

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

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA DE UM EXEMPLAR DE
ENDOTHIODON (SYNAPSIDA, DICYNODONTIA) PROVENIENTE DA
SERRA DO CADEADO (FORMAÇÃO RIO DO RASTO, PERMIANO
SUPERIOR) E SUAS IMPLICAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS E
PALEOBIOGEOGRÁFICAS**

ALESSANDRA DANIELE DA SILVA BOOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

CO-ORIENTADORA – Prof. Dra. Cristina Silveira Vega

Porto Alegre
2012

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

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA DE UM EXEMPLAR DE *ENDOTHIODON*
(SYNAPSIDA, DICYNODONTIA) PROVENIENTE DA SERRA DO CADEADO
(FORMAÇÃO RIO DO RASTO, PERMIANO SUPERIOR) E SUAS IMPLICAÇÕES
BIOESTRATIGRÁFICAS E PALEOBIOGEOGRÁFICAS**

ALESSANDRA DANIELE DA SILVA BOOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

CO-ORIENTADORA – Prof. Dra. Cristina Silveira Vega

BANCA EXAMINADORA

Dra. Cibele Schwanke – Instituto Federal do Rio Grande do Sul

Dr. Fernando Abdala – University of Witwatersrand

Dr. Sérgio Dias-da-Silva – Universidade Federal do Pampa

Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito parcial para a obtenção
do Título de Mestre em Geociências.

Porto Alegre
2012

Boos, Alessandra Daniele da Silva

Descrição osteológica de um exemplar de *Endothiodon* (Synapsida, Dicynodontia) proveniente da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior) e suas implicações bioestratigráficas e paleobiogeográficas. / Alessandra Daniele da Silva Boos - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2012.

[153f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2012.

Orientação: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Coorientação: Prof^a. Dr^a Cristina Silveira Vega

1. Dicynodontia. 2. Formação do Rio do Rasto. 3. Permiano. 4. Bioestratigrafia. 5. Bacia do Paraná. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Miriam Alves CRB 10/1947

AGRADECIMENTOS

Um trabalho do porte de uma dissertação envolve muitas pessoas e instituições, e dentro do possível (e do que a minha memória permitir!) eu gostaria de agradecer a todos que ajudaram este trabalho a chegar a sua forma atual.

Primeiramente eu agradeço à minha família que me apoiou constantemente ao longo da minha vida escolar e acadêmica, mesmo que isso significasse a minha ausência por longos períodos. Em especial, eu agradeço aos meus pais, por acreditarem em mim e pelos sacrifícios feitos para que eu pudesse ter chegado aqui. À minha irmã, Gisele, por ser minha companheira de quase todas as horas, incluindo aquelas bem estressantes! Obrigada por agüentar o meu mau humor e por me ajudar com a maior parte das figuras desse trabalho!

Aos meus orientadores, agradeço por me mostrarem que a Paleontologia é muito mais do que apenas dinossauros, existem também os terápsidos! Obrigada sinceramente por terem me sugerido este projeto de pesquisa e confiado na minha capacidade para executá-lo. Um agradecimento especial para a professora Cristina, que me acompanhou desde a graduação na UFPR e que em parte, por “culpa” dela, o bichinho da Paleontologia me mordeu. Também indispensável para a realização deste trabalho foi a colaboração do professor Juarês Aumond (FURB), que abriu generosamente as portas do seu laboratório e me permitiu o acesso ao material aqui estudado. Ainda na minha “equipe de apoio” em Blumenau, quero agradecer ao Guilherme Becker, que além de ser um grande amigo, revelou-se também um grande fotógrafo de fósseis; aos meus amigos Ana Germano (“me chama de positivista!”) e Tiago Ribeiro pela troca de idéias e provocações, e às minhas amigas, que mesmo sem entenderem muito bem (e não acharem muito bonito) o que era um dicinodonte me apoiaram ainda assim.

Da minha “equipe de apoio” em Porto Alegre, na UFRGS, gostaria de agradecer a todos os meus (cordiais) colegas da sala 114 e da sala 118 pelos momentos de descontração (até exagerados...) e pelas discussões de assuntos paleontológicos (e outros mais polêmicos). Aprendi muito com vocês! Agradecimentos um pouquinho mais distintos vão para a professora Marina pela sua amizade e um convite para a tutoria em Paleontologia; para a estagiária do NAE, Franciane de Souza pelo trabalho realizado no Planejamento de Carreira e demais encontros; Daniel (Tatá) por ser essa inesgotável fonte de artigos que a gente nunca encontra, especialmente os mais antigos; Voltaire e Marcel pelas belas ilustrações;

Bruno Horn pelos conselhos geológicos e não tão geológicos assim; Felipe Pinheiro por diversos chás, conversas e encorajamento. Também não podia deixar de agradecer ao geólogo Guilherme e às meninas da UFPR: Adriana, Karine e Ana Emilia (sim, agora tu és da UFPR para mim!) pela saída de campo mais incrível de todos os tempos, que me fez lembrar que estudar Paleontologia pode ser uma grande aventura... Literalmente.

Para que esse trabalho chegasse a sua forma atual, diversos livros, artigos e resumos de eventos científicos precisaram ser obtidos e consultados, e para isso contei com a ajuda de colegas de diferentes instituições: Juan Carlos Cisneros (UFPI), Cristina Silveira Vega (UFPR), Octávio Mateus (Museu da Lourinhã), Estevan Eltink e Carolina Laurini (USP-Ribeirão Preto), Christian Kammerer (AMNH) e Kenneth Angielczyk (Field Museum).

Por fim, mas não menos importante, foi o apoio que recebi da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal Superior (CAPES) na forma de uma bolsa de estudos, do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) na forma de financiamento para o projeto 401833/2010-0, o que permitiu à visita a afloramentos da Formação Rio do Rasto no Rio Grande do Sul e no Paraná e do American Museum of Natural History, através de uma bolsa de curta duração (*Collection Study Grant*). Para esta última instituição mais agradecimentos são necessários: Christian Kammerer, pelo incentivo e troca de conhecimentos; Jin Meng por aceitar ser o meu “*sponsor*” mesmo não me conhecendo pessoalmente; Carl Mehling pela sua atenção e prontidão em ajudar (além de ter o emprego mais legal do mundo!); Judy Galkin; Jonah Choiniere; Mark Norell; Barbara Green e Maria Rios. Além dessas pessoas, quero agradecer aos meus amigos do *CouchSurfing* que me ajudaram na estadia em Nova Iorque com as questões menos paleontológicas imagináveis...

“(..) todo o meu ser, moral e intelectual, está trespassado por uma convicção invencível de que o que quer que caia sob o domínio dos nossos sentidos deve estar na natureza e, por mais extraordinário que seja, não deve diferir, em essência, de todas as outras realidades do mundo visível e tangível, do qual somos uma parte autoconsciente. O mundo dos vivos já contém suficientes maravilhas e mistérios sendo como é; maravilhas e mistérios agindo sobre nossas emoções e inteligência de modos tão inexplicáveis que quase justificariam a concepção da vida como um estado de encantamento. Não. Eu estou por demais firme na minha consciência do maravilhoso para ficar algum dia fascinado pelo mero sobrenatural, que, por onde quer que se olhe, não passa de um artigo fabricado, o produto de mentes insensíveis às sutilezas íntimas da nossa relação com os mortos e com os vivos, nas suas infinitas diversidades (...)”

(Joseph Conrad, 1857-1924)

RESUMO

A presente dissertação de mestrado apresenta uma descrição detalhada do primeiro dicinodonte reportado para o Permiano da América do Sul. O material (PV 0226) é composto por um crânio parcial e mandíbulas associadas, proveniente da Serra do Cadeado, estado do Paraná, Formação Rio do Rasto. O espécime foi descrito preliminarmente na década de 70 e atribuído ao gênero *Endothiodon*. Tal classificação implicava em uma correlação direta com algumas das consagradas biozonas do Grupo Beaufort da África do Sul, já que este táxon é encontrado nesse depósito. Assim, o principal objetivo deste trabalho era verificar a identidade taxonômica do material brasileiro, e a partir da confirmação ou da proposição de outra identificação para o espécime, discutir brevemente as implicações bioestratigráficas e paleobiogeográficas da presença deste fóssil no Brasil. O exemplar em questão foi comparado com espécimes de *Endothiodon* da coleção do American Museum of Natural History, e uma extensa revisão bibliográfica foi realizada para obter informações sobre espécimes depositados em outras instituições. Por fim, o material brasileiro foi confirmado como pertencendo ao táxon *Endothiodon*, devido à presença de: forame pineal situado em uma bossa, protuberâncias em forma de bulbo localizadas na face antero-lateral dos dentários, bossa situada na margem ventral do jugal, grande número de dentes inseridos na superfície dorso-medial do dentário, sulco do dentário lateral à fileira de dentes na mandíbula, porção mais anterior da mandíbula em forma de um bico curvo e pontiagudo, entre outras características. Entretanto, não foi possível atribuir a este exemplar uma das quatro espécies do gênero, visto que a atual separação das espécies é dada basicamente por diferenças no comprimento do crânio. Esta feição pode refletir meramente o estágio ontogenético dos indivíduos e não diferenças em nível específico, exceto para *E. mahalanobisi* que aparenta ser uma forma de pequeno porte. Na realidade, outras características (região interorbital larga, presença de sínfise do dentário grácil ou robusta) apontadas como diagnósticas para o táxon são problemáticas e deveriam ser evitadas ou substituídas por outras mais informativas. Além disso, a forma de *Endothiodon* do Brasil apresenta uma estrutura denominada “*dentary table*”, recentemente identificada neste gênero. Em relação à bioestratigrafia, as correlações propostas para as faunas de tetrápodes da Formação Rio do Rasto ressaltam a semelhança dessas com associações faunísticas do Meso e Neopermiano da África do Sul e do Leste Europeu. Porém, até o momento, essas correlações são tentativas, pois poucos elementos dessas faunas são conhecidos para o Brasil e sobre estes, faltam informações relativas aos níveis estratigráficos em que foram coletados. Este último fator gera incertezas em relação à contemporaneidade dos fósseis encontrados em uma mesma localidade. Sobre a aparente escassez de vertebrados para esta formação, quando comparada a outros depósitos de mesma idade, esta parece advinda de um artifício de coleta, ou seja, o material conhecido até o momento não reflete a diversidade que essas localidades devem abrigar. O estudo detalhado de PV 0226 resultou em um artigo submetido para publicação em um periódico de cunho paleontológico.

Palavras-chave: Dicyodontia, Bioestratigrafia, Formação Rio do Rasto, Permiano, Bacia do Paraná, Bacia do Karoo, Paleobiogeografia.

ABSTRACT

The present master's thesis presents a detailed description of the first dicynodont reported for the Permian of South America. The material (PV 0226) comprises a partial skull and associated lower jaws, collected in the Serra do Cadeado locality, Paraná state, Rio do Rasto Formation. The specimen was described preliminary during the 1970's and assigned to the genus *Endothiodon*. This identification implied a direct correlation with some of the well-established biozones of the Beaufort Group, South Africa, since this taxon is found in this deposit. Thus, the main objective of this work was to verify the taxonomic identity of the Brazilian material and based on the confirmation or proposition of another classification for the specimen, to discuss briefly the biostratigraphic and palaeobiogeographic implications of the presence of this fossil in Brazil. The specimen studied herein was compared with *Endothiodon* material housed in the collections of the American Museum of Natural History, and an extensive review of the literature was carried out in order to collect information about specimens housed in other institutions. Finally, it was confirmed the material from Brazil belongs to *Endothiodon*, due to the presence of: pineal foramen situated on a boss, prominent bulbous swellings on the anterolateral sides of the dentary, boss situated on the ventral margin of the jugal, extensive number of teeth on the mid-dorsal surface of the dentary, dentary sulcus lateral to the lower teeth row, anterior portion of the lower jaw prolonged into upwardly curved and pointed beak, among other characteristics. However, it was not possible to assign the material to one of the four species of the genus, as the current distinction of them is based mainly on differences in the skull length. This feature may reflect merely the ontogenetic stage of the specimens and not differences at species level (except from *E. mahalanobisi*, which seems to be a small form). In fact, other characters (wide interorbital region, slender or robust dentary symphysis) pointed as diagnostic for this taxon are problematic and should be avoided or substituted for others more informative. Besides, the Brazilian form of *Endothiodon* bears a dentary table, recently identified in this genus. Regarding biostratigraphy, the correlations proposed for the tetrapod faunas of the Rio do Rasto Formation highlight the similarities between these associations and others from the Mid and Late Permian of South Africa and Eastern Europe. But, until now, these correlations are tentative because few elements of these faunas were recovered from Brazil and most of them lack data about the stratigraphic levels from where they were collected. The latter leads to uncertainty concerning the age of the fossils found in the same locality. About the apparent poverty of vertebrates for this formation when compared to other deposits of the same age, it seems to be a collecting artifact, i.e. the amount of material recovered from this formation until the present does not reflect the potential diversity of it. The detailed study of PV 0226 resulted in an article submitted to a palaeontological journal.

Key words: Dicynodontia, Biostratigraphy, Rio do Rasto Formation, Permian, Paraná Basin, Karoo Basin, Palaeobiogeography.

SUMÁRIO

Texto explicativo da estrutura da dissertação.....11

PARTE I:

1. INTRODUÇÃO	12
2. OBJETIVOS	14
3. O CLADO DICYNODONTIA	15
3.1. Aspectos gerais	15
3.2. Os dicinodontes permianos	21
4. A FORMAÇÃO RIO DO RASTO	40
4.1. A Serra do Cadeado	42
5. MATERIAIS E MÉTODOS	46
5.1. Material.....	46
6. O GÊNERO <i>ENDOTHIODON</i>.....	47
7. TETRÁPODES DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO	58
7.1. A Fauna de Posto Queimado	58
7.2. A Fauna de Aceguá	59
7.3. A Fauna Local da Serra do Cadeado	61
8. CORRELAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS	65
8.1. África do Sul	65
8.2. Índia	66
8.3. Malauí	66
8.4. Moçambique	67
8.5. Tanzânia	67
8.6. Zâmbia	68
8.7. Zimbábue.....	68
9. PALEOBIOGEOGRAFIA	73
10. ANÁLISE INTEGRADORA	77
11. REFERÊNCIAS	80

PARTE II:

Artigo submetido à revista *Palaeontology*:

On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation

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

- a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de mestrado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivadas.

