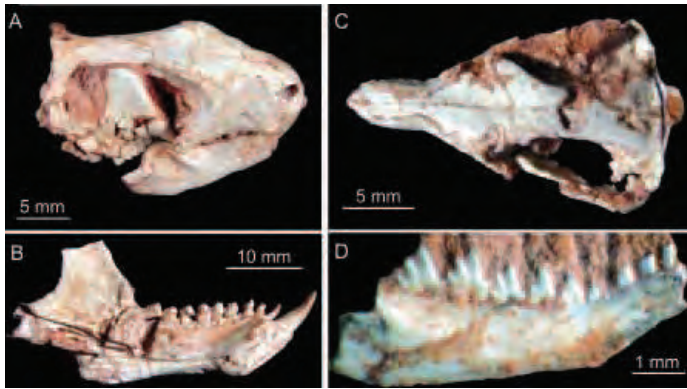


Figura 28. Cinodontes carnívoros/insetívoros. (A) *Riograndia guaibensis* (UFRGS-PV-0596-T), crânio em vista lateral; (B) *R. guaibensis* (UFRGS-PV-0624-T), mandíbula em vista medial; (C) *Brasilitherium riograndensis* (UFRGS-PV-0929-T), crânio em vista dorsal; (D) *B. riograndensis* (UFRGS-PV-0850-T), mandíbula em vista lateral (Fotos de Luiz F. Lopes)

como um possível brasilodontídeo. Os brasilodontídeos compartilham com os mamíferos basais um número de características derivadas maior do que qualquer outro grupo de “cinodontes”. Com base em tais feições derivadas, Bonaparte et al. (2003, 2005) apontaram os brasilodontídeos como o grupo-irmão dos mamíferos. De modo geral, a sua dentição “triconodonte” (Fig. 28D) é muito semelhante à dos mamíferos basais. A raiz dos pós-caninos é incipientemente bifurcada nos adultos e alguns espécimes juvenis de *Brasilitherium* apresentam raízes com os dois ramos individualizados, o que, até então, era considerado exclusivo dos mamíferos. Os reduzidos ossos pós-dentários dos brasilodontídeos alojam-se num estreito sulco pós-dentário, como nos mamíferos basais. O dentário não exibe um processo coronoide tão alto como nos triteledontídeos, assemelhando-se mais ao padrão mandibular dos mamíferos basais, como *Sinoconodon* e *Morganucodon*. A projeção posterior do dentário é mais acentuada que aquela observada nos triteledontídeos e parece formar o início de um côndilo que faz contato com o esquamosal do crânio, configuração esta, mamaliana. Além dessas características, os brasilodontídeos não apresentam barra pós-orbital e o arco zigomático é extremamente delgado. No basicrânio, *Brasilitherium* apresenta um promontório incipiente (alojamento da cóclea – orelha interna), uma feição derivada, compartilhada com os mamíferos e não encontrada em nenhum outro táxon de “cinodontes”. Características dos membros, como úmero e fêmur, também se assemelham ao padrão pós-craniano dos mamíferos.

Até o início dos anos 2000, todos os autores que se ocuparam com a transição “cinodonte”-mamífero concordavam que somente a ampliação do conhecimento sobre os caracteres anatômicos das formas até então descritas tornaria possível o reconhecimento consensual do grupo-irmão dos mamíferos (Crompton e Luo 1993, Luo, 1994). Outra possibilidade seria o surgimento de uma nova hipótese filogenética, que acarretaria uma mudança no corpo conceitual ora estabelecido. Foi exatamente isso o que

aconteceu a partir da descoberta dos diminutos brasilodontídeos da Formação Caturrita (Bonaparte et al. 2003, 2005). Estes materiais, extremamente bem preservados, têm fornecido novos dados sobre os passos anatômicos transformacionais envolvidos na transição “cinodonte”-mamífero. Análises filogenéticas (Bonaparte et al. 2003, 2005; Abdala et al., 2006; Luo, 2007, Oliveira et al. 2010) têm mostrado que os brasilodontídeos compartilham um maior número de características derivadas com os mamíferos do que quaisquer outros táxons de “cinodontes”.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como vimos ao longo deste capítulo, bem antes dos grupos de vertebrados mais conhecidos (como os dinossauros e os mamíferos da animação *Era do Gelo*) terem surgido, os ecossistemas terrestres já estavam bem estabelecidos e abrigavam uma fauna muito diversificada de sinápsidos. Os elementos dessa fauna ocupavam nichos ecológicos (exemplo: predadores de topo, grandes herbívoros) que existem até hoje. É como se, ao longo da história da Terra, o cenário, a trama e os papéis desempenhados fossem mais ou menos os mesmos, e apenas os atores mudassem!

Em relação à presença dos sinápsidos permianos no Brasil, as coletas e estudos ainda estão em estágio inicial, pois quando a quantidade conhecida de táxons é comparada com a de outros depósitos contemporâneos, ela é pouco expressiva. Isso pode ser explicado por vários fatores, entre eles o esforço de coleta, uma vez que expedições de campo visando prospecção de fósseis permianos no Brasil têm sido muito menos frequentes do que aquelas realizadas em outros países. Entretanto, os novos achados ocorridos a partir de 2011, como *Tiarajudens* e *Pampaphoneus*, evidenciam o grande potencial que as rochas permianas brasileiras ainda oferecem em termos de perspectivas de estudo, posto que as faunas da África do Sul e da Rússia, por exemplo, abrigam vários animais que ainda não foram encontrados por aqui. Quem sabe em um futuro próximo teremos um gorgonópsio brasileiro, por exemplo?

No que tange ao Triássico, o registro de terápsidos, principalmente “cinodontes”, tem crescido substancialmente, com diversos novos táxons descritos. Dentre estes, destacam-se os brasilodontídeos do Triássico Superior. Pelo fato de serem considerados o grupo-irmão dos mamíferos, transformaram o sul do Brasil no cenário potencial para a busca da origem destes últimos. Assim, dar continuidade à coleta e prospecção de fósseis de “cinodontes” derivados no Rio Grande do Sul, reveste-se de fundamental importância, visto que o estudo de novos materiais pode trazer contribuições ainda mais significativas para a elucidação dos passos anatômicos envolvidos na origem dos mamíferos.



DIFICULDADES NO ESTUDO BIOESTRATIGRÁFICO DAS FAUNAS DE TETRÁPODES DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO (PERMIANO MÉDIO/SUPERIOR)

ALESSANDRA D. S. BOOS* & CESAR L. SCHULTZ

Laboratório de Paleovertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil, *alessandra.boos@ufrgs.br*, *cesar.schultz@ufrgs.br*

A Formação Rio do Rasto corresponde a um pacote de rochas meso e neopermianas, compreendendo desde o Wordiano até o Changhsingiano. Estende-se pela região sul do Brasil e parte do estado de São Paulo, sendo dividida em dois membros: Serrinha e Morro Pelado (superior). Neste último, foram reconhecidas três Faunas Locais, com base em tetrápodes: Aceguá e São Gabriel, no Rio Grande do Sul, e Serra do Cadeado, no Paraná. Os fósseis registrados nessas localidades incluem: anfíbios temnospôndilos, anomodontes, dinocefálios e pareiassauros. Tentativas de correlacionar estas faunas entre si - dentro da unidade - e com faunas de outros depósitos contemporâneos, têm sido realizadas desde os anos 70, mas esbarram nos seguintes fatores: escassez de afloramentos fossilíferos, grande distância geográfica entre estes afloramentos (tornando difícil determinar se as diferenças na composição das faunas em cada local representam uma variação lateral ou temporal), falta de coletas sistemáticas nesses locais, falta de dados estratigráficos mais detalhados sobre os níveis em que os materiais foram coletados, status taxonômico não resolvido de alguns espécimes e uma aparente baixa diversidade encontrada nas faunas da Formação Rio do Rasto em relação às faunas contemporâneas de outras localidades. Para resolver a questão, devem ser intensificados os esforços de prospecção e coleta de novos materiais nesta unidade, sendo que as novas coletas deverão registrar cuidadosamente os dados referentes à posição de cada achado em cada afloramento. Além disso, é necessária uma revisão taxonômica das ocorrências de tetrápodes desta Formação, de modo a fornecer uma base adequada à realização de estudos bioestratigráficos mais robustos para esta unidade. [* Bolsista CNPq]



Evento	Salão UFRGS 2013: IX SALÃO DE ENSINO
Ano	2013
Local	Porto Alegre - RS
Título	Ensino de paleontologia 2.0: relato de uma experiência no ensino superior
Autores	Alessandra Daniele da Silva Boos MARINA BENTO SOARES
Orientador	CESAR LEANDRO SCHULTZ

Resumo: Nesta contribuição é relatada experiência de uso de TICs (tecnologias de informação e comunicação) na disciplina Paleontologia I (GEO-04001) do Curso de Geologia da UFRGS, contemplada com o Edital UFRGS EaD 16 no primeiro semestre de 2011. A disciplina de quatro créditos, contou com 10 horas de atividades semipresenciais, as quais incluíram utilização de diversas funcionalidades do AVA ROODA e de redes sociais como facebook e twitter. Apesar dos resultados serem satisfatórios, o trabalho desenvolvido nos fez questionar se alunos de graduação de cursos presenciais estão suficientemente capacitados para usufruir dos recursos pedagógicos disponíveis na modalidade EaD.

Introdução

O tempo, o espaço e as relações interpessoais transformaram-se profundamente no mundo virtual nesses últimos anos. Passamos de uma Web em que os usuários passivamente recebiam ou acompanhavam os conteúdos disponíveis, para uma Web 2.0 em que todos são potenciais criadores de conteúdos. Um processo similar se passou com o ensino à distância, que era dominado por conteúdos inteiramente desenvolvidos pelos professores e/ou tutores para conteúdos construídos também pelos e com os alunos, através dos novos recursos fornecidos pelas TICs (Tecnologias de Comunicação e Informação), como as redes sociais, wikis e podcasts.

