

Capítulo 4

Herpetofauna Permotriássica no Rio Grande do Sul

Fernando Abdala¹ e José Eduardo Dornelles²

4.1. INTRODUÇÃO

O Rio Grande do Sul (RS) caracteriza-se pela presença de afloramentos paleontológicos que testemunham a vida passada em diferentes épocas geológicas. A paleo-herpetofauna do Estado está representada até o momento por duas idades distintas. No Pleistoceno Superior, em sua maioria associados com a paleomastofauna, foram achados restos de tartarugas em diferentes localidades (Maciel *et al.*, 1996). A outra idade é um dos períodos de maior importância paleontológica representado em terras gaúchas, desde o fim da Era Paleozóica (Permiano) até início da Era Mesozóica (Triássico). Isto é devido à existência de uma notável quantidade de afloramentos, principalmente nas regiões de Santa Maria e de Candelária (Barberena *et al.*, 1985), que documentam de forma detalhada a vida animal, especialmente dos tetrápodes, naqueles tempos. A idade representada estende-se entre os 255 e os 210 milhões de anos. Essa fauna corresponde ao Permiano Superior, ao Triássico Inferior e, a mais abundante e diversa, ao Triássico Médio e Superior. Basicamente, reconhecemos três faunas diferentes no Gondwana nessa época, por sua importância na documentação do registro continental: (1) a histórica fauna do Karoo na África do Sul com numerosos achados de diferentes grupos; (2) a fauna da Bacia do Paraná, particularmente a da Formação Santa Maria; (3) a fauna da Bacia de Ischigualasto-Villa Unión no oeste da Argentina. Estas três áreas, somadas às da Índia, Antártida, Austrália e Madagascar, evidenciam a diversidade paleofaunística no megacontinente do Gondwana durante o Permotriássico (Fig. 4.1). Historicamente, os integrantes da paleocomunidade permotriássica do RS, e também daquelas de idades similares, têm sido considerados como “paleo-herpetofauna” (fauna antiga de anfíbios e répteis). Entretanto, deve-se fazer uma diferenciação: os amniotas vinham evoluindo por duas linhagens nitidamente diferentes (Fig. 4.2): (a) grupo com crânio sinápsido e (b) grupo com crânio anápsido ou diápsido. O crânio sinápsido, apresenta uma abertura temporal inferior, diferenciado desde a época do Carbonífero e originando os Mamíferos, grupo de grande diversidade e abundância desde o Terciário até à atualidade. Entre os Sinápsidos podem ser

¹ Labor. de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Cátedra de Vertebrados, Fac. de Ciências Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina.

² Depart. de Zoología e Genética, Inst. de Biología, Universidad Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brasil.

In Thales de Lema: Os répteis do Rio Grande do Sul, Ed. PUCRS, 1992

reconhecidos dois grandes agrupamentos: os Pelicossauros do Carbonífero e Permiano do Hemisfério Norte e os Terápsidos, mais avançados que aqueles, e de grande importância permotriássica, principalmente na África e América do Sul. No caso das faunas do Triássico do Rio Grande do Sul os grupos mais bem representados são os Dicinodontes, formas herbívoras de grande tamanho, e os Cinodontes, geralmente menores que os anteriores e dos quais derivaram os mamíferos. Mesmo que sejam incluídos nesta resenha, não devem ser considerados como integrantes da paleoherpetofauna. O grupo com crânio do tipo anápsido (compacto, sem aberturas temporais) presente nas atuais tartarugas, ou diápsido (com duas aberturas temporais), são os atuais esfenodontídeos, saúrios, crocodilianos e as aves. Formas com crânio anápsido são conhecidos como Pararrépteis nos esquemas filogenéticos de Laurin e Reisz (1995) e incluem grupos primitivos como os Procolofonídeos e os Pareiassauros. Entre os Diápsidos encontram-se os (1) Lepidossauiromorfos com os Esfenodontídeos e Escamados; os (2) Arcossauiromorfos, que compreendem, além dos atuais Crocodilianos e Aves, os Protorossauros, Rincossauros, Tecodontes e Dinossauros.

4.2. HISTÓRICO

O estudo das faunas permotriássicas na América do Sul iniciou-se no Brasil com o achado em 1902 dos primeiros restos de répteis triássicos continentais em Santa Maria (RS) por Jango Fischer. Estes foram enviados ao Museu Paulista em São Paulo, e daí ao Museu Britânico em Londres, Inglaterra, onde foram estudados por Smith Woodward, que publicou uma série de artigos. Guilherme Rau deu grande impulso ao conhecimento da fauna triássica continental no Brasil, recolhendo fósseis entre 1915 e 1917 e os enviando a Friedrich von Huene da Universidade de Tübingen, Alemanha. Em consequência, Huene junto com Rudolph Stahlecker, viajaram ao Rio Grande do Sul (junho/1928 a abril/1929), levando todos os achados para os museus de Tübingen e Munique. Em 1936, Llewelyn I. Price e Theodore E. White fizeram uma expedição ao Rio Grande do Sul levando rico material fóssilífero para o Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard (Estados Unidos). Posteriormente, Price assumiu a Direção do Departamento Nacional da Produção Mineral no Rio de Janeiro e realizou muitas viagens às jazidas gaúchas. Em continuação a esse trabalho, Mário Costa Barberena e sua equipe do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, vêm realizando pesquisas desde 1970 com as jazidas triássicas do RS. Recentemente foram feitas descobertas de novos fósseis triássicos por pesquisadores do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (dinossauros, esfenodontes, cinodontes). A equipe do Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, também descobriu dinossauros, associados a rincossauros e cinodontes.

4.3. LOCALIDADES PERMOTRIÁSSICAS

Foram achados fósseis de répteis permotriássicos no RS numa área que vai de leste a oeste (Fig. 4.3, Tabela 4.1). Mesossauros marinhos do Permiano procedem de afloramentos da Formação Irati, na localidade de Passo São Borja (1), próximo à cidade de São Gabriel. As formas continentais permianas foram localizadas em jazidas da Formação Rio do Rasto procedentes de, pelo menos, duas localidades: (a) Aceguá (2), cujo afloramento fica ao longo da rodovia que vai de Bagé a Aceguá (BR-153) (Barberena *et al.*, 1985); (b) Posto Queimado (3), próximo à cidade de São Gabriel (Langer, 1998). As ocorrências correspondentes à Formação Sanga do Cabral (4)

encontram-se principalmente em cortes da ferrovia abandonada entre Dilermando de Aguiar e São Gabriel (Barberena *et al.*, 1985). As localidades correspondentes à Formação Santa Maria (Triássico Médio-Superior) são numerosas, estando dispersas ao longo da rodovia BR-287, desde as proximidades de Taquari até à localidade Chiniquá (7) a oeste, situada entre os municípios de São Pedro e Mata. Há uma grande quantidade de jazidas fossilíferas da Formação Santa Maria nos arredores tanto da cidade de Candelária (5), quanto de Santa Maria (6). Nesta última, os afloramentos foram cobertos em grande parte pelo avanço da cidade.

Tabela 4.1.--- Localidades fossilíferas de maior importância no registro da fauna permotriássica do Rio Grande do Sul. T= Terápsidos (não répteis). Ver Figura 4.3.