- b) Artigo publicado em periódico ou submetido a periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independentes), escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu mestrado. No caso do presente trabalho, na segunda parte será apresentado o manuscrito submetido para avaliação ao periódico *Palaeontology*.

PARTE I

1. INTRODUÇÃO

O táxon *Endothiodon* foi proposto e descrito formalmente por Richard Owen em 1876. Outros representantes do gênero foram descritos posteriormente, chegando a um total de nove espécies. Após a revisão taxonômica de COX (1964), restaram apenas três espécies válidas: *E. bathystoma*, *E. uniseries* e *E. whaitsi*. Recentemente, RAY (2000) descreveu a quarta espécie do gênero, denominando-a *E. mahalanobisi*, uma forma de pequeno porte que parece estar restrita à Índia.

Entretanto, a maior parte do material conhecido de *Endothiodon* provém dos estratos do Permiano Superior do Grupo Beaufort, Bacia do Karoo, África do Sul. No Brasil, o único registro deste táxon é proveniente da Serra do Cadeado, Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, estado do Paraná, cujos sedimentos são datados do final do Permiano Médio (Capitaniano) ao início do Permiano Superior (Wuchiapingiano) (HOLZ *et al.* 2010). O material supracitado foi preliminarmente descrito por BARBERENA & ARAÚJO (1975) e corresponde a um exemplar com crânio parcialmente preservado e mandíbula associada. Entretanto, não foram referidos, naquela publicação, o número de coleção do espécime e nem a instituição onde estaria tombado. Apesar de relativamente fragmentado e comprimido, BARBERENA & ARAÚJO (1975) identificaram o material como *Endothiodon* sp, mas não forneceram uma descrição anatômica detalhada, nem apontaram as características diagnósticas observadas no espécime. Por conta disso, a ocorrência de *Endothiodon* no Brasil já foi citada como incerta (KING, 1992; LANGER *et al.* 2009).

Assim, um dos objetivos do presente trabalho é verificar a identidade taxonômica do material, já que este é o primeiro (e ainda único) registro formal de um dicinodonte permiano para o continente sul-americano (BARBERENA & ARAÚJO, 1975) sendo que este táxon (se confirmado) possibilita uma correlação biocronoestratigráfica entre a fauna da Formação Rio do Rasto, no Paraná, e as Zonas-de-Associação de *Pristerognathus* (topo), *Tropidostoma* e *Cistecephalus* (base) do Grupo Beaufort (LANGER, 2000; CISNEROS *et al.*, 2005; LANGER *et al.* 2009), além de outras biozonas da África e do leste da Europa.

A descrição anatômica completa do exemplar, somada a considerações acerca da sua importância biostratigráfica resultaram em um artigo científico

intitulado “**On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation**”, submetido para publicação na revista *Palaeontology*.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Reavaliar o material brasileiro atribuído a *Endothiodon* sp. por BARBERENA & ARAÚJO (1975), proveniente da Serra do Cadeado, Membro Morro Pelado, Formação Rio do Rasto do estado do Paraná.

2.2. Específicos

- a) Realizar uma descrição anatômica completa do exemplar em questão;
- b) Comparar o espécime estudado com outros dicinodontes do Permiano Superior da África do Sul;
- c) Definir uma identidade taxonômica para o material brasileiro;
- d) Discutir brevemente o contexto bioestratigráfico e paleobiogeográfico em que o exemplar está inserido.

3. O CLADO DICYNODONTIA

3.1. Aspectos gerais

Por volta do Mesopermiano, a estrutura trófica dos ecossistemas terrestres foi estabelecida, no sentido desta cadeia não depender mais exclusivamente, ou em grande parte, de organismos aquáticos (como algas, peixes e tetrápodes piscívoros). Árvores altivas e samambaias forneciam sombra à beira de pequenos corpos d'água, onde uma rica fauna de vertebrados habitava, desempenhando os diferentes papéis que lhe cabiam: alguns escavavam em busca de alimento ou para construir suas tocas, outros pastavam e se fartavam com a vegetação mais rasteira, enquanto outros, caçadores solitários ou em bandos, ficavam à espreita da sua presa. É nesse cenário que ascendem os membros do clado Therapsida e, dentre eles, o grupo conhecido como Dicynodontia, importantes herbívoros das comunidades terrestres do final do Permiano (Figura 1).

Na verdade, os terápsidos (Figura 2) foram os vertebrados dominantes dos ecossistemas terrestres entre o final do Permiano e o início do Triássico e parecem ter se originado a partir de uma linhagem de Sphenacodontidae¹ no início do Permiano (RUBIDGE & SIDOR, 2001). O registro fóssil deste grupo, denominado informalmente como “répteis mamaliformes” no século XIX, documenta com bastante detalhe a transição de um padrão amniota basal – ectotérmico, pouco eficiente em termos energéticos, com um aparato mastigatório rudimentar e postura espreitada dos membros – para formas mais ativas metabolicamente e mais adaptadas ao ambiente terrestre, culminando nos mamíferos. Tardiamente, uma transição similar em termos de eficiência energética também ocorreu entre os Archosauria, levando aos dinossauros e às aves (KEMP, 2006).

O clado Therapsida é considerado monofilético pela maioria dos autores (*contra* IVAKHNENKO, 2002) e inclui o último ancestral comum de Biarmosuchia e de Mammalia, além de todos os descendentes deste. Dentro de Therapsida são reconhecidos seis grupos principais: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (Figura 2). Além destes, existem dois táxons russos de afinidades incertas, Niaftasuchidae e Nikkasauridae que também

¹ Os esfenacodontídeos estão incluídos dentro de Pelycosauria, um agrupamento parafilético dentro de Synapsida.



Figura 1 – *Dicynodon*, um típico dicinodonte do Neopermiano caminhando entre a vegetação composta por *Glossopteris* e esfenófitas. Modificado de KAMMERER *et al.* (2011).

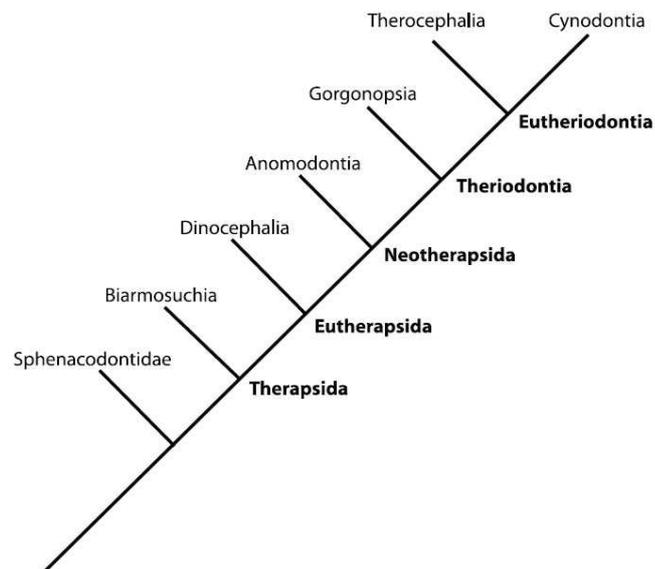


Figura 2 – Cladograma simplificado de Therapsida. Os nomes em negrito se referem aos diferentes clados, enquanto os demais se referem aos táxons que constituem os clados. Modificado de KEMP (2006).

são incluídos entre os terápsidos (IVAKHNENKO, 2003; BATTAIL & SURKOV, 2003).

O clado Anomodontia (Figura 3), por sua vez, também é considerado monofilético pela maioria dos autores (ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; FRÖBISCH, 2007; entre outros) e inclui os chamados “dromassauros” (*Galechirus*, *Galeops*, *Galepus*), cujas relações filogenéticas ainda não estão totalmente esclarecidas (KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009), os anomodontes basais – predominantemente formas da África do Sul (*Anomocephalus*, *Patranomodon*) e da Rússia (*Venyukovia*, *Otsheria*, *Suminia*, *Ulemica*), sendo que recentemente, uma forma brasileira (*Tiarajudens*) foi incorporada ao grupo (CISNEROS *et al.* 2011) – e os anomodontes derivados, ou seja, os dicinodontes. Entretanto, nem sempre o grupo teve essa composição, e Anomodontia já incluiu táxons como *Rhynchosaurus* (hoje considerado um Diapsida) e Dinocephalia (consultar KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009 para um histórico).

Dicynodontia (“dois dentes caninos”) foi o termo cunhado por Richard Owen em 1845 para designar um novo grupo de “répteis” fósseis que pareciam ter características crocilianas e de quelônios, mas também inovações próprias (SCHWANKE, 1998). Na verdade, muitas das formas permianas e triássicas desses animais apresentam dois processos caniniformes na maxila, de onde (mas nem sempre) despontam duas presas, daí originando o nome do grupo. As formas mais basais, entretanto, podem manter uma grande quantidade de dentes, tanto superiores quanto inferiores, às vezes com a presença das duas presas concomitantemente. O que é observado ao longo da evolução do grupo é uma simplificação do aparato mastigatório, no sentido de diminuir a quantidade de elementos deste conjunto e em última instância levando a formas que só possuem os dois processos caniniformes, sem presas (KING, 1990; VEGA-DIAS, 2005).

Outras características marcantes do grupo são a grande fenestra temporal posicionada dorsalmente no crânio, o recobrimento de regiões da maxila e da mandíbula por tecido córneo e a capacidade de realizar movimentos antero-posteriores com a mandíbula (propalinia) (Figura 4; KING, 1990).

De acordo com KING (1990), os integrantes de Dicynodontia apresentam uma série de caracteres derivados, entre eles: (1) porção pré-orbital do crânio curta; (2) processo lateral do pterigóide menor do que em outros terápsidos e direcionado para frente; (3) perda do osso coronóide na mandíbula; (4) articulação da porção posterior

da mandíbula com o quadrado em forma de “W”, permitindo que a mandíbula deslize para frente e para trás, (5) presença de uma fenestra na lateral da mandíbula (fenestra intramandibular). Esta série de características (entre outras) parece demonstrar que desde muito cedo na evolução do grupo ocorreu um direcionamento para o hábito herbívoro (Figura 5). KAMMERER & ANGIELCZYK (2009), em contrapartida, levando em conta caracteres utilizados nas mais recentes análises filogenéticas envolvendo este clado, listam uma série diferente de autapomorfias para Dicynodontia. A Tabela 1 traz uma lista de algumas dessas características.

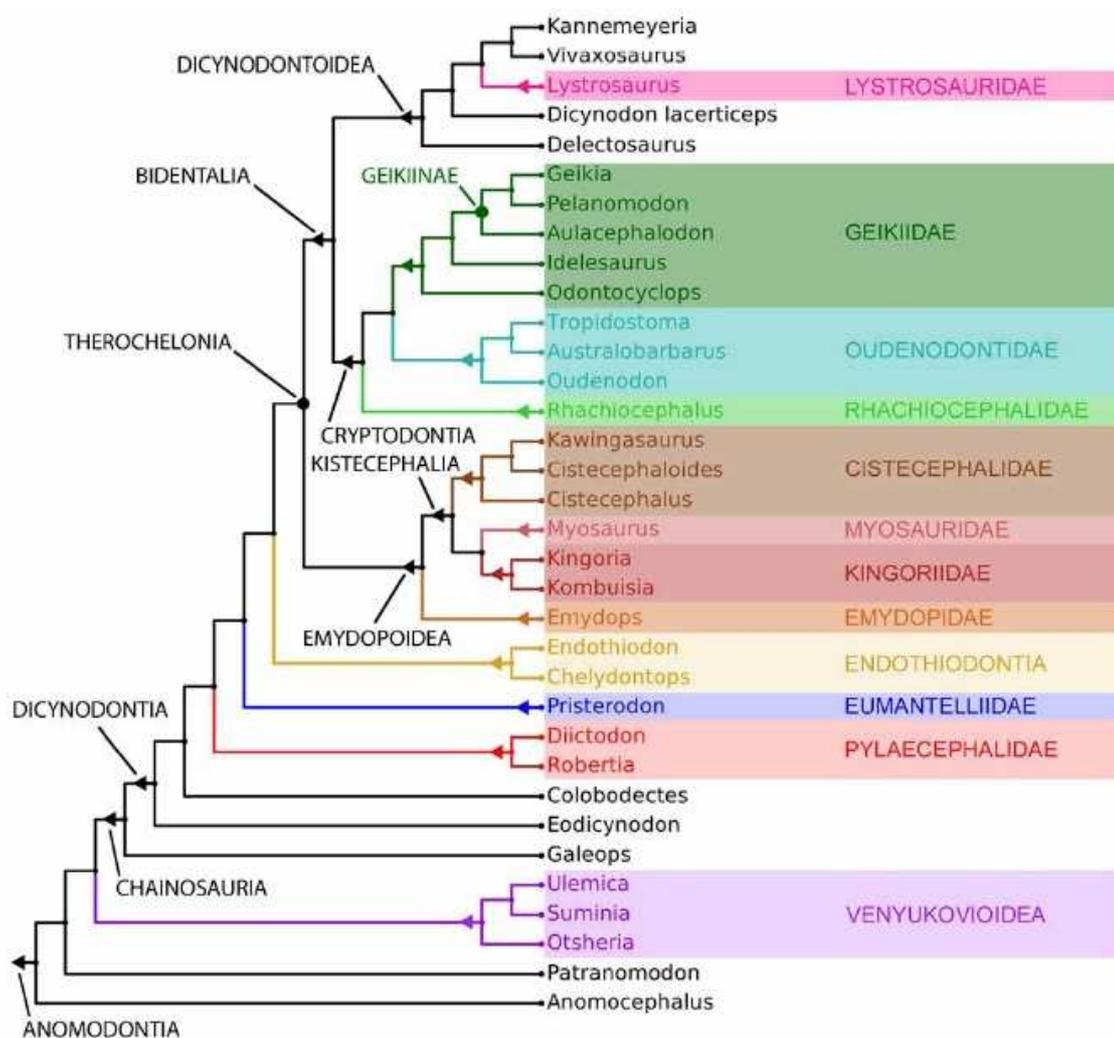


Figura 3 – Cladograma das relações entre os membros de Anomodontia, com ênfase nos táxons permianos. As formas triássicas estão representadas por *Kombuisia*, *Myosaurus*, *Lystrosaurus* e *Kannemeyeria*. Os táxons definidos com base nodal estão indicados por um círculo grande e aqueles definidos com base estemática estão indicados por uma seta. A nomenclatura, posição e composição dos táxons segue a proposta de KAMMERER & ANGIELCZYK (2009). Modificado de KAMMERER & ANGIELCZYK (2009).