Nesse âmbito, relatamos uma série de atividades EaD que foram desenvolvidas com uma turma de 19 alunos da disciplina de Paleontologia I (GEO 04001), do curso de Geologia, contemplada pelo edital UFRGS EaD 16 – Fomento para o oferecimento de disciplinas a distância ou disciplinas presenciais com uso das TICs em cursos de graduação presenciais (PROGRAMA UAB/CAPES) – no ano de 2011. O edital previa a utilização de uma pequena parte da carga horária (até 20%) de um curso presencial de graduação para atividades EaD e a participação de um tutor para auxiliar o docente no desenvolvimento e execução dessas atividades.

Devido ao caráter teórico-prático da Paleontologia I, são oferecidas por semestre, duas turmas (A e B), com cerca de 20 vagas cada, visando uma interação mais estreita entre professora e alunos. As atividades EaD foram desenvolvidas ao longo de todo o semestre. A professora produziu a maior parte do material online, disponível no AVA ROODA e a tutora foi responsável por inserir esse conteúdo no AVA, assim como atualizar os perfis da disciplina nas redes sociais.

A principal motivação para produzirmos esse relato de experiência foi a constatação de que há poucos trabalhos sobre EaD no ensino de geociências e por isso, como desenvolvemos a nossa primeira aproximação a essa modalidade de ensino, mesmo sem ter acesso a uma extensa base de informações pedagógicas.

Metodologia

As atividades à distância desenvolvidas na disciplina são apresentadas no quadro abaixo:

Atividades desenvolvidas	TIC
Textos complementares às aulas expositivas	AVA ROODA
Vídeos e notícias complementares às aulas expositivas	Redes sociais (Twitter e Facebook)
Exercícios online	AVA ROODA
Tarefa: os períodos geológicos	Redes sociais (Twitter e Facebook)
Tarefa: notícias sobre paleontologia	Redes sociais (Twitter e Facebook)
Fórum: Tafonomia	AVA ROODA
Monitoria online da tutora	Redes sociais e AVA ROODA

Optou-se pelo uso da plataforma ROODA, porque a professora e a tutora já estavam familiarizadas com a mesma, além de ser o AVA criado pela própria universidade. As seguintes funcionalidades foram disponibilizadas aos alunos: **Aulas, A2, Biblioteca, Fórum, Lista de Discussão e Webfolio**. Todas as aulas do semestre foram inseridas em Aulas, no formato pdf, em ordem crescente. Os textos complementares às aulas, artigos, capítulos de livros e exercícios foram inseridos na Biblioteca. A Lista de Discussão foi habilitada para que os alunos postassem suas dúvidas ao longo do semestre, assim como para a professora e a tutora informarem a turma sobre as atividades que ocorreriam em sala e à distância. O Fórum foi criado para que os alunos pudessem tirar suas dúvidas com a tutora, acerca do exercício de tafonomia, que devia ser feito em momento não presencial. Dois exercícios que estavam disponíveis na Biblioteca foram baixados pelos alunos e depois de respondidos, postados pelos alunos nos seus respectivos Webfolios. Depois de corrigidos, os exercícios foram devolvidos ao Webfolio de cada um. Estes exercícios foram planejados para serem executados fora da sala de aula (substituindo duas aulas presenciais). Em momentos previamente agendados com os alunos, a tutora ficava online no chat do facebook e no “bate-papo” da plataforma ROODA (denominado A2) para orientar os alunos na resolução das tarefas.

Em relação às redes sociais, foi criado um perfil da disciplina no facebook e outro no twitter. Essas duas redes, utilizadas como TICs, serviram como canais de comunicação diários entre alunos, tutora e professora, e como meios de desenvolver atividades extraclasse. A primeira atividade propunha que os alunos criassem frases que servissem como “facilitadores” para lembrar a ordem dos períodos geológicos nas três eras: Paleozoica, Mesozoica e Cenozoica. As frases então eram compartilhadas no perfil da disciplina, no facebook e twitter, de maneira que todos os colegas pudessem ter acesso a elas. A segunda atividade envolvia a seleção de notícias encontradas na internet sobre paleontologia. Além de indicar o link da notícia no perfil da disciplina em uma das redes sociais, o aluno deveria postar um comentário próprio sobre a notícia selecionada. Todas estas atividades foram avaliadas e ocupavam uma porcentagem (20% exercícios presenciais e via ROODA e 10% atividades nas redes sociais) dentro do total da avaliação da disciplina. As atividades em ambiente virtual compreenderam 10 horas/aula (de um total de 60 horas).

Resultados e Discussão

Como forma de avaliar a disciplina e o desenvolvimento dos discentes ao longo do semestre, utilizamos uma versão modificada do instrumento de avaliação sugerido por Bertolin e De Marchi (2010) para disciplinas semipresenciais. O instrumento conta com uma série de proposições sobre as aulas e o envolvimento dos alunos, professora e tutora nas atividades, cujas possíveis respostas são ótimo(a), bom/boa, regular, ruim, péssimo(a). Entretanto, apenas metade da turma participou dessa avaliação, visto que ela ocorreu nas últimas aulas do semestre.

De acordo com o instrumento de avaliação, 78% dos alunos consideraram a infraestrutura do ROODA como boa e 33% dos alunos afirmaram que suas habilidades no uso do ROODA eram péssimas antes da disciplina. Por outro lado, outros 33% disseram que eram ótimos nesse quesito. As respostas do restante da turma se dividiram entre ruim e regular. É preciso acrescentar que esses alunos estavam no segundo semestre do curso e que em apenas uma das aulas oferecemos uma introdução ao uso do ROODA. Dessa forma, parece-nos pertinente que em algum momento do primeiro semestre seja oferecida pela SEAD uma oficina que capacite os alunos a utilizar essa plataforma, já que seu uso é bastante difundido entre os cursos de graduação e mesmo de pós-graduação na UFRGS. Tendo esse cenário em vista, passamos a uma análise das atividades desenvolvidas com o suporte do ROODA e das redes sociais.

Todos os alunos acessaram as funcionalidades Aulas e Bibliotecas, ainda que com frequências bastante distintas (desde 1 até 56 acessos no total, por cada aluno). As atividades desenvolvidas no Webfolio foram completadas pela maioria dos alunos (exceto quatro). Em relação a esta funcionalidade, parece-nos vantajosa a possibilidade de poder acessar a qualquer momento, inclusive depois do término da disciplina, os trabalhos ali inseridos. O chat disponível no ROODA, como o próprio nome sugere, permite apenas a interação de dois participantes de cada vez e foi utilizado algumas vezes para interação entre tutora e alunos. Não temos dados sobre a interação entre alunos através dessa ferramenta. A Lista de Discussão foi utilizada durante o semestre pela professora e pela tutora para os principais avisos referentes a datas de aulas, avaliações e entrega de trabalhos, visto que as mensagens ali postadas podem ser visualizadas diretamente no e-mail cadastrado pelo participante. Alguns alunos utilizaram esse meio para tirar dúvidas em relação a esses temas supracitados. A única funcionalidade que parece ter sido “rejeitada” pelos alunos foi o Fórum. Nenhum dos alunos postou dúvidas, sugestões ou outros comentários acerca do exercício de tafonomia, para o qual o fórum foi criado. Apesar da ausência de participações nessa atividade, quando utilizamos a ferramenta interRooda para verificar o número de acessos a esta área da plataforma, notamos que o fórum foi acessado por praticamente todos os alunos, exceto dois. Entendemos que os alunos sentiram-se confortáveis em trocar informações/sanar dúvidas particularmente com a tutora via chat, como comentado acima, mas não a expor essas dúvidas ao grande grupo.

Em relação às redes sociais, no início da disciplina sondamos os alunos para saber se utilizavam essas redes, sendo que 84% deles afirmaram que sim, sendo o facebook a mais utilizada e em seguida, o twitter. Entretanto, é possível que não tenhamos realizado a sondagem mais importante: saber se os próprios alunos concordavam ou não com a utilização do facebook na disciplina. Comentamos isso, pois em várias oportunidades percebemos que os alunos estavam online nesta rede social, postavam todos os dias nos seus perfis pessoais, mas pareciam ignorar o da disciplina. Eles também quase não “curtiam” e muito menos comentavam os posts do perfil da disciplina. Teríamos subexplorado o facebook? Patrício e Gonçalves (2010), por exemplo, listam uma grande quantidade de aplicativos e ferramentas do facebook com potencial utilidade educativa, e destas, exploramos as mais “evidentes” como o compartilhamento de vídeos e imagens.

Em duas ocasiões, os alunos precisavam recorrer às redes sociais para completar atividades, como a dos períodos geológicos e a das notícias de paleontologia. A primeira atividade foi realizada por metade da turma, enquanto a segunda motivou um número maior de participantes. No início do semestre, a ideia de uma disciplina com perfil no facebook parecia despertar interesse, gerando inclusive fenômenos paralelos: pessoas que não estavam matriculadas na disciplina queriam adicionar o perfil. Decidimos restringir o acesso ao perfil apenas aos participantes da Paleontologia I, mas sem ignorar as demandas das demais pessoas interessadas nesse tema,

criamos um grupo de discussão no facebook para atendê-las. O grupo, Paleonto UFRGS, existe até hoje e ainda recebe semanalmente solicitações de membros.

Teriam os alunos a necessidade de acessar uma ferramenta, rede social etc. com o nome da universidade para terem a sensação de que estão desenvolvendo uma atividade acadêmica? Seria o facebook visto apenas como um espaço de lazer e integrante da vida pessoal dos alunos? Teriam sido considerados desinteressantes os conteúdos disponibilizados no facebook da disciplina? Estas questões infelizmente ficaram em aberto, pois o instrumento escolhido para avaliar a disciplina pelos alunos não contemplava esses questionamentos.