LOCALIDADE	FAUNA	FORMAÇÃO	IDADE
(1) Passo São Borja	Mesossauros	Irati	Permiano Superior
(2) Aceguá (3) Posto Queimado	Anfíbios; Pareiassauros; Dinocéfalos T Dicinodontes T	Rio do Rasto	Permiano Superior
(4) Ferrovia entre Dilermando de Aguiar e São Gabriel	Anfíbios Procolofonídeos Protorossauros	Sanga do Cabral	Triássico Inferior
Principalmente ao largo da BR-287: (5) Venâncio Aires, Santa Cruz do Sul e Candelária (6) Santa Maria (7) Chiniquá	Procolofonídeos Esfenodontes Rincossauros Tecodontes Dinossauros Dicinodontes T Cinodontes T	Santa Maria	Triássico Médio ao Triássico Superior

4.4. RESENHA DOS GRUPOS REPRESENTADOS

O Permiano marinho registra restos de mesossauros, com algumas espécies também conhecidas na África do Sul. A fauna continental com tetrápodes do Permiano na América do Sul é conhecida apenas na Bacia do Paraná, correspondendo à Formação Rio do Rasto. Nesta, foram achados restos de anfíbios e de amniotas basais como os pareiassauros e ainda terápsidos como dinocéfalos e dicinodontes. Na Formação Sanga do Cabral, que corresponde ao Triássico Inferior, são conhecidos anfíbios temnospôndilos, procolofonídeos e protorossauros. A Formação Santa Maria está representada, provavelmente, por duas ou três idades diferentes: Triássico Médio e Superior onde são encontrados rincossauros e arcossauros basais, antes conhecidos como "Tecodontes", com uma grande diversidade de formas e tamanhos. Os terópodos e os prossaurópodos eram os representantes do grupo dos dinossauros. A fauna de terápsidos é composta por dicinodontes e cinodontes. Recentes descobertas acrescentam a presença de esfenodontídeos na Formação Santa Maria, grupo registrado pela primeira vez no Triássico da América do Sul. Estes se encontram na atualidade representados pelo "tuatara", só conhecido em ilhas da Nova Zelândia (Fig. 4.4).

4.4.1. ANFÍBIOS.--- São encontrados nas Formações Rio do Rasto (Permiano Superior) e Sanga do Cabral (Triássico Inferior). Os anfíbios permianos do sul do Brasil foram localizados nos Estados do Paraná e Rio Grande do Sul. São temnospôndilos rinessucóideos, formas semi-aquáticas, de tamanho médio a grande, que apresentam o

crânio achatado, com vacuidades palatais muito amplas (Romer, 1966). A espécie *Australerpeton cosgriffi*, apresenta o crânio de aproximadamente 32cm de comprimento, bem ornamentado e com rostro alongado (Fig. 4.4.4, Barberena, 1998) sendo evidente sua alimentação piscívora. Outro anfíbio do mesmo grupo, mas mal preservado, tem comprimento craniano de 25,5cm, diferenciando-se do anterior por ter rostro curto (Barberena e Dias, 1998). Os dois anfíbios acima mencionados foram achados no Estado do Paraná. No Permiano do Rio Grande do Sul foi encontrada uma mandíbula de 32 cm de comprimento correspondente a um anfíbio labirintodonte de focinho longo (Dias e Barberena, 1998). No Triássico Inferior estão representados diversos fragmentos de teto do crânio ornamentados, correspondentes a anfíbios temnospôndilos (Dias-da-Silva e Schultz, 1998).

4.4.2. SAUROPSÍDIOS

4.4.2.1. MESOSSAUROS.--- Foram encontrados em afloramentos da Formação Irati que ocorrem desde Goiás até o Rio Grande do Sul, conformando talvez um mar permiano relativamente raso, o qual estendia-se sobre o que é hoje o Brasil e a África do Sul. Há diferentes condições de preservação dos exemplares achados, havendo camadas onde se encontram esqueletos completos totalmente articulados (Fig. 4.4.5), outros há, porém, que mostram elementos misturados e desarticulados de diferentes esqueletos. Os mesossauros são os amniotas mais antigos que se especializaram para a vida totalmente aquática. Eles apresentam cerca de um metro de comprimento corporal, sendo a cauda cerca de 50% do corpo; crânio achatado dorso-ventralmente com rostro comprido e dentes delicados, cônicos e pontiagudos, de comprimento variável, indicando provável dieta filtradora à base de crustáceos (Carroll, 1988). Eram dotados de pescoço longo e membros posteriores bem desenvolvidos em relação aos anteriores, ambos com membranas interdigitais; tinham cauda muito comprida, achatada lateralmente; vértebras posteriores caudais evidenciando autotomia (partição voluntária) como nos lagartos atuais (Carroll, 1988).

O grupo é representado por 3 espécies: *Mesosaurus tenuidens* apresenta o crânio maior que o pescoço, enquanto que em *Stereosternum tumidum* ambas regiões têm comprimento similar; finalmente *Brazilosaurus sampauloensis* mostra a cabeça marcadamente menor que o pescoço (Timm *et al.*, 1995). As duas primeiras espécies são conhecidas na América do Sul e na África enquanto que a terceira é endêmica da América do Sul.

4.4.2.2. PARARRÉPTEIS.--- Estão representados pelos procolofonídeos e pareiassauros. Foram encontrados em sedimentos Permianos da Rússia, África do Sul e América do Sul, mostrando uma maior distribuição ao longo do Triássico na América do Norte, Europa, África e no continente Antártico (Carroll, 1988; Laurin e Reisz, 1995). Os pareiassauros extinguíram-se no Permiano Superior enquanto que os procolofonídeos alcançaram o fim do Triássico. No Brasil foram coletados os procolofonídeos, *Procolophon pricei* (Fig. 4.4.6) na Formação Sanga do Cabral, Triássico Inferior (Lavina, 1983) e *Candelaria barbouri* na Formação Santa Maria, Triássico Médio-Superior (Price, 1947). Eram répteis de tamanho relativamente reduzido, variando de 15 a 30cm de comprimento, com aparência de lagartos. O crânio era dotado de órbitas grandes e a mandíbula era curta e reforçada, com ramos que se abriam amplamente em sentido posterior. Algumas espécies tinham o crânio muito ornamentado. Os dentes eram predominantemente bulbosos, expandidos buco-lingualmente e dotados de pequenas cúspides, indicando uma provável dieta herbívora.

Os mesmos eram numerosos ao longo do vômer, palatino, pterigóide, ectopterigóide, premaxilar e maxilar.

Os pareiassauros ocorrem em sedimentos do Permiano Médio e Superior da China, Rússia, oeste europeu e África. No Brasil coletaram-se partes cranianas e pós-cranianas de *Pareiasaurus americanus* na Formação Rio do Rasto, Permiano do RS (Araújo, 1985). Possuíam dimensões consideráveis, atingindo cerca de 3m de comprimento e cerca de 1,5 m de altura. Eram dotados de corpo massivo, sustentado por cinturas reforçadas, membros curtos, grossos e fortes, com suas porções proximais sub-perpendiculares ao plano parassagital (Gregory, 1951); patas com ossos curtos e número reduzido de falanges. O crânio de *Pareiasaurus* era curto, relativamente subtriangular e com uma expansão lateral evidente (Fig. 4.6). Apresenta ornamentação distribuída em grande parte da superfície craniana e a dentição comprimida buco-lingualmente dotada de pequenas cúspides, dando um perfil crenulado ao dente. A morfologia dentária, semelhante à dos atuais sáurios herbívoros, o grande porte, o esqueleto pós-craniano e os membros reforçados sugerem que os pareiassauros eram animais herbívoros e lentos.