Restos e vestígios (pegadas, tocas e coprólitos) de dicinodontes são encontrados em rochas de todos os continentes, depositadas durante o Mesopermiano e o Neotriássico. Até recentemente, um registro enigmático (e fragmentário) do Cretáceo da Austrália (THULBORN & TURNER, 2003) parecia aumentar em 100 milhões de anos a longevidade normalmente atribuída ao grupo, porém, o material em questão parece corresponder a um crocodilo *Baurusuchia*, segundo AGNOLIN *et al.* (2010). É importante lembrar que essa distribuição temporal (permo-triássica) implica na sobrevivência do grupo ao maior evento de extinção em massa que ocorreu no planeta, dizimando cerca de 90% de todos os organismos que viviam, seja no domínio terrestre ou no aquático (BENTON, 2003). Além disso, tal distribuição no tempo compreende um intervalo relativamente curto, que somado à abundância e à ampla distribuição geográfica do grupo, tornam os dicinodontes muito interessantes do ponto de vista bioestratigráfico. Por exemplo, o biozonamento mais conhecido para o Neopermiano-Eotriássico continental (e tentativamente aplicado para vários depósitos ao redor do mundo) é aquele do Grupo Beaufort, da África do Sul, no qual a sequência sedimentar é dividida em oito zonas de assembléias de táxons, sendo que cinco delas recebem o nome de dicinodontes (Figura 6); RUBIDGE, 1995a; RUBIDGE, 2005).

Em território brasileiro, o registro de dicinodontes está restrito à Bacia do Paraná, no sul do país. Para o Permiano, são conhecidos até o momento apenas dois registros: o do material abordado no presente trabalho, proveniente do estado do Paraná e o material cujo estudo está em andamento através de outra dissertação desta universidade, proveniente do Rio Grande do Sul (ILHA *et al.*, 2011; DIAS-DAS-SILVA, 2012). Já do período Triássico, são conhecidos vários registros, todos do estado do Rio Grande do Sul, compreendendo três gêneros: *Dinodontosaurus*, *Jachaleria* e *Stahleckeria* (VEGA-DIAS, 2005; VEGA-DIAS *et al.* 2005; MORATO, 2006).

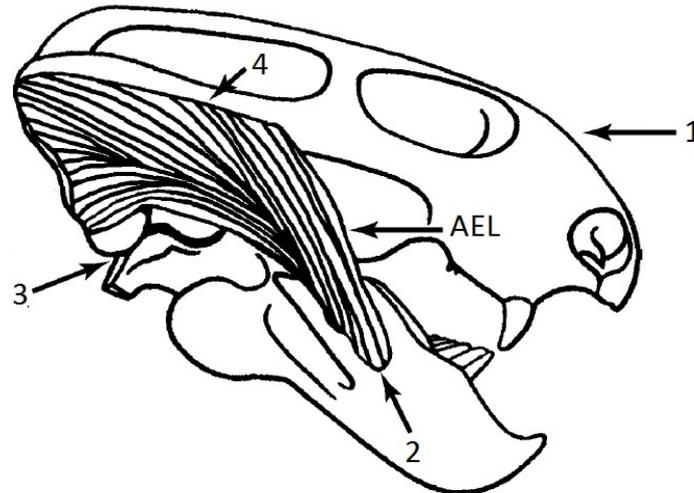


Figura 4 – Desenho esquemático do crânio de *Pristerodon* apontando algumas características ligadas à propalínia. AEL: músculo *adductor mandibulae externus lateralis*; 1: porção pré-orbital do crânio encurtada; 2: local para inserção de AEL (lâmina lateral da mandíbula); 3: articulação da mandíbula em formato de W; 4: fenestra temporal alongada anteriormente. Modificado de ANGIELCZYK (2004).

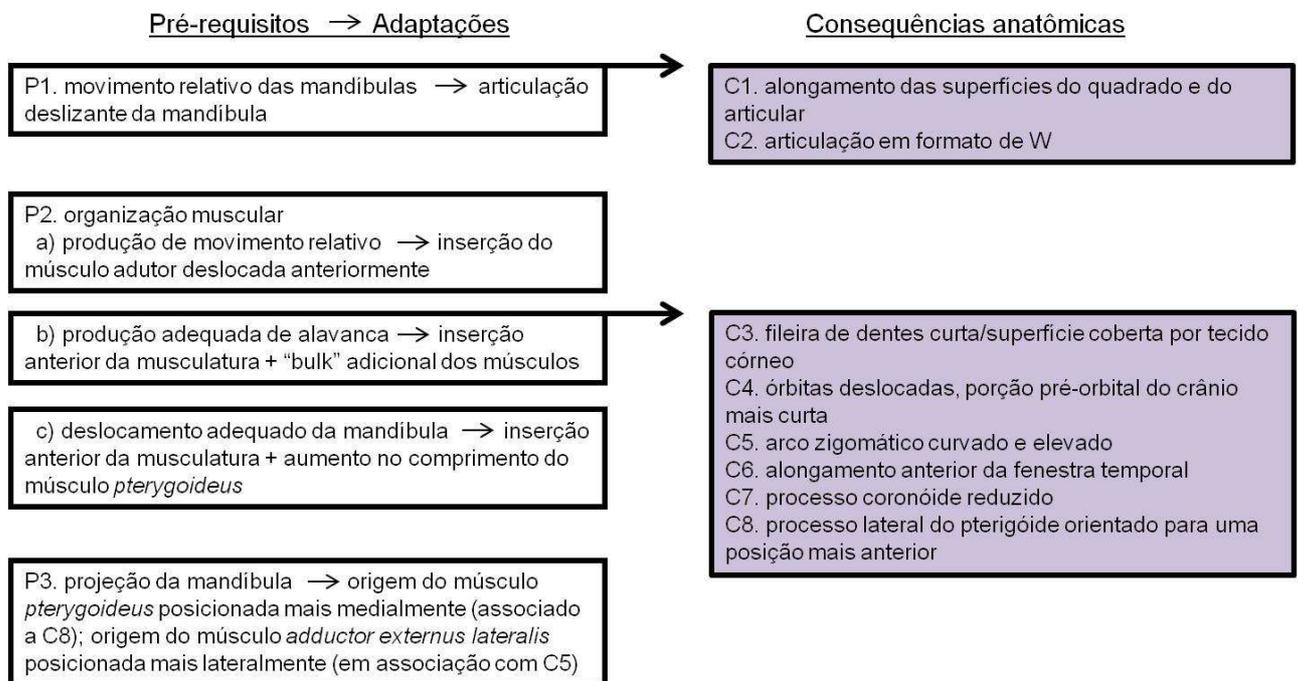


Figura 5 – Consequências anatômicas sofridas pelo crânio para adaptar-se à herbivoria. Pré-requisitos: pré-requisitos para uma propalínia efetiva; Adaptações: adaptações exibidas pelos dicinodontes para atender a esses pré-requisitos. Modificado de KING (1990).

Características
Bossas nasais presentes em forma de protuberância medial, cuja margem posterior é contínua
Ausência de dentes na pré-maxila
Ausência de dentes na porção anterior da maxila
Presença de processo caniniforme
Plataforma interna da narina bem desenvolvida e formada primariamente pela pré-maxila e maxila
Presença de crista posterior medial na superfície palatal da pré-maxila com a região anterior expandida e plana
Presença de forame palatal lateral no mesmo nível da porção palatal dos palatinos
Participação do vômer na vacuidade interpterigóide
Aba transversal do pterigóide direcionada ventralmente e relativamente grande, em formato de asa
Vacuidade interpterigóide relativamente longa, mas sem atingir o nível da porção palatal dos palatinos
Porção distal do quadradojugal em formato de placa
Processo anterior do esquamosal comprimido dorsoventralmente
Em vista occipital, presença de um entalhe dorsolateral distintivo no esquamosal
Ausência da lâmina vertical do surangular
Ausência de exposição lateral do pré-articular posteriormente

Tabela 1 – Autapomorfias frequentemente citadas para o clado Dicynodontia. Modificado de KAMMERER & ANGIELCZYK (2009).

3.2. Os dicinodontes permianos

O Permiano correspondeu ao primeiro momento de diversificação do clado Dicynodontia, mas foge ao escopo da presente dissertação comentar exaustivamente sobre todos os táxons já descritos ou atualmente válidos para esse período. Entretanto, KING (1990), FRÖBISCH (2009) e KURKIN (2010) representam trabalhos dessa abrangência e uma revisão bastante completa do grupo pode ser encontrada neles². A seguir, serão feitos comentários acerca dos principais táxons de dicinodontes que são encontrados em depósitos permianos ao redor do mundo, com ênfase nas formas africanas.

Os dicinodontes têm sido objeto de estudos cladísticos desde a década de 80 (CLUVER & KING, 1983), mas só recentemente matrizes de dados foram publicadas

² KURKIN (2010) tratou especificamente dos dicinodontes do Permiano Superior da Europa Oriental, conhecidos até o momento.

e outras ferramentas computacionais foram utilizadas nos estudos do grupo (ANGIELCZYK, 2001; MAISCH, 2002; ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; VEGA-DIAS *et al.* 2004; MAISCH & GEBAUER, 2005; RAY, 2006; FRÖBISCH, 2007; KAMMERER *et al.* 2011). Além de corroborar a hipótese de que Dicynodontia forma um grupo monofilético, alguns desses estudos estabeleceram que *Eodicynodon* é o dicynodonte mais basal conhecido até o presente, e que *Diictodon* e *Robertia* formam um clado. De acordo com FRÖBISCH (2007), os dicynodontes mais avançados se dividem em dois grupos: Emydopidae e Dicynodontidae (Figura 7), correspondentes ao agrupamento Therochelonia de KAMMERER & ANGIELCZYK (2009) (Figura 3).

Per.	Est.	Grup.	Fm	Biozonas
Permiano	Wuchiapingiano	Beaufort	Abrahamskraal	<i>Eodicynodon</i>
			Capit	<i>Tapinocephalus</i>
	Ch		Tekloof	<i>Pristerognathus</i>
			Balfour	<i>Cistecephalus</i> <i>Tropidostoma</i>
	Ind		Katberg	<i>Dicynodon</i>
251	Olenek	Burgersd	<i>Lystrosaurus</i>	
Triássico	Anis			<i>Cynognathus</i>
268	Wd			

Figura 6 – Zonas de Assembléia de táxon do Grupo Beaufort, Bacia do Karoo, África do Sul. As cinco zonas destacadas correspondem àquelas que recebem a denominação de um táxon do clado Dicynodontia. Anis: Anisiano; Capit: Capitaniano; Ch: Changhsingiano; Est: Estágios; Fm: Formação; Grup: Grupo; Ind: Induano; Olenek: Olenekiano; Per: Períodos; Wd: Wordiano. Modificado de BOTHA & ANGIELCZYK (2007). Idades em milhões de anos.

Eodicynodon (Figura 8) é considerado o membro mais basal (e mais antigo) do clado Dicynodontia, e já apresentaria modificações craniais relacionadas à propalinia, como o contato deslizante entre quadrado e articular (SCHWANKE, 1998). O gênero é dividido em duas espécies, *E. oosthuizeni* e *E. oelofseni*, ambas restritas à zona de assembléia de *Eodicynodon* do Grupo Beaufort na África do Sul (Wordiano, Mesopermiano) (RUBIDGE *et al.* 1994; FRÖBISCH, 2009). Porém, a análise filogenética de MODESTO *et al.* (2003a) revelou que *E. oelofseni* é na verdade o táxon-irmão do clado formado por *E. oosthuizeni* e os demais dicynodontes (Figura 9), devendo corresponder a um novo gênero.

Colobodectes (Figura 10) é considerado o segundo gênero mais basal de Dicynodontia (Figura 7) e apenas uma espécie é conhecida até o momento, *C. cluveri* (MODESTO *et al.* 2003a). Os poucos espécimes coletados e descritos correspondem a cinco crânios encontrados nas rochas da ZA de *Tapinocephalus* (Mesopermiano) da África do Sul. Apesar da quantidade reduzida de material, diferentes estágios ontogenéticos puderam ser visualizados, de maneira que os menores indivíduos (juvenis) não possuem presas aparentes, indivíduos de tamanho médio (como o holótipo) possuem pequenas presas e as formas maiores apresentam presas robustas (consultar ANGIELCZYK & RUBIDGE, 2009 para uma lista completa das características modificadas ontogeneticamente em *Colobodectes*).

