

Temnospôndilos do Brasil: uma breve revisão e aspectos paleobiogeográficos

ESTEVAN ELTINK

ELISEU VIEIRA DIAS

Abstract

Although representing the most abundant group of basal tetrapods, temnospondyls have a relatively scarce fossil record in South America. In this context, four species are known from two large sedimentary basins in Brazil, the Parnaíba and the Paraná basins. The former yielded *Prionosuchus plummeri*, the first temnospondyl formally described from South America. Other Brazilian temnospondyls were found in the Paraná Basin: *Bageherpeton longignathus*, from southernmost Brazil, and *Australerpeton cosgriffi*, from the Serra do Cadeado area in the State of Paraná, both found in the Upper Permian Rio do Rasto Formation. A fourth species, *Sangaia lavinai*, is from the Lower Triassic in the State of Rio Grande do Sul. A short-snouted “*Rhinesuchus*-like” temnospondyl was also collected in the Rio do Rasto Formation in Serra do Cadeado, which was not formally described, as well as other incomplete material indicating the occurrence of Mastodonsauroidae and Plagiosauridae in the Caturrita and Sanga do Cabral formations respectively. There is some debate concerning the relationships and taxonomic position of some Brazilian temnospondyls, leading to differing biogeographical implications. The suggested Cisuralian age of the Pedra do Fogo Formation, which yields *Prionosuchus plummeri*, is incompatible with the Guadalupian distribution of other platyoposaurine archegosaurs. In the case of *Bageherpeton longignathus* a possible correlation between Upper Permian of the State of Rio Grande do Sul with the fossil assemblages of *Ishevo* (Russian Platform) and *Tapinocephalus* (Karoo Basin), both placed in the Wordinian Stage, can be established, although noteworthy, *Bageherpeton* and *Provelosaurus* may not come from the same locality. For the forms in Serra do Cadeado their suggested archegosaurian or rhinesuchian affinities suggest Capitanian or Wordian ages for their faunas. *Sangaia lavinai* is phylogenetically related to Gondwana rhytidosteids and contributes to understand the early stereospondyl radiation during Triassic times. Accordingly, Brazilian temnospondyls are important for understanding the distribution pattern of the group across Pangeia.

Keywords: Paleobiogeography, Permian, Temnospondyli, Triassic.

Introdução

Os Temnospondyli representam o grupo mais abrangente e mais rico em espécies dentre os tetrápodes basais; com distribuição temporal de cerca de 210 milhões de anos, do Viséano ao Albiano (Milner, 1990) e com mais de 160 gêneros (Ruta & Coates, 2007). Definições acerca deste grupo mudaram significativamente desde a sua proposição inicial por Zittel (1888), haja vista reconsiderações como as de Romer (1947), na qual Temnospondyli incluiria os tetrápodes basais “Rachitomi”, com grandes vacuidades interpterigoides, como aquelas de *Eryops* e *Trimerorhachis*, mais as formas mesozoicas de tipo vertebral “Stereospondyli”.

Classificações filogenéticas com base estemática definem Temnospondyli como um táxon que inclui todos os tetrápodes mais relacionados aos anfíbios modernos do que aos Amniota (de Queiroz & Gauthier, 1992). Neste caso, a origem de Lissamphibia enraizada dentro de Temnospondyli, por exemplo, dentro de Dissorophoidea (Milner, 1988, 1990; Trueb & Cloutier, 1991; Bolt, 1991; Gardner, 2001; Schoch & Milner, 2004), deixa esta definição válida. Entretanto, a origem em Lepospondyli (Carroll & Currie, 1975; Carroll & Holmes, 1980; Laurin & Reisz, 1997; Laurin 1998a, b; Laurin & Anderson, 2004; Vallin & Laurin, 2004) gera um conflito com a definição primeira, já que Lepospondyli estaria incluso no grupo dos Temnospondyli. Mesmo existindo a definição de base estemática de Laurin (1998a), na qual os temnospôndilos incluiriam todos os Choanata mais relacionados a *Eryops* do que aos amniotas, Yates & Warren (2000) lançam mão de uma definição estemática que consideramos mais adequada, na qual Temnospondyli é um táxon que inclui todos os Choanata mais relacionados a *Eryops* do que *Pantylus* (Microsauria). Utilizando-se Microsauria nesta definição, e consequentemente Lepospondyli, a topologia permaneceria insensível às diferentes hipóteses para a evolução dos tetrápodes primitivos.

Referente às relações de parentesco dentro do grupo, Milner (1990) apresenta a primeira grande filogenia (suprafamiliar) dos temnospôndilos, no entanto, sem uma adequação à metodologia cladística formal (Amorim, 1997; Wenzel, 2002). Posteriormente, Yates & Warren (2000) e Ruta *et alii* (2003a, b) trazem as primeiras análises computacionais abrangentes, contudo a primeira privilegia os temnospôndilos mais apicais, deixando de lado os grupos basais, enquanto a segunda privilegia apenas os grupos mais basais (Pawley, 2006). O trabalho de Ruta *et alii* (2007) seria a primeira análise mais ampla, porém trata-se de uma filogenia sintética “consensual” apresentando a primeira superárvore para o grupo de acordo com conceitos recentes de sistemática filogenética (Pisani & Wilkinson, 2002; Wilkinson *et alii*, 2005a, b; Pisani *et alii*, 2007). Assim sendo, ainda não foi efetuada uma análise filogenética do grupo como um todo, como sugerido por Pawley (2006) e Ruta *et alii* (2007). E desta forma, mesmo com a considerável representatividade do grupo, os Temnospondyli possuem até o momento um escasso registro no Brasil (figura 1).

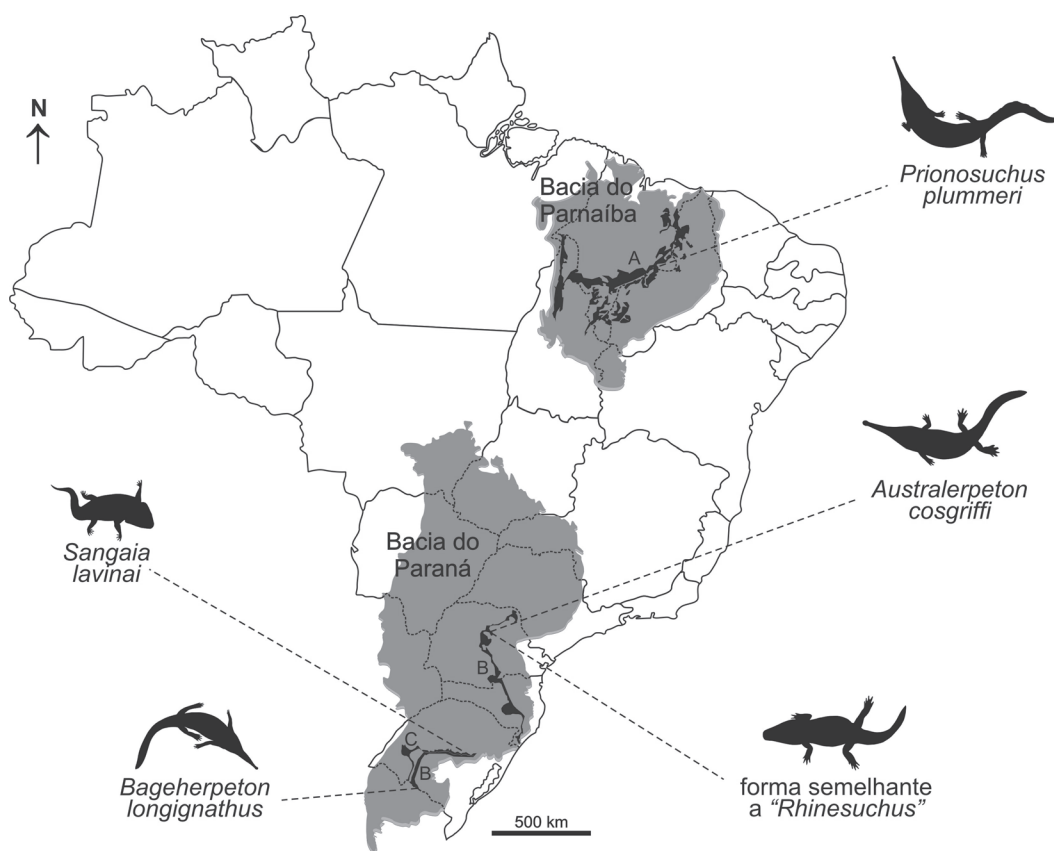


Figura 1 Distribuição geográfica das espécies brasileiras de temnospôndilos, encontrados nas bacias do Parnaíba e Paraná. **A.** Formação Pedra do Fogo; **B.** Formação Rio do Rasto; **C.** Formação Sanga do Cabral.

Histórico

Apesar de White (1908) referir-se a um “dente de labirintodonte” da Formação Irati, esta ocorrência nunca foi confirmada, assim, segundo Cox & Hutchinson (1991), o primeiro registro de temnospôndilo para a América do Sul remete a Price (1948), que, baseando-se em um rosto, um fragmento mandibular e um fêmur provenientes da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba, descreveu *Prionosuchus plummeri*. Para a Bacia do Paraná, Putzer (1954) descreveu um fragmento portando três dentes labirintodontes provenientes da Formação Palermo e associou este material ao gênero *Loxomma* após consulta ao paleontólogo alemão Friedrich von Huene (1875-1969). Todavia, Barberena (1970) alegou haver incerteza quanto a tal vinculação taxonômica, tendo em vista a presença deste tipo de dentição em vários outros tetrápodes basais ou mesmo em certos sarcopterígeos. É merecedor de ressalva que *Loxomma* pertence à família Baphetidae, a qual, segundo Ruta *et alii* (2003a, b), não possui

claras afinidades dentre os tetrápodes basais. No entanto, sua menção aqui é pertinente já que, por vezes, é posicionado como grupo-irmão de Temnospondyli ou próximo destes (e.g., Clack, 1998; Milner & Lindsey, 1998; Ruta *et alii*, 2003b; Benton, 2008).

Posteriormente, Barberena & Daemon (1974) reportaram a primeira ocorrência de temnospôndilos para a Formação Rio do Rasto, proveniente da região da Serra do Cadeado, centro-norte do Paraná, com base em uma forma longirrostra posteriormente citada por Barberena *et alii* (1980) e descrita como *Australerpeton cosgriffi* por Barberena (1998). Também para a Serra do Cadeado, Barberena *et alii* (1980) reportaram um temnospôndilo de rostro curto, ainda sem descrição formal na literatura, mas que foi inicialmente citado como “*Rastosuchus hammeri*” (*nomem nudum*) (Barberena *et alii*, 1980) e posteriormente tratado apenas como uma “forma semelhante à *Rhinesuchus*” (Barberena & Dias, 1998; Dias & Kroeff, 2002). Também para a Formação Rio do Rasto, mas no Estado do Rio Grande do Sul, *Bageherpeton longignathus* foi descrito por Dias & Barberena (2001). O mais recente temnospôndilo descrito para o Brasil trata-se de *Sangaia lavinae* (Dias-da-Silva *et alii*, 2006a; Dias-da-Silva & Marsicano, 2006), um Rhytidosteidae procedente da Formação Sanga do Cabral, do Triássico Inferior sul-rio-grandense.

Assim sendo, este trabalho trata de uma breve revisão acerca dos temnospôndilos descritos para o Brasil. Estes táxons, juntamente de outros provenientes da Argentina e Uruguai (e.g., *Promastodonsaurus bellmanni*, *Pelorocephalus mendonzensis*, *P. cachentensis*, *P. tenax*, *Uruyella liminea*), trazem evidências às discussões em âmbito paleobiogeográfico. A curta distribuição temporal faz destes uma ferramenta bioestratigráfica aos estratos sul-americanos do Permiano Superior e Triássico Inferior e Superior. E, desta forma, colocam o Leste da Gondwana como um possível local de irradiação dos estereospôndilos avançados (Dias-da-Silva & Dias, 2006). É válido ressaltar que o valor da discussão em âmbito cronoestratigráfico e filogenético de alguns destes espécimes influi na esfera paleobiogeográfica, sendo isto apresentado na forma de discussão. Mesmo atentando às possíveis afinidades dos Lissamphibia (anfíbios modernos), estes não serão tratados aqui e a ênfase dada será, portanto, para os temnospôndilos, formas que no Brasil estão restritas aos períodos Permiano e Triássico.