4.4.2.3. PROTOROSSAUROS.--- Grupo conhecido desde o Permiano Superior até ao Triássico Superior. Está representado na Europa, África, Índia, América do Norte e América do Sul. Caracterizam-se pela presença de um pescoço longo que, às vezes, tinha o dobro do comprimento do tronco, por aumento no número de vértebras e também por alongamento do corpo vertebral (Carroll, 1988). Os dentes pontiagudos sugerem hábito carnívoro ou piscívoro (Benton, 1990). No Brasil, foram encontradas apenas três vértebras cervicais e uma torácica, com centro alongado e com uma quilha látero-ventral (Langer e Schultz, 1997).

4.4.2.4. RINCOSSAUROS --- Grupo amplamente representado na Formação Santa Maria, sendo o mais característico na fauna da parte superior desta formação (Azevedo *et al.* 1990). Este grupo surgiu no Triássico Inferior, teve enorme representação no Triássico Médio e desapareceu abruptamente no Triássico Superior. Eram animais quadrúpedes aparentemente de pouca mobilidade pela sua estrutura corporal (Fig. 4.8).

Foram encontrados exemplares com até 2,5m de comprimento. O crânio diápsido, com a abertura dorsal maior, tem forma tipicamente triangular, com o premaxilar projetado ântero-ventralmente em forma de um "bico" que ajustava nas projeções anteriores da mandíbula (Fig. 4.8; Carroll, 1988). Os dentes se organizavam em séries longitudinais; divididas por um sulco profundo onde oclue a parte delgada da margem superior da mandíbula. Provavelmente eram formas que se alimentavam de vegetais, possivelmente da flora de *Dicroidium*, comum no Triássico e com a qual os rincossauros se encontram associados. A espécie mais conhecida no Brasil é *Scaphonyx fischeri*, mas também foi descrita outra forma considerada como mais primitiva (Schultz e Azevedo, 1990). A diversidade dos rincossauros do Triássico do Brasil indica ser superior à conhecida até agora, existindo pelo menos 4 espécies diferentes (Langer, com. pes.).

4.4.2.5. ARCOSSAUROS BASAIS.--- Neste grupo são incluídos os tecodontes (hoje considerados um agrupamento parafilético, ou seja, não-natural) caracterizados pela presença de dentes implantados em alvéolos (teca = alvéolo). Surgiram, provavelmente, no Permiano Superior e passaram a ser mais importantes no final do Triássico, dando origem aos dinossauros e crocodilos. Tecodontes foram encontrados no

mundo inteiro, exceto na Austrália. As formas mais primitivas do Triássico Inferior eram quadrúpedes, dotadas de membros curtos e reforçados. A evolução deste grupo tendeu a originar formas com apêndices locomotores mais especializados, constituindo animais mais gráteis, ágeis e bípedes. Ao longo do Triássico divergiram amplamente, desde formas terrestres, predadoras e ágeis até às de hábito anfíbio, semelhantes aos atuais crocodilos. Carroll (1988) agrupou os Tecodontes em quatro subordens: (a) proterossúquios, o grupo mais basal e que inclui os ancestrais dos restantes tecodontes; (b) pseudossúquios, grupo heterogêneo e claramente parafilético, com formas relacionadas a crocodilianos e outras a dinossauros; (c) fitossauros de aspecto, e provavelmente hábitos, similar aos dos crocodilianos; (d) aetossauros herbívoros e recobertos por placas osteodérmicas articuladas entre si. Com exceção dos aetossauros, os tecodontes eram dotados de numerosos dentes armados com uma variedade de serrilhas ao longo das bordas anterior e posterior dos dentes. Foram os grandes predadores do Triássico (Fig. 4.10).

Os proterocampsídeos foram um grupo primitivo de arcossauros basais exclusivos da América do Sul, antigamente considerados como pseudossúquios. No Triássico do RS estão representados por, pelo menos, três espécies. *Proterochampsia nodosa* apresenta crânio muito achatado com 43 cm de comprimento (Barberena, 1982), órbitas salientes dorsalmente, aberturas temporais dorsais pequenas (Figs. 4.10; 4.9) além de ser amplamente ornamentado por rugosidades como as dos atuais crocodilianos. Outra forma deste grupo, *Chanaresuchus sp.*, era pequena, com rostro longo (Dornelles, 1995) e hábitos semelhantes aos dos atuais jacarés.

A espécie de tecodonte do RS evolutivamente mais relacionada com os atuais crocodilos é *Barberenasuchus brasiliensis*, representada por um crânio de, aproximadamente, 9 cm de comprimento, muito alterado pela fossilização (Mattar, 1987). Dois grupos, também filogeneticamente relacionados entre si e também próximos da linhagem dos crocodilianos, são os rauissúquidos e aetossauros. O primeiro inclui *Prestosuchus chiniquensis*, com crânio de 0,88m de comprimento e o corpo entre 6 e 7m, sendo um dos predadores de maior tamanho de todo o Triássico. Possuía até 16 dentes de grande tamanho, lateralmente compridos, curvados posteriormente e dotados de serrilha nas faces anterior e posterior (Barberena, 1978). Sobre os processos espinhosos das vértebras apresentam placas ósseas conhecidas como osteodermas. Os aetossauros estão representados no Brasil por um conjunto articulado de placas ósseas retangulares (Fig. 4.9; Zacarias, 1982) e material pós-craniano ainda não descrito.

4.4.2.6. DINOSSAUROS.--- No Triássico do RS ocorrem os dinossauros mais antigos do mundo. O primeiro registro é da espécie *Staurikosaurus pricei*, que é um terópodo basal, coletado em sedimentos da Formação Santa Maria, conhecido por: mandíbula, coluna vertebral, cintura pélvica e membros posteriores (Colbert, 1970). Com a restauração do esqueleto concluiu-se que o animal não passava dos dois metros de comprimento. Possivelmente, foi um predador ágil, dadas as características do esqueleto e a postura bípede, que lhe permitia certa velocidade (Fig. 4.11; Galton, 1977). Recentemente, novas formas de dinossauros saurísquios, possivelmente terópodos primitivos como *Guaibasaurus candelariensis*, foram coletados no município de Candelária, RS. O material consta de ossos pós-cranianos de dois exemplares incompletos. Tais achados abrem discussões sobre os primeiros estágios evolutivos de dinossauros saurísquios (Bonaparte *et al.*, 1999). Outro achado importante de dinossauros são materiais de três exemplares de sauropodomorfos. Os esqueletos constam de numerosas vértebras articuladas, cinturas pélvica e escapular, membros

anteriores e posteriores e um dos ramos mandibulares num exemplar (Langer *et al.*, 1999). A espécie, *Saturnalia tupiniquim*, era de pequeno porte (cerca de um metro de comprimento) e devia se alimentar de vegetais e pequenos animais.