Uma relação estreita entre *Diictodon* e *Robertia* (Figura 11) foi apontada pela primeira vez por CLUVER & KING (1983) e confirmada por estudos posteriores (ANGIELCZYK, 2001; ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; FRÖBISCH, 2007). O clado formado por esses dois gêneros é conhecido por diferentes denominações: Robertoidea (CLUVER & KING, 1983), Robertiidae (KING, 1990; FRÖBISCH, 2007; FRÖBISCH & REISZ, 2008) e Pylaecephalidae (KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). Entretanto, RAY & CHINSAMY (2003) e RAY (2006) questionaram a monofilia de um clado constituído por esses dois táxons baseadas nas diferenças observadas no pós-crânio de espécimes dos dois gêneros. *Diictodon* corresponde provavelmente ao gênero permiano com a maior distribuição temporal entre os dicynodontes, sendo encontrado desde o Capitaniano até o Changhsingiano, na África do Sul, China e Zâmbia (ANGIELCZYK & SULLIVAN, 2008). ILHA & DIAS-DA-SILVA (2010) e DIAS-DA-SILVA (2012) sugeriram que a forma permiana recém-descoberta na Formação Rio do Rasto no Rio Grande do Sul poderia corresponder a

este gênero. Entretanto, o material em questão está em fase final de preparação e provavelmente corresponde a um novo gênero (ILHA *et al.* 2011). Atualmente, a única espécie definida com mais robustez para *Diictodon* é *D. feliceps*. A forma encontrada na China é denominada *D. tienshanensis*, mas considerada um sinônimo júnior de *D. feliceps* por ANGIELCZYK & SULLIVAN (2008). Ainda em relação a *Diictodon*, SULLIVAN *et al.* (2003) reconheceram dois morfótipos que podem indicar um acentuado dimorfismo sexual neste gênero. *Robertia*, por outro lado, apesar de grupo-irmão de *Diictodon*, é um táxon bem menos conhecido em termos de número de indivíduos e também mais restrito temporalmente (Capitaniano)³. Este táxon é monoespecífico, sendo constituído pela espécie *R. broomiana*.

Pristerodon (Figura 12) é também um gênero monoespecífico, conhecido pela espécie *P. mackayi*, representado por formas pequenas, cujos maiores crânios possuem cerca de sete centímetros de comprimento (FRÖBISCH, 2009; SCHWANKE, 1998). A distribuição temporal deste táxon abrange desde o Capitaniano até o início do Changhsingiano (da ZA de *Tapinocephalus* a ZA de *Dicynodon*) e a sua ocorrência é registrada na África do Sul, Índia, Tanzânia e Zâmbia (FRÖBISCH, 2009; SIDOR *et al.* 2010). A posição de *Pristerodon* é incerta nas últimas análises filogenéticas, podendo ser grupo-irmão de Endothiodontia e dos “dicinodontes avançados” (Fig. 13; ANGIELCZYK, 2007) ou ser grupo-irmão de Endothiodontia, excluindo os demais dicinodontes (Figura 7; FRÖBISCH, 2007). *Pristerodon* também já foi incluído dentro do grupo Endothiodontia por SEELEY (1894 *apud* KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009), e apesar desta classificação não ser mais utilizada, ela não pode ser totalmente descartada (KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). KAMMERER & ANGIELCZYK (2009) observaram que estruturas diagnósticas encontradas no palatino de *Pristerodon* não são geralmente incluídas nas análises filogenéticas atuais.

³ RAY (2006) mencionou duas réplicas de esqueletos de *Robertia* provenientes da ZA de *Tropidostoma*, ou seja, do Wuchiapingiano, o que estenderia significativamente a distribuição temporal deste táxon.

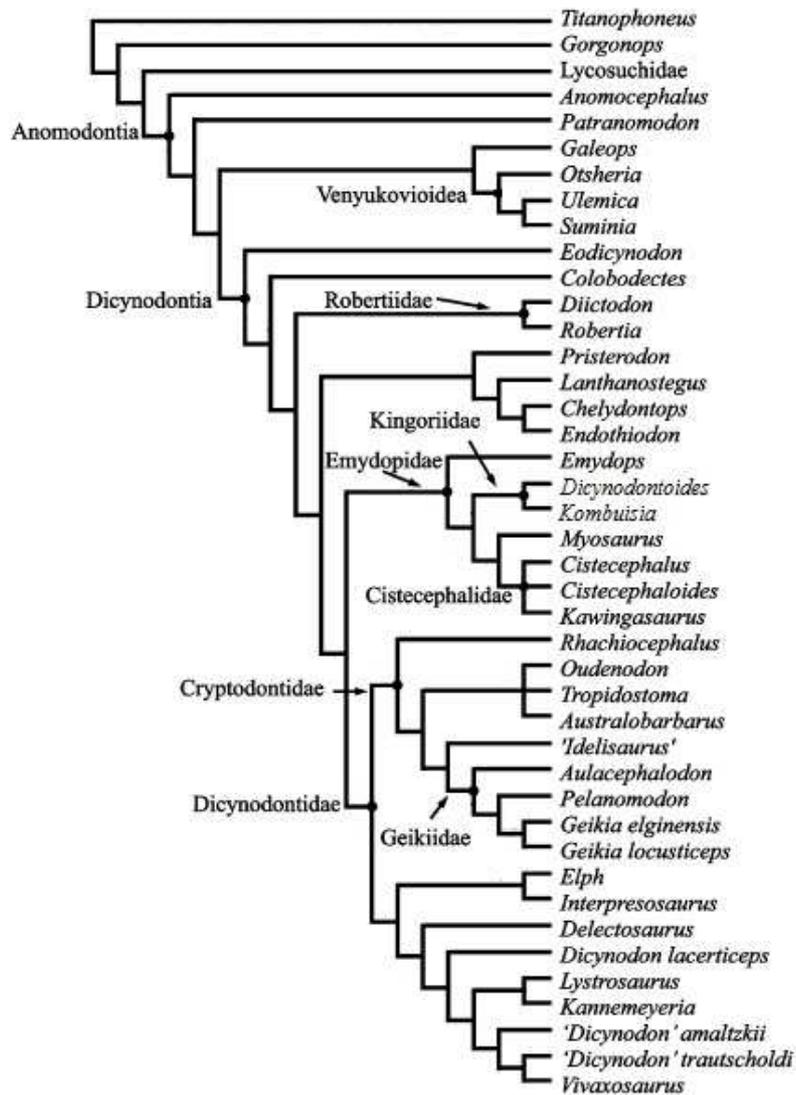


Figura 7 – Cladograma de consenso estrito para Anomodontia. Modificado de FRÖBISCH (2007).

Endothiodontia é um grupo muito peculiar dentro de Dicynodontia, já que abriga formas que retiveram uma grande quantidade de dentes pós-caninos, tanto na maxila quanto na mandíbula. De acordo com FRÖBISCH (2007) e FRÖBISCH & REISZ (2008), integram este clado os gêneros *Endothiodon*, *Chelydontops* e *Lanthanostegus* (Figuras 14, 15 e 16A e B). Outro táxon estreitamente relacionado a este grupo é *Pachytegos* (Fig. 16C), conhecido por material fragmentário da Tanzânia (HAUGHTON, 1932), e que nunca foi incluído em análises filogenéticas (KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). *Chelydontops* e *Lanthanostegus* estão restritos até o momento à ZA de *Tapinocephalus* da África do Sul, sendo que o

primeiro possui uma fileira de dentes situada posteriormente ao processo caniniforme e dentes na pré-maxila (SCHWANKE, 1998), além de um processo coronóide na mandíbula (feição incomum em dicinodontes) de acordo com KING (1990). *Lanthanostegus* parece ser a única forma do clado com presas e dentes pós-caninos ocorrendo ao mesmo tempo⁴ (MODESTO *et al.* 2002). *Endothiodon* compreende formas de tamanhos variados e provavelmente é um dos gêneros com maior amplitude geográfica do Gondwana (ver item 8 da presente dissertação). Morfologicamente, *Endothiodon* chama atenção pela sua combinação de caracteres primitivos (por ex. grande quantidade de dentes, inclusive na pré-maxila) e derivados (pré-maxila fusionada, redução do processo lateral do pterigóide), além de características próprias, como a presença de estruturas similares a bossas na face ventral da mandíbula e o bico extremamente pontiagudo que se encaixa com precisão na porção mais anterior do palato (KING, 1990; COX, 1964; RAY, 2000).

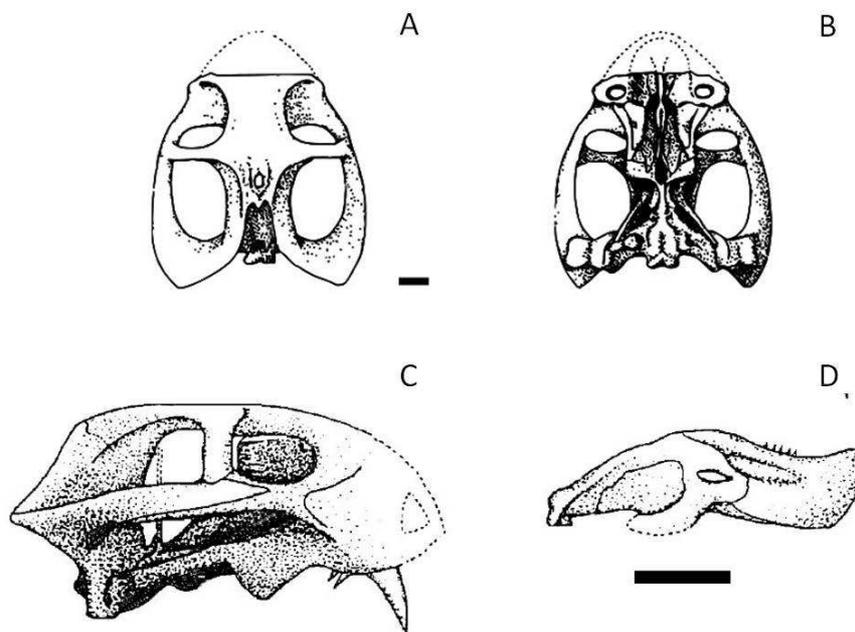


Figura 8 – Reconstrução de *Eodicynodon*, o dicinodonte mais basal conhecido até o presente. A. Vista dorsal do crânio. B. Vista ventral do crânio. C. Vista lateral direita do crânio. D. Vista externa direita da mandíbula. Escalas: 1cm (A e B); 2cm (C e D). Modificado de KING (1990).

⁴ As presas e um fragmento de dente pós-canino só estão preservados no parátipo, NMQR 3398.

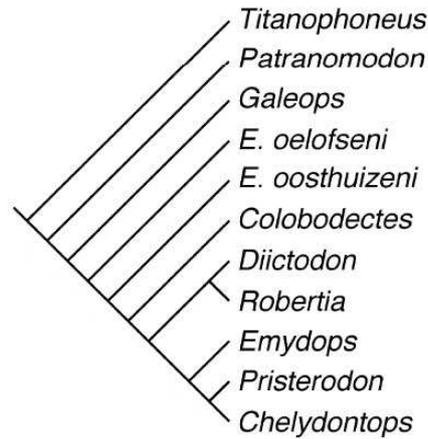


Figura 9 – Cladograma ilustrativo das hipóteses de relação entre os dicinodontes basais. Modificado de MODESTO *et al.* (2003a).

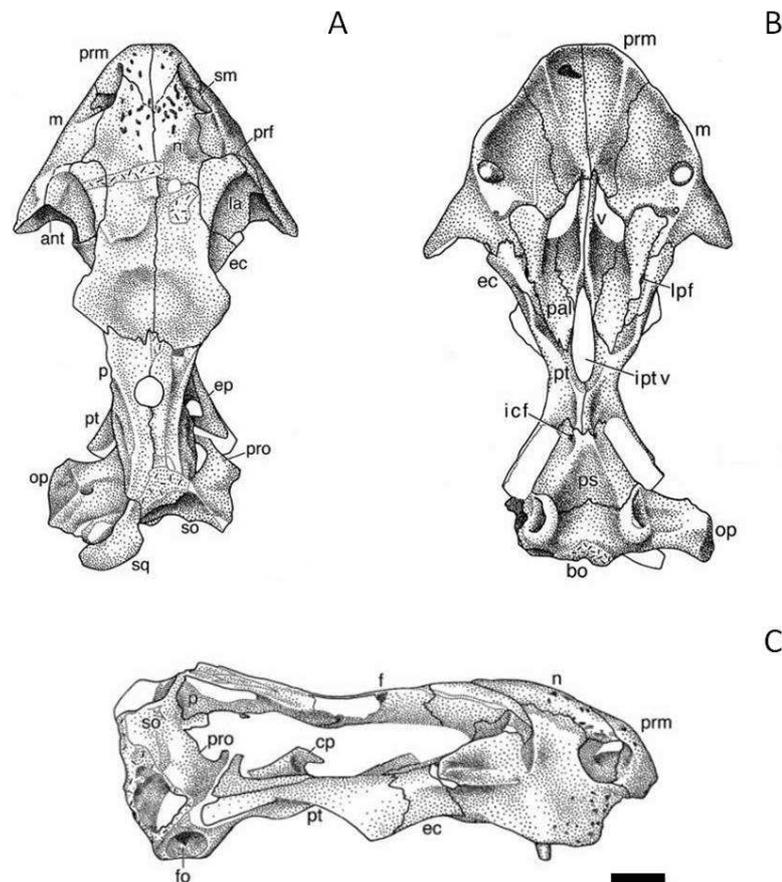


Figura 10 – Reconstrução de *Colobodectes*. A. Vista dorsal do crânio. B. Vista ventral do crânio. C. Vista lateral direita do crânio. Escala: 1cm. Modificado de MODESTO *et al.* (2003a). ant.; antro maxilar; bo. basioccipital; cp. processo cultriforme; ds. *dorsum sellae*; ec. ectoptergóide; ep. epiptergóide; f. frontal; fo. *fenestra ovalis*; icf. forame da artéria carótida interna; ipt v. vacuidade interptergóide; la. lacrimal; lpf. forame palatal lateral; pal. palatino; m. maxila; n. nasal; op. opistótico; pro. proótico; p. parietal; ps. paraesfenóide; pt. pterigóide; prf. pré-frontal; prm. pré-maxila; sm. septomaxila; so. supraoccipital; sq. esquamosal.