Considerações finais

A utilização de atividades EaD em disciplinas presenciais da graduação pode contribuir para uma flexibilização do tempo e espaço nessas aulas, mas também para tornar os alunos mais ativos e autônomos no processo de construção de conhecimentos. Entretanto, na nossa experiência, observamos que justamente nas atividades em que os alunos deveriam ser produtores de conteúdo (períodos geológicos e notícias), o número de participantes foi menor que nas atividades em que eles baixavam conteúdos previamente desenvolvidos pela professora e/ou tutora. Apesar dos nossos esforços em promover uma capacitação básica para o uso do AVA ROODA, acreditamos que seria necessário prover mais condições para esses alunos de cursos presenciais poderem utilizar com confiança recursos de EaD. Mesmo nós, contempladas num edital EaD, não possuíamos uma sólida experiência com as TICs, e talvez por esse motivo, tenhamos subutilizado alguns recursos pedagógicos.

Levando em consideração a situação que vivenciamos como professora e tutora e as condições dos alunos, acreditamos que capacitações ao longo do semestre deveriam ser ofertadas para os estudantes. Além disso, é vital que o ROODA continue a ser atualizado para corrigir eventuais *bugs* e para tornar esta interface cada vez mais amigável aos seus usuários.

Referências

BERTOLIN, J. C. G; DE MARCHI, A. C. B. Instrumentos para avaliar disciplinas da modalidade semipresencial: uma proposta baseada em sistemas de indicadores. **Avaliação: Revista da Avaliação da Educação Superior**, Sorocaba, v. 15, n. 3, p. 131-146, 2010.

PATRÍCIO, M. R.; GONÇALVES, V. Facebook: rede social educativa? In: ENCONTRO INTERNACIONAL TIC E EDUCAÇÃO, 1., 2010, Lisboa. **Actas do I Encontro Internacional de TIC e Educação**. Lisboa: Universidade de Lisboa, Instituto de Educação, 2010 p. 593-598.



As condições do dizível: um exame sociológico das estratégias do campo jornalístico sobre a paleontologia

Tiago Ribeiro SANTOS ¹

Alessandra BOOS ²

Este capítulo procura apreender e examinar estratégias operadas por agentes jornalísticos em reportagens sobre assuntos inscritos nos domínios da paleontologia. Compreende-se que os agentes do campo jornalístico, considerando a posição que ocupam, são inclinados a inculcar saberes científicos por meio de estratégias adequadas ao campo jornalístico e, a partir delas, disseminar e reproduzir ou produzir valores que são ou serão compartilhados pelo público em geral.

O circuito teórico percorrido pelo trabalho é de ordem sociológica, tendo como ênfase a apreensão do senso prático atribuído à atividade jornalística pelos agentes desse campo. Para tanto, foram utilizados como material empírico dois mensários de ampla distribuição nacional. O que se pretende com esta pesquisa é apreender e examinar estratégias acionadas por agentes do campo jornalístico a respeito de reportagens de cunho paleontológico. O material submetido à análise são reportagens publicadas nas revistas *Superinteressante* e *Galileu* durante o período de janeiro de 2007 a dezembro de 2010. A escolha de ambos os mensários se deve às posições dominantes em que ocupam no mercado editorial e que, sendo dominantes, têm voltados para si uma série de reconhecimentos públicos

¹ Jornalista. Doutorando em Educação na Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC). Contato: tiago.ribeiro@live.com

² Doutoranda em Geociências na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Contato: aleboos@gmail.com



convertidos em prestígio e autoridade. O que, com efeito, confere aos mensários um elevado grau de poder simbólico, isto é, a capacidade “de fazer ver e fazer crer” (BOURDIEU, 2005a, p.14) naquilo que figura em suas publicações. Não menos decisivo para a escolha desses mensários, é considerado o fato de ambos apresentarem linhas editoriais semelhantemente destinadas, entre outras coisas, à publicação de assuntos de ordem científica.

O recorte temático dado aos assuntos paleontológicos se deve, sobretudo, ao pressuposto da elevada autonomia do campo da paleontologia³. Ou seja, cujos saberes raramente podem se tornar inteligíveis por aqueles que não dispõem de conhecimentos paleontologicamente específicos para decodificá-los. Contudo, dada a especificidade da atividade jornalística que, não raramente, impõe a si a necessidade de atingir um público paleontologicamente leigo, os agentes do campo jornalístico dispõem de estratégias possibilitadas *no e pelo* campo jornalístico para tornar seus discursos possíveis, inculcando saberes paleontológicos por meios legitimadamente jornalísticos.



1 SENSO PRÁTICO E AUTOCENSURA JORNALÍSTICA

Este item tem como objetivo apresentar a postura epistemológica adotada na construção do objeto de estudo e sua problemática, isto é, a formulação dos “principais pontos de referência teóricos da investigação: a pergunta que estrutura finalmente o trabalho, os conceitos e as idéias (*sic*) gerais que inspirarão a análise” (CAMPENHOUDT; QUIVY, 1992, p.90). Daí por diante, investe-se a respeito de noções como campo jornalístico, censura, *habitus* e estratégia que, como elementos que constituem um quadro teórico, impõem direções e limites à apreciação do objeto de estudo. Apoiado nesses conceitos, ainda se procura elucidar algumas condições que tornam o discurso jornalístico possível.⁴

³ Por ser um campo que se utiliza de conhecimentos e ferramentas tanto da biologia quanto da geologia, é difícil traçar uma história da paleontologia totalmente separada dessas duas ciências. Para uma leitura sobre o desenvolvimento histórico da paleontologia, recomenda-se o artigo de J. Marvin Weller (1960). Sobre o *status* da paleontologia como ciência, ver Weller (1965).

⁴ É preciso levar em conta que as produções jornalísticas estão submetidas a demandas externas, sobretudo, a do mercado que exerce pressões. Frente a isto, o relativo sucesso dos



Fundamentalmente, o campo jornalístico é um espaço social onde se localizam agentes, isto é, jornalistas, editores, diagramadores, ilustradores etc. que engendram uma estrutura de relações objetivas movidas por interesses próprios do campo. Assim sendo, não se pode considerar o campo jornalístico um espaço onde os agentes “agem de maneira disparatada” (BOURDIEU, 2005b, p.138), ou seja, sem pretextos para estarem e atuarem no campo engajados em se apropriar de bens simbólicos tais como o “furo”, a notícia “em primeira mão”, a “entrevista exclusiva”, a “melhor capa” etc. Deste modo, predispostos a reconhecerem esses bens como fatos importantes de suas atividades, os agentes jornalísticos atuam dentro de um espaço de possibilidades que fornece os meios para serem alcançados tais bens que, correlativamente, fundamentam as condições de funcionamento do próprio campo⁵.

A relativa autonomia do campo jornalístico, que é capaz de arbitrar sobre os conteúdos que merecem ou não ter um espaço consagrado em suas publicações, pode ser enunciada como relativa porque depende, sobretudo, da captação de assuntos originados fora do espaço jornalístico. Os assuntos de ordem econômica, política, científica, artística etc., ao serem apreciados pelos agentes jornalísticos como “relevantes”, implicam sobre estes a necessidade de operarem estratégias para converterem ao campo jornalístico esses assuntos que são exteriores à atividade. Operar uma estratégia no campo jornalístico, nesse caso, significa tornar possível uma ação por meio das próprias condições que o campo jornalístico dispõe, entre elas, a de se utilizar da linguagem, do ponto de vista e do “faro” jornalístico sobre o assunto em questão.

A estratégia é “produto do senso prático” (BOURDIEU, 1990, p.81) adquirido pelo agente em um determinado campo. Para o agente, deter o senso prático significa deter as conformidades do jogo neste campo, ou seja, ser capaz de reconhecer regularidades inerentes ao jogo e que, por serem regularidades,

agentes envolvidos no campo jornalístico está fortemente determinado por uma adesão do público à qual a produção jornalística se destina, podendo ser revertida em índices de audiência (ou no caso dos mensários, o número de tiragem de exemplares) que legitimam o sucesso jornalístico. As disposições socialmente construídas que permitem a adesão do público à atividade jornalística não serão exploradas neste texto, ficando ao encargo de outras pesquisas.

⁵ Para melhor detalhamento a propósito do conceito de campo, sugere-se a leitura do texto “Algumas propriedades gerais do campo” publicado no livro “Questões de Sociologia”, de Pierre Bourdieu (1983a).



permitem jogá-lo. Independentemente dos meios em que atuam, seja em posições opostas ou não, os jornalistas “lêem-se, se ouvem e se olham muito entre eles” (CHAMPANGNE, 1998, p.64), o que contribui em um processo de retroalimentação do senso prático jornalisticamente reconhecido. Inerente à possibilidade de o agente operar estratégias no campo jornalístico, há a questão do *habitus* que se impõe como uma mediação entre a estrutura das possibilidades objetivas que o campo jornalístico dispõe para realizá-las e as disposições subjetivas adquiridas pelo agente jornalístico ao longo de sua trajetória. Em outras palavras:

Os condicionamentos associados a uma classe particular de condições de existência produzem *habitus*, sistemas de *disposições* duráveis e transponíveis, estruturas estruturadas predispostas a funcionar como estruturas estruturantes, ou seja, como princípios geradores e organizadores de práticas de representações que podem ser objetivamente adaptadas ao seu objetivo sem supor a intenção consciente de fins e o domínio expresso das operações necessárias para alcançá-los, objetivamente “reguladas” e “regulares” sem em nada ser o produto da obediência a algumas regras e, sendo tudo isso, coletivamente orquestradas sem ser o produto da ação organizadora de um maestro. (BOURDIEU, 2009, p.87).