Contexto Geológico

No Brasil, são duas as bacias sedimentares com registros de temnospôndilos: a Bacia do Parnaíba e a Bacia do Paraná. Ambas são bacias intracratônicas de origem paleozoica (Silva *et alii*, 2003), sendo que a Bacia do Parnaíba, com cerca de 600 000 km² de extensão e 3 400 m de espessura (Santos & Carvalho, 2004), compõe-se de sedimentos de procedência marinha e continental, cuja deposição vai desde o Ordoviciano até o Triássico Inferior (Góes & Feijó, 1994). Já a Bacia do Paraná estende-se por cerca de 1 200 000 km², seus ambientes deposicionais são principalmente marinhos (acrescidos de duas incursões glaciais, uma no Ordoviciano Superior e no Carbonífero Superior-Permiano Inferior), mas também se compõe de sedimentos continentais (Silva *et alii*, 2003). Sua deposição tem origem no Ordoviciano, alcançando o Cretáceo Superior (Maastrichtiano) (Milani *et alii*, 1998).

Ambas as bacias apresentam depósitos permotriássicos com registros de temnospôndilos. Até o momento, na Bacia do Parnaíba eles estão representados na Formação Pedra do Fogo, enquanto que na Bacia do Paraná o grupo está representado nas formações Corumbataí, Rio do Rasto, Sanga do Cabral e Caturrita.

A Formação Pedra do Fogo teve seu nome inicialmente proposto por Plummer *et alii* (1948), baseado em camadas areníticas ricas em sílex e madeira silicificada. Ao lado das formações Piauí, Motuca e Sambaíba, compõem o Grupo Balsas, que representa a Supersequência Carbonífero-triássica da Bacia do Parnaíba (Silva *et alii*, 2003). A idade para tal formação foi inicialmente dada como eopermiana, baseada na presença de *Prionosuchus plummeri* (Price, 1948), sendo esta confirmada por estudos palinológicos apresentados por Müller (1962), Mesner & Woldrigde (1964) e Cruz *et alii* (1973). Góes & Feijó (1994) detalharam bioestratigraficamente a idade desta formação, atribuindo-a ao Eopermiano à base do Mesopermiano, ou seja, Cisuraliano e Guadalupiano, respectivamente, *sensu* Ogg *et alii* (2008). Faria Jr. & Truckenbrodt (1980a, b) dividem a Formação Pedra do Fogo em três membros: Sílex Basal, Médio e *Trisidela*. A sequência sedimentar inicia-se com arenitos róseos com estratificações cruzadas acanaladas de grande porte, configurando dunas gigantes com base planar, no topo, os arenitos avermelhados alternados com argilitos, apresentando acamamentos lenticulares, gretas de ressecção, estruturas sigmoides de baixios arenosos e de maré (Santos & Carvalho, 2004). O ambiente de deposição sugere uma origem continental lagunar fluvial, com contribuição eólica (grandes dunas, indicativo de ambiente desértico). Para o topo, incursões marinhas transgressivas são sugeridas com ciclos evaporíticos e sedimentos pelíticos subaquáticos (Lima & Leite, 1978; Santos & Carvalho, 2004).

Com relação à Bacia do Paraná, as formações que portam registros de temnospôndilos são: Rio do Rasto, Sanga do Cabral e Caturrita. Destas, as formações Rio do Rasto e Sanga do Cabral possuem espécies já descritas. Para a Formação Corumbataí, no Estado de São Paulo, há registros de fragmentos ósseos atribuídos a temnospôndilos, mas que, até o momento, não foram detalhadamente estudados (Toledo & Bertini, 2000; Mendonça & Fernandes, 2009).

A Formação Rio do Rasto foi inicialmente proposta por White (1908) para designar uma sucessão de camadas vermelhas, expostas nas cabeceiras do Rio do Rasto, situado ao longo da estrada entre os municípios de Lauro Müller e São Joaquim, em Santa Catarina. Esta é subdividida em dois membros, o inferior, denominado Serrinha, e o superior, Morro Pelado (Gordon Jr., 1947). Schneider *et alii* (1974) reconheceram o Grupo Passa Dois como composto pelas formações Irati, Teresina, Serra Alta e Rio do Rasto, ao passo que o Grupo Passa Dois, acrescido dos grupos Itararé e Guatá, constituem a Supersequência Gondwana I (Carbonífera–Eotriássica) da Bacia do Paraná (Milani, 1998). Schneider *et alii* (1974) propuseram a idade desta formação no Kazaniano (início do Mesopermiano), no entanto dados paleobotânicos (Rohn, 1994) e bioestratigráficos baseados em vertebrados (Barberena & Daemon, 1974; Barberena *et alii*, 1980; Langer, 2000; Malabarba *et alii*, 2003; Cisneros *et alii*, 2005) sugerem uma idade no Tatariano (final do Guadalupiano e início do Lopingiano). Em termos litológicos, o Membro Serrinha é constituído por arenitos finos de laminação cruzada e ondulada, bem selecionados, intercalados com siltitos e argilitos, podendo localmente conter lentes ou horizontes de calcário. O Membro Morro Pelado, por sua vez, é constituído por lentes de arenitos finos, avermelhados, intercalados em siltitos e argilitos. Suas principais estruturas sedimentares são estratificação cruzada acanalada e laminação plano-paralela (Schneider *et alii*,

1974; Schobbenhaus *et alii*, 1984). O ambiente deposicional sugerido, da base para o topo, é o da progradação de planícies de maré passando para um ambiente deposicional estritamente continental (Schneider *et alii*, 1974; Lavina, 1991), com a presença de lagos e planícies aluviais localmente recobertos por dunas de areia sob condições climáticas áridas. Rohn (1988) e Lavina (1991) interpretaram as fácies da Formação Rio do Rasto, como basicamente lacustres, sendo os depósitos frequentemente influenciados por ondas, apresentando evidências de condições cada vez mais secas, com a invasão de dunas eólicas. Os temnospôndilos registrados para esta formação são *Australerpeton cosgriffi* e *Bageberpeton longignathus*, além de uma forma semelhante ao gênero africano *Rhinesuchus* (Barberena & Dias, 1998).

A Formação Sanga do Cabral (Andreis *et alii*, 1980), ao lado das formações Santa Maria, Caturrita e Guará (Grupo Rosário do Sul) compõem a Supersequência Gondwana II (Milani *et alii*, 1998), a qual está restrita ao Estado do Rio Grande do Sul e ao Uruguai (Silva *et alii*, 2003). Sobrepondo-se às formações Rio do Rasto e Pirambóia, a Formação Sanga do Cabral é composta por conglomerados intraformacionais e arenitos conglomeráticos, mal selecionados, com estratificações cruzadas acanaladas e planares de pequeno porte (Scherer *et alii*, 2000), sugerindo deposição em um sistema fluvial entrelaçado com clima árido e semiárido (Holz & Scherer, 2000). A maior parte dos fósseis é encontrada em níveis de pelitos e siltitos avermelhados, ocasionalmente com gretas de contração, intercalados com arenitos finos com laminações cruzadas cavalgantes remetendo a depósitos lacustres rasos. Periodicamente secos, tais depósitos correspondem às porções menores de um grande sistema fluvial entrelaçado, efêmero e pobremente canalizado, representado pela associação dos arenitos finos com estratificação plano-paralela e conglomerados intraformacionais (Holz & Souto-Ribeiro, 2000; Scherer *et alii*, 2000; Zerfass *et alii*, 2003; Dias-da-Silva *et alii*, 2006b). A idade sugerida para esta formação é Induano Superior/Olenekiano Inferior (Abdala *et alii*, 2002; Cisneros & Schultz, 2002; Dias-da-Silva *et alii*, 2005, 2006a, b), estágios do Eotriássico, baseando-se na sua correlação com a antiga subzona "*Procolophon*" *sensu* Nevelling *et alii* (1999), a qual pertence a zona "*Lystrosaurus*", na Bacia do Karoo, África do Sul (Rubidge *et alii*, 1995). Para tal formação, existe apenas um temnospôndilo descrito, *Sangaia lavinae* (Dias-da-Silva *et alii*, 2006a; Dias-da-Silva & Marsicano, 2006).

Temnospôndilos do Brasil

Visto que existem divergências quanto ao posicionamento taxonômico de alguns temnospôndilos brasileiros, os táxons que possuem descrição formal na literatura estão aqui apresentados em ordem cronológica de proposição. Os demais, que correspondem a espécimes eventualmente completos, mas ainda não formalmente descritos, serão tratados à parte.

Prionosuchus plummeri Price, 1948

Coletado em 1946, na cidade de Pastos Bons, no Estado do Maranhão, por Frederick B. Plummer, Franklin Gomes e Llewellyn I. Price, durante uma viagem de reconhecimento

geológico do Conselho Nacional do Petróleo, *Prionosuchus plummeri* (figura 2) foi originalmente descrito por Price (1948). O material-tipo é composto de um rostró, fragmento de ramo mandibular e fêmur (DNPM-320-R). Llewellyn I. Price coletou mais dois fragmentos rostrais (DNPM-862-R e DNPM-863-R) em 1948, e mais um ramo mandibular (DNPM-864-R) e dois intercentros (DNPM-865-R), em 1970, acompanhado de John Attridge, do Birkbeck College (Londres). Numa expedição em 1972, Llewellyn I. Price e Diógenes de A. Campos coletaram mais fragmentos, incluindo uma porção média de um rostró (BMNH-R-12000), parte posterior de um rostró (BMNH-R-12001), região frontal do crânio (BMNH-R-12002), muitos fragmentos de um pequeno crânio (BMNH-R-12003), fragmentos de vértebras (BMNH-R-12004) e fragmentos cranianos e pós-cranianos (BMNH-R-12005), material que foi descrito por Cox & Hutchinson (1991). De acordo com Price (1948), *Prionosuchus plummeri* estaria incluso na família Archegosauridae, proximalmente relacionado a *Platyoposaurus stuckenbergi* e *Platyoposaurus watsoni*, mas diferenciado destes pelo posicionamento posterior e lateralizado da abertura nasal; nasais e maxilas estendendo-se bem anteriormente às narinas; e dentes vomerianos posicionados logo anteriormente às coanas, que são comprimidas lateralmente e com amplo espaçamento entre elas. A proposta inicial de que *Prionosuchus plummeri* representaria um Platyoposaurinae basal (Price, 1948; Barberena, 1972) deu lugar à inferência de que este teria uma posição mais avançada dentro deste grupo (Cox & Hutchinson, 1991; Schoch & Milner, 2000), tendo em vista características relacionadas ao grande alongamento rostral. Esta hipótese é corroborada pelo trabalho de Ruta *et alii* (2007) que apresentam uma superárvore de Temnospondyli, na qual o posicionamento filogenético de *Prionosuchus plummeri* é próximo das formas russas de platiopossauríneos.