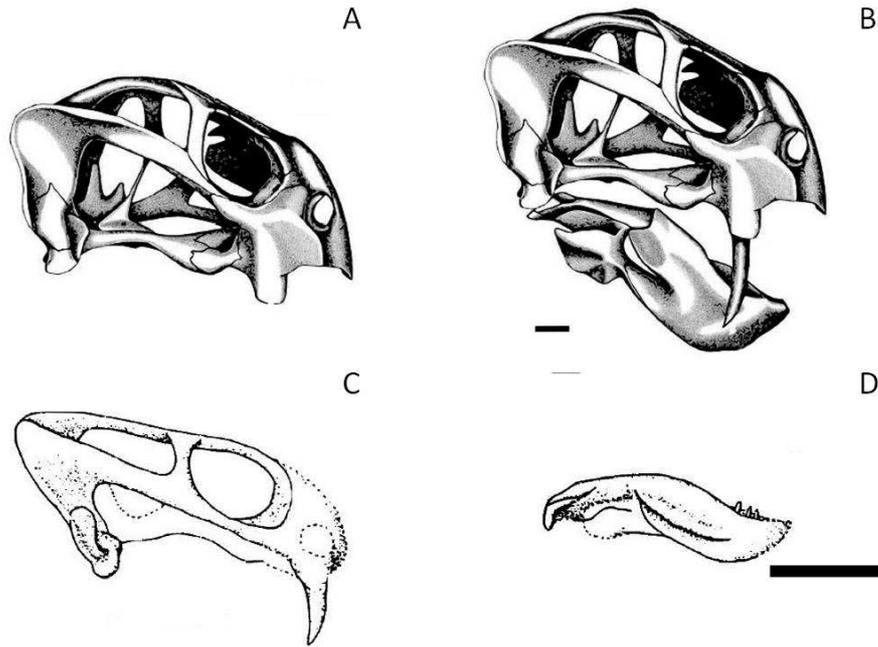


Figura 11 – Reconstruções dos crânios de *Diictodon* e *Robertia*. A. Forma sem presas de *Diictodon*, possivelmente uma fêmea; B. Forma com presas de *Diictodon*, possivelmente um macho. Escala: 1 cm. C. Vista lateral direita de *Robertia*. D. Vista externa direita da mandíbula de *Robertia*. Escala: 3 cm. Linhas pontilhadas representam partes ausentes no material fóssil original. Modificado de SULLIVAN *et al.* (2003) e KING (1990).

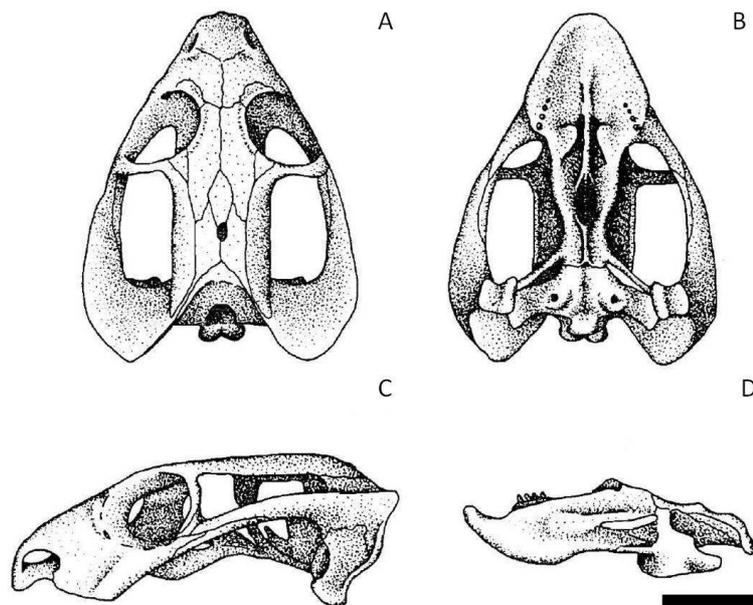


Figura 12 – Reconstrução de *Pristerodon*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral esquerda do crânio; D. Vista externa esquerda da mandíbula. Escala: 2cm. Modificado de KING (1990).

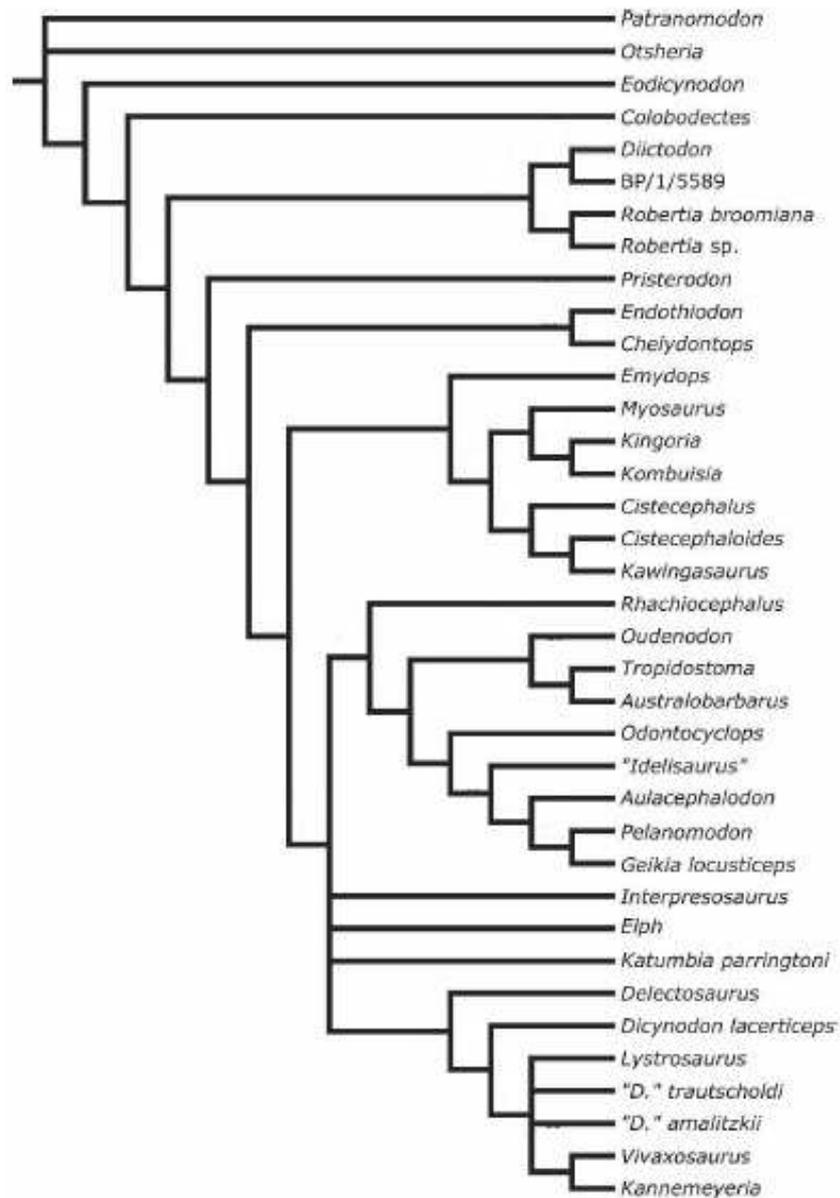


Figura 13 – Cladograma de consenso estrito para Dicynodontia. Os táxons *Kingoria*, "*D.*" *trautscholdi* e "*D.*" *amalitzkii* são atualmente denominados (em ordem respectiva) *Dicynodontoides*, *Vivaxosaurus* e *Peramodon*. O espécime BP/1/5589 foi descrito como *Prosictodon dubei* por ANGIELCZYK & RUBIDGE (2010). Cladograma modificado de ANGIELCZYK (2007).

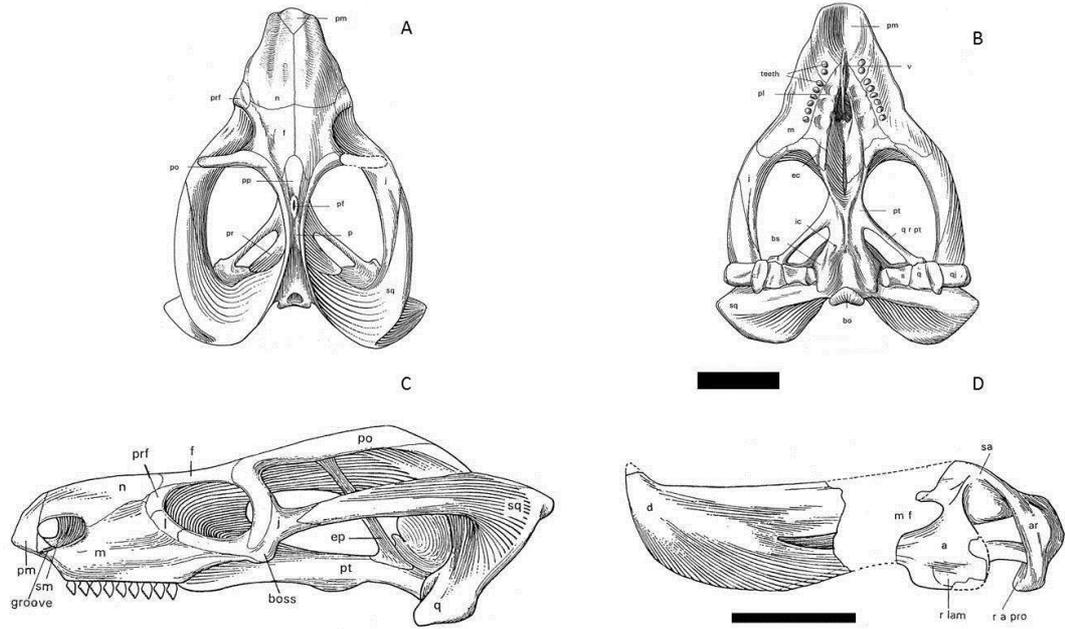


Figura 14 – Reconstrução de *Endothiodon mahalanobisi*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral esquerda do crânio; D. Vista externa esquerda da mandíbula. Escalas: 5cm. Modificado de RAY (2000). a angular; ar articular; bo basioccipital; boss bossa; bs basisfenóide; d dentário; ec ectopterigóide; ep epipterigóide; f frontal; ic forame da artéria carótida interna; j jugal; l lacrimal; m maxila; mf fenestra intramandibular; n nasal; p parietal; pf forame pineal; pm pré-maxila; po pós-orbital; pp pré-parietal; pr proótico; prf pré-frontal; pt pterigóide; q quadrado; qj quadradojugal; q r pt ramo quadrado do pterigóide; r a pro processo retroarticular do articular; r lam lâmina refletida do angular; sa surangular; sm septomaxila; sq esquamosal; v vômer.

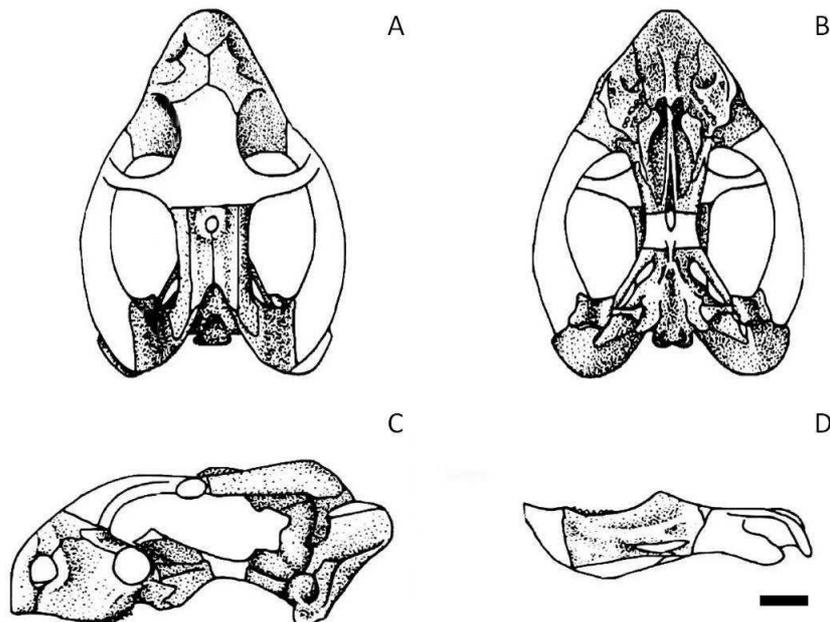


Figura 15 – Reconstrução de *Chelydontops*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral esquerda do crânio; D. Vista externa esquerda da mandíbula. Escala: 2cm. Modificado de KING (1990).