O *habitus*, funcionando como uns “óculos” que determinam “o que se vê e o que não se vê” (BOURDIEU, 1997, p.25), isto é, a ótica jornalística, produz, com efeito, um ato de produção ajustados às exigências objetivas pré-determinadas, entre elas, às expectativas de seus pares e ao gosto de seu público. Em suma, um discurso ajustado às condições que o campo fornece para que o discurso se torne dizível. Assim sendo, o ajustamento de um discurso não pode ser analisado senão levando em consideração o tipo de censura que compõe cada campo. Levando isto em conta, compreende-se a partir de Bourdieu (1983b) que:

[...] toda expressão é um ajustamento entre um interesse expressivo e uma censura constituída pela estrutura do campo em que ocorre esta expressão, e este ajustamento é o produto de um trabalho de eufemização podendo chegar até ao silêncio, limite do discurso censurado. Esse trabalho de eufemização leva a produzir algo que é um acordo de compromisso, uma combinação do que era para ser dito, que tinha como objetivo ser dito, e do que poderia ser dito dada a estrutura constitutiva de um certo campo. Dito de outra maneira, o dizível num certo campo é o resultado daquilo que se poderia chamar de “dar forma”: falar é dar formas. Com isso eu quero dizer que o discurso deve suas propriedades mais específicas, suas propriedades de forma, e não apenas o seu conteúdo, às condições que determinam o campo de recepção onde esta coisa a dizer será ouvida. (BOURDIEU, 1983b, p.108).



Por sua vez, a existência de uma censura implicitamente ativa no campo jornalístico contribui na produção do *habitus* jornalístico. Deste modo, pode-se falar que, ao ter incorporado a censura que o campo tacitamente impõe, o agente jornalístico detém uma autocensura que orienta suas estratégias no campo, sabendo razoavelmente, como efeito da autocensura incorporada, o que se pode dizer e como se pode dizer o que se pode dizer sobre o que o campo jornalístico o autoriza a dizer. É por meio de autocensura incorporada, portanto, que é possível pensar sobre as formalidades que orientam a forma do discurso jornalístico. Isto não significa cerrar o espaço de ações criativamente jornalísticas. No sentido contrário, a incorporação do *habitus* jornalístico fornece ao agente a possibilidade de improvisos, ações rápidas, com uma economia de raciocínio. Dito de outra forma, a incorporação do *habitus* jornalístico fundamenta o domínio do senso prático da atividade jornalística que, por sua vez, orienta as estratégias do agente no campo. Por fim, levando isto em conta, questiona-se: como o jornalista atua no campo quando se dispõe a falar de paleontologia, este campo científico relativamente autônomo? Esta é a indagação que atravessa a presente análise.

2 UMA QUESTÃO DE ESPAÇO

É preciso considerar, a título de princípios, que os capitais específicos que dão condições aos jornalistas tornarem a paleontologia dizível no campo jornalístico são razoavelmente raros. Dito de outra forma, os conhecimentos que tornam a paleontologia dizível estão sob monopólio dos agentes não do campo jornalístico, mas, de outro campo: o paleontológico. Assim sendo, ao contrário de temas como educação, que estão inscritos nos discursos cotidianos e, por serem familiares, suscitam produções jornalísticas tratadas com pré-noções (PEREIRA; ANDRADE, 2005), supõe-se que a publicação de assuntos paleontológicos faz exigir do agente jornalístico estreito ajustamentos às produções engendradas especificamente no campo paleontológico.

Deste modo, em se tratando de publicações intimamente ligadas ao universo paleontológico, isto é, novos fósseis trazidos à luz, divulgação de resultados de análises e problematizações científicas, observa-se que os agentes se ancoram,



sobretudo, no campo científico, implicando como fonte e legitimidade o que é dito. É o que se pode ver em: “Cientistas da Universidade do Novo México produziram [...]”⁶; “Pesquisadores da Universidade de La Rioja, na Espanha, descobriram [...]”⁷; “A revista *Science* divulgou [...]”⁸. O mesmo pode ser observado na nota a seguir:

O grupo de geociências da Universidade de Newcastle **descobriu** uma bactéria que está hibernando há 100 milhões de anos. O micro-organismo (que normalmente vive num calor de 50° C) estava em uma ilha congelada na Noruega. E concluíram: a bactéria está há milhões de anos esperando o clima esquentar.⁹ [grifo dos autores].

O Quadro 1, a seguir, resume o material analisado na presente pesquisa:

Superinteressante	Edições: 235 (janeiro de 2007) a 285 (dezembro de 2010). Quatro edições especiais, dos meses de dezembro de 2007, 2008, 2009 e 2010.
	Total de edições: 52
	Total de matérias: 32
	Tipos: Publicidades, Matérias assinadas e não assinadas, cartas.
Galileu	Edições: 186 (janeiro de 2007) a 233 (dezembro de 2010). Nenhuma edição especial.
	Total de edições: 48
	Total de matérias: 54
	Tipos: Publicidades, Matérias assinadas e não assinadas, cartas.

QUADRO 1 – Material utilizado nas análises do presente estudo.

Fonte: Os Autores, 2014.

Daí segue-se que, ao ocuparem espaços reduzidos nos mensários, notadamente a título de rápidas notas e raramente dispondo de imagens (semelhante à transcrição acima), tais publicações estão localizadas em seções previamente determinadas, isto é, seções cuja publicação se ajusta mais ou menos às necessidades do espaço disponível nesses casos. Com efeito, dados esses limites característicos do campo jornalístico, tais publicações dificilmente podem ser relacionadas ao universo de outros saberes paleontológicos, limitando-se à qualidade de “uma descoberta”, de um “achado”, independente da rede de

⁶ *Galileu*, 228, julho 2010, p. 98.

⁷ *Galileu*, 217, agosto 2009, p. 106.

⁸ *Galileu*, 219, outubro 2009, p. 98.

⁹ “Encontrado Matusalém”, *Superinteressante*, 284, novembro 2010, p. 21.



relações em que esta “descoberta” se situa bem como as condições técnicas e simbólicas que fundamentam “a descoberta”.¹⁰

As sinalizações do espaço onde aparecem os assuntos paleontológicos permitem pensar a configuração da forma empregada nesses espaços em relação à especificidade desses assuntos. Deste modo, tomando como mote a ausência de imagens (não por via de regra), é preciso considerar que os fósseis, aos olhos de não-especialistas, podem facilmente ser objeto de certo desprezo, a começar por sua aparência que pode ser representada como “mero pedaço de rocha” que dificilmente pode ser reconhecida como “interessante” por aquele que não detém instrumentos capazes de decodificar o fóssil enquanto objeto científico. Com efeito, a raridade dos instrumentos para decodificar a imagem de um fóssil fornece razoáveis condições para que suas imagens sejam, como resultado, afugentadas do universo desses mensários¹¹.

Com acréscimo, esses espaços disponíveis nos mensários aos quais as publicações de paleontologia se ajustam são comumente consagrados à produção dos “fatos-ônibus”. São fatos “que não envolvem disputa, que não dividem, que formam consenso” (BOURDIEU, 1997, p.23). Em suma, notícias que distraem e que, no caso da paleontologia, como um universo razoavelmente não-familiar aos agentes jornalísticos, são produzidas a título de “novidade”, de “coisas surgidas recentemente”. Deste modo, as publicações tendem a representar um sentido de descoberta mais por meio do “acaso” que propriamente da pesquisa, mantendo veladas as lutas travadas no espaço científico. É o que pode se observar na reportagem “O pai da criança”, inteiramente transcrita abaixo:

O paleontólogo Michael J. Ryan, curador do Museu de História Natural de Cleveland, exhibe o crânio de uma nova espécie de dinossauro, o *Albertaceratops nesmoi*. O bicho, de quase uma tonelada e chifres do

¹⁰ Dito de outra forma quer dizer que são veladas as condições de acesso à “descoberta”, isto é, o tempo destinado à pesquisa, o grupo de agentes envolvidos, a tecnologia empregada, as dificuldades na captação de recursos financeiros etc.

¹¹ À guisa de informação, além das publicações já referenciadas, podem ser identificadas as seguintes reportagens diretamente ligadas à paleontologia que, ocupando um espaço relativamente restrito, não dispõem de imagens: “Adão Chinês?” (*Galileu*, 198, janeiro 2008, p.30); “+35 segundos sobre um ancestral trapalhão” (*Galileu*, 226, maio 2010, 98); “Homem usou arma contra os neandertais” (*Superinteressante*, 269, setembro 2009, p.23); “180 segundos de sabedoria” (*Galileu*, 220, novembro 2009, p.98); “180 segundos” (*Galileu*, 227, junho 2010, p.98).



tamanho de braços humanos, foi batizado em homenagem à cidade de Alberta, Canadá, onde Ryan **o achou** quase intacto.¹² [grifo dos autores].

Essas estratégias operadas no campo jornalístico, que orientam a paleontologia a figurar nos mensários preservando as características já apresentadas, não podem ser pensadas como produtos de ações racionais ou irracionais dos agentes que estão em jogo. Em outro sentido, as estratégias operadas no campo são produtos de um espaço de possibilidades disponíveis ao agente jornalístico, tornando sua ação efetiva de acordo com seus interesses no e do campo. Deste modo, o senso prático atribuído à atividade jornalística implica a condição de os agentes jornalísticos perceberem e apreciarem temas paleontológicos do ponto de vista jornalístico. Dito de outra forma, mediados pelo senso prático, os agentes do campo jornalístico são capazes de formular juízos ao perceber e apreciar (ou depreciar ou desconsiderar) a paleontologia, fazendo crer que o espaço a qual lhe é reservada nos mensários pode dizer o que se pretende dizer sob a condição do que se é capaz de dizer.