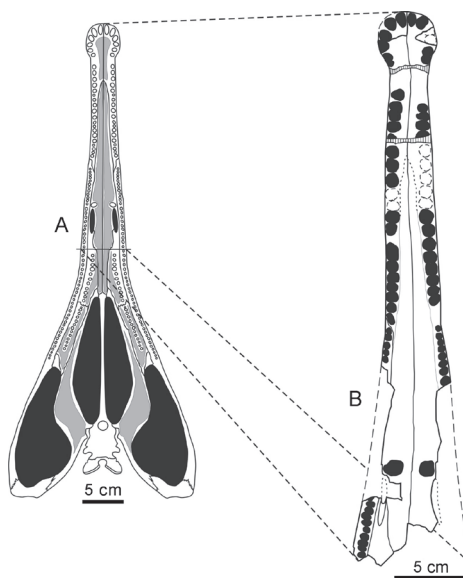


Figura 2 *Prionosuchus plummeri*. **A.** Reconstituição do crânio de *Prionosuchus plummeri* em vista palatal, com base em *Platyoposaurus stuckenbergi*, extraído de Schoch & Milner (2000). **B.** Material preservado do holótipo. Parte anterior rostral em vista palatal. Modificado de Price (1948).

***Australerpeton cosgriffi* Barberena, 1998**

Roberto F. Daemon, em 1973, num levantamento geológico para a Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP), coletou na Serra do Cadeado (localizada entre os municípios de Mauá da Serra e Ortigueira, no Nordeste do Estado do Paraná), os restos de um anfíbio de rostro alongado (figura 3), que Barberena & Daemon (1974) associaram, com base em semelhanças na anatomia longirrostra, a *Platyops* sp., um arqueossaurídeo do Permiano Superior da Rússia, sinonimizado a *Platyoposaurus* (Schoch & Milner, 2000). Posteriormente, entre os anos de 1975 e 1982, Mário C. Barberena coordenou novas viagens de campo para a mesma localidade, que resultaram na coleta de mais restos cranianos e pós-cranianos de anfíbios.

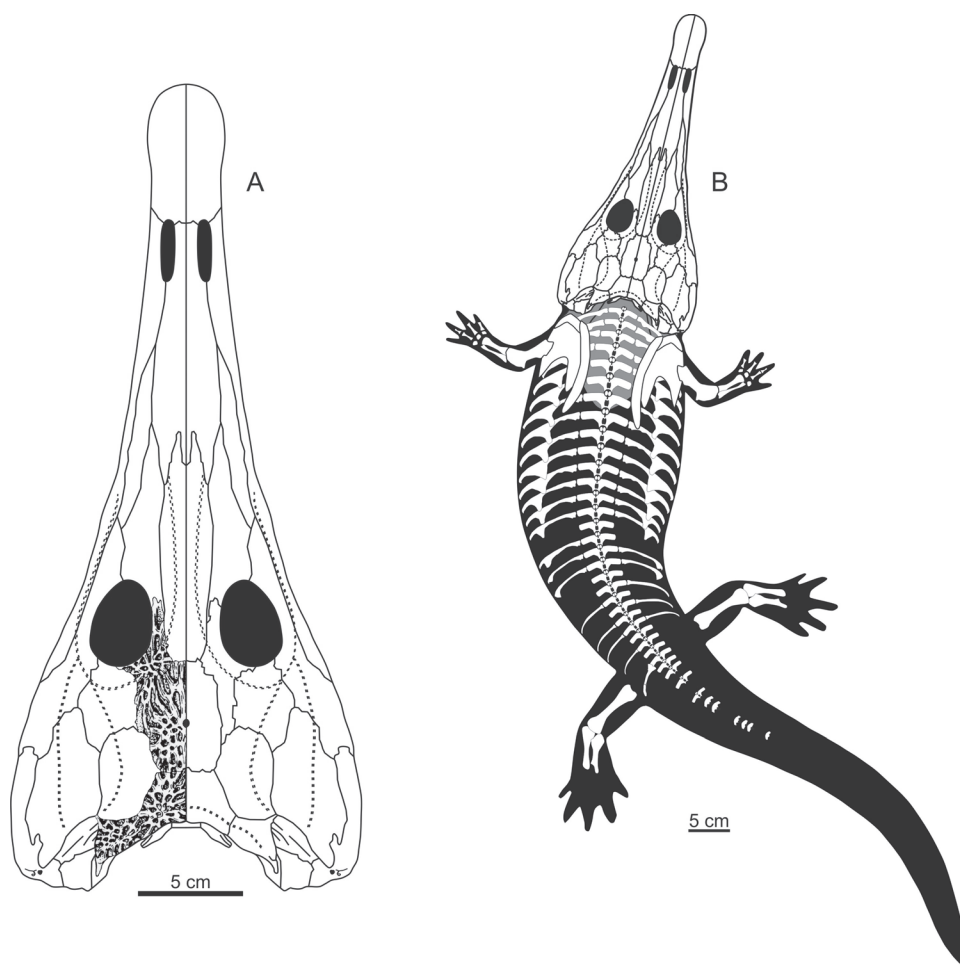


Figura 3 *Australerpeton cosgriffi*. **A.** Desenho do crânio de *Australerpeton cosgriffi*, baseado em Barberena (1998). **B.** Reconstituição tentativa do esqueleto quase completo de *Australerpeton cosgriffi*, baseado em Barberena (1998) e Dias & Schultz (2003).

Apesar de Barberena *et alii* (1980) já tratarem este material como *Australerpeton*, sua exclusão do gênero *Platyops* adveio formalmente com a descrição e proposição de *Australerpeton cosgriffi* (Barberena, 1998), sendo então relacionado aos Rhinesuchoidea.

Quase todo o material em questão está depositado no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados no Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. O holótipo UFRGS-PV-0227-P(G) corresponde a um crânio incompleto (sem o lado posterior direito e a região pré-nasal), ilustrado por Dias & Schultz (2003), e os parátipos compostos tanto por material craniano quanto pós-craniano, dentre os quais está UFRGS-PV-0228-P(G) (encontrado por Roberto F. Daemon em 1973 e anteriormente associado à *Platyops* sp. por Barberena & Daemon, 1974) e que corresponde à parte anterior de um crânio, estendendo-se desde a parte anterior do pré-maxilar até a extremidade anterior da órbita; UFRGS-PV-0229-P(G) é um crânio sem extremidade anterior, associado aos dois ramos mandibulares; UFRGS-PV-0230-P(G) compreende a parte posterolateral esquerda de um crânio; e tanto UFRGS-PV-0319-P quanto UFRGS-PV-0320-P são referentes a material pós-craniano, de um subadulto e de um adulto respectivamente (Dias & Schultz, 2003). Há ainda outro material, possivelmente relacionado à *Australerpeton cosgriffi* (ramo mandibular esquerdo, pelve, fêmur, tíbia e fibula), que está depositado no Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP) sob desígnio LPRP/USP-0011 (Eltink & Langer, 2008; Eltink, 2009).

Com relação às afinidades taxonômicas de *Australerpeton cosgriffi*, Barberena *et alii* (1980) e Barberena *et alii* (1985) destacaram sua relação aos Rhinesuchidae, estereospôndilos do Permiano Superior da Bacia do Karoo. Barberena (1998), mais especificamente, criou uma nova família, Australerpetonidae, dentro da superfamília Rhinesuchoidea. Esta proposição não é seguida por trabalhos subsequentes (Werneburg & Schneider, 1996; Schoch & Milner, 2000), que tratam *A. cosgriffi* como um arqueossaurídeo mais relacionado a *Platyoposaurus* e *Prionosuchus*, ao passo que Dias & Schultz (2003), na descrição do pós-crânio de *A. cosgriffi*, mantiveram este táxon mais relacionado aos Rhinesuchidae. Algumas análises filogenéticas como as de Witzmann & Schoch (2006) e Schoch *et alii* (2007), que incluem *A. cosgriffi*, colocam-no numa posição intermediária entre os Archegosauridae e Rhinesuchidae, contudo, sem determinar um posicionamento mais exato, incluindo-o em um ou outro grupo. Na superárvore apresentada por Ruta *et alii* (2007), *A. cosgriffi* está mais relacionado aos Platyoposaurinae, sendo grupo-irmão do clado formado por *Bashkirosaurus cherdyncovi*, *Platyoposaurus stuckenbergi* e *Prionosuchus plummeri*. É interessante ressaltar que as análises filogenéticas citadas acima partiram das publicações de descrição do material e não contemplaram avaliações criteriosas dos espécimes. Além disso, muitas das características utilizadas nestas análises e que proporcionam esta aproximação podem ser associadas ao alongamento do crânio e ao hábito aquático, tendo valor sistemático questionável. Sendo assim, futuros trabalhos que tencionem reduzir tal lacuna e contemplem o valor da convergência da longirrostría nos diversos grupos de temnospôndilos podem trazer importantes resultados acerca do posicionamento filogenético de *A. cosgriffi*, confirmando, então, uma ou outra hipótese.

***Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena, 2001**

O único material da referida espécie (figura 4), UFRGS-PV-0317-P, constitui-se de uma mandíbula parcialmente preservada, contendo apenas a porção sínfial, sendo coletada entre as cidades de Bagé e Aceguá, no Estado do Rio Grande do Sul. O táxon foi descrito por Dias & Barberena (2001) e tratado como um provável arqueossaurídeo. Caso esta proposição esteja correta, tratar-se-ia de um *Platyoposaurinae*, apresentando uma das mais alongadas sínfises dentre as conhecidas para este grupo. *Bageherpeton longignathus* é o mesmo arqueossauromencionado por Langer (2000), Malabarba *et alii* (2003) e Cisneros *et alii* (2005), que participou do embasamento de inferências bioestratigráficas relativas às faunas da Formação Rio do Rasto presentes no Estado do Rio Grande do Sul. Todavia, ressalta-se aqui que o posicionamento deste táxon dentro de Archegosauridae é, até o momento, tentativa.

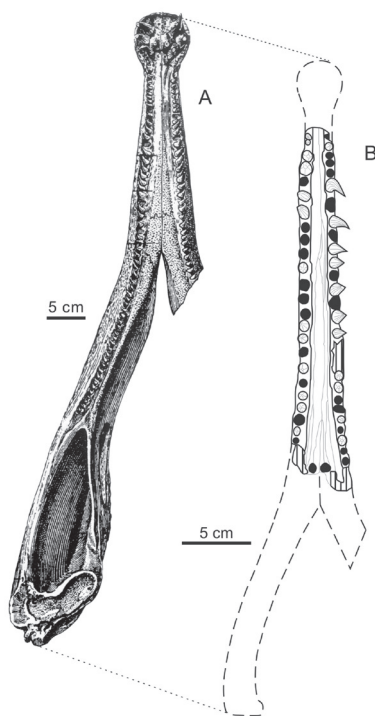


Figura 4 *Bageherpeton longignathus*. **A.** Vista dorsal da mandíbula de *Platyoposaurus stuckenbergi* mostrando o ramo mandibular esquerdo completo e a região da sínfise com a parte anterior do ramo direito; extraído de Gubin (1991). **B.** Vista dorsal da porção preservada da mandíbula de *Bageherpeton longignathus* e reconstituição da mandíbula (tracejado); baseado em Dias & Barberena (2001).

***Sangaia lavinae* Dias-da-Silva & Marsicano, 2006**

O material da referida espécie (figura 5) foi preliminarmente apresentado por Dias-da-Silva & Schultz (1999), sendo descrito detalhadamente por Dias-da-Silva *et alii* (2006a). Este foi primeiramente denominado *Cabralia lavinae*, mas o gênero *Cabralia* já possuía o nome pré-ocupado, neste caso por um Lepidoptera (Ophiderinae) do Brasil (Moore, 1882). Assim, o nome genérico foi substituído por *Sangaia* (Dias-da-Silva & Marsicano, 2006). Esta espécie foi coletada no município de Cachoeira do Sul e está depositada na Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS). O U-4302 (holótipo) corresponde à metade esquerda quase completa do teto craniano, mais a região occipital; e U-4303 (parátipo), à porção direita do palato.