4.4.3. SINAPSIDIOS

4.4.3.1. DINOCÉFALOS.--- Há muitos registros deste grupo na África e na Rússia. No Permiano do Brasil só foram encontrados até o momento dentes incisivos e pós-caninos isolados, que mostram facetas de desgaste. Em geral os dentes foram relacionados a diferentes grupos, como titanossuquídeos e anteossaurídeos (Langer, 1998, 2000), que nos esquemas filogenéticos atuais estão bastantes distanciados um do outro. Os anteossaurídeos são formas basais, enquanto que os titanossuquídeos são as formas mais derivadas de dinocéfalos (Rubidge e Van-der-Heever, 1997).

4.4.3.2. DICINODONTES --- Apareceram no Permiano Superior da África do Sul e se distribuíram mundialmente no Triássico. Foram os vertebrados mais abundantes no Permiano Superior e no Triássico Inferior, mas sua diversidade decresceu no Triássico Médio e Superior. É um dos grupos numericamente mais representado na Formação Santa Maria. Tinham hábito herbívoro e tamanho variado, desde muito pequenos até formas muito robustas, que poderiam alcançar 4 metros de comprimento. As formas triássicas são caracterizadas, em sua maioria, pela total ausência de dentes ou tendo apenas os caninos superiores geralmente bem desenvolvidos o que motivou seu nome; embora algumas espécies permianas podem apresentar dentes poscaninos rudimentares. O premaxilar e o maxilar superior, bem como a parte anterior da mandíbula, provavelmente desenvolviam uma estrutura córnea.

A única forma Permiana do Brasil (e da América do Sul) é *Endothiodon* que provém de jazigos do Estado do Paraná. Está representada por um crânio e mandíbula deformados e fragmentários (Barberena e Araújo, 1975), com quatro filas diagonais de dentes na mandíbula, sendo o único dicinodonte conhecido na América do Sul com dentes poscaninos. Na Formação Santa Maria ocorre *Dinodontosaurus turpior*, animal de porte médio a grande com até 40 cm de comprimento craniano e até 2m de comprimento corporal, que apresenta a crista parietal baixa, rostro alongado e caninos grandes (Fig. 4.12; Huene, 1935-42, Cox, 1965). *Stahleckeria potens* era mais robusta que a anterior, com 59cm de comprimento craniano, mais de 3m de comprimento corporal e mais de 1,5m de altura (Huene, 1935-42). Caracteriza-se por apresentar o rostro largo, notavelmente mais curto que os demais dicinodontes da Formação Santa Maria e carecer de canino, tendo uma projeção maxilar no local correspondente ao alvéolo do mesmo. Recentemente (Peruzzo e Araújo-Barberena, 1996) descreveram para a referida Formação, *Ischigualastia*, um dicinodonte de grande porte representado por um crânio com 0,55m de comprimento e corpo provavelmente com 2,50m de altura. O crânio é triangular em vista dorsal, sem dentes e com o processo maxilar no local do canino, porém menos marcado que em *Stahleckeria*. Na parte superior da Formação Santa Maria, conhece-se o último representante deste grupo no Brasil, *Jachaleria candelariensis* (Fig. 4.12), representado por um crânio cujo comprimento é de 0,45m, enquanto que seu provável comprimento corporal seria de 2m. O crânio apresenta certa similaridade com o de *Ischigualastia*, mas a crista parietal é mais baixa que a porção posterior zigomática do esquamosal e a mandíbula é proporcionalmente mais baixa e delgada (Araújo e Gonzaga, 1980).

4.4.3.3. CINODONTES.--- São os terápsidos melhor representados na América do Sul, com 16 gêneros. Neste grupo podemos vislumbrar o desenvolvimento de caracteres que passaram a ser diagnósticos dos mamíferos (Hopson, 1991; Rowe, 1993). Apresentam tamanho variável, com o comprimento do crânio oscilando desde poucos centímetros até 45cm, não chegando a desenvolver tamanho tão grande como o dos dicinodontes. Pela dentição podem-se reconhecer dois tipos diferentes: (1) formas com poscaninos setoriais, com cúspides alinhadas e cortantes, de hábitos carnívoros ou insetívoros dependendo do tamanho, e (2) formas traversodontídeas, com poscaninos transversalmente alargados, mostrando uma clara oclusão entre os mesmos sendo interpretadas como formas herbívoras ou onívoras (Barberena, 1974). Na Formação Santa Maria existe uma grande diversidade de cinodontes. Entre as formas setoriais podemos destacar os chiniquodontídeos (Fig. 4.13), predadores com 0,60m e 1,30m de comprimento do corpo. O grupo de cinodontes notoriamente mais abundante neste período é o dos traversodontídeos, como *Massetognathus*, cujo máximo comprimento corporal alcançaria 1m, e *Exaeretodon*, com possivelmente até 2m de comprimento (Figs. 4.14; 4.13). Também foram achados cinodontes muito pequenos com dentição sectorial como *Therioherpeton cargini*, com comprimento corporal próximo de 15cm, postulado como possível ancestral dos mamíferos (Bonaparte e Barberena, 1975).

Agradecimentos --- Os autores agradecem ao Dr. Thales de Lema pela oportunidade proporcionada para a confecção desta resenha sobre a fauna fóssil do permotriássico do Rio Grande do Sul. A Mario Costa Barberena, Eliseu Vieira Dias; Sérgio Dias da Silva, Jorge Ferigolo, Thales de Lema, Max Langer, Luciano Maciel, Maria Somalia Sales Viana, Cesar Leandro Schultz e Rivaldo da Silva que fizeram a leitura e comentários sobre parte ou todo o manuscrito. A Ana Maria Ribeiro pela paciência para fazer uma leitura detalhada e extensa do manuscrito. Os desenhos de reconstrução da fauna foram magnificamente executados pelo artista Jorge Herrmann. A Jeter Jorge Bertolotti e Martha Richter pelo acesso ao material da coleção paleontológica do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS. A Mário Costa Barberena, Cesar Leandro Schultz e Sérgio Dias da Silva, do Instituto de Geociências da UFRGS pelo assessoramento e o acesso aos materiais do Setor de Paleontologia de Vertebrados.

BIBLIOGRAFIA

- 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, Rio de Janeiro, 57: 63-66.
- ARAÚJO, D. C. e Gonzaga, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires: 159-174.
- AZEVEDO, S. A. K.; Schultz, C. L. e Barberena, M. C. 1990. Novas evidencias bioestratigráficas e paleoecológicas na análise da evolução explosiva dos rincossauros do Triássico. Paula-Coutiana, Porto Alegre, 4: 23-33.
- BARBERENA, M. C. 1974. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil. Tese Doutoral, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 194 pp.
- _____. 1978. A huge Thecodont skull from the Triassic of Brazil. Pesquisas, Instituto de Geociências UFRGS, Porto Alegre, 9: 62-75.
- _____. 1982. Uma nova espécie de *Proterochampsa* (*P. nodosa sp.nov.*) do Triássico do Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 54: 127-141.
- _____. 1998. *Australerpeton cosgriffi n. g., n. sp.*, a Late Permian Rhinesuchoid

- amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 70: 125-137.
- BARBERENA, M. C. e Araújo, D. C. 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y deriva continental. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía*, Tucumán, 1: 497-504.
- BARBERENA, M. C. e 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). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 70: 465-468.
- BARBERENA, M. C.; Lavina, E. L. e Azevedo, S. A. K. 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodos permianos e triássicos do Brasil. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. MME-DNPM, Serie Geologia (27), Paleont./Estratig. 2: 21-28, Brasília, D.F.
- BENTON, M. J. 1990. *Vertebrate Paleontology*. Unwin Hyman Ltd., London. 377 pp.
- BONAPARTE, J. F. e Barberena, M. C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology* 49: 931-936.
- BONAPARTE, J. F. e Ferigolo, J. 1998. A new and primitive saurischian dinosaur from the late Triassic Caturrita Formation of Southern Brazil. *Programa y Resúmenes XIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, p.16.
- BONAPARTE, J. F.; Ferigolo, J. e Ribeiro, A. M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *In Tomida, Y; Rich, T. H. e Vickers-Rich, P. (Eds.) -- Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. Tokyo, National Science Museum of Tokyo. P. 89-109. (Nat. Sci. Mus. Monographs, 15)
- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York, W.H. Freeman. 698 pp.
- COLBERT, E. H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405: 1-39.
- COX, C. B. 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 248: 457-516.
- DIAS, E. V. e Barberena, M. C. 1998. An amphibian lower jaw from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of South Brazil. *Boletim de Resumos 1 Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, Porto Alegre, p. 3.
- DIAS-da-Silva, S. e Schultz, C. L. 1998. New procolophonids (Parareptilia, Procolophonoidea) and rhytidosteids (Amphibia, Temnospondyli) of southern Brazilian Triassic. *Programa y Resúmenes, XIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, p 24.
- DORNELLES, J. E. F. 1995. Um tecodonte proterosuídeo (*Chanaresuchus sp.*) do Triássico do Rio Grande do Sul. *Comunicações Museu de Ciência e Tecnologia, PUCRS, sér. Ciênc. Terra*, Porto Alegre, 1: 63-68.
- GALTON, P. M. 1977. *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Palaentologische Zeitschrift* 51: 234-245.
- GREGORY, W.K. 1951. *Pareiasaurus* versus placodonts as near ancestors to the turtles. *Bulletin of the American Museum of the Natural History* 86: 275-326.
- HOPSON, J. A. 1991. Systematic of the non mammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in Synapsida. *In Schultze, H. D. e Trueb, L. (Eds.) -- Origin of the Higher Groups of Tetrapods, Controversy and Consensus*. Comstock Pub. As., Cornell University Press. P. 635-693
- HUENE, F. Von. 1935-1942. *Die Fossilen Reptilen des Südamerikanischen Gondwanalandes*. C.h. Beck'sche Verlag, München. 332pp.
- LANGER, M. C. 1998. Are the dinocephalians present in the Brazilian Upper Permian? *Journal of African Earth Science, Special Abstract Issue (Gondwana 10: Event stratigraphy of Gondwana)* 27: 129-130.
- _____. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Easto Formation) of the Parana Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 215: 69-95.
- LANGER, M. C.; Abdala, F. e Richter, M. 1998. New record of Dinosauria from The

- Santa Maria Formation (Upper Carnian of The Paraná Basin-Brazil). Programa y Resúmenes XIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, p. 37.
- LANGER, M. C.; Abdala, F.; Richter, M. e Benton, M. J. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil (Un dinosaure sauropodomorphe dans le Trias supérieur (Carnien) du Sud du Brésil). Comptes Rendues de la Academie des Sciences de Paris, sér. Sciences de la Terre et des Planètes (Earth & Planetary Sciences), 329: 511-517.
- LANGER, M. C. e Schultz, C. L. 1997. Further comments on the Brazilian protorosaurs. Resúmenes XIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, p.51.
- LAURIN, M. e Reisz, R. R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. Zoological Journal of the Linnean Society, 113: 165-223.
- LAVINA, E. L. 1983. *Procolophon pricei*, sp. nov., um novo reptil procolofonideo do Triássico do Rio Grande do Sul. Iheringia, Ser. Geol., Porto Alegre (9): 51-78.
- MACIEL, L.; Ribeiro, A. M.; Sedor, F. 1996. Considerações sobre os quelônios fósseis do quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. Resúmenes XII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Pampa, p. 60.
- MATTAR, L. C. B. 1987. Sobre a presença de *Barberenasuchus brasiliensis* gen. et. sp.nov., no Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnose genérica e específica. Anais X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, v.1, p.77-84.
- PÉRUZZO, C. S.e Araújo-Barberena, D. C. 1996. Sobre a ocorrência do Gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 67: 175-181.
- PRICE, L. I. 1947. Um procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM), Rio de Janeiro, 122: 7-26.
- ROMER, A. S. 1966. Vertebrate Paleontology. 3rd. edition. The University of Chicago Press. 468 pp.
- ROWE, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In Szalay, F.; Novacek, M. e McKenna, M. (Eds) -- Mammal Phylogeny. Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials. Springer Verlag. P: 129-145.
- RUBIDGE, B. S. e Van Den-Heever, J. A. 1997. Morphology and sistematic position of the dinocephalian *Styracocephalus platyrhynchus*. Lethaia 30: 157-168.
- SCHEELE, W. E. 1954. Prehistoric Animals. 3rd. Ed. Cleveland, The World Publ. Co 126p.
- SCHULTZ, C. L. e Azevedo, S. A. 1990. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul-Brasil. Paula Coutiana, Porto Alegre, 4: 35-44.
- SERENO, P. C. 1991. Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and functional interpretations. Journal of Vertebrate Paleontology 11 (Supp. to No. 4): 1-53.
- TIMM, L. L.; Soares, M. B. e Araújo-Barberena, D.C. 1995. Mesossauros: pequenos répteis aquáticos da América do Sul e África. Ciência & Ambiente, Universidade Federal de Santa Maria, 10: 27-37.
- ZACARIAS, J. D. 1982. Uma nova espécie de tecodonte aetossáurio (*Aetosauroides subsulcathus*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 67 pp.

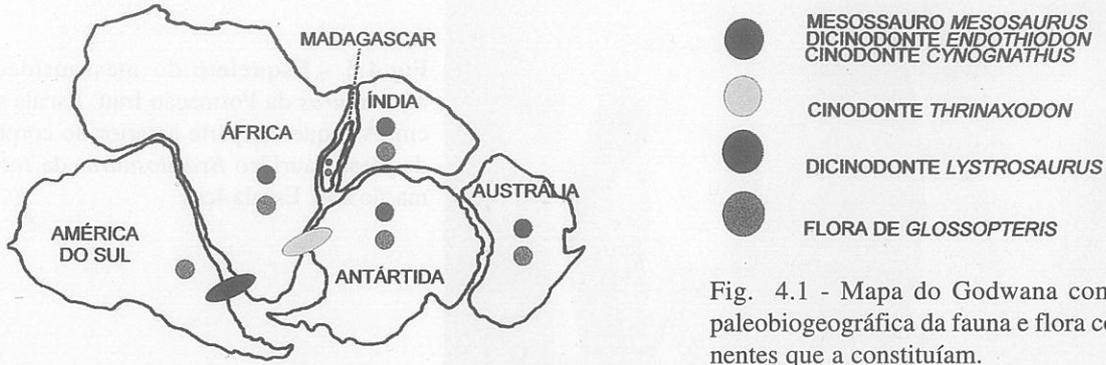


Fig. 4.1 - Mapa do Godwana com a distribuição paleobiogeográfica da fauna e flora comum aos continentes que a constituíam.