2.1 As forças impelentes

Dependentes de condições e interesses econômicos mais ou menos diferentes, isto é, com metas de vendagens concordantes com a posição em que ocupam, os mensários tendem a atribuir, por meio de seus agentes, estratégias de preservação de suas posições. Pode-se falar sobre isso tendo como referência as publicações a respeito de dinossauros que, fortemente consagrados *na e por meio da* indústria cinematográfica, ocupam um lugar privilegiado nos mensários. Como se pode ver mais modeladamente, o sentido de conservação de suas estratégias pode ser conferido no uso de uma mesma imagem, de uma mesma ordem cinematográfica, para representar publicações de enfoques distintos. É o que se pode observar na reportagem sobre o DNA para a clonagem de uma determinada espécie de

¹² *Revista Galileu*, 189, abril 2007, p.16.



dinossauro¹³ e a divulgação de uma caixa de DVDs especiais do filme Parque dos Dinossauros¹⁴.

O uso de uma mesma imagem pode estar submetido às razões mais variáveis possíveis. Em suma, desde as condições econômicas, dadas as condições dos jornalistas terem de se ajustar as imagens de “divulgação” concedidas ao uso, bem como o uso da “melhor” imagem que, de acordo com seus “óculos”, são capazes de arbitrá-la como tal. Os esquemas de pensamentos jornalísticos fazem introduzir, em pequenas amostras, uma amostra de sentido unitário, assim, o que é reconhecido como dinossauro. O teor de agressividade, acentuado pelos dentes pontiagudos quase sempre à mostra, reproduzem e perpetuam um tipo de senso comum em que os dinossauros repousam, relacionando eles ao medo e ao perigo.

As consagrações cinematográficas que levam os dinossauros a figurarem nos mensários, bem como a reproduzirem o que é cinematograficamente conhecido e reconhecido, são uma entre outras forças impelentes. As mesmas incitações podem ser conferidas por meio da divulgação de brinquedos. Contudo, brinquedos que, para serem adequados ao espaço em que os mensários dispõem para eles, dependem de uma adesão dos agentes jornalísticos às características desses produtos. Ocasão esta em que o *habitus* jornalístico, que orienta os jornalistas a se interessarem pelo excepcional, contudo, “pelo que é excepcional *para eles*” (BOURDIEU, 1997, p.26), se impõe ao configurar os brinquedos além de meros brinquedos, como objetos excepcionalmente curiosos e, por isso, capazes de serem aderidos à suas publicações. “Pleo, um robô de estimação que não tem nada de paleozóico”¹⁵ é o modelo exemplar do efeito de homogeneidade cujos assuntos, embora diversos, são apresentados por meio dos mesmos “óculos”. É o caso da reaparição de Pleo¹⁶, anos depois, preservando foto idêntica a que figura no mensário anterior.

¹³ “Será possível ressuscitar os dinossauros?”, *Superinteressante*, 249, fevereiro 2008, p.30.

¹⁴ “O duelo do mês”, *Superinteressante*, 238, abril 2007, p.110. A caixa de DVDs anunciadas nessa publicação reaparece, duas edições depois, como uma promoção incitando a seus leitores o acesso ao site do mensário para concorrer à caixa como brinde (“*Super Promoção*”, *Superinteressante*, 240, junho 2007, p.17).

¹⁵ “Só falta fazer xixi”, *Revista Superinteressante*, 242, agosto 2007, p.96.

¹⁶ Pleo ainda aparecerá, dentro do período analisado, uma terceira vez: “O futuro melhor amigo do homem”, *Galileu*, 224, março 2010, p.47.



Um dos macetes usados pela equipe de Derek para aproximar as pessoas foi basear o Pleo em um animal já extinto. Depois de estudar o comportamento de cães e gatos, eles descobriram que nunca fariam um animal tão bom: “Mas ninguém nunca viu um dinossauro nem sabe como ele deve agir. Não vamos receber reclamações dizendo que o dinossauro nunca teria certo comportamento”¹⁷.

As publicações a respeito de Pleo, que têm transformadas para si um sentido extraordinário – que para outros públicos poderia ser banal – exemplarmente, rompem o sentido de publicações possivelmente ordinárias, estabelecendo assim uma cisão entre o que é e o que não é de interesse jornalístico. Com efeito, pode-se também, por meio de pequenas expressões, fabricar o sentido extraordinário apoiando-se em termos como “panela [banda] jurássica”¹⁸ e “dinossauros do rock”¹⁹, ambos atribuídos a produtos da indústria musical. Estas expressões, carregadas de um sentido histórico, tendem a tornar desnecessárias certas especificidades temporais mais objetivas uma vez que suas próprias expressões demarcam um tempo inquestionável, ainda que metaforicamente. Contudo, o que não impede de fazer aparecer *chamados à ordem* que, disputando a arbitrariedade do tempo imposto pelos agentes jornalísticos, engendram entre leitor e jornalista um duelo de forças baseados em atributos, mais precisamente, subjetivos que objetivos. É o que se pode ver nesta nota, em que o leitor reivindica a respeito das atribuições:

Na reportagem “200 motivos que tornam a vida hoje melhor do que qualquer outra época”, página 58 da edição 200, não concordo que Madonna e Bruce Springsteen possam ser considerados dinossauros do rock e do pop, ao lado de outros mencionados na lista, aqueles sim fazendo jus à inclusão na relação.²⁰

Reconhecendo tacitamente que vale a pena discutir quem são os “dinossauros do rock”, a cumplicidade que o público manifesta a respeito das publicações jornalísticas, por excelência, por meio da seção de cartas, confere aos mensários a certificação de serem lidos, percebidos e apreciados. Como elementos simbolicamente reconhecidos pelo campo jornalístico, as cartas podem ser consideradas como vantagens ou desvantagens (dependendo da aceitação positiva ou negativa do público) adquiridas nas disputas entre os agentes do campo

¹⁷ “Vontade própria”, *Galileu*, 207, outubro 2008, p.79.

¹⁸ “...Conferir se panela”, *Galileu*, 226, maio 2010, p.89.

¹⁹ “Jurassic Park”, *Galileu*, março 2008, p.58.

²⁰ “Dinossauros?”, *Galileu*, 202, maio 2008, p.9.

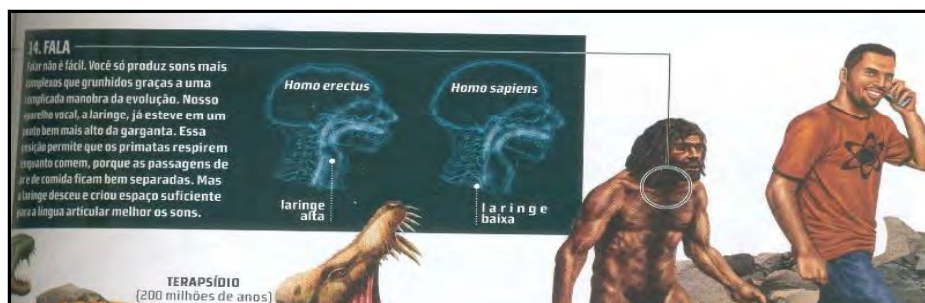


jornalístico que, por meio das cartas, obtêm as medidas dos assuntos mais comentados. Com efeito, deixando mais claramente o que é de interesse do público e, conseqüentemente, também dos agentes jornalísticos.

O interesse jornalístico, contudo, é produto da trajetória dos agentes no campo jornalístico, isto é, que incorporam na forma de um *habitus* os valores que orientam suas ações no campo. “Interesse é ‘estar em’, participar, admitir, portanto, que o jogo merece ser jogado e que os alvos engendrados no e pelo fato de jogar merecem ser perseguidos; é reconhecer o jogo e reconhecer os alvos.” (BOURDIEU, 2005b, p. 139). As forças de ordem cinematográficas, da indústria de brinquedos e musical, podem ser pensadas como partes integrantes da produção do interesse jornalístico. Compreende-se que tais forças inculcam valores sobre os agentes cuja adesão a estes valores só pode ser dada por meio de um reconhecimento às leis imanentes da maneira de ser, pensar e agir jornalisticamente.

2.2 Operando os opostos

Orientados por princípios constitutivos do e no campo, os agentes jornalísticos são inclinados – sobretudo pelo “fardo” de formar a opinião a pública – a dividir e arbitrar. Com efeito, esta condição torna os agentes do campo jornalístico sujeitos à produção de dicotomias, cindindo os objetos que são alvos de seu discurso por meio de esquemas tais quais, por exemplo, ruim/bom, delicado/grosso, lento/veloz. Deste modo, a produção das dicotomias pode ser configurada de modo eufemizado, isto é, nem sempre perceptível, como é o caso das linguagens que extrapolam a linguagem textual, estando as dicotomias embutidas na linguagem figurativa. A reprodução abaixo identifica essa questão:



Fonte: *Superinteressante*, 257, outubro 2008, p.105.



Preservando o esquema agressivo/dócil, arcaico/tecnológico, atrás/na frente etc., como se observa, a construção da linearidade do tempo que representa a evolução humana, que é mensurada por dezenas de milhares de anos, implica uma série de oposições entre os seus representantes. Tal e qual o *Homo sapiens* que fala ao telefone, sorri e tem os olhos voltados a alguém que o vê (o leitor), em oposição ao seu ancestral, com pedra empunhada, lábios entrefechados, os olhos cerrados e, por isso, indiferentes a quem os veem, essas configurações conservam as diferenças que alimentam o jogo de oposições do discurso jornalístico.