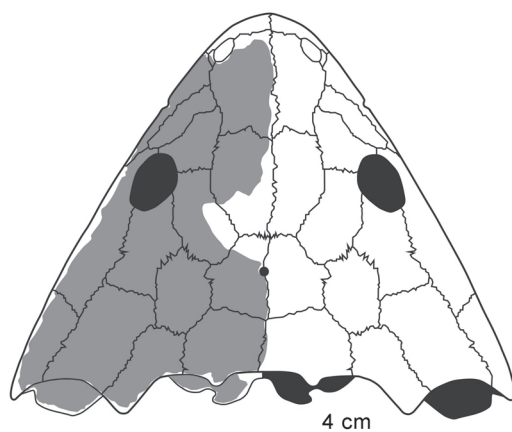


Figura 5 *Sangaia lavinae*. Vista dorsal do crânio. Área em cinza representa o material preservado. Modificado de Dias-da-Silva *et alii* (2006a).

Dias-da-Silva *et alii* (2006a) consideraram *Sangaia lavinae* um Rhytidosteidae basal mais relacionado a *Indobrachyops* do que a qualquer outro membro do grupo, esta seria uma forma provinda da Índia, Formação Panchet, de idade induana (Eotriássico). Posteriormente, Dias-da-Silva & Marsicano (2007) associaram *S. lavinae* a *Mahavisaurus*, um ritidosteídeo da Formação Sakamena, Madagascar, que também é do Induano, posicionando-o como grupo-irmão do clado que conteria *Indobrachyops* mais todos os ritidosteídeos australianos.

Material adicional

Este item diz respeito a fragmentos diversos e a espécimes parcialmente completos, que aguardam descrições taxonômicas formais. São espécimes procedentes da Formação Rio do Rasto, da Serra do Cadeado, no Estado do Paraná, e outros procedentes das formações Rio do Rasto, Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita, no Estado do Rio

Grande do Sul. Alguns destes espécimes foram apresentados preliminarmente e ilustrados em Dias-da-Silva & Dias (2009).

Barberena *et alii* (1980) citaram a ocorrência de espécimes de rostro encurtado coletados nas mesmas viagens de campo coordenadas por Mário C. Barberena entre 1975 e 1982 para a região da Serra do Cadeado, nas quais também foram encontrados os espécimes de *Australerpeton cosgriffi*. Barberena *et alii* (1980) atribuíram o material a um rinessucóideo “*Rastosuchus hammeri*” *nomem nudum*, referindo-se a uma publicação em elaboração. Em virtude de tal publicação não ter ocorrido e de que a legitimidade de um nome precede de uma descrição ou definição num enunciado que o diferencie como táxon (Bernardi, 1994), e, neste caso não havendo qualquer designação do tipo, este binômio permanece como *nomem nudum* (ICZN, 1999).

Barberena & Dias (1998), baseando-se no UFRGS-PV-0352-P (um crânio com face palatal exposta), descreveram parte deste material como uma forma semelhante a *Rhinesuchus* (figura 6). Esta hipótese foi confirmada por Dias & Kroeff (2002). Entretanto, Schoch & Milner (2000) propuseram uma relação deste material com os arqueossauros, em função de uma suposta semelhança com *Konzhukovia vetusta*, um melossaurídeo russo de idade tatariana. Atualmente, uma descrição formal para esta espécie encontra-se em elaboração por parte de Eliseu Vieira Dias, Sérgio Dias-da-Silva e Cesar L. Schultz.

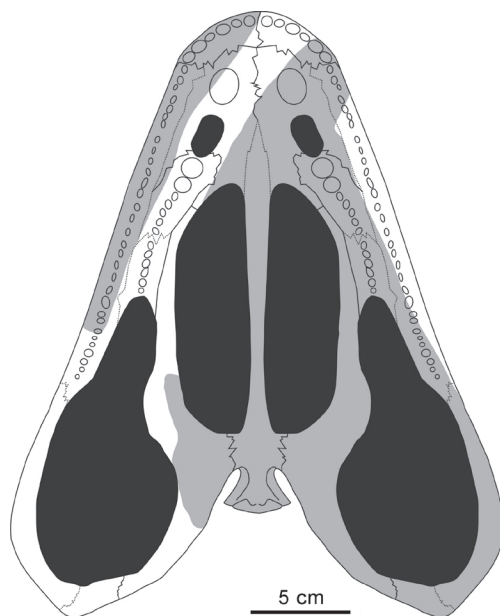


Figura 6 Forma semelhante a *Rhinesuchus*. Crânio em vista palatal, baseado em Barberena & Dias (1998). A área em cinza representa o material preservado observável.

Malabarba *et alii* (2003) reportaram um ramo mandibular direito incompleto, coletado nos níveis superiores da Formação Rio do Rasto, na localidade de Posto Queimado (região central do Estado do Rio Grande do Sul). Depositada no Museu de Ciências e Tecnologia

da PUCRS/Porto Alegre, esta mandíbula (MCP-4275-PV) difere da descrita para *Bageherpeton longignathus*, em função da sua morfologia e arranjo dentário, de forma que estudos comparativos mais detalhados serão necessários para uma determinação taxonômica deste material (Malabarba *et alii*, 2003).

Lavina & Barberena (1985) e Dias-da-Silva & Schultz (1999) reportaram para a Formação Sanga do Cabral fragmentos atribuídos a Lydekkerinidae e Rhytidosteidae. Dias-da-Silva *et alii* (2005), em uma revisão deste material, atribuíram alguns espécimes (UFRGS-PV-0237-T, UFRGS-PV-0253-T, UFRGS-PV-0257-T, UFRGS-PV-0327-T, UFRGS-PV-0361-T, UFRGS-PV-0362-T e MCN-PV2606) a Rhytidosteidae, devido à típica ornamentação craniana referente ao grupo, enquanto os espécimes (UFRGS-PV-0250-T, UFRGS-PV-0506-T e UFRGS-PV-0651-T) foram tratados apenas como *Temnospondyli incertae sedis*. Da Rosa *et alii* (2009), descrevendo uma nova localidade para a Formação Sanga do Cabral e o material proveniente da mesma, apresentaram uma série de fragmentos cranianos pertencentes ao espécime UFSM-11408 e que é designado até o momento como um *Temnospondyli*.

Ainda nesse sentido, Santana (1992) comparou o úmero esquerdo completo UFRGS-PV-0331-T ao do mastodonssaurídeo *Parotosuchus pronus*, no entanto acaba definindo-o apenas como pertencente a *Temnospondyli incertae sedis*. Dias-da-Silva & Schultz (2008) apresentaram novo material pós-craniano da Formação Sanga do Cabral e, apesar da grande quantidade de elementos referidos, os que merecem destaque em detrimento da boa preservação são, além do úmero esquerdo acima citado, o cleitro UFRGS-PV-0387-T e o ílio direito completo UFRGS-PV-0499-T. Neste caso, todos estes são designados como *Stereospondyli incertae sedis*.

Existem também fragmentos atribuídos a *Temnospondyli* provenientes das formações Santa Maria e Caturrita (Triássico Médio e Superior). Da primeira advêm apenas alguns fragmentos reportados por Richter (2001). E para a segunda, mais recentemente, Dias-da-Silva *et alii* (2009) apresentaram uma interclavícula quase completa (UFRGS-PV-1059-T), que representa o primeiro registro de *Stereospondyli* para o Triássico Superior brasileiro. Em virtude de algumas semelhanças com *Mastodonsaurus giganteus* e *Promastodonsaurus bellmanni*, como o padrão de ornamentação e a localização do centro de ossificação, respectivamente, os autores assumiram uma afinidade deste material com *Mastodonsauroides sensu* Damiani (2001), contudo fósseis mais completos são necessários para que tal hipótese seja testada.

Um novo material recentemente estudado (Dias-da-Silva & Ramos Ilha, 2009) sugere a presença de Plagiosauridae em sedimentos da Formação Sanga do Cabral, do Triássico Inferior do Rio Grande do Sul. Estes foram temnospôndilos com crânios largos, região pré-orbital encurtada, grandes órbitas e ornamentação dos ossos dérmicos com pústulas.

Discussão

Além das formas registradas no Brasil, o registro de *Temnospondyli* na América do Sul inclui os mastodonssaurídeos e chigutissaurídeos do Triássico da Argentina (Bonaparte, 1963; Marsicano, 1999, 2005) e os laidlerídeos e mastodonssaurídeos do Permo-Triássico uruguaio (Piñero *et alii*, 2007a, b). Mesmo assim, pode-se considerar que o conhecimento dos temnospôndilos no continente é ainda relativamente escasso, visto que este é um grupo rico em espécies noutras partes do mundo. E, apesar de pouco diversa, a fauna de temnospôndilos

brasileiros representa um importante registro tanto para o Permiano quanto para o Triássico da América do Sul. Contudo, é imprescindível ressaltar que no Brasil, após a primeira descoberta, em 1948, muitos anos se passaram até que a partir do trabalho de Barberena (1998) novos táxons e materiais foram descobertos e descritos. Portanto, tudo isso indica que o conhecimento do grupo no Brasil tende a melhorar nos próximos anos.

Atualmente, é claro o avanço do uso do contexto filogenético nas análises biogeográficas (Lieberman, 2002) e, conseqüentemente, o papel desempenhado pelo registro fossilífero nesse sentido é evidente (Gauthier *et alii*, 1988; Donoghue *et alii*, 1989), mesmo atentando ao fato de que a utilização imprudente de um registro fossilífero, naturalmente falho, pode levar a interpretações errôneas acerca da distribuição biogeográfica dos diferentes organismos (Lieberman, 2003). No caso dos Temnospondyli, visto a extinção do grupo (excetuando Lissamphibia que pode ter a origem dentro deste grupo), as implicações biogeográficas são condicionadas às diferentes propostas filogenéticas e isto também se aplica aos temnospôndilos brasileiros (figura 7; tabela 1). Como não existe uma proposta de relações filogenéticas estável, cada nova análise pode proporcionar inferências paleobiogeográficas distintas.

Assim sendo, quando tomados os arqueossauros brasileiros do Permiano, tanto *Prionosuchus plummeri*, na condição indubitável de Platyoposaurinae segundo Cox & Hutchinson (1991), quanto *Bageherpeton longignathus*, na condição de provável Platyoposaurinae de acordo com Dias & Barberena (2001), permitem tecer interessantes comentários.

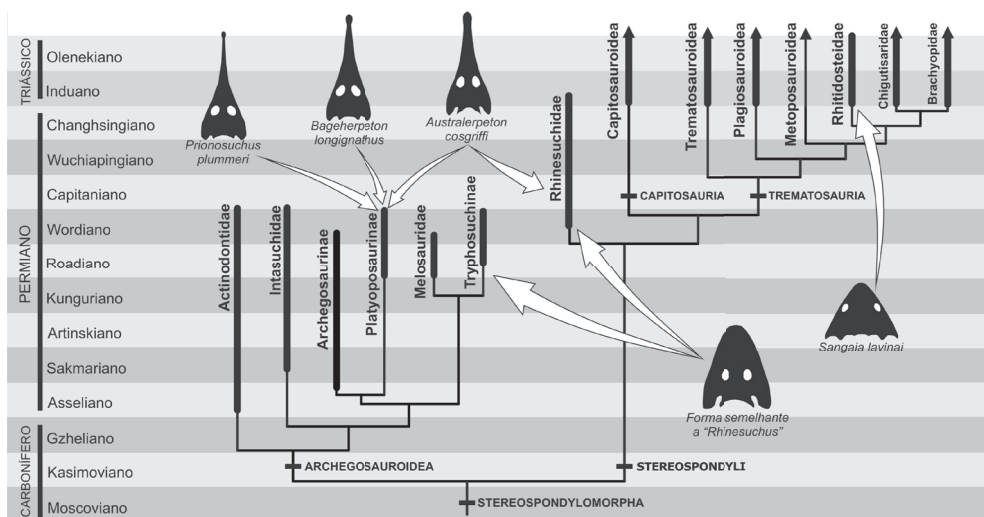


Figura 7 Cladograma das relações de Stereospondylomorpha indicando os grupos com os quais, possivelmente, os táxons brasileiros se relacionariam (setas brancas). A distribuição temporal de alguns grupos de temnospôndilos (linhas largas), assim como as “linhagens-fantasma” (linhas delgadas) e a continuidade de alguns deles (setas pretas) estão representadas. Baseado, de forma geral, em Yates & Warren (2000); e as relações internas de Archegosauroidae baseadas em Schoch & Milner (2000).