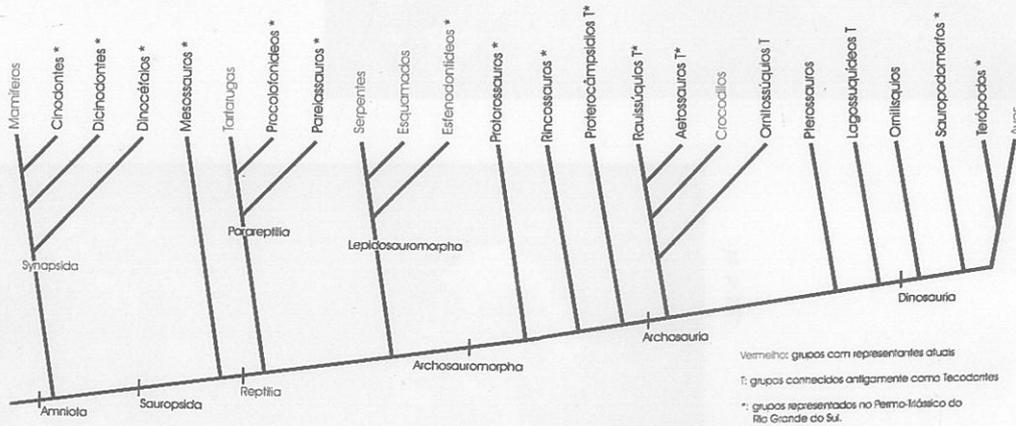
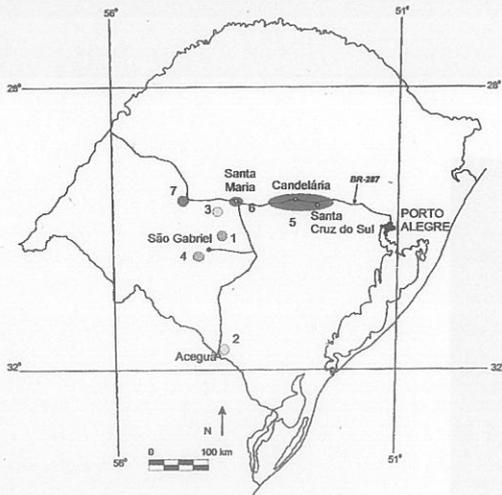


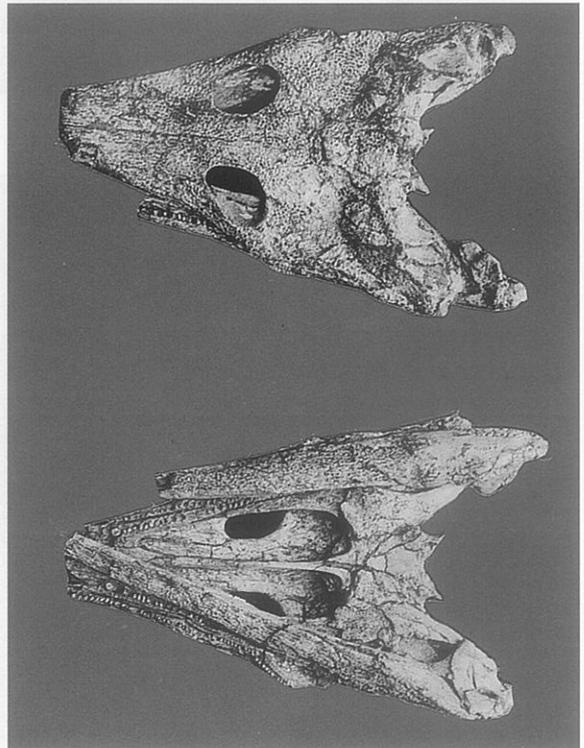
Fig. 4.2 - Cladograma de relação entre grupos de amniotas. A partir de Laurin e Reisz (1995), e Sereno (1991).

Fig. 4.3 - Mapa de localização dos principais afloramentos permotriássicos do Rio Grande do Sul.



- Formação Santa Maria (Triássico Médio e Superior)
- Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior)
- Formação Passo das Tropas (Permiano Superior)
- Formação Irati (Permiano Superior)

Fig. 4.4 - Vistas dorsal e ventral do crânio do anfíbio rinessucóideo *Australerpeton* da Formação Rio do Rasto. Escala 4cm.



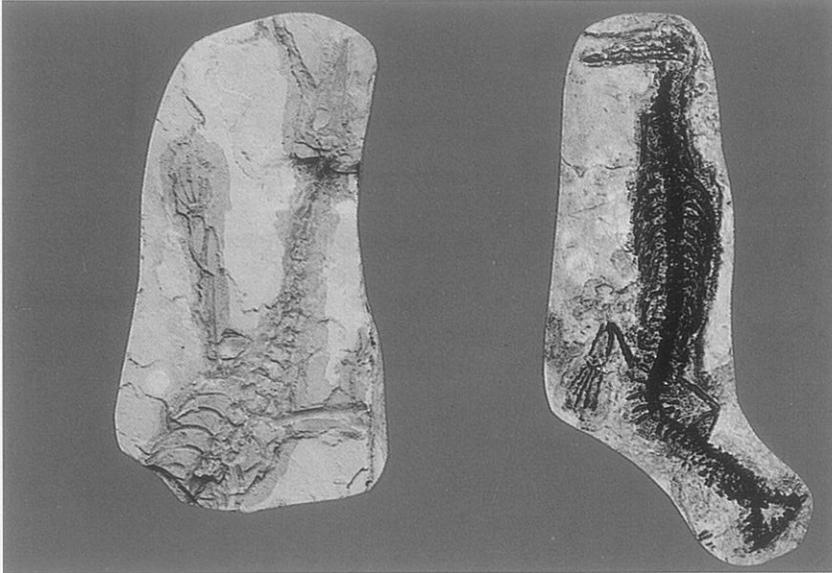


Fig.4.5 - Esqueleto do mesosaurídeo *Mesosaurus* da Formação Iratí. Escala 4 cm. À esquerda, parte anterior do corpo do mesossaurídeo *Brazilosaurus* da formação Iratí. Escala 4cm

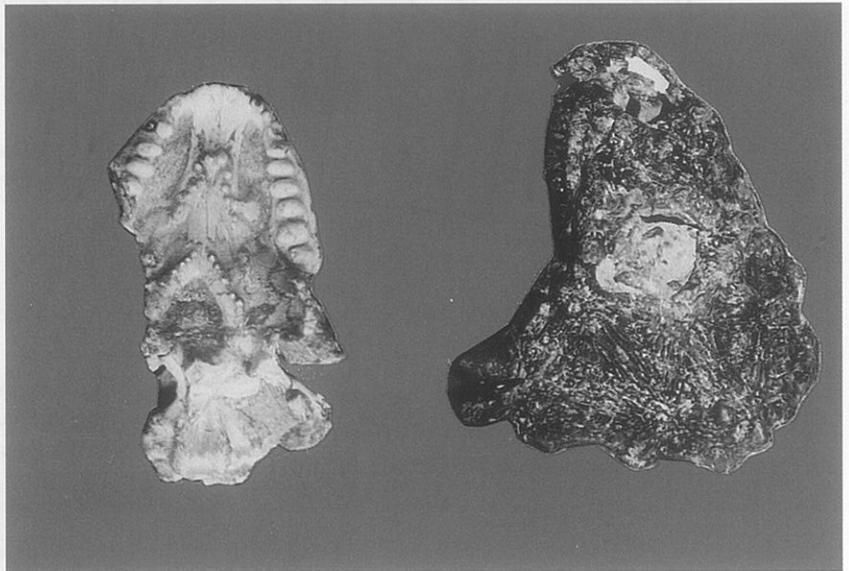


Fig 4.6 - Crânio de *Pareisaurus*, da formação Rio do Rasto, em vista lateral. Escala 8cm. À direita, crânio em vista palatal de *Procolophon* da Formação Sanga do cabral. Escala 1cm.