O mesmo jogo de oposições pode ser tomado como base na nota da “Retrospectiva Galileu 2007”: “Canibal? Falante? Culto? Estudos mostraram um homem de Neanderthal mais humano.”²¹ Deste modo, estão também em questão no jogo das oposições jornalísticas os juízos que produzem a concepção de Homem. Além da expressão “mais humano” da reportagem anterior, é o que se pode observar também na expressão “o homem virou gente”, na nota abaixo:

Nossa história tem dois capítulos. No 1º, ele surgiu com a nossa aparência há 200 mil anos. Mas só no 2º, que começou entre 50 mil e 80 mil anos atrás, o homem virou gente. E se tornou um megaprodutor de arte e tecnologia que arrasou a concorrência.²²

Esses princípios dicotômicos, funcionando como esquemas de visão e de divisão do ponto de vista jornalístico, com efeito, fazem os objetos inscritos nos domínios da paleontologia se relacionar com oposições determinadas pelos juízos jornalísticos, preservando as referências do campo. É o caso em que o “homem pré-histórico” aparece como referencial para a reportagem “Brilhante ou opaco? Os altos e baixos do mês do apagão”: “No dia 10 de novembro 18 estados do Brasil e parte do Paraguai apagaram. E aí você pensa em Steve Jobs, Bill Gates e na nata cerebral da tecnologia. E aí você pensa no homem das cavernas raspando pedra para fazer fogo...”.²³

Neste caso, O “homem das cavernas”, inscrito no jogo de oposições do senso comum em relação àquilo que é primitivo, obscuro, ultrapassado etc., como

²¹ *Galileu*, 197, dezembro 2007, p. 20.

²² “Os outros”, *Superinteressante*, 235, janeiro 2007, p. 73.

²³ *Galileu*, 221, dezembro 2009, p. 37.



se lê acima, é inclinado a participar de contextos deslocados de sua origem. Dito em outras palavras, nesse caso, dentro do esquema arcaico/tecnológico, o “homem das cavernas” está sujeito a comparações e representações que implicam desvalorizações a respeito da relação em que ele se inscreve.

Estando os objetos da paleontologia sujeitos a representações produzidas fora dos domínios de seu campo científico, entre elas, as representações produzidas a partir do ponto de vista religioso, o campo jornalístico adere à velha fórmula evolucionismo/criacionismo, situando os assuntos paleontológicos dentro de polêmicas mais ou menos eternas. É o que se pode observar na reportagem “Acredite se quiser”²⁴, onde dinossauros e hominídeos se transformam em móveis de disputa pela imposição arbitrária de um ponto de vista legítimo.

Enquanto chega ao Brasil a mostra “Darwin – A descoberta do Homem e a Revolucionária Teoria que Mudou o Mundo”, o primeiro museu criacionista abre as portas para o público, em Kentucky, nos EUA e esquentando o debate com os evolucionistas. Há dois anos, a exposição de Darwin no Museu de História Natural de Nova York recebeu críticas de cristãos criacionistas, apoiados pelo presidente George W. Bush – que defendeu o ensino da versão bíblica da criação do mundo em escolas do país.

Semelhante relação também pode ser observada em um trecho da reportagem “Quanta Besteira!”²⁵ que alimenta, além do sentido dicotômico, o sentido de polêmica: “Com base em evidências arqueológicas e bíblicas, os dinossauros apareceram no sexto dia da Semana da Criação, aproximadamente há 6 mil anos [...]”.



3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apreender estratégias operadas por agentes jornalísticos a respeito da paleontologia significa compreender suas ações transformadas em discursos e, correlativamente, os mecanismos que os levam à produção desses discursos. Assim sendo, tem-se um pequeno diagnóstico do espaço de possibilidades em que o jornalista atua quando está imposta a necessidade de dizer o que comumente não é

²⁴ *Galileu*, 191, junho 2007, p.15.

²⁵ *Galileu*, 231, outubro 2010, p.21.



por ele dito, isto é, assuntos relacionados a universos autônomos como é caso da paleontologia.

Contudo, algumas condições paradoxais tornam a relação entre o campo jornalístico e o campo científico relativamente incompatíveis. Enquanto o campo jornalístico está altamente propenso às sanções do mercado, operando em uma lógica que reduza as possibilidades destas sanções, o campo científico está propenso muito mais a sanções estritamente científicas do que qualquer outra, uma vez que tem como concorrentes os seus próprios pares. A relativa autonomia de ambos os campos, com efeito, os afasta entre si, considerando que os interesses produzidos nesses campos se configuram distintamente, bem como as disposições dos agentes a que estes campos pertencem.

Contando que essa seja uma complexidade para debate que está além dos propósitos deste capítulo, o lume lançado até aqui sobre as reportagens permitiu uma breve análise de algumas condições que tornam possíveis e dizíveis objetos como o fóssil, o dinossauro, o homínido, o mamute etc. nos mensários analisados. Dito de outra forma, algumas condições em que mais ou menos o jornalismo e a paleontologia estabelecem diálogos. E, conseqüentemente, condições que permitem aparecer uma forma de representar estes objetos produzindo, sob a ótica jornalística, valores socialmente compartilhados no campo jornalístico e que, com efeito, são disseminados e reproduzidos amiúde.



REFERÊNCIAS

BOURDIEU, P. A censura. In: _____. **Questões de Sociologia**. Rio de Janeiro: Marco Zero, 1983a.

_____. Algumas propriedades gerais do campo. In: **Questões de sociologia**. Rio de Janeiro: Marco Zero, 1983b.

_____. **Coisas Ditas**. São Paulo: Brasiliense, 1990.

_____. **Sobre a televisão**: seguido de a influência do jornalismo e os jogos olímpicos. Rio de Janeiro: Jorge Zahar, 1997.



_____. **O poder simbólico**. 8. ed. Rio de Janeiro: Bertrand Brasil, 2005a.

_____. **Razões práticas: sobre a teoria da ação**. 7. ed. Campinas: Papyrus, 2005b.

_____. **O senso prático**. 1. ed. Petrópolis: Vozes, 2009.

CHAMPAGNE, P. A visão mediática. In: BOURDIEU, P. (Org.). **A miséria do mundo**. 2. ed. Petrópolis : Vozes, 1998.

CAMPENHOUDT, L. van; QUIVY, R. **Manual de investigação em ciências sociais**. Lisboa: Gradiva, 1992.

PEREIRA, G. R. de M.; ANDRADE, M.C. L. de. Socioanálise de pré-noções no discurso jornalístico sobre educação. **Revista Brasileira de Educação**, Rio de Janeiro, n. 28, p. 128-139, 2005.

WELLER, J. M. Development of paleontology. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v. 34, n. 5, p. 1001-1019, 1960.

_____. The status of paleontology. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v. 39, n. 4, p. 741-772, 1965.





Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da SBP
Ano 30, n° 68, 2015 · ISSN 1807-2550

PALEO 2014

Súmula dos encontros e

RESUMOS

SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

Presidente: Dr. Max Cardoso Langer (USP/Ribeirão Preto)

Vice-Presidente: Dr. Átila Augusto Stock da Rosa (UFSM)

1º Secretário: Dr. Renato Pirani Ghilardi (UNESP)

2ª Secretária: Dra. Mírian L. A. Forancelli Pacheco (UFSCar/Sorocaba)

1ª Tesoureira: Dra. Annie Schmaltz Hsiou (USP/Ribeirão Preto)

2º Tesoureiro: Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB/Planaltina)

Diretor de Publicações: Dr. Juan Carlos Cisneros (UFPI)



Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

Ano 30, nº 68, Outubro/2015 · ISSN 1807-2550

Web: <http://www.sbpbrasil.org/>, Editor: Juan Carlos Cisneros

Capa: Formação Solimões, Mioceno Superior, Acre; foto: Annie Hsiou.

1. Paleontologia 2. Paleobiologia 3. Geociências

Distribuído sob a Licença de Atribuição Creative Commons.



Eremotherium laurillardi (LO, Di, Fr), *Lestodon armatus* (LO), *Glyptodon* sp. (Fr), *Glyptotherium* sp. (LO), *Panochthus* sp. (LO), *Notiomastodon platensis* (PI), *Toxodon* sp. (LO, Di, LD) e *Xenorhinotherium bahiense* (LD), além de uma preguiça Mylodontidae indeterminada (LO). É importante ressaltar que nenhuma lesão óssea foi descrita em animais com menos de 100 Kg (i.e. médio e pequeno porte), o que pode ser explicado pelo fato de haver um número menor de ossos preservados ou pela negligência no estudo desses animais, além do fato de que esses animais possuem um menor tempo de vida, ou seja, menos tempo para que lesões ósseas sejam registradas. [Bolsista CNPq]

FORMAÇÕES BREJO SANTO (BACIA DO ARARIPE) E ALIANÇA (BACIA DE JATÓBA): DUAS ICTIOFAUNAS CORRELATAS

THATIANY A. BATISTA¹, RENAN A. M. BANTIM², FLAVIANA J. DE LIMA¹, JENNYFER F. SOBREIRA¹, JOSÉ LUCIO E SILVA¹, ANTÔNIO ÁLAMO F. SARAIVA¹

¹LPU, URCA, CE; ²PPGEOC, UFPE, PE.

thatianybiologia20@hotmail.com, flavinajorge@gmail.com, jennyferpaleo@gmail.com, lucio-silva@hotmail.com, alamocariri@yahoo.com.br, renanbantimbiologo@gmail.com

A Formação Brejo Santo (Neojurássico), possui espessura de até de 450m. É constituída por argilito e folhelhos calcíferos de coloração avermelhada a castanho escuro (maciços a laminados) e siltito de cores cinza a esverdeados. Além disso, também se encontram níveis de pelitos intercalados a calcário argiloso e a arenitos calcíferos, onde ocorrem os fósseis. Todos encontram-se fragmentados e incompletos, porém sua preservação é tridimensional. Uma um dos espécimes encontrados nesta Formação foi atribuído à Família é da Família Mawsoniidae, pertencente ao gênero *Mawsonia*. Foram identificados ossos cranianos (5 angulares, 3 metapterigoides, 3 lacrimojulgais, 2 placas gulares, 1 esplênica, e 1 opérculo) e ossos da cintura escapular (1 cleitro e 1 extracleitro). Também foram encontradas duas escamas isoladas de peixes semionotiformes ("*Lepidotes*"), uma placa dentária de dipnoico e um espinho dorsal associado ao gênero *Hybodus*. Na Formação Aliança são reportam-se os mesmos gêneros de peixes que na Formação Brejo Santo, estas duas formações possuem mesma similaridade geológica e temporal. Assim, tanto as características geológicas, como ambientais e a paleoictiofauna do Jurássico da Formação Brejo Santo se assemelha-se com a Formação Aliança, sugerindo a possibilidade de comunicação entre os corpos d'água que deram origem a esses depósitos sedimentares do Jurássico.