Tabela 1 Conteúdo taxonômico indicando a posição ocupada pelos táxons brasileiros (em negrito). (*) Demonstra quais os táxons que não possuem a afinidade definitiva de acordo com as diversas proposições de diferentes autores

Temnospondyli Zittel (1888)
Archegosauriformes Schoch & Milner (2000)
Archegosauridae Lydekker (1885)
Platyoposaurinae Lydekker (1889)
<i>Prionosuchus plummeri</i> Price (1948)
(*) <i>Bageherpeton longignathus</i> Dias & Barberena (2001)
(*) <i>Australerpeton cosgriffi</i> Barberena (1998) <i>sensu</i> Schoch & Milner (2000)
Melosauridae Fritsch (1885)
Tryphosuchinae Golubev (1995)
(*) Forma semelhante a <i>Rhinesuchus</i> Barberena & Dias (1998) <i>sensu</i> Schoch & Milner (2000)
Stereospondyli Zittel (1888)
Rhinesuchoidea Barberena (1998)
Australerpetonidae Barberena (1998)
(*) <i>Australerpeton cosgriffi</i> Barberena (1998)
Rhinesuchidae Watson (1919)
(*) <i>Australerpeton cosgriffi</i> Barberena (1998) <i>sensu</i> Dias & Schultz (2003)
(*) Forma semelhante a <i>Rhinesuchus</i> Barberena & Dias (1998)
Rhytidosteoidea Cosgriffi (1965)
Rhytidosteidae Huene (1920)
<i>Sangaia lavinaei</i> Dias-da-Silva (2006)
Mastodontosauroida Damiani (2001)
Mastodontosauroida indet. Dias-da-Silva <i>et alii</i> (2009)
Plagiosauroida Kuhn (1965)
Plagiosauridae Abel (1919)
Plagiosauridae indet. Dias-da-Silva & Ramos Ilha (2009)

Com relação à *Prionosuchus plummeri*, sua importância não reside apenas na condição de primeiro temnospôndilo formalmente descrito para a América do Sul, mas também no fato deste ser um dos poucos tetrápodes registrados fora da Euramérica com idade eopermiana sugerida (Cox & Hutchinson, 1991). A Formação Pedra do Fogo é consensualmente do Permiano Inferior (Santos & Carvalho, 2004, 2009) e isto se baseia em estudos palinológicos (Müller, 1962; Mesner & Woldridge, 1964; Cruz *et alii*, 1973; Lima & Leite, 1978). Segundo Góes & Feijó (1994), a Formação Pedra do Fogo, com espessura de até 240 m, perfaz todo o Eopermiano (Asseliano, Sakmariano, Artinskiano, Kunguriano) e início do Neopermiano (Ufimiano). No entanto, a presença de *Prionosuchus plummeri* nesta formação parece incoerente

com a distribuição do grupo ao qual esta forma seria afim. Dentre os Archegosauridae, as únicas formas presentes no Cisuraliano (Eopermiano) são *Archegosaurus decheni* e *A. dyscrynion* (figura 8). Ambas as espécies correspondem a arqueossaurídeos basais restritos à Europa Central, sendo que no primeiro caso, no Sudoeste da Alemanha e, no segundo, na República Tcheca (Schoch & Milner, 2000). Contudo, *Prionosuchus plummeri* é considerado um Archegosauridae avançado, neste caso um Platyoposaurinae (Cox & Hutchinson, 1991; Schoch & Milner, 2000), sendo que isto seria estratigraficamente mais consistente caso a Formação Pedra do Fogo fosse um pouco mais recente (Cox & Hutchinson, 1991), já que, além de perfazer o Guadalupiano (Mesopermiano) e Lopingiano (Neopermiano), a distribuição geográfica do grupo neste período de tempo é bem mais ampla (figura 8), ocorrendo tanto nos Urais (Plataforma Russa) (Gubin, 1986; 1991), região da Caxemira (Índia) (Werneburg & Schneider, 1996) e talvez Sudeste do Brasil (ver discussão posterior sobre *Bageherpeton longignathus* e as possíveis afinidades das formas advindas da região da Serra do Cadeado). Assim sendo, há um conflito gerado entre a cronoestratigrafia da Formação Pedra do Fogo e a afinidade sistemática de *Prionosuchus plummeri*.

Nesse sentido, mesmo atentando à possibilidade de que Platyoposaurinae seja um grupo de distribuição temporal mais antiga, concordando com uma idade cisuraliana para a Formação Pedra do Fogo, qualquer tipo de afirmação deve ser precedida de novos estudos comparativos que posicionem taxonomicamente esta espécie de maneira mais acurada e que permitam mais discussões no âmbito tanto temporal quanto espacial de distribuição do grupo.

Em relação à *Bageherpeton longignathus*, desde a classificação tentativa deste como um platiopossauríneo (Dias & Barberena, 2001), nada se alterou referente ao seu posicionamento taxonômico. Ressalta-se aqui que a localidade tipo de *Bageherpeton* dista cerca de 28 km da localidade-tipo de *Provelosaurus americanus*, ambas as localidades estão no município de Aceguá e pertencem à Formação Rio do Rasto. Contudo, entre elas existem várias falhas e mudanças significativas no ângulo de mergulho das camadas que praticamente impossibilitam uma correlação estratigráfica precisa, sendo arriscado, portanto, tratar ambas como um ponto único. Outra localidade é Posto Queimado, que dista cerca de 220 km da localidade-tipo de *Provelosaurus*. No entanto, nesta localidade também foi relatada a presença de *P. americanus* (Malabarba *et alii*, 2003) e assim, entre estas existe uma correspondência bioestratigráfica, advinda da presença em ambas deste pareiassauo (Cisneros *et alii*, 2005). Num contexto mais amplo, a presença de dinocéfálios para Posto Queimado (Langer, 2000) comporta uma associação com a Cenozona de *Tapinocephalus* sul-africana (Rubidge *et alii*, 1995), a única com a presença concomitante destes táxons (Smith & Keiser, 1995).

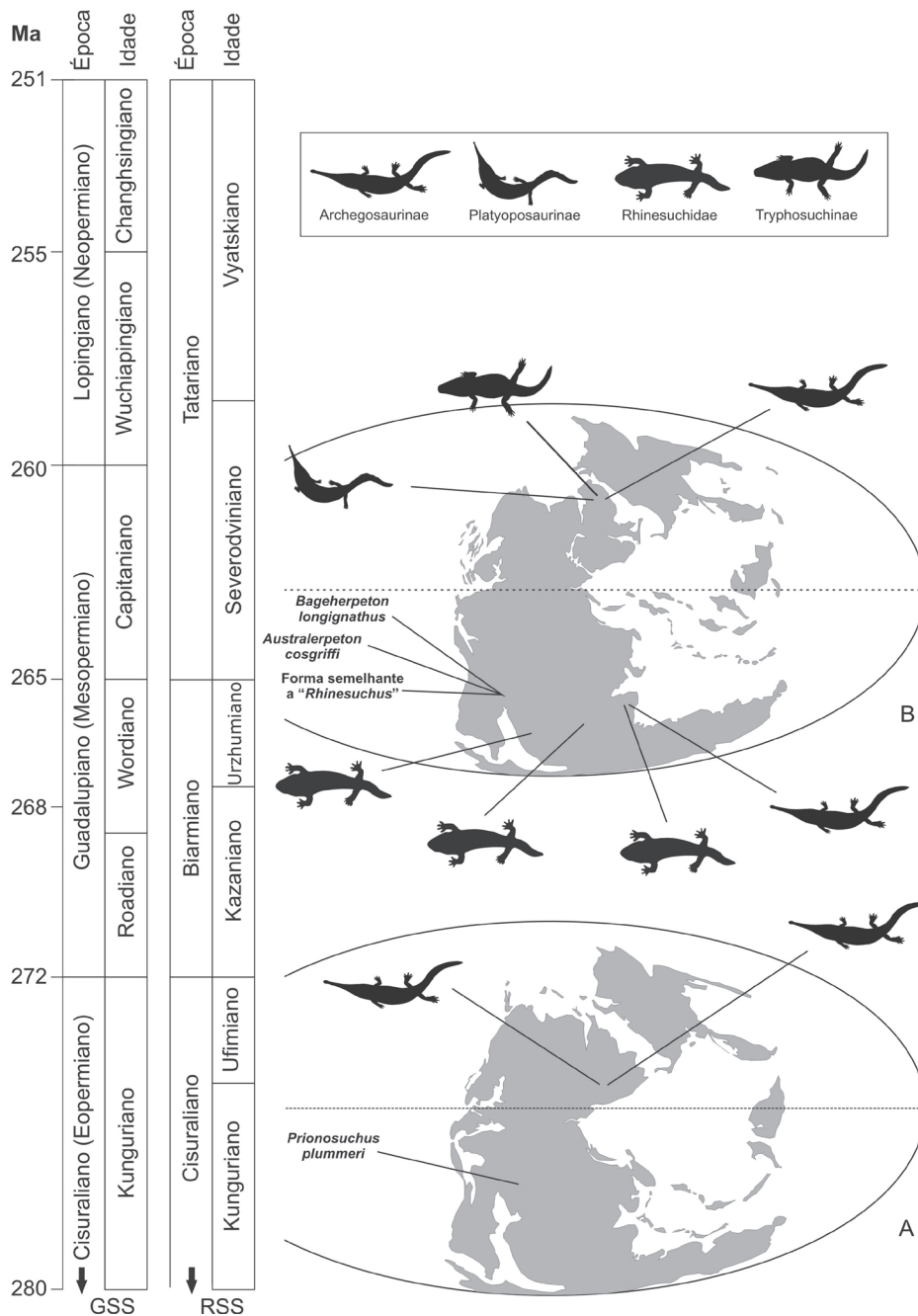


Figura 8 Distribuição espacial de alguns grupos de Archegosauridae e Rhinesuchidae, indicando também a posição dos táxons brasileiros, durante o Permiano, no fim do Cisuraliano **A** e do Guadalupiano **B**. Correlação entre o GSS (*Global Stratigraphic Scale*) e o RSS (*Regional Stratigraphic Scale*) do Leste Europeu, baseada em Menning *et alii* (2006). Distribuição dos grupos baseada em Schoch (2000) e Schoch & Milner (2000). Mapas modificados de Scotese (2002).

A localidade-tipo de *Bageherpeton longignathus* não forneceu nenhum outro fóssil que permitisse uma inferência ainda que aproximada quanto a sua idade. Assim, outra interpretação pode ser sugerida neste cenário, já que se não houver correlação entre os estratos contendo *Provelosaurus* e *Bageherpeton* e se este último for realmente um arqueossaurídeo, *B. longignathus* pode representar um momento no tempo um pouco mais antigo, no qual arqueossaurídeos brasileiros possam estar correlacionados entre si e às faunas europeias. Todavia, caso os estratos de Aceguá sejam realmente correlatos, situação também plausível, uma associação temporal com a Cenozona de *Tapinocephalus* seria então confirmada. Esta delimitação condiz com a distribuição temporal dos platiopossauríneos nas faunas da Plataforma do Leste Europeu, já que a paleofauna de *Ishevo*, composta também por arqueossaurídeos mais avançados (Sennikov, 1996; Tverdokhlebov *et alii*, 2005), é praticamente correlata temporalmente à assembleia sul-africana *Tapinocephalus*. Todavia, deve-se atentar ao fato que não existe registro da presença conjunta na Plataforma Russa de platiopossauríneos e pareiaossauros, sendo que estes últimos só ocorrem mais tarde neste registro (Sennikov, 1996; Golubev, 2000; Modesto & Rybczynski, 2000; Tverdokhlebov *et alii*, 2005). Na fauna permiana da Bacia do Karoo, o único grupo de temnospôndilo presente é Rhinesuchidae (Damiani, 2004). Desta forma, as faunas gaúchas de Aceguá e Posto Queimado apresentariam características únicas, visto que platiopossauríneos e pareiaossauros somente se encontrariam neste período de tempo neste local. É interessante destacar o quão intrigante é a presença conjunta destas formas que dariam uma composição faunística única, logicamente se atentando tanto para a possibilidade de *Bageherpeton* não pertencer à porção correlata de tais faunas (Aceguá e Posto Queimado), como também para o fato de ainda não ter suas relações taxonômicas definitivas.