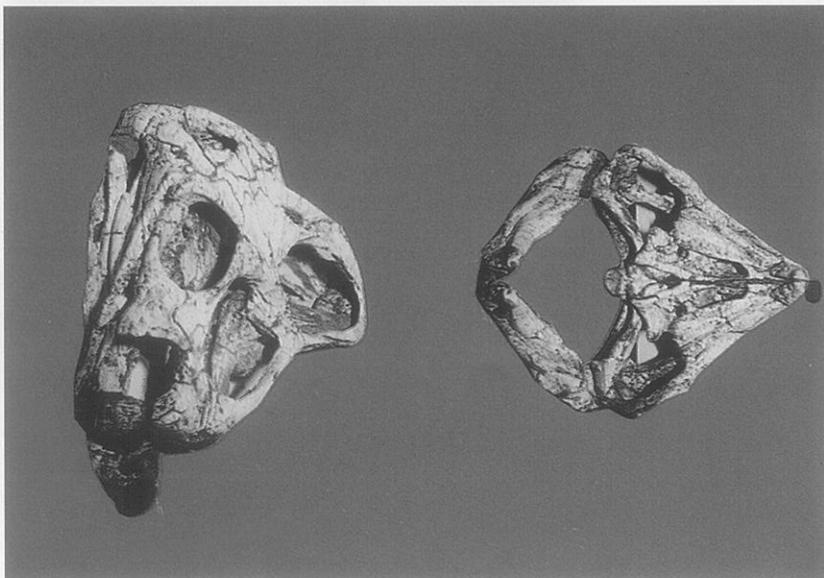


Fig. 4.8 - Crânio e mandíbula do rincossauro *Scaphonyx* em vistas ântero-ventral e dorso-lateral. Escala 4cm.



Fig. 4.7 - Reconstrução do ricossauro *Scaphonyx* no ambiente do Trássico do Rio Grande do Sul.

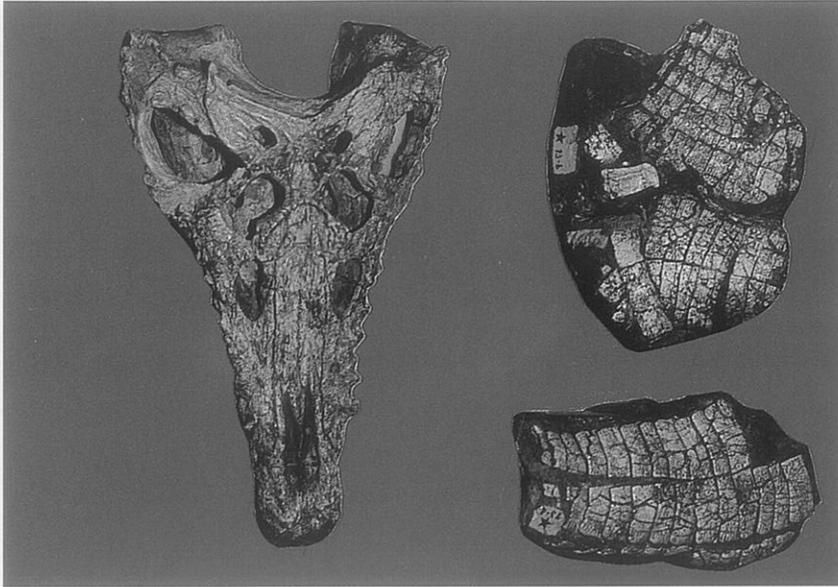


Fig. 4.9 - Conjunto articulado de placas osteodérmicas dorsais do aetossauro da formação Santa Maria. Escala 4 cm. À esquerda, crânio em vista dorsal do arcoossauo basal *Proterochampsia*, da formação Santa Maria. Escala 8cm.



Fig. 4.12 - Crânio em vista lateral do dicinodonte *Jachaleria* da Formação Santa Maria. Escala 8cm. À direita, esqueletoarticulado de uma forma juvenil do dicinodonte *Dinodontasaurus*, da formação Santa Maria. Escala 8 cm.

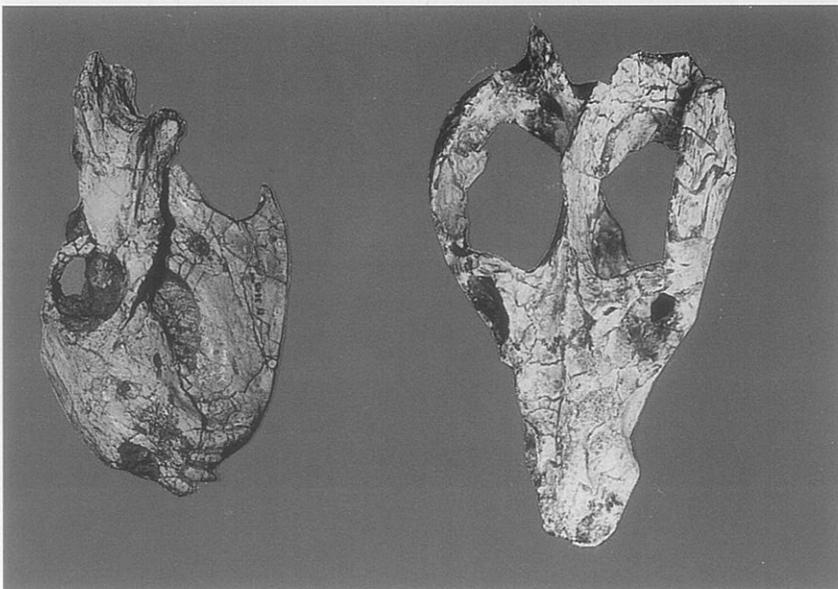


Fig. 4.13- Crânio em vista lateral do cinodonte traversodontídeo *Exaeretodom* da formação Santa Maria. Escala 4 cm. À esquerda, crânio em vista dorsal do cinodonte chiniquodontídeo *Probelesodon* da formação Santa Maria. Escala 2 cm.



Fig. 4.7 - Reconstrução do ricossauro *Scaphonyx* no ambiente do Trássico do Rio Grande do Sul.