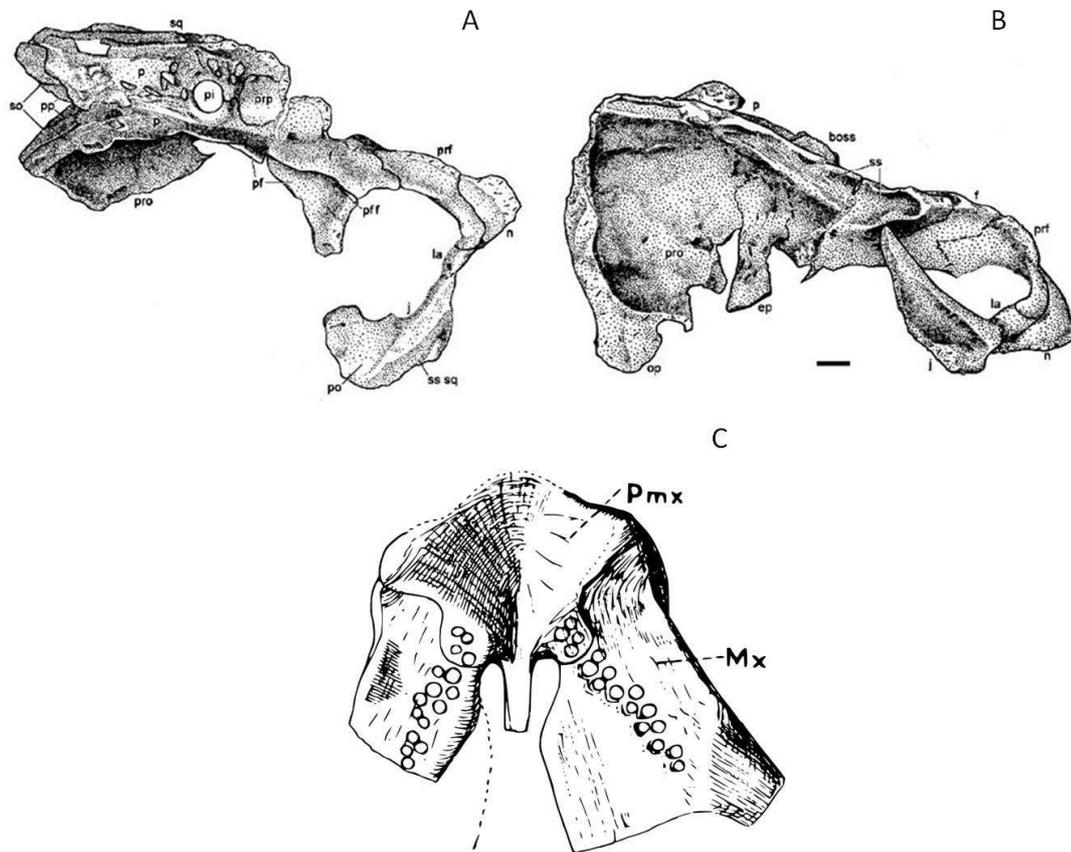


Figura 16 – Reconstruções parciais dos crânios de dois Endothiodontia. A. Vista dorsal ligeiramente oblíqua do crânio de *Lathanostegus*; B. Vista lateral direita do crânio de *Lathanostegus*; Escala: 1 cm. C. Vista ventral da região anterior do palato de *Pachytegus*. A largura da placa óssea no lado esquerdo, no nível do último dente, é de cerca de 9 cm. Modificado de MODESTO *et al.* (2002) e HAUGHTON (1932). boss bossa pineal; ep epipterigóide; f frontal; j jugal; la lacrimal; mx maxila; n nasal; op opistótico; p parietal; pf pós-frontal; pf f fossa do pós frontal; pi forame pineal; pmx pré-maxila; pp pós-parietal; prf pré-frontal; pro proótico; prp pré-parietal; so supraoccipital; sq squamosal; ss sq superfície de sutura para o pós-orbital; ss sq superfície de sutura para o squamosal.

Emydops (Figura 17) é um gênero que compreende formas de pequeno porte, cujas presas podem estar ausentes ou presentes, com a região temporal expandida e uma lâmina lateral do dentário triangular e proeminente (FRÖBISCH & REISZ, 2008; KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). O táxon é encontrado desde a metade do Capitaniano até o início do Changhsingiano em formações da África do Sul, Índia,

Zâmbia e possivelmente do Zimbábue também (GAFFNEY & MCKENNA, 1979). Atualmente se consideram válidas apenas duas espécies: *E. arctatus* e *E. oweni*, mas o gênero já chegou a incluir treze (SCHWANKE, 1998; FRÖBISCH & REISZ, 2008). Uma curiosidade acerca de *Emydops* é que o único espécime com presas descrito para *E. oweni* possui, ao invés de um par dessas estruturas, dois pares, considerado até o momento o único caso dessa anomalia em dicinodontes (FRÖBISCH & REISZ, 2008).

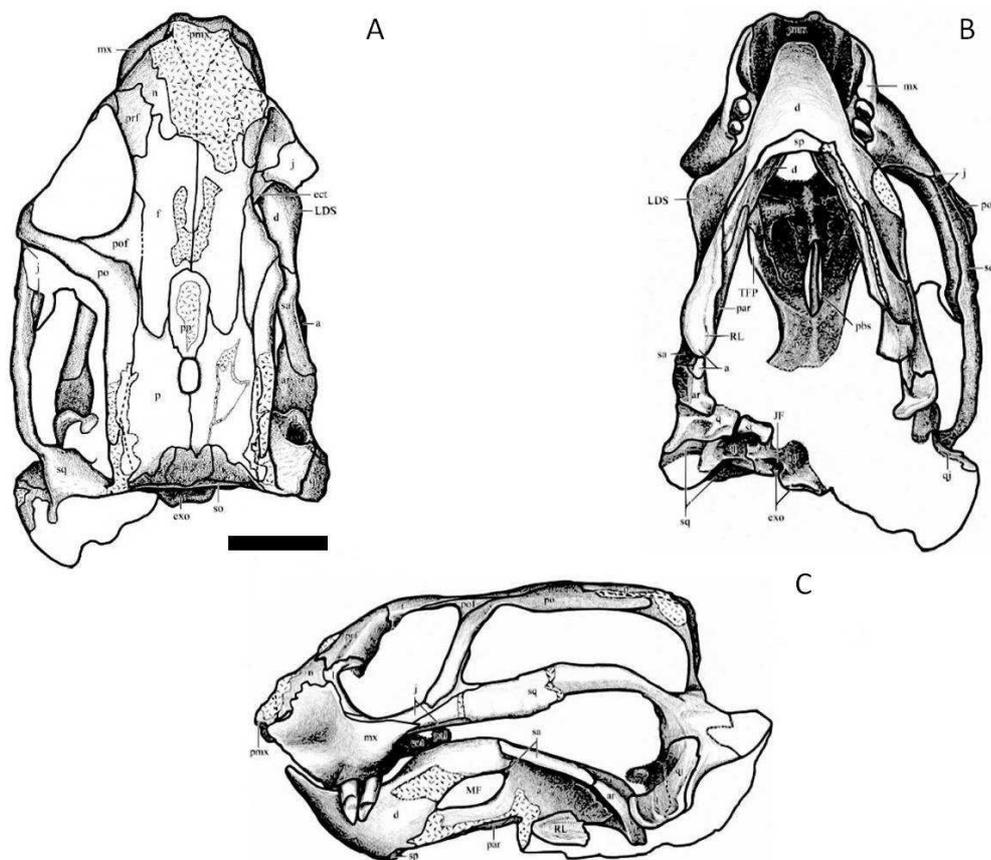


Figura 17 – Reconstrução de *Emydops oweni*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral esquerda do crânio. Escala: 5mm. Modificado de FRÖBISCH & REISZ (2008). a angular; ar articular; bo basioccipital; d dentário; ect, ectoptergóide; ept, epiptergóide; exo exoccipital; f frontal; j jugal; JF forame jugal; l lacrimal; LDS lâmina lateral do dentário; MF fenestra mandibular; mx maxila; n nasal; op opistótico; p parietal; pal palatino; par pré-articular; pbs parabasisfenóide; pmx pré-maxila; po pós-orbital; pof pós-frontal; pp pré-parietal; prf pré-frontal; pro prótico; pt pterigóide; q quadrado; qj quadradojugal; RL lâmina refletida; sa surangular; so supraoccipital; sp esplenial; sq esquamosal; st estribo; TFP aba transversa do pterigóide; v vômer.

Dicynodontoides (previamente conhecido como *Kingoria*; Figura 18) é um táxon representado por formas de médio porte, sem dentes, exceto o par de caninos (que podem estar presentes ou ausentes) e pós-crânio especializado em termos de morfologia da pélvis e do fêmur (RAY, 2006; ANGIELCZYK *et al.* 2009). O gênero, dividido em duas espécies, *D. recurvidens* e *D. nowacki*, possui ocorrências na África do Sul, Índia, Malauí, Tanzânia e Zâmbia, sendo que *D. nowacki* está restrito até o momento à Formação Usuli da Tanzânia. Na África do Sul, *Dicynodontoides* é encontrado desde o topo da ZA de *Pristerognathus* até o topo da ZA de *Dicynodon* (ANGIELCZYK *et al.* 2009).

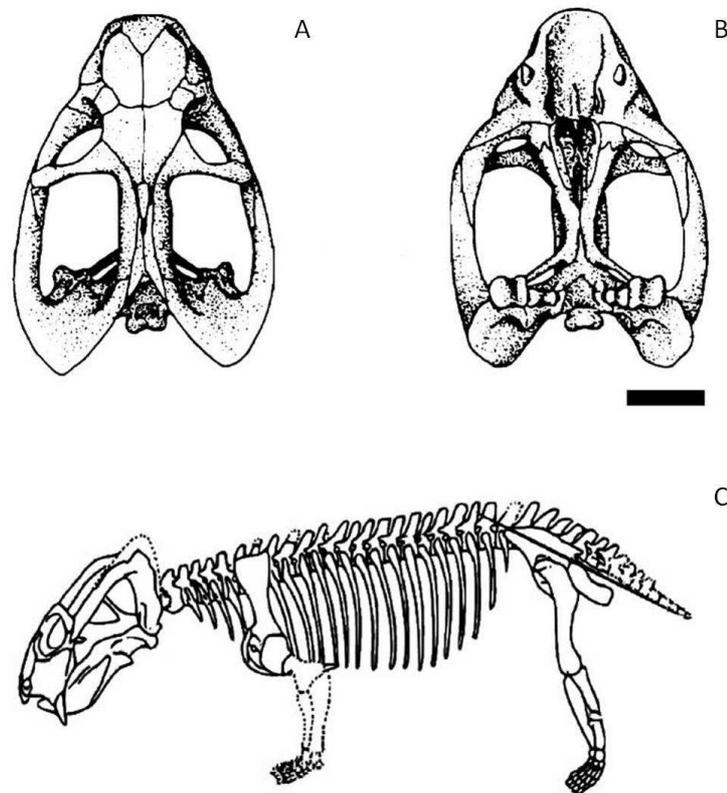


Figura 18 – Reconstrução de *Dicynodontoides*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio. Escala: 3cm. C. Esqueleto completo, crânio com 11 cm de comprimento. Linhas pontilhadas representam partes ausentes no material fóssil original. Modificado de KING (1990) e RAY (2006).

O clado Cistecephalidae está representado por formas muito pequenas, fossoriais e conseqüentemente, com uma configuração cranial bastante distinta dos demais dicinodontes (SCHWANKE, 1998; KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). *Cistecephalus*, *Cistecephaloides* e *Kawingasaurus* integram este grupo, cuja

monofilia é suportada fortemente por diversos estudos cladísticos (ANGIELCZYK, 2007; FRÖBISCH, 2007; FRÖBISCH & REISZ, 2008; KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). *Cistecephalus* (Figura 19) é o gênero mais conhecido do grupo, e sua ocorrência é registrada na África do Sul, Índia e Zâmbia, na metade superior do Wuchiapingiano (FRÖBISCH, 2007; FRÖBISCH, 2009). *Cistecephaloides* e *Kawingasaurus* aparentemente representam táxons endêmicos para a África do Sul e a Tanzânia respectivamente (FRÖBISCH, 2009).

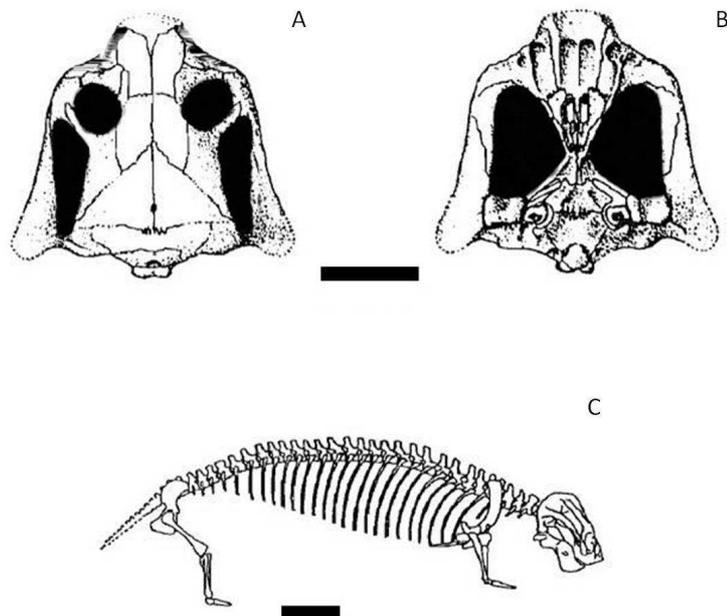


Figura 19 – Reconstrução de *Cistecephalus*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Esqueleto completo. Escalas: 2 cm (A e B) e 4 cm (C). Modificado de KING (1990).

As maiores formas de dicinodontes conhecidas para o Permiano são *Kitchinganomodon* e *Rachiocephalus* (Figura 20A e B), cujo crânio pode atingir cerca de 50 centímetros (KING, 1990; SCHWANKE, 1998; KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009). Os dois gêneros exibem uma bossa rugosa e bem desenvolvida, onde está alojado o forame parietal e exibem um alto grau de ossificação da caixa craniana. Até o presente, a ocorrência de *Kitchinganomodon* só é conhecida para a África do Sul, ZA de *Cistecephalus* e a presença de *Rhachiocephalus* é reportada para a

África do Sul, Tanzânia e Zâmbia, englobando o topo da ZA de *Tropidostoma* e a ZA de *Cistecephalus* (FRÖBISCH, 2007; FRÖBISCH, 2009).