Referente aos temnospôndilos da Serra do Cadeado no Estado do Paraná, os diferentes aspectos taxonômicos sugerem distribuições temporais alternativas, ou capitania ou wordiana, para esta fauna, assim como a sua respectiva associação às diferentes faunas deste período, Cenozona de *Tropidostoma* (Bacia do Karoo) ou a paleofauna de *Ishevo* (Plataforma Russa).

Caso sejam relacionados aos Rhinesuchidae da Bacia do Karoo (Barberena, 1998; Dias & Schultz, 2003), tanto *Australerpeton cosgriffi* quanto a espécie de rostro curto (Barberena & Dias, 1998) estariam relacionados à porção superior da Cenozona de *Pristerognathus*, perfazendo totalmente a Cenozona de *Tropidostoma* e alcançando a base da Cenozona de *Cistecephalus*, sugerindo uma idade dentro do Capitaniense (Langer, 2000) ou mesmo um pouco mais recente, dentro do Wuchiapingiano (Cisneros *et alii*, 2005). Esta distribuição advém da presença na Serra do Cadeado do gênero de dicinodonte *Endothiodon*, que por apresentar curto espaçamento temporal e espacial, no sul da África (Cox, 1964; Cooper, 1982; Rubidge, 2005) e Índia peninsular (Ray, 2000), permite a relação de afinidade da Serra do Cadeado com estas regiões, como também uma maior acuidade temporal em comparação aos membros da família Rhinesuchidae, que possuem uma faixa maior de distribuição geográfica no Permiano. É válido ressaltar que os rinessucoídeos carecem de uma revisão taxonômica (Damiani, 2004).

O material referente a *Endothiodon* coletado na Serra do Cadeado foi descrito brevemente por Barberena & Araújo (1975) e Barberena *et alii* (1985), sendo que, depois destes, nenhum trabalho taxonômico aprofundado foi realizado. Assim, esta ocorrência necessita ser revisada.

Uma outra alternativa proposta para a afinidade taxonômica dos temnospôndilos da Serra do Cadeado resulta em outra distribuição temporal mais antiga para estas formas. Schoch

& Milner (2000) atribuem *A. cosgriffi* aos Platyoposaurinae, táxon que possui uma distribuição temporal um pouco mais velha, wordiana, não alcançando o Capitaniano (Sennikov, 1996; Benton *et alii*, 2004). O mesmo se aplica ao anfíbio de rostro curto, que Schoch & Milner (2000) relacionam à subfamília Tryphosuchinae, destacando semelhanças com *Konzhukovia vetusta*, de distribuição wordiana. Neste ponto de vista, os temnospôndilos da Serra do Cadeado fornecem idade wordiana para a fauna desta região e correlação com as faunas do Leste Europeu deste período. Ainda nesta linha de raciocínio, uma idade mais antiga para a fauna da Serra do Cadeado pode aproximá-la mais das faunas da Formação Rio do Rasto do extremo sul do Brasil, que desta forma também estariam inseridas no Wordiano. Porém, neste caso, isso depende da confirmação de *Bageherpeton* como um arqueossaurídeo e da correlação entre as localidades onde foram coletados os espécimes de *Provelosaurus* e de *Bageherpeton*.

O fato dos temnospôndilos da Serra do Cadeado serem mais correlatos ou aos arqueossauros ou aos rinessucóideos implica também em diferentes consequências no que concerne à origem de Stereospondyli, grupo de temnospôndilos derivados e com ampla representatividade na Era Mesozoica (Yates & Warren, 2000). Nesse contexto, os gêneros russos de Tryphosuchinae são interessantes já que apresentam maior proximidade com Rhinesuchidae em comparação às típicas formas de arqueossauros (*Collidosuchus* e *Platyoposaurus*) (Gubin, 1997). O anfíbio de rostro curto pertencendo também aos Tryphosuchinae pode corroborar a ideia de uma dispersão direcionada para o sul (Schoch, 2000), quando no Guadalupiano este grupo poderia ter se irradiado a partir do Leste Europeu, e posteriormente se estabelecido na América do Sul, dando origem aos Rhinesuchidae no Sul da África. Esse mesmo contexto também se aplicaria para *Australerpeton cosgriffi*, caso sua afinidade dê-se com Platyoposaurinae. A ampla distribuição deste grupo no Cisuruliano e Guadalupiano (Meso e Eopermiano) não gera incoerência com a sua presença na América do Sul, ainda que a distribuição geográfica das formas pertencentes a este grupo permaneça obscura (Schoch, 2000). A existência de afinidade filogenética com *Prionosuchus plummeri* talvez explicaria a presença de *Australerpeton* na condição de um Platyoposaurinae na Bacia do Paraná durante o Guadalupiano e conduziria a uma possível ligação entre as faunas das formações Rio do Rasto e Pedra do Fogo.

Por outro lado, caso *A. cosgriffi* e o anfíbio de rostro curto da Serra do Cadeado sejam formas de Rhinesuchidae, isto pode aumentar a distribuição espacial desta família (figura 8), que atualmente restringe-se ao sul da África, Índia e Madagascar (Schoch & Milner, 2000), corroborando a ideia de uma afinidade paleobiológica entre tais áreas gondwânicas e colocando a Bacia do Paraná como local onde vivia um dos mais antigos estereospôndilos, já que outras formas de rinessucóideos que ocorrem fora do Sul da África não aparecem antes do Tatariano Superior (Hancox *et alii*, 1995; Werneburg & Schneider, 1996), ou seja, apenas no Lopingiano.

Após a consideração de *Sangaia lavinae* como Rhytidosteidae basal mais relacionado a *Indobrachyops* (Dias-da-Silva *et alii*, 2006a) e, posteriormente, sua associação a *Mahavisaurus*, assim como o posicionamento como grupo-irmão do clado que conteria *Indobrachyops* mais todos os ritidosteídeos australianos, Dias-da-Silva & Marsicano (2007) sugerem uma relação filogenética muito próxima entre os ritidosteídeos gondwânicos do oeste e do leste no Induano (Eotriássico). Este posicionamento filogenético corrobora que a Gondwana seria o palco da aparente radiação dos estereospôndilos no início do Triássico, visto a idade e a diversidade das faunas de temnospôndilos nesta área (Marsicano & Warren, 1998; Warren *et alii*, 2000).

Dias-da-Silva *et alii* (2009) apresentam o primeiro registro de Stereospondyli para o Triássico Superior do sul brasileiro, no qual uma interclavícula da Formação Caturrita complementa os dados referentes à fauna de temnospôndilos do Triássico sul-americano. A respeito das afinidades taxonômicas deste material, Dias-da-Silva *et alii* (2009) atentam à possível relação com os Mastodonsauroidea e também comentam a possível irradiação do grupo durante este período, sendo que o registro de temnospôndilos sul-americanos sugeriria uma colonização inicial do Brasil e Uruguai, partindo do Sul da África, e subseqüentemente rumo à Argentina no Triássico Superior.

Segundo Milner (1990), o registro dos temnospôndilos no fim do Permiano seria composto muito mais por uma extensão das linhagens surgidas no início deste período, do que por linhagens que se irradiariam no início do Triássico. Ruta *et alii* (2007), entretanto, encontraram um padrão de grande diversificação de linhagens ainda no final do Permiano, tendo no Triássico apenas a continuidade desta diversidade e a ocorrência de eventos cladogenéticos dentro dos grupos e não entre eles. A implicação biogeográfica advinda de uma suposta diversificação ocorrida antes do limite Permo-Triássico seria a da extinção de muitos grupos presentes na Laurásia em detrimento do aparecimento de novas famílias na Gondwana, formas estas que dariam início a uma “nova colonização” no Triássico Inferior. Portanto, é evidente que os temnospôndilos gondwânicos incrementaram a grande diversidade deste grupo antes e depois da extinção Permo-triássica. E no Brasil esta diversidade está representada até o momento pelos táxons *Australerpeton cosgriffi*, *Bageherpeton longignathus*, *Prionosuchus plummeri* e *Sangaia lavinai*.

Sangaia lavinai, do Triássico Inferior, também configura um importante registro sul-americano, indicando que a América do Sul em conjunto com a Austrália (Warren *et alii*, 2000) e a África do Sul (Damiani, 2004) formariam os locais de origem dos estereospôndilos, embasando o entendimento de toda a dinâmica da passagem do Permiano para o Triássico, bem como a compreensão dos diferentes padrões de distribuição deste grupo nestas épocas (Anderson & Cruickshank, 1978).

Conclusões

- Para o extinto grupo Temnospondyli (excluindo-se Lissamphibia), as implicações biogeográficas estão condicionadas às diferentes propostas filogenéticas. A extensão desta situação para as formas brasileiras resulta em diferentes suposições acerca da distribuição temporal Permo-triássica para este grupo, assim como sua relação tanto com as áreas gondwânicas quanto com as laurasianas.
- No caso de *Prionosuchus plummeri*, ressalta-se a incompatibilidade entre a idade sugerida para a Formação Pedra do Fogo e a distribuição do grupo de arqueossauros ao qual este táxon pertenceria.
- Embora haja uma possível falta de correspondência estratigráfica entre as localidades-tipo de *Bageherpeton* e *Provelosaurus*, ainda assim uma composição faunística única poderia ser considerada para tais localidades sul-rio-grandenses.

- A presença conjunta de *Provelosaurus americanus* e *Bageberpeton longignathus*, caso haja correspondência estratigráfica, confirmaria a associação com a paleofauna russa Isheev e a Cenozona de *Tapinocephalus* (Wordiniano).
- No caso das formas provenientes da Serra do Cadeado, há duas hipóteses ligando as mesmas aos Arqueosauridae ou aos Rhinesuchidae, implicando em diferentes distribuições temporais para esta fauna.
- Sobre a diversidade do Triássico, *Sangaia lavinae* possui as relações filogenéticas aproximando as formas de ritidosteídeos do Leste e do Oeste da Gondwana, o que corrobora a irradiação *Stereospondyli* observada no início deste período.
- Por fim, apesar da aparente escassez de formas de temnospôndilos na América do Sul, um panorama positivo pode ser lançado, visto o estímulo dos novos esforços de pesquisa tanto para a descrição de material antigo como na coleta e descrição de novos exemplares. Desta maneira, será possível elucidar algumas controvérsias existentes no âmbito taxonômico e bioestratigráfico, tanto para as formas permianas como para as triássicas.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Ernesto Luiz Lavina e Juan Carlos Cisneros pelo auxílio com informações referentes aos depósitos permianos e Max Cardoso Langer pela revisão da língua inglesa. Além disso, os autores agradecem aos editores pelo convite e a oportunidade na participação do respectivo volume. Estevan Eltink agradece o financiamento concedido pela FAPESP (bolsa de mestrado de EE; processo 06/594 01-0)

Referências

- ABDALA, F.; DIAS-DA-SILVA, S. & CISNEROS, J. C. First record of nonmammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil. *Palaeontologia Africana*, 38:93-98, 2002.
- AMORIM, D. S. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. Holos, Ribeirão Preto, 276 p., 1997.
- ANDERSON, J. M. & CRUICKSHANK, A. R. I. The biogeography of the Permian and the Triassic: A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. *Palaeontologia Africana*, 21:15-44, 1978.
- ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E. & MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: *Congresso Brasileiro de Geologia*, 31. *Anais*, Balneário de Camboriú, SBG, p. 659-673, 1980.
- BARBERENA, M. C. A presença de *Loxomma* na Formação Palermo. *Notas e Estudos da Escola de Geologia UFRGS*, 2(1): 45-49, 1970.
- BARBERENA, M. C. South American Late Paleozoic Tetrapods. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44:68-75, 1972.
- BARBERENA, M. C. *Australerpeton cosgriffi* n. g., n. sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70:125-137, 1998.