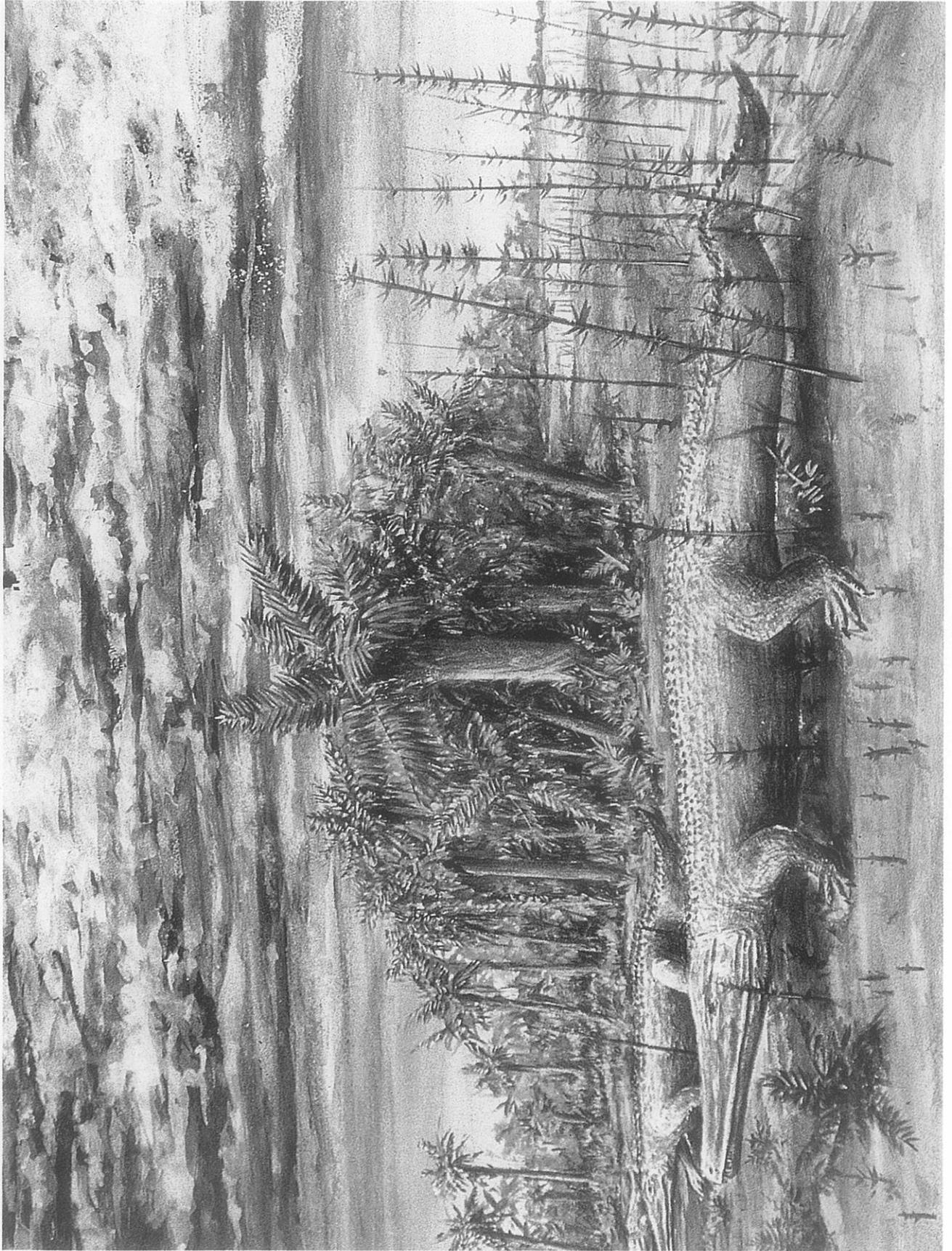


Fig. 4.10 - Reconstrução do arcoossuro basal *Proterochampsia* no ambiente do Triássico do Rio Grande do Sul.

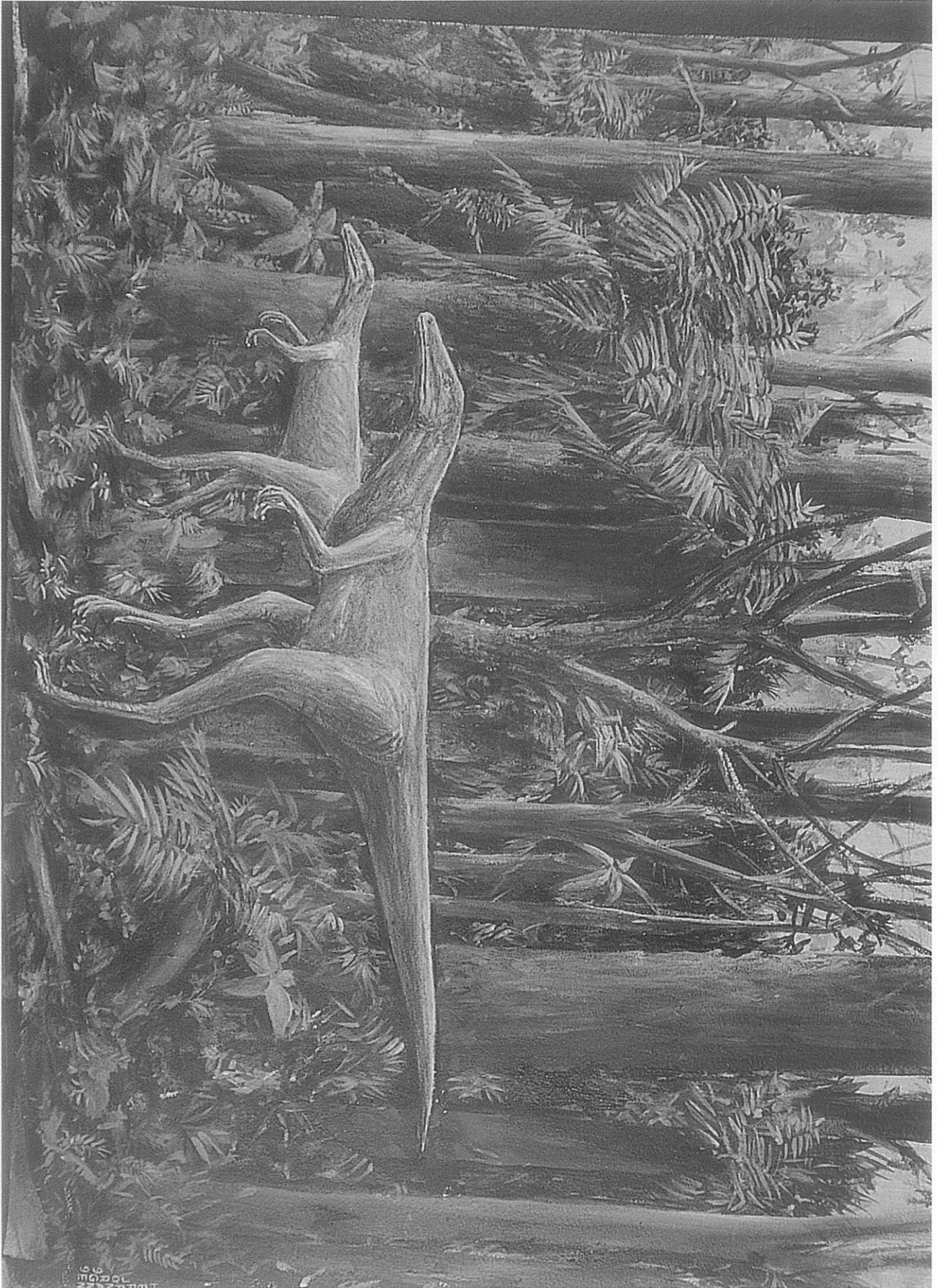


Fig. 4.11 - Reconstrução do dinossauro *Staurikosaurus* no ambiente do Triássico do Rio Grande do Sul.



Fig. 4.14 - Reconstrução do cinodonte *Exaeretodon* no ambiente do Triássico do Rio Grande do Sul.