Uma grande afinidade entre os táxons *Oudenodon* e *Tropidostoma* é sugerida e suportada pelas recentes análises cladísticas (ANGIELCZYK, 2001; FRÖBISCH, 2007) a ponto de já ter sido colocado em questão se de fato esses dois gêneros não seriam apenas um único (CLUVER & KING, 1983; BOTHA & ANGIELCZYK, 2007). Entretanto, BOTHA & ANGIELCZYK (2007), utilizando uma série de parâmetros morfométricos, concluíram que os dois táxons são distintos. Tal distinção era muito importante em ser confirmada, pois tanto *Oudenodon* quanto *Tropidostoma* são gêneros de interesse bioestratigráfico, seja na delimitação de horizontes (Zona de Assembleia de *Tropidostoma*), seja na correlação com depósitos de outras localidades ao redor do mundo. *Oudenodon* (Figura 21) é encontrado em rochas da metade superior do Wuchiapingiano na África do Sul, Madagascar, Malauí, Tanzânia, Zâmbia e possivelmente na Índia (BOTHA & ANGIELCZYK, 2007; FRÖBISCH, 2009; RAY, 2000). *Tropidostoma* é menos restrito temporalmente e geograficamente do que *Oudenodon*, sendo encontrado na África do Sul na ZA de *Tropidostoma*, mas também na Zâmbia e Zimbábue em depósitos aparentemente isócronos aos da África do Sul. Por fim, *Oudenodon* e *Tropidostoma* parecem estar relacionados ao gênero russo *Australobarbarus*, como indicado por algumas análises recentes (ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; FRÖBISCH, 2007).

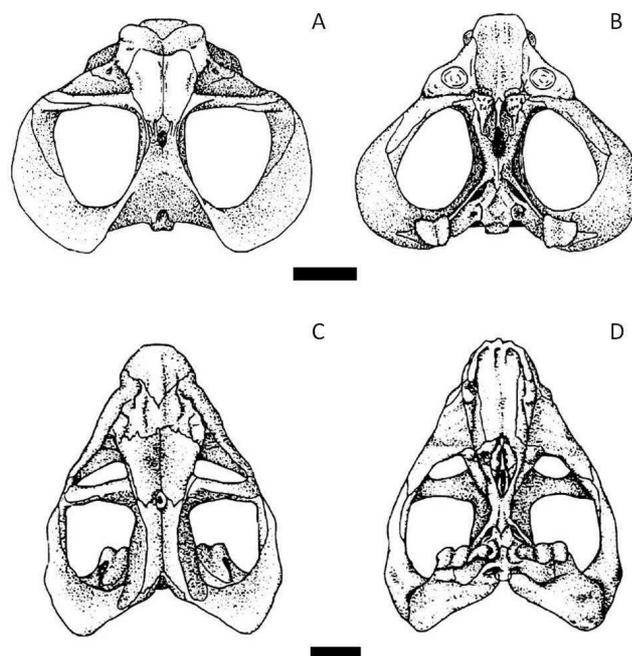


Figura 20 – Reconstrução de *Rhachiocephalus* e *Aulacephalodon*. A. Vista dorsal do crânio de *Rhachiocephalus*; B. Vista ventral do crânio de *Rhachiocephalus*; C. Vista dorsal do crânio de *Aulacephalodon*; D. Vista ventral do crânio de *Aulacephalodon*. Escalas: 9 cm (A e B) e 6 cm (C e D). Modificado de KING (1990).

Geikiidae é um clado que reúne *Aulacephalodon*, *Geikia*, *Idelesaurus*, *Odontocyclops* e *Pelanomodon*. Este último gênero e *Aulacephalodon* (Figura 20C e D) representam formas com bossas nasais massivas e crânio curto, mas expandido horizontalmente (KAMMERER & ANGIELCZYK, 2009), encontradas na África do Sul. Porém, a ocorrência de *Aulacephalodon* também é reportada para o Permiano Superior da Zâmbia (FRÖBISCH, 2009). As demais formas de Geikiidae apresentam a seguinte distribuição geográfica: *Geikia*, Tanzânia e Escócia; *Idelesaurus*, Europa Oriental; *Odontocyclops*, África do Sul e Zâmbia (ANGIELCZYK, 2002; FRÖBISCH, 2009; KURKIN, 2011).

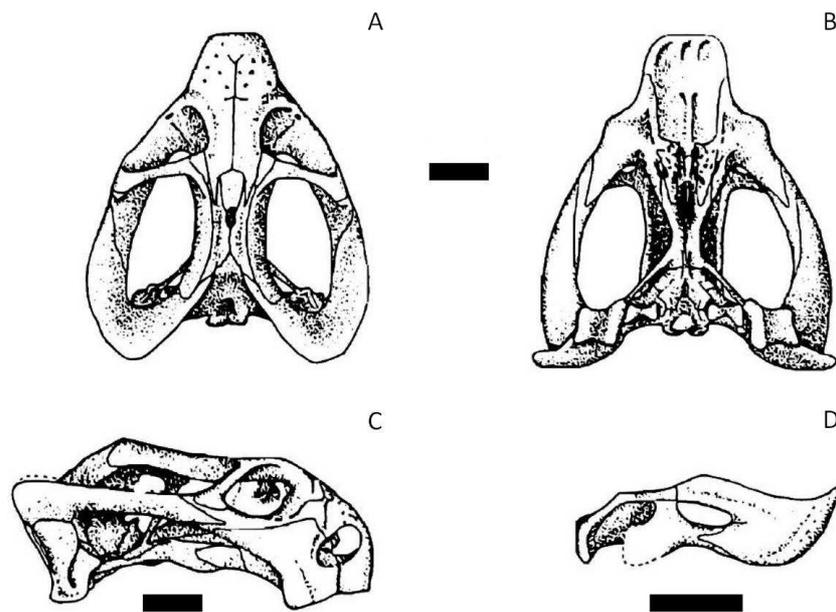


Figura 21 – Reconstrução do crânio de *Oudenodon*. A. Vista dorsal; B. Vista ventral; C. Vista lateral direita do crânio; D. Vista externa direita da mandíbula. Escalas: 3 cm. Modificado de KING (1990).

Dicynodon (Figuras 1 e 22) foi o primeiro vertebrado fóssil descrito para a África do Sul e o primeiro gênero de dicinodonte a ser nomeado no final do século

XIX por OWEN (1845). Porém, a quantidade de espécies que foram atribuídas a esse táxon ao longo dos anos é exorbitante, chegando a cento e sessenta e oito, segundo KAMMERER *et al.* (2011). Na revisão de *Dicynodon* recém-publicada pelos autores supracitados, o gênero é restrito a *D. lacerticeps* e *D. huenei*. A maioria das espécies previamente descritas para *Dicynodon* pertenciam na realidade a outros gêneros, sendo que muitas foram sinonimizadas com espécies de *Oudenodon* e *Diictodon*. Entretanto, cerca de quinze espécies anteriormente atribuídas a *Dicynodon* são válidas, e de acordo com suas afinidades, elas foram acomodadas em outros gêneros, tais como *Gordonia*, *Daptocephalus*⁵, *Jimusaria* e *Vivaxosaurus* (KAMMERER *et al.* 2011). *Dicynodon* é registrado nas ZAs de *Cistecephalus* e *Dicynodon* na África do Sul, Tanzânia e Zâmbia.

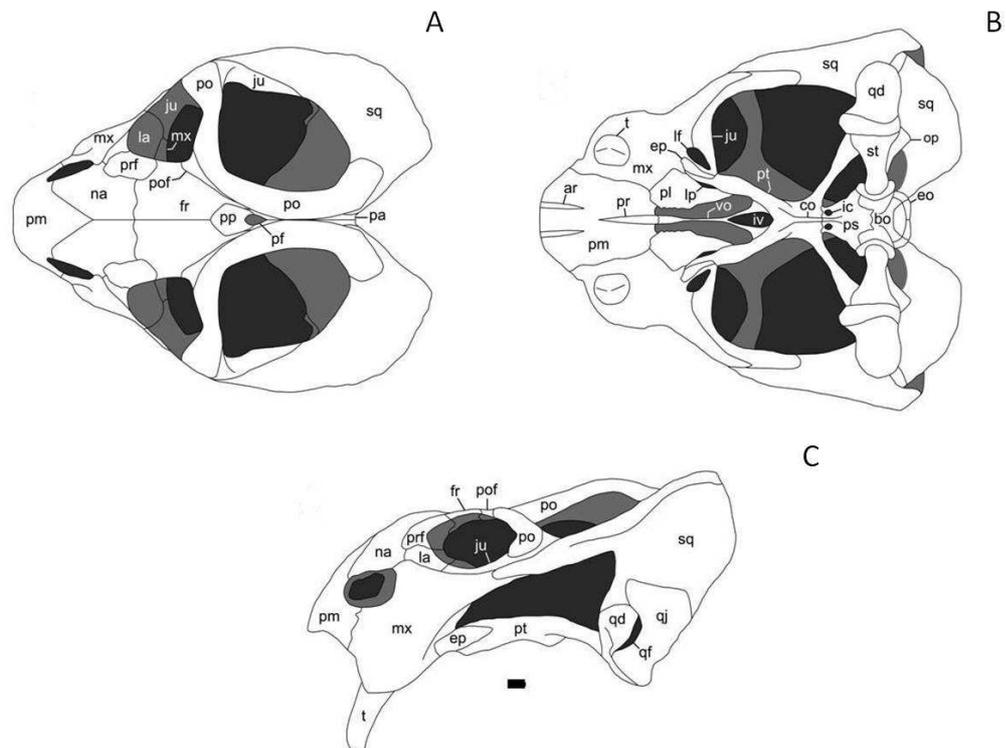


Figura 22 – Reconstrução de *Dicynodon lacerticeps*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral esquerda do crânio. Escala: 2 cm. Modificado de KAMMERER *et al.* (2011). ar crista anterior palatal; bo basioccipital; eo exoccipital; ep epipterigóide; fr frontal; ic abertura para artéria carótida interna; iv vacuidade interpterigóide; ju jugal; la lacrimal; lf fossa labial; lp fenestra palatal lateral; mx maxila; na nasal; op

⁵ *Daptocephalus*, gênero “ressuscitado” por KAMMERER *et al.* (2011), nomeava a ZA de *Dicynodon* antes da revisão de RUBIDGE (1995). É possível que nos próximos trabalhos de cunho bioestratigráfico na Bacia do Karoo essa nomenclatura volte a ser adotada, já que o valor de *Dicynodon* como fóssil-índice para esta biozona ficou diminuído, e a ocorrência de *Daptocephalus* se restringe à ZA de *Dicynodon* na África do Sul.

opistótico; pa parietal; pf forame pineal; pl palatino; pm pré maxila; po pós-orbital; pof pós-frontal; pp pré-parietal; pr crista palatal medial; prf pré-frontal; ps paraesfenóide; pt pterigóide; qd quadrado; qf forame do quadradojugal; qj quadradojugal; sq esquamosal; st estribo; t presa caniniforme; vo vômer.

O dicinodonte mais jovem do Permiano é o gênero “sobrevivente” *Lystrosaurus* (Figura 23), reportado na ZA de *Dicynodon*, mas também na ZA de *Lystrosaurus*, já no início do Triássico. Em relação à distribuição geográfica desse táxon no Permiano, ela está restrita até o momento a depósitos da África do Sul, China e Zâmbia (KING & JENKINS, 1997; BOTHA & SMITH, 2007), enquanto no Triássico ela se torna cosmopolita, com registros na África do Sul, Antártica, Austrália, China, Índia, Laos, Mongólia e Rússia (BOTHA & SMITH, 2007; FRÖBISCH, 2009).

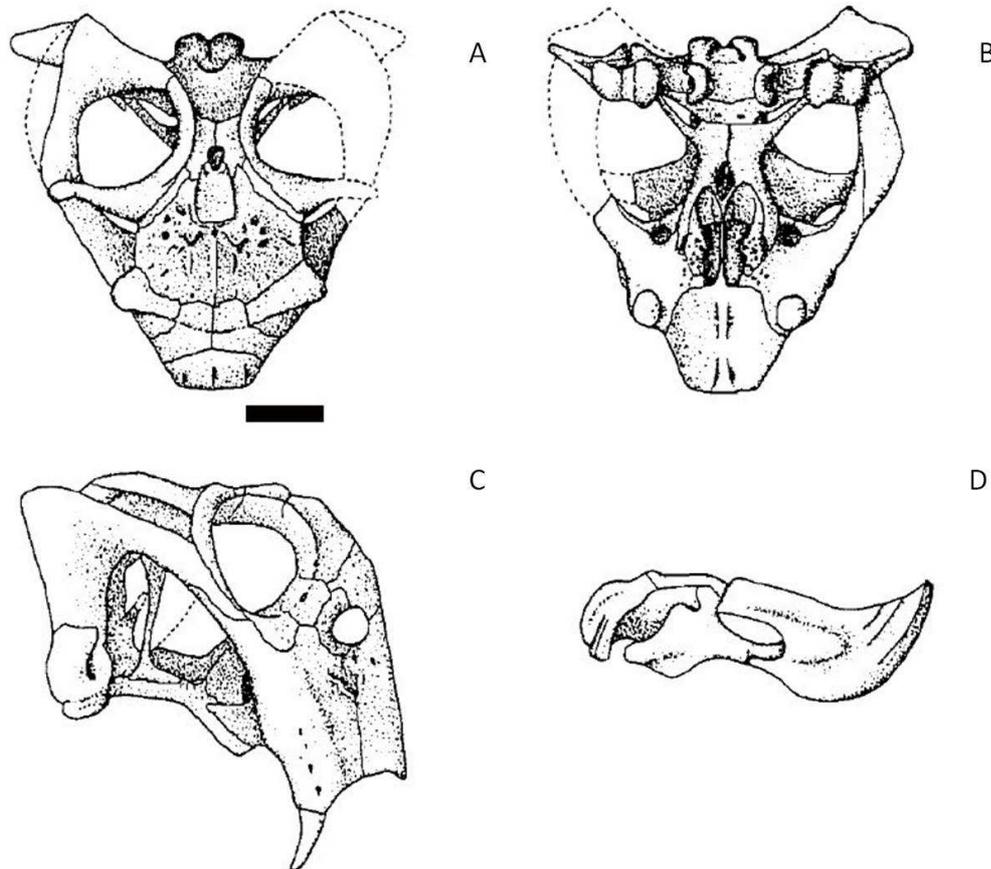


Figura 23 – Reconstrução de *Lystrosaurus*. A. Vista dorsal do crânio; B. Vista ventral do crânio; C. Vista lateral direita do crânio; D. Vista externa direita da mandíbula. Escalas: 2 cm. Modificado de KING (1990).