- BARBERENA, M. C. & ARAÚJO, D. C. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y deriva continental. In: *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas*, Tucumán, 1:497-504, 1975.
- BARBERENA, M. C.; ARAÚJO, D. C. & LAVINA, E. L. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1:5-20, 1985.
- BARBERENA, M. C.; CORREIA, N. R. & AUMOND, J. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (Nordeste do Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, 10:208-275, 1980.
- BARBERENA, M. C. & DAEMON, R. F. A primeira ocorrência de Amphibia (Labirintodontia) na Formação Rio do Rasto. Implicações geocronológicas e estratigráficas. In: *XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia. Anais*, Porto Alegre, SBG, 2:251-261, 1974.
- BARBERENA, M. C. & 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*, 70:465-468, 1998.
- BENTON, M. J.; TVERDOKHLEBOV, V. P. & SURKOV, M. V. Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian-Triassic boundary in Russia. *Nature*, 432:97-100, 2004.
- BENTON, M. J. *Paleontologia dos Vertebrados*. Atheneu Editora, São Paulo, 446 p., 2008.
- BERNARDI, N. O código internacional de nomenclatura zoológica adotado pelo XV Congresso Internacional de Zoologia, Londres, Julho de 1958. In: PAPAVERO, N. (ed.). *Fundamentos Práticos de Taxonomia Zoológica*. 2 ed., Editora UNESP, São Paulo, p. 189-248, 1994.
- BOLT, J. R. Lissamphibian origins. In: SCHULTZE, P. & TRUEB, L. (eds.). *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Ithaca and London: Comstock Publishing Associates, London, p. 194-222, 1991.
- BONAPARTE, J. F. *Promastodonsaurus bellmanni* n.g. et n.sp., capitosáurio del Triásico Medio de Argentina (Stereospondyli-Capitosauroida). *Ameghiniana*, 3:67-78, 1963.
- CARROLL, R. L. & CURRIE, P. Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 57:229-247, 1975.
- CARROLL, R. L. & HOLMES, R. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 68(1):1-40, 1980.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F. & MALABARBA, M. C. Pareiasurids from Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8:13-24, 2005.
- CISNEROS, J. C. & SCHULTZ, C. L. *Procolophon brasiliensis* n. sp., a new procolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 2002(11):641-648, 2002.
- CLACK, J. A. A new Early Carboniferous tetrapod with a *mélange* of crown-group characters. *Nature*, 394:66-69, 1998.
- COOPER, M. R. A Mid-Permian to earliest Jurassic tetrapod biostratigraphy and its significance. *Arnoldia Zimbabwe*, 9:77-103, 1982.
- COX, C. B. On the palate, dentition, and classification of the fossil reptile *Endothiodon* and related genera. *American Museum Novitates*, 2171:1-25, 1964.

- COX, C. B. & HUTCHINSON, P. Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra do Fogo Formation of northern of Brazil. *Palaeontology*, 34:561-573, 1991.
- CRUZ, W. B.; ABOARRAGE, A. M. & SANTOS, M. E. C. M. *Projeto carvão da Bacia do Parnaíba*. Relatório de Progressos, Etapas II e III, DNPM/CPRM, Recife, 2 v., 1973.
- DAMIANI, R. J. The systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodontosauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133:379-482, 2001.
- DAMIANI, R. J. Temnospondyls from the Beaufort Group (Karoo Basin) of South Africa and their biostratigraphy. *Gondwana Research*, 7:165-173, 2004.
- DA ROSA, A. A. S.; PIÑEIRO, G.; DIAS-DA-SILVA, S.; CISNEROS, J. C.; FELTRIN, F. F. & NETO, L. W. Bica São Tomé, um novo sítio fossilífero para o Triássico Inferior do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(1):67-76, 2009.
- DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:449-480, 1992.
- DIAS, E. V. & BARBERENA, M. C. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(1):135-143, 2001.
- DIAS, E. V. & KROEFF, T. The lower jaw of the short-snouted from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian) Brazil. *Paleontologia em Destaque*, 40:42, 2002.
- DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. The first Paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6:29-42, 2003.
- DIAS-DA-SILVA, S. & DIAS, E. V. Occurrences of fossil temnospondyls in South America and their biostratigraphic, paleoecologic and paleobiogeographic significance. In: *V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Anais, Santa Maria, Editora da UFSM, p. 20, 2006.
- DIAS-DA-SILVA, S. & DIAS, E. V. Anfíbios fósseis do Triássico do Rio Grande do Sul. In: DA-ROSA, A. A. S. (ed.). *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Pallotti, Santa Maria, p. 49-72, 2009.
- DIAS-DA-SILVA, S.; DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*, 15:131-136, 2009.
- DIAS-DA-SILVA, S. & MARSICANO, C. *Sangaia*, a replacement generic name for the rhytidosteid temnospondyl *Cabralia*, a preoccupied name. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4):1004, 2006.
- DIAS-DA-SILVA, S. & MARSICANO, C. The phylogenetic position of *Sangaia lavinai* and status of the Rhytidosteidae (Stereospondyli: Trematosauria). In: 67th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Austin, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:68A, 2007.
- DIAS-DA-SILVA, S.; MARSICANO, C. & SCHULTZ, C. L. Early Triassic temnospondyl skull fragments from southern South America (Paraná Basin, Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8:165-172, 2005.
- DIAS-DA-SILVA, S.; MARSICANO, C. & SCHULTZ, C. L. Rhytidosteid temnospondyls in Gondwana: a new taxon from the Lower Triassic of Brazil. *Palaeontology*, 49:381-390, 2006a.

- DIAS-DA-SILVA, S.; MODESTO, S. P. & SCHULTZ, C. L. New material of *Procolophon* (Parareptilia: Procolophonoidea) from the Lower Triassic of Brazil, with remarks on the ages of the Sanga do Cabral and Buena Vista formations of South America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43:1685-1693, 2006b.
- DIAS-DA-SILVA, S. & RAMOS ILHA, A. L. On the presence of a pustulated temnospondyl in the Lower Triassic of southern Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(4):609-614, 2009.
- DIAS-DA-SILVA, S. & SCHULTZ, C. L. New procolophonids (Parareptilia, Procolophonoidea) and rhytidosteids (Amphibia, Temnospondyli) of southern Brazilian Triassic. In: *XIV Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados*. Neuquén, *Amenighiana*, 36:99, 1999.
- DIAS-DA-SILVA, S. & SCHULTZ, C. L. Early Triassic postcranial temnospondyl remains from southern Brazil (Sanga do Cabral Formation, Paraná Basin). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11:51-58, 2008.
- DONOGHUE, M.; DOYLE, J.; GAUTHIER, J.; KLUGE, A. & ROWE, T. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 20:431-460, 1989.
- ELTINK, E. & LANGER, M. C. Novos espécimes de temnospondílios da Serra do Cadeado (nordeste do Paraná). In: *VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Ribeirão Preto, *Boletim de Resumos. Paleontologia em Destaque (Edição Especial)*. SBP, p. 86-88, 2008.
- ELTINK, E. *Paleontologia da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior): levantamento de localidades fossilíferas e fauna de vertebrados*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 159 p., 2009.
- FARIA JÚNIOR, L. E. C. & TRUCKENBRODT, W. Estratigrafia e petrografia da Formação Pedra do Fogo, Permiano da Bacia do Maranhão. In: *XXXI Congresso Brasileiro de Geologia*, Balneário de Camboriú. *Anais*, SBG, 2:740-754, 1980a.
- FARIA JÚNIOR, L. E. C. & TRUCKENBRODT, W. Estromatólitos da Formação Pedra do Fogo, Permiano da Bacia do Maranhão. In: *XXXI Congresso Brasileiro de Geologia*, Balneário de Camboriú. *Anais*, SBG, 5:3056-3067, 1980b.
- GARDNER, J. D. Monophyly and the affinities of albanerpetontid amphibians (Temnospondyli; Lissamphibia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131:309-352, 2001.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A. G. & ROWE, T. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4:105-209, 1988.
- GÓES, A. M. & FEIJÓ, F. J. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, 8:57-67, 1994.
- GOLUBEV, V. K. The faunal assemblage of Permian terrestrial vertebrates from Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 34:211-224, 2000.
- GORDON JR., M. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos, DNPM/DGM*, 38:1-20, 1947.
- GUBIN, Y. M. New data on the archegosauroids of the East European platform. *Paleontological Journal*, 20(2):70-75, 1986.

- GUBIN, Y. M. [Permian archegosauroid amphibians of the USSR]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 249:1-138 (em russo), 1991.
- GUBIN, Y. M. Skull morphology of *Archegosaurus decbeni* Goldfuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany. *Alcheringa*, 21(1-2):103-121, 1997.
- HANCOX, P. J.; SHISHKIN, M. A.; RUBIDGE, B. S. & KITCHING, J. W. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographical implications. *South African Journal of Science*, 91:143-144, 1995.
- HOLZ, M. & SCHERER, C. M. S. Sedimentological and paleontological evidence of paleoclimatic change during the Southbrazilian Triassic: the register of a global trend towards a humid paleoclimate. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 11-12:1589-1609, 2000.
- HOLZ, M. & SOUTO-RIBEIRO, A. Taphonomy of the south-brazilian Triassic vertebrates. *Revista Brasileira de Geociências*, 30:491-494, 2000.
- ICZN. *International Code of Zoological Nomenclature*. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 4 ed., 306 p., 1999.
- 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*, 215:69-95, 2000.
- LAURIN, M. A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution*, 52:1476-1482, 1998a.
- LAURIN, M. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I. Systematics, middle ear evolution, and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles*, 19:1-42, 1998b.
- LAURIN, M. & ANDERSON, J. S. Meaning of the name Tetrapoda in the scientific literature: an exchange. *Systematic Biology*, 53:68-80, 2004.
- LAURIN, M. & REISZ, R. R. A new perspective on tetrapod phylogeny. In: SUMIDA, S. S. & MARTIN, K. L. M. (eds.). *Amniote Origins: Completing the Transition to Land*. Academic Press, London, p. 9-59, 1997.
- LAVINA, E. L. *Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazanian-Scitbiano) da Bacia do Paraná*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 336 p., 1991.
- LAVINA, E. L. & BARBERENA, M. C. Anfíbios ritidosteídeos e lidekkerínídeos da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul): Implicações bioestratigráficas e geocronológicas. *Iheringia*, 10:19-27, 1985.
- LIEBERMAN, B. S. Phylogenetic biogeography with and without the fossil record: gauging the effects of extinction and paleontological incompleteness. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 178(1):39-52, 2002.
- LIEBERMAN, B. S. Paleobiogeography: The Relevance of Fossils to Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34:51-69, 2003.
- LIMA, E. A. M. & LEITE, J. F. *Projeto estudo global dos recursos minerais da Bacia Sedimentar do Parnaíba. Integração geológico-metalogenética*. Relatório Final, Etapa III, DNPM/CPRM, Recife, 2 v., 1978.
- MALABARBA, M. C.; ABDALA, F.; WEISS, F.; PEREZ, P. A. New data on the Permian fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6:49-54, 2003.