PRIMEIRO REGISTRO DE DINOCEPHALIA (SYNAPSIDA, THERAPSIDA) PARA O ESTADO DO PARANÁ: FORMAÇÃO RIO DO RASTO (PERMIANO MÉDIO/SUPERIOR)

ALESSANDRA BOOS^{1,2}, CESAR SCHULTZ¹, VOLTAIRE PAES NETO¹

¹Laboratório de Paleovertebrados, IGEO/UFRGS, RS; ²Laboratório de Geociências, DCN/FURB, SC.

alessandra.boos@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br, voltairearts@gmail.com

A Serra do Cadeado está localizada na região nordeste do Paraná, entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, e é cruzada pela BR 376 (Rodovia do Café) e pela Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP). Nessa região afloram rochas das formações Teresina, Rio do Rasto, Piramboia, Botucatu e Serra Geral, compreendendo uma sequência que abrange desde o Permiano Médio ao Cretáceo. Entretanto, as ocorrências fossilíferas estão restritas até o momento aos afloramentos permianos da área e os achados incluem plantas (glossopteridales, esfenófitas, pteridófitas), invertebrados (conchostráceos, ostracodes, bivalves) e vertebrados (elasmobrânquios e tetrápodes). Os tetrápodes, provenientes da Formação Rio do Rasto, estão representados pelo dicinodonte *Endothiodon* sp. e pelos anfíbios temnospondílios *Australerpeton cosgriffi* e uma forma de rostró

curto ainda não denominada. Recentemente, um bloco contendo restos de um tetrápode não identificado, coletado nos anos 70 pela equipe da UFRGS, foi preparado no Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS. A preparação envolveu o uso de martelos pneumáticos, além da imersão do bloco em polietileno glicol a fim de resguardá-lo durante o processo. Ao final, foram recuperados alguns fragmentos de pós-crânio e cranianos, dentre eles uma mandíbula, que corresponde à peça mais bem preservada e diagnóstica do conjunto. O material foi tombado sob a sigla UFRGS-PV-0487P e encontra-se depositado no laboratório supracitado. A mandíbula corresponde a um ramo direito, cuja região articular não está preservada. Devido à compressão lateral do espécime e à ausência do pré-articular, a lâmina refletida do angular está bem visível tanto interna quanto externamente. Em relação à dentição, apenas um dente pouco preservado foi encontrado na porção anterior da mandíbula e sua morfologia corresponde a de um dente pós-canino. Nenhum tipo de ornamentação foi encontrado, indicando que o espécime não corresponde a um anfíbio temnospônido. Também se descartou a possibilidade de o material em questão ser outro exemplar de *Endothiodon*, tendo em vista a ausência de caracteres diagnósticos no dentário, tais como o sulco (em vista dorsal) e a bossa antero-lateral. Por fim, o ramo mandibular de UFRGS-PV-0487P foi comparado com outros provenientes do Grupo Beaufort da África do Sul e identificado como pertencente a um dinocéfalo, devido ao seu formato (comprimento do dentário em relação à lâmina refletida, indica uma mandíbula encurtada em relação aos demais terápsidos), à presença de uma lâmina refletida sem ornamentações ou cristas na face externa e à ausência de estruturas como processo coronoide bem desenvolvido, bico córneo e diastema, presentes em outros terápsidos. Os dinocéfalos são registrados no Brasil apenas no Rio Grande do Sul. Dessa forma, UFRGS-PV-0487P amplia a distribuição geográfica deste grupo em território brasileiro, bem como na própria América do Sul. A descrição detalhada deste espécime, assim como o refinamento de sua classificação taxonômica, integra a tese da primeira autora ainda em desenvolvimento.

A EVOLUÇÃO DOS TOXODONTIA (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) DURANTE O CENOZOICO DA AMÉRICA DO SUL: ASPECTOS TAXONÔMICOS, DENTÁRIOS, PALEOCLIMÁTICOS E PALEOAMBIENTAIS

PATRÍCIA R. BRAUNN, ANA MARIA RIBEIRO

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN/FZBR).

pbraunn@yahoo.com.br, ana-ribeiro@fzb.rs.gov.br

Os mamíferos terrestres endêmicos da América do Sul evoluíram dentro de um contexto geográfico de isolamento durante grande parte do Cenozoico, destacando-se os ungulados nativos sul-americanos pertencentes à Ordem Notoungulata (Paleoceno ao Pleistoceno). A subordem Toxodontia (Eoceno ao Pleistoceno) evoluiu a partir de táxons braquiodontes, para formas proto e eu-hipsodontes, que viveram primeiramente em habitats florestais quentes e úmidos, e posteriormente em pastagens de ambientes abertos, com forte tendência à aridização e ao resfriamento ao longo do Cenozoico. Observa-se neste grupo também, a evolução microestrutural do esmalte, principalmente nas formas protohipsodontes e eu-hipsodontes, indicando adaptação funcional e conferindo maior resistência ao consumo de vegetação contendo substâncias abrasivas. Em toxodontes braquiodontes a mesodontes (Eoceno-Oligoceno), a presença do esmalte radial (ER) predomina, relacionada à resistência a forças abrasivas. As bandas transversais de Hunter-Schreger (BHS_s) são pouco desenvolvidas, sendo sua ocorrência em animais de grande tamanho corporal interpretada como uma adaptação ao aumento das forças de tensão geradas na mastigação, prevenindo fraturas no esmalte, sendo, porém, menos resistentes ao desgaste. Em formas intermediárias de Toxodontia observa-se ER, porém, com tendência a transformar-se em esmalte radial modificado (ERM), adaptação estrutural devida às forças radiais de tensão mastigatória, que



28 e 29 de
SETEMBRO de 2015



INVENTARIAMENTO DA COLEÇÃO DIDÁTICA DE GEOLOGIA E DE PALEONTOLOGIA DO LABORATÓRIO DE GEOCIÊNCIAS/FURB

Maurício Rodrigo Schmitt; André Luís de Gasper; Adriane Pimentel e Silva; Alessandra Danielle da Silva Boos; Juarês José Aumond

A coleção geológica e paleontológica do laboratório de Geociências é resultante de mais de 40 anos de coletas, além de doações da comunidade. O inventariamento e a digitalização desta coleção se mostra importante, pois permite aos docentes, acadêmicos e comunidade em geral conhecer e ter acesso a este material depositado no laboratório. A criação e organização de coleções geológicas e paleontológicas são justificadas por uma série de razões, mas em especial, pela necessidade de preservação da integridade física e química das amostras com vistas ao uso delas em atividades de pesquisa, ensino e extensão. Coleções desse tipo contribuem para o ensino e a pesquisa tanto em nível de graduação quanto de pós-graduação, para a divulgação do conhecimento geocientífico, além de exercerem o papel de "bibliotecas" onde estão depositadas partes da história geológica e biológica do planeta. O presente trabalho teve como objetivos realizar o inventariamento da coleção paleontológica e geológica do Laboratório de Geociências da Universidade Regional de Blumenau, digitalizar as amostras ali depositadas e disponibilizar o inventário para consulta pública. Posteriormente, será avaliada a possibilidade de inserção da coleção da FURB em um banco de dados on-line. O trabalho foi dividido em 6 etapas, sendo estas: 1) organização dos materiais didáticos, etapa que consistiu em selecionar os materiais que não se encontravam deteriorados e colocá-los à disposição dos professores e da comunidade acadêmica; 2) elaboração do banco de dados que foi desenvolvido com o apoio de profissionais em desenvolvimento de software e consta com diversas informações sobre as amostras; 3) aplicação de esmalte, esta etapa consistiu na aplicação de duas camadas de esmalte branco em uma pequena região das amostras para posterior numeração das mesmas; 4) identificação das amostras, etapa que foi realizada com o apoio dos professores de Geociências, colaboradores externos e com o auxílio de bibliografia específica; 5) fotografia das amostras, a digitalização foi realizada com o equipamento disponibilizado pelo Herbário Dr. Roberto Miguel Klein; 6) organização do laboratório, nesta etapa as amostras foram separadas de acordo com sua origem (ígneas, metamórficas e sedimentares) e os fósseis foram divididos por grupos de organismos (plantas, invertebrados e vertebrados). Até o momento, já foram catalogadas 774 amostras de rochas e minerais e 68 fósseis, mas este número tende a crescer em vista das doações frequentemente recebidas e das coletas realizadas todos os anos nas disciplinas ministradas por professores ligados ao laboratório. Este trabalho demonstra a importância da manutenção de uma coleção didática devidamente identificada e inventariada no Laboratório de Geociências, pois desta forma os docentes e os estagiários conseguem organizar mais facilmente as atividades de ensino (como as aulas práticas) e de pesquisa, além de identificar o material que precisa de reposição ou de restauração.



Alessandra Daniele da Silva Boos

188353

Lista das atividade de ensino do aluno avaliadas pelo curso.