Em relação ao tamanho, os dicinodontes são geralmente de pequeno e médio porte no Permiano, com formas adaptadas ao hábito escavador como *Cistecephalus* (Figura 19), e formas como *Rhachiocephalus* (Figura 20A e B), que possivelmente obtinham seu alimento a partir de plantas situadas em um nível mais elevado do solo (SCHWANKE, 1998). O grupo é encontrado praticamente em todas as regiões do Pangea, sendo que no Gondwana alguns táxons (*Endothiodon*, *Emydops*, *Pristerodon*, entre outros) apresentam tanto uma ampla distribuição geográfica quanto temporal. Apesar do cosmopolitismo dos dicinodontes e da virtual inexistência de barreiras geográficas para a dispersão dos amniotas terrestres durante o Permiano, há um marcado endemismo nos gêneros russos e em alguns gêneros africanos como *Katumbia* e *Kawingasaurus* da Tanzânia, o que contrasta com o padrão geral do grupo. Em relação aos gêneros russos, ANGIELCZYK & KURKIN (2003) apontaram que pouco é conhecido da história dos dicinodontes na Laurásia quando comparado ao registro do grupo no Gondwana, de forma que a aparente baixa diversidade (ou mesmo o endemismo) dos dicinodontes na primeira região pode ser devido à falta de uma amostragem mais completa. Até o momento, o único táxon permiano que possui registros relativamente seguros tanto no Gondwana quanto na Laurásia é *Diictodon*.

4. A FORMAÇÃO RIO DO RASTO

A Bacia do Paraná é uma grande bacia intracratônica com aproximadamente 1.700.000 km², que se estende por partes do Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai. Em território brasileiro (Figura 24), compreende depósitos do final do Ordoviciano ao final do Cretáceo (Figura 25; MILANI *et al.* 2007; HOLZ *et al.* 2010), onde estão registrados desde ciclos de regressão e transgressão marinha, um extenso período de glaciação, até uma progressiva continentalização do ambiente sedimentar (MILANI, 2007). A sequência correspondente ao Permiano engloba o topo do Grupo Itararé, o Grupo Guatá e o Grupo Passa Dois (Figura 25). Neste último, afloram as rochas da Formação Rio do Rasto, onde está inserido o material estudado.

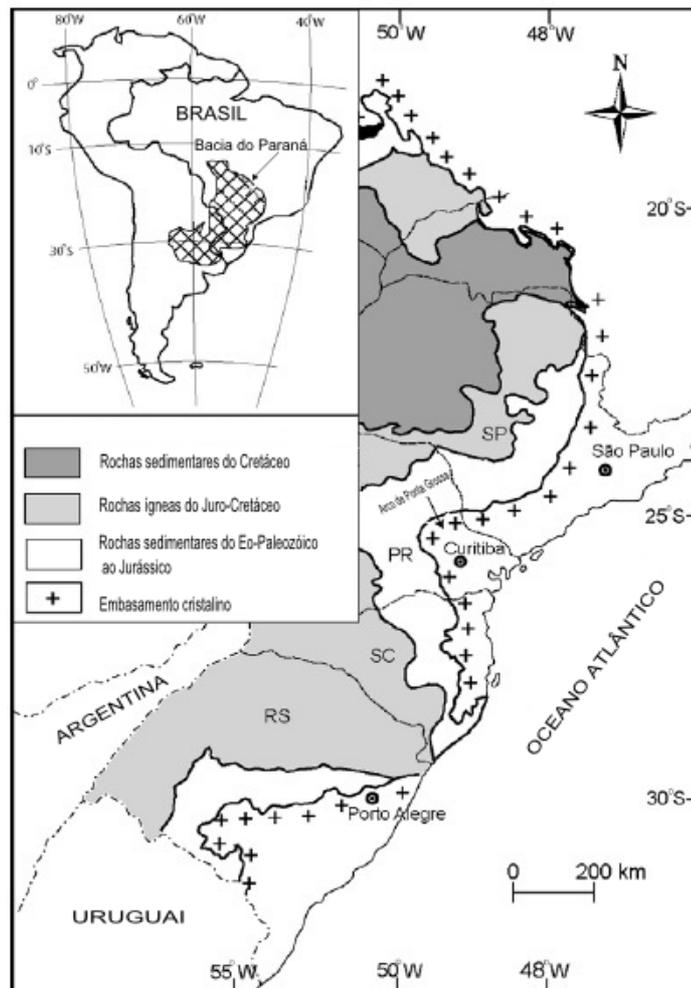


Figura 24 – Mapa de localização da Bacia do Paraná na América do Sul e no sul do Brasil. Modificado de HOLZ *et al.* (2010).

A Formação Rio do Rasto está localizada no topo do Grupo Passa Dois, acima da Formação Teresina e corresponde a um pacote de rochas meso e neopermianas, compreendendo desde o Wordiano até o Changhsingiano, cuja espessura máxima é de 650m (HOLZ *et al.* 2010). A formação se estende pelos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, sendo dividida em dois membros, da base para o topo: Serrinha, caracterizado por lamitos, siltitos e arenitos cuja granulação é decrescente da base para o topo (ROHN, 2007; HOLZ *et al.* 2010) e Morro Pelado, formado principalmente por arenitos finos a médios, geralmente estratificados e intercalado por pelitos vermelhos que contém conchostráceos, bivalves, escamas de peixes e restos de plantas e tetrápodes (BARBERENA *et al.* 1980; ROHN, 2007; HOLZ *et al.*, 2010). Na realidade, os conchostráceos são os fósseis mais abundantes ao longo de toda a seção correspondente à Formação Rio do Rasto, e corroboram a hipótese de uma idade meso e neopermiana para este depósito, além de sugerir que o ambiente deposicional era de água doce (HOLZ *et al.* 2010). Menos abundantes, mas notáveis pelo seu valor bioestratigráfico, são os tetrápodes fósseis registrados na Formação Rio do Rasto, os quais serão tratados em um item separado (ver item 7).

Ao longo dos anos, diversas foram as interpretações dadas ao ambiente de deposição da Formação Rio do Rasto. SCHNEIDER *et al.* (1974) consideraram o Membro Serrinha um ambiente transicional entre a Formação Teresina (águas rasas) e o Membro Morro Pelado (lagos e planícies aluviais que eram cobertas por dunas de areia quando as condições se tornavam mais áridas). Para GAMA JR. (1979), Serrinha e Morro Pelado integravam um complexo deltaico denominado Serra do Espigão, onde Serrinha representava um ambiente marinho raso com alguma influência de ondas, enquanto Morro Pelado correspondia a um sistema de canais de rios sazonais. LAVINA (1991) e ROHN (1994) interpretaram o sistema deposicional da Formação Rio do Rasto essencialmente como lacustre, de forma que o Membro Serrinha representaria um conjunto de lagos que eram às vezes influenciados por ondas de tempestades, enquanto o Membro Morro Pelado corresponderia a corpos de água temporários, canais de rios formados durante chuvas torrenciais e dunas eólicas que se depositaram sob condições progressivamente áridas. Uma reinterpretação do Membro Morro Pelado por ROHN *et al.* (2005) sugeriu que esta unidade teria sido depositada em condições muito distais de leque aluvial com planícies de inundação coalescentes.

Divergências à parte, o contexto deposicional no qual está inserida a Formação Rio do Rasto na Bacia do Paraná corresponde a uma fase de acelerada subsidência e de crescente (e irreversível) continentalização dos sistemas deposicionais (MILANI, 2007).

4.1. A Serra do Cadeado

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

Nessas áreas afloram rochas das formações Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu e Serra Geral, correspondendo a uma sequência que abrange desde o Mesopermiano ao Cretáceo (Figura 26). Entretanto, as ocorrências fósseis estão restritas às rochas permianas da região (BARBERENA *et al.* 1980; LANGER *et al.* 2009). De acordo com observações de campo de RICCOMINI *et al.* (1984), a passagem entre o Permiano e o Triássico na Serra do Cadeado, ou seja, da Formação Rio do Rasto para a Formação Pirambóia, é transicional, de forma que a sedimentação da Formação Rio do Rasto pode ter adentrado o Triássico. Em relação à Formação Pirambóia, é importante lembrar que não há consenso sobre a idade desta unidade; alguns autores consideram que a base da Formação Pirambóia seja do Neopermiano (LAVINA, 1991; MILANI *et al.* 2007), enquanto outros situam este depósito no Triássico (SOARES *et al.* 2008).

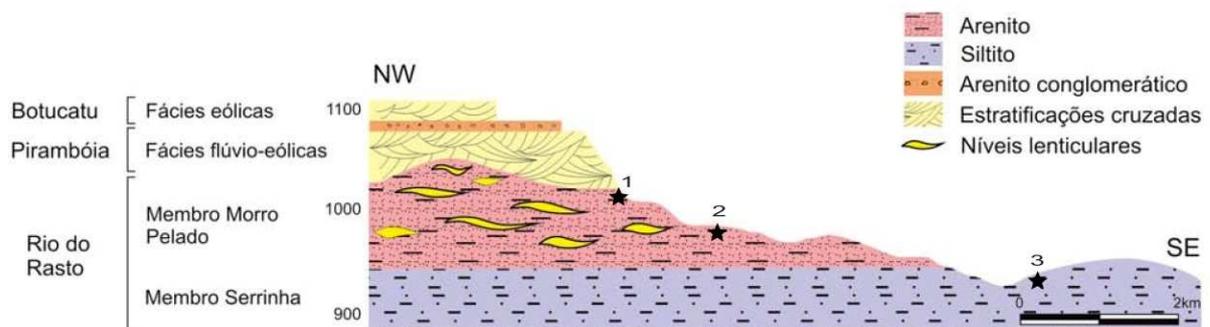


Figura 26 – Seção geológica esquemática da Serra do Cadeado, ao longo da Estrada de Ferro Central do Paraná. 1, 2 e 3 representam os níveis em que os vertebrados fósseis mencionados em BARBERENA *et al.* (1980) foram provavelmente coletados. 1: Anfíbio

Australerpeton cosgriffi; 2: Dicinodonte *Endothiodon* sp.; 3: Anfíbio de rostró curto (“*Rastosuchus*”). Modificado de BARBERENA *et al.* (1980) e LANGER *et al.* (2009).

A Serra do Cadeado propriamente dita corresponde ao prolongamento da escarpa da Serra Geral, originada a partir dos derrames basálticos advindos da ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul (BARBERENA *et al.* 1980; RICCOMINI *et al.* 1984; MILANI, 2007).

Os primeiros estudos levando em conta a geologia e a paleontologia da Serra do Cadeado foram efetuados na década de 70, quando a EFCP foi instalada na região e rochas fossilíferas ficaram expostas nos cortes ferroviários. Desta época também é a coleta e a descrição preliminar do material abordado nesse estudo (BARBERENA & ARAÚJO, 1975; BARBERENA *et al.* 1980), além do material atribuído ao anfíbio temnospôndilo *Australerpeton*. Ambos são provenientes dos níveis correspondentes ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Figura 26). Entretanto, o exato local de coleta do espécime aqui estudado é desconhecido. BARBERENA & ARAÚJO (1975) indicaram como procedência do material “(...) a Formação Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná), 30 metros abaixo da zona de contato com as fácies Pirambóia (Formação Botucatu), na boca sul do túnel 20”. Alguns anos mais tarde, de posse de informações adquiridas a partir das anotações de campo do geólogo Juarês Aumond, coletor do material, BARBERENA *et al.* (1980) mencionaram que o afloramento onde os restos do dicinodonte foram encontrados estava localizado “na boca sul do túnel 22, pertencendo à Formação Rio do Rasto e cerca de 60m abaixo do contato com a Formação Pirambóia” LAURINI (2010), ao mencionar o local de coleta de fragmentos de Chondrichthyes na Serra do Cadeado, levantou a hipótese de que este local poderia corresponder ao mesmo da coleta do material atribuído a *Endothiodon*, por estar situado também na boca sul de um túnel da mesma ferrovia. A localidade foi denominada informalmente como “Tubarão” e está localizada às margens do km 500,2 da EFCP, nas coordenadas S 24° 00’ 171” e W 51° 06’ 491” (LAURINI, 2010). Coletas posteriores de material fóssil na Serra do Cadeado revelaram não só a presença de outros anfíbios e peixes, mas também de invertebrados (conchostráceos, bivalves, ostracodes, insetos e gastrópodes) e plantas (esfenófitas, glossopterídeas e samambaias) (Figuras 27 e 28; LANGER *et al.* 2009).

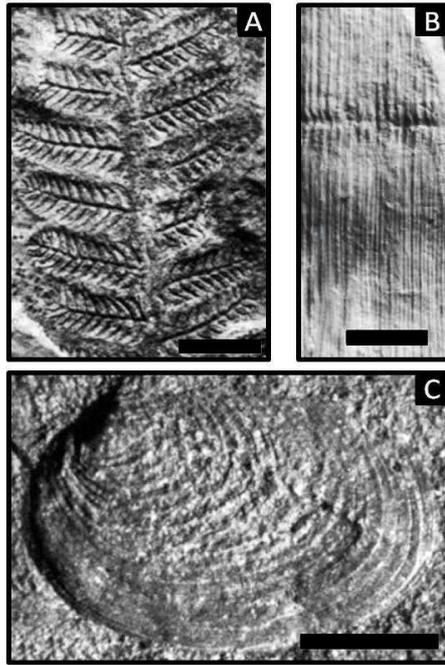


Figura 27 – Fósseis de plantas e invertebrado da Serra do Cadeado. A. Pina de *Pecopteris cadeadensis*; B. Fragmento de caule *Paracalamites*