- MARSICANO, C. A. Chigutisaurid amphibians from the Upper Triassic of Argentina and their phylogenetic relationships. *Palaeontology*, 42:545-565, 1999.
- MARSICANO, C. A. A new temnospondyl record from the Upper Triassic of Argentina. *Ameghiniana*, 42: 501-504, 2005.
- MARSICANO, C. A. & WARREN, A. A. The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trucheosaurus major* (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli). *Bulletin of Natural History Museum of London (Geology)*, 54:147-154, 1998.
- MENDONÇA, M. L. & FERNANDES, M. A. Análise de restos ósseos permianos da Formação Corumbataí na região de Rio Claro, Estado de São Paulo. In: *XVII Congresso de Iniciação Científica*, São Carlos. *Anais de Eventos da UFSCar*, v. 5, p. 170, 2009.
- 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). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240:318-372, 2006.
- MESNER, J. C. & WOOLDRIDGE, L. C. Maranhão Paleozoic Basin and Cretaceous Coastal Basins, Northern Brazil. *Bulletin of the American Association Petroleum Geologists*, 48(9):475-512, 1964.
- MILANI, E. J.; FACCINI, U. F.; SCHERER, C. M.; ARAÚJO, L. M. & CUPERTINO, J. A. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordoviciano to Cretaceous), southern Brazil. *Boletim IG USP*, 29:125-173, 1998.
- MILNER, A. R. The relationships and origin of living amphibians. In: BENTON, M. J. (ed.). *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Oxford: Clarendon Press, London, p. 59-102, 1988.
- MILNER, A. R. The radiations of temnospondyl amphibians. In: TAYLOR, P. D. & LARWOOD, G. P. (eds.). *Major evolutionary radiations*. Oxford: Clarendon Press, London, p. 321-349, 1990.
- MILNER, A. C. & LINDSAY, W. Postcranial remains of Baphetes and their bearing on the relationships of the Baphetidae (= Loxommatidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122:211-235, 1998.
- MODESTO, S. P. & RYBCZYNSKI, N. The amniote faunas of the Russian Permian, implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography. In: BENTON, M. J.; KUROCHKIN, E. N.; SHISHKIN, M. A. & UNWIN, D. M. (eds.). *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, New York, p. 17-34, 2000.
- MOORE, F. Metamorphoses of Lepidoptera from São Paulo, Brazil, with nomenclature and descriptions of new forms and introductory note by T. J. Moore. In: JONES, E. D.; MOORE, F. & MOORE, T. J. (eds.). *Proceedings of the Literary and Philosophical Society of Liverpool*. Free Public Museum, Liverpool, p. 325-377, 1882.
- MÜLLER, H. *Report on palynological results of samples examined from wells in Maranhão*. Relatório Interno da Petrobras, Salvador, 45 p., 1962.
- NEVELING, J.; RUBIDGE, B. S. & HANCOX, P. J. A lower *Cynognathus* Assemblage Zone fossil from the Katberg Formation (Beaufort Group, South Africa). *South African Journal of Science*, 95:555-556, 1999.

- OGG, J. G.; OGG, G. & GRADSTEIN, F. M. The Concise Geologic Time Scale. International Stratigraphic Chart. International Commission on Stratigraphy, 2008. <http://www.stratigraphy.org/upload/ISChart2008.pdf>. [Acesso em 04/05/2009].
- PAWLEY, K. *Postcranial skeleton of temnospondyls (Tetrapoda: Temnospondyli)*. PhD Thesis, La Trobe University, Melbourne, 442 p., 2006.
- PIÑEIRO, G.; MARSICANO, C. A. & DAMIANI, R. Mandibles of mastodonsaurid temnospondyls from the Upper Permian-Lower Triassic of Uruguay. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:695-703, 2007a.
- PIÑEIRO, G.; MARSICANO, C. A. & LORENZO, N. A new temnospondyl from the Late Permian-Early Triassic of Uruguay. *Palaeontology*, 50:627-640, 2007b.
- PISANI, D.; BENTON, M. J. & WILKINSON, M. Congruence of molecular and morphological phylogenies. *Acta Biotheoretica*, 55:269-281, 2007.
- PISANI, D. & WILKINSON, M. Matrix representation with parsimony, taxonomic congruence and total evidence. *Systematic Biology*, 51:151-155, 2002.
- PLUMMER, F. B.; PRICE, L. I. & GOMES, F. A. Estado do Maranhão e Piauí. *Conselho Nacional do Petróleo, Relatório*, 1946:87-134, 1948.
- PRICE, L. I. Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra do Fogo, estado do Maranhão. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Nacional*, 124:1-32, 1948.
- PUTZER, H. Divisão da Formação Palermo no sul de Santa Catarina e tentativa de interpretação genética. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 3(1):1-28, 1954.
- RAY, S. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram Formation, India. *Palaeontology*, 43(2):375-404, 2000.
- RICHTER, M. First lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) from the Santa Maria Formation, Triassic of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: *XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio Branco. *Boletim de Resumos*, SBP, v. 1, p. 121, 2001.
- ROHN, R. *Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná (Permiano Superior, Estado do Paraná)*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 2 v., 224 p., 1988.
- ROHN, R. *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2 v., 1994.
- ROMER, A. S. Review of the Labyrinthodontia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 9:1-352, 1947.
- RUBIDGE, B. S. Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. *South African Journal of Geology*, 108:135-172, 2005.
- RUBIDGE, B. S.; JOHNSON, M. R.; KITCHING, J. W.; SMITH, R. H. M.; KEYSER, A. W. & GROENWALD, G. H. An introduction to the biozonation of the Beaufort Group. In: RUBIDGE, B. S. (ed.). *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*. South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series 1, Pretoria, p. 1-2, 1995.

- RUTA, M. & COATES, M. I. Dates, nodes and character conflict: Addressing the lissamphibian origin problem. *Journal of Systematic Biology*, 5:69-122, 2007.
- RUTA, M.; COATES, M. I. & QUICKE, D. L. J. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Review*, 78:251-345, 2003b.
- RUTA, M.; JEFFERY, J. E. & COATES, M. I. A supertree of early tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273:2107-2111, 2003a.
- RUTA, M.; PISANI, D.; LLOYD, G. T. & BENTON, M. J. A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274:3087-3095, 2007.
- SANTANA, R. G. *Tetrápodes fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico do Rio Grande do Sul)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 95 p., 1992.
- SANTOS, M. E. C. M. & CARVALHO, M. S. S. *Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís: Reconstituições Paleobiológicas*. CPRM – Serviço Geológico do Brasil, Rio de Janeiro, 2004. <http://www.cprm.gov.br/publique/cgi/cgilua.exe/sys/start.htm?infoid=680&sid=94>. [Acesso em 10/01/2008].
- SANTOS, M. E. C. M. & CARVALHO, M. S. S. *Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís: Reconstituições Paleobiológicas*. CPRM – Serviço Geológico do Brasil, Rio de Janeiro, 215 p., 2009.
- SCHNEIDER, R. L.; MUHLMANN, H.; TOMMASI, R.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F. & NOGUEIRA, A. A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, Porto Alegre. *Anais*, SBG, 1:41-65, 1974.
- SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F. & LAVINA, E. L. Arcabouço Estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.F. (eds.). *Geologia do Rio Grande do Sul*. Editora da Universidade/UFRGS, Porto Alegre, p. 335-354, 2000.
- SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; DERZE, G. R. & ASMUS, H. E. *Geologia do Brasil*. DNPM, Brasília, 501 p., 1984.
- SCHOCH, R. R. Biogeography of Stereospondyl amphibians. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 215(2):201-231, 2000.
- SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. Stereospondyli, Stem-Stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhitidostea, Trematosauroidae, Capitosauroidae. In: WELLNHOFER, P. (ed.). *Handbuch der Paläoherpétologie (Encyclopedia of Paleoherpétology)*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, part 3B, p. 1-203, 2000.
- SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. Structure and implications of theories on the origin of lissamphibians. In: ARRATIA, G.; WILSON, M. V. H. & CLOUTIER, R. (eds.). *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 345-377, 2004.
- SCHOCH, R. R.; FASTNACHT, M.; FICHTER, J. & KELLER, T. Anatomy and relationships of the Triassic temnospondyl *Sclerothorax*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:117-136, 2007.

- SCOTESE, C. R. *Paleomap Project*, 2002. <http://www.scotese.com> [Acesso em 10/01/2008].
- SENNIKOV, A. G. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120:331-351, 1996.
- SILVA, A. J. P.; LOPES, R. C.; VASCONCELOS, A. M. & BAHIA, R. B. C. Bacias Sedimentares Paleozóicas e Meso-Cenozóicas Interiores. In: BIZZI, A.; SCHOBENHAUS, C.; VIDOTTI, R. M. & GONÇALVES, J. H. (eds.). *Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil*. CPRM, Brasília, p. 55-85, 2003.
- SMITH, R. M. H. & KEYSER, A. Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone. In: RUBIDGE, B. S. (ed.). *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*. South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series 1, Pretoria, p. 8-12, 1995.
- TOLEDO, C. E. V. & BERTINI, R. J. First occurrence of amphibian fossils in the Corumbataí Formation (Upper Permian), São Paulo State, Brazil. In: *31st International Geological Congress*, Rio de Janeiro. *Anais*, p. 1491, 2000.
- TRUEB, L. & CLOUTIER, R. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: SCHULTZE, P. & TRUEB, L. (eds.). *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Comstock Publishing Associates, London, p. 175-193, 1991.
- TVERDOKHLEBOV, V. P.; TVERDOKHLEBOVA, G. I.; MINIKH, A. V.; SURKOV, M. V. & BENTON, M. J. Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia. *Earth-Science Reviews*, 69:27-77, 2005.
- VALLIN, G. & LAURIN, M. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:56-72, 2004.
- WARREN, A. A.; DAMIANI, R. J. & YATES, A. M. Paleobiogeography of Australian fossil amphibians. *Historical Biology*, 15:171-179, 2000.
- WENZEL, J. W. Phylogenetic analysis: the basic method. In: DESALLE, R.; GIRIBET, G. & WHEELER, W. (eds.). *Techniques in Molecular Systematics and Evolution*, Birkhäuser, Basel, p. 4-30, 2002.
- WERNEBURG, R. & SCHNEIDER, J. W. The Permian temnospondyl amphibians of India. In: MILNER, A. R. (ed.). *Studies on Carboniferous and Permian Vertebrates. Special Papers in Paleontology*, 52:105-128, 1996.
- WHITE, I. C. *Relatório Final da Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil*. DNPM, Rio de Janeiro. Parte I, p. 1-300; Parte II, p. 301-617, 1908.
- WILKINSON, M.; COTTON, J. A.; CREEVEY, C.; EULENSTEIN, O.; HARRIS, S. R.; LAPOINTE, F. J.; LEVASSEUR, C.; MCINERNEY, J. O.; PISANI, D. & THORLEY, J. L. The shape of supertrees to come: tree shape related properties of fourteen supertree methods. *Systematic Biology*, 54:419-431, 2005a.
- WILKINSON, M.; PISANI, D.; COTTON, J. A. & CORFE, I. Measuring support and finding unsupported relationships in supertrees. *Systematic Biology*, 54:823-831, 2005b.

- WITZMANN, F. & SCHOCH, R. R. The postcranium of *Archegosaurus decheni* and a phylogenetic analysis of temnospondyl postcrania. *Palaeontology*, 49:1211-1235, 2006.
- YATES, A. M. & WARREN, A. A. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128:77-121, 2000.
- 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*, 161:85-105, 2003.
- ZITTEL, K. A. *Handbuch der Paläontologie. Abteilung 1. Paläozoologie Band III, Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*. Oldenbourg, München und Leipzig, 1890 p., 1888.

ENDEREÇOS:**Estevan Eltink**

Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Universidade de São Paulo (FFCLRP-USP)
Avenida Bandeirantes 3900, Monte Alegre
14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil
e-mail: estevaneltink@yahoo.com.br

Eliseu Vieira Dias

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Estadual do Oeste do Paraná – Campus de Cascavel (UNIOESTE)
Rua Universitária 2069
85819-110, Cascavel, PR, Brasil
e-mail: diaseliseu@yahoo.com.br