**HISTÓRICO CURSO
GEOCIÊNCIAS - Mestrado Acadêmico - 01/03/2010**

Período Letivo	Código	Disciplina	Créditos	Conceito	Situação
2010/02		Estágio Docência: PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS	2	A	Aprovado
2010/02	GEB00119	EVOLUÇÃO DOS MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS	3	-	Matriculado
2010/02	GEP00089	Paleontologia de Vertebrados III	5	A	Aprovado
2010/02	GEB41-28	T.E. em Paleontologia: Tafonomia	5	A	Aprovado
2010/01	GEB00007	Paleoecologia e Bioestratigrafia: conceitos e aplicações	6	A	Aprovado
2010/01	GEB00035	Paleontologia de Vertebrados I: Estudo do Esqueleto Cranial	4	A	Aprovado
2010/01	GEB00036	Paleontologia de Vertebrados II - Est. Esqueleto Pós-Cranial	5	A	Aprovado
2010/01	GEB41-15	T. E. em Paleo: Biomecânica e Paleobiologia	2	A	Aprovado
2010/01	GEB41-23	Temas Especiais em Paleontologia: Evolução dos euteriodontes permianos e Inglês em 14/05/2011	2	A	Aprovado
			-	-	-

Totais

Créditos Matriculados neste Ingresso:	3
Créditos Cursados com Aprovação neste Curso:	31
Total:	34



Alessandra Daniele da Silva Boos

188353

Lista das atividade de ensino do aluno avaliadas pelo curso.

**HISTÓRICO CURSO
GEOCIÊNCIAS - Doutorado - 01/03/2012**

Período Letivo	Código	Disciplina	Créditos	Conceito	Situação
2014/01	GEP92-57	T.E. em Geoquímica: Geopatrimônio e Geoconservação	2	A	Aprovado
2013/02	GEB00121	PALEOCLIMATOLOGIA	2	B	Aprovado
2012/02	GEP00067	Evolução: Epistemologia e História	3	A	Aprovado
2012/02	LIN00066	Tópicos em Tradução	4	A	Aprovado
2012/01	BAN00003	Fundamentos de Taxonomia Zoológica - Profa Jocélia	2	A	Aprovado
2012/01	GEB41-31	T. E. em Paleontologia: sistemática cladística aplicada à paleontologia	2	A	Aprovado
09/12/2013		Exame de Qualificação	-	-	Aprovado
		Aproveitamento de Crédito neste Ingresso	24	-	Aprov. neste ingresso
		Aproveitamento de Inglês	-	-	-
		Espanhol em 24/05/2013	-	-	-

Totais


Créditos Cursados com Aprovação neste Curso:	15
Aproveitamento de Créditos neste Ingresso:	24
Total:	39

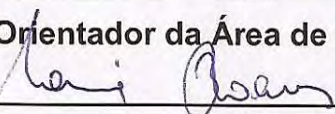
PARECER FINAL DA COMISSÃO EXAMINADORA DE EXAME DE QUALIFICAÇÃO

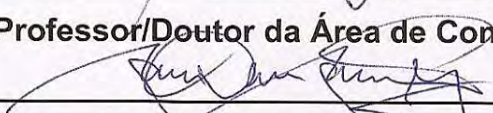
- 1) Nome do Candidato: Alessandra Daniele da Silva Boos
- 2) Área de Concentração: Paleontologia
- 3) Título do Projeto: Reunindo continentes perdidos: comparação entre a paleofauna de tetrápodes registrada para a Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Brasil) e as assembleias faunísticas da África do Sul e do Leste Europeu
- Título da Monografia: Correlações bioestratigráficas propostas para o Meso e Neopermiano do Brasil, África do Sul e Rússia com base em tetrápodes

PARECER: A monografia está bem escrita, levanta os problemas adequadamente, mas não propõe soluções para os mesmos.
O projeto tem problemas de dimensionamento e de definições claras de objetivos. A banca sugere que o trabalho seja forçado nas revisões das coleções fossilíferas, com a necessidade de que estas visitas sejam feitas no menor prazo possível. Os demais materiais, previstos para integrar o trabalho, devem ser deixados em segundo plano. Adotando estes procedimentos, a candidata estará apta a prosseguir no seu projeto de doutorado.

Assinatura dos membros da Comissão:

1º) Orientador: 

2º) Professor Orientador da Área de Concentração: 

3º) Professor/Doutor da Área de Conhecimento da Tese: 

4º) Professor/Doutor da Área de Conhecimento Conexa ao Tema da Tese: 

Anexo D

1-O doutorando apresentou a monografia de qualificação sobre o estado de arte do tema de pesquisa da Tese, compreendendo uma revisão bibliográfica crítica e atual?

Satisfatório

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A candidata apresentou um texto bem organizado, com figuras de qualidade e apresentou muito bem a monografia. Falta um posicionamento da candidata com relação a solução dos problemas apresentados.

2-O projeto de pesquisa da Tese apresenta hipóteses ou problemas de investigação, descrição dos métodos, revisão bibliográfica sobre o tema, cronograma de execução e fontes de financiamento?

Satisfatório

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A candidata deve reformular os objetivos específicos e elaborar um cronograma mais detalhado, iniciando a coleta dos dados em março e terminando em dezembro. O Anfibio da FURB deve ser excluído do projeto de tese. A candidata deve preparar o espécime de UFRGS durante os meses de janeiro e fevereiro.

Itens a serem observados tanto na Monografia, quanto no Projeto de Tese:

- ✓ Texto: organização, clareza, sintaxe, ortografia,
- ✓ Figuras e legendas: qualidade, quantidade,
- ✓ Apresentação: adequação ao tempo, capacidade de síntese, qualidade das ilustrações,
- ✓ Arguição: desenvoltura, domínio do tema, senso crítico.

Revisor: Dale C. D. D. D. D. Data: 9/12/2013

*O candidato reprovado no exame de qualificação terá nova oportunidade no período de 3 a 6 meses. Será considerado inapto para o Doutorado e excluído do Programa, o aluno que for reprovado em 2 exames.

Anexo D

1-O doutorando apresentou a monografia de qualificação sobre o estado de arte do tema de pesquisa da Tese, compreendendo uma revisão bibliográfica crítica e atual?

Satisfatório

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A Candidata tem amplo poder de síntese compilou extensa bibliografia e se posicionou de maneira crítica. Contudo, a candidata não apresenta um plano claro para resolução dos pontos problemáticos sobre a metodologia do trabalho global baseada em etapas.

2-O projeto de pesquisa da Tese apresenta hipóteses ou problemas de investigação, descrição dos métodos, revisão bibliográfica sobre o tema, cronograma de execução e fontes de financiamento?

Satisfatório

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A candidata baseia a sua tese em dois novos materiais surgidos recentemente, ainda em reprodução e portanto sem saber ainda da utilidade dos mesmos na resolução dos problemas que se propõe a trabalhar. A candidata necessita de viajar o quanto antes para visitar a coleção no exterior a tempo para poder se dedicar a consolidação de seus dados no tempo regulamentar de quatro anos. Sugiro também que se concentre no estudo de princípios e excluda o âmbito de sua tese (um grupo que não conhece).

Itens a serem observados tanto na Monografia, quanto no Projeto de Tese:

- ✓ Texto: organização, clareza, sintaxe, ortografia,
- ✓ Figuras e legendas: qualidade, quantidade,
- ✓ Apresentação: adequação ao tempo, capacidade de síntese, qualidade das ilustrações,
- ✓ Arguição: desenvoltura, domínio do tema, senso crítico.

Revisor: SÉRGIO DIAS DA SILVA Data: 09/12/13

*O candidato reprovado no exame de qualificação terá nova oportunidade no período de 3 a 6 meses. Será considerado inapto para o Doutorado e excluído do Programa, o aluno que for reprovado em 2 exames.

Anexo D

1-O doutorando apresentou a monografia de qualificação sobre o estado de arte do tema de pesquisa da Tese, compreendendo uma revisão bibliográfica crítica e atual?

Satisfatório X

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A monografia apresentada cumpriu os objetivos de um Exame de Qualificação de Doutorado, com um título abrangente sobre a problemática envolvida na biocintese de peptídeos do Peptídeo Médio-Superior Invertebrado, Sul-epiceno e Anis. A autora foi capaz de se apropriar do conhecimento e levantar relevantes problemas a serem resolvidos. Porém, faltou um posicionamento mais crítico e proposição de formas de contribuir na resolução destes problemas.

2-O projeto de pesquisa da Tese apresenta hipóteses ou problemas de investigação, descrição dos métodos, revisão bibliográfica sobre o tema, cronograma de execução e fontes de financiamento?

Satisfatório X

*Não Satisfatório

Especificar os pontos Não Satisfatórios:

A candidata está atrasada no desenvolvimento do Plano de Tese, tendo decorrido o Exame de Qualificação com 6 meses de atraso, sem justificativas palpáveis para isso. Recomenda-se redimensionar o projeto, focando em materiais do grupo dos invertebrados e não incluir materiais de anfíbios, o que tornaria o trabalho mais difícil. Recomenda-se também que as visitas às instituições estrangeiras seja feita já no 1.º semestre de 2014.

Itens a serem observados tanto na Monografia, quanto no Projeto de Tese:

- ✓ Texto: organização, clareza, sintaxe, ortografia,
- ✓ Figuras e legendas: qualidade, quantidade,
- ✓ Apresentação: adequação ao tempo, capacidade de síntese, qualidade das ilustrações,
- ✓ Arguição: desenvoltura, domínio do tema, senso crítico.

Revisor: Levi Osório Data: 9/12/2013

*O candidato reprovado no exame de qualificação terá nova oportunidade no período de 3 a 6 meses. Será considerado inapto para o Doutorado e excluído do Programa, o aluno que for reprovado em 2 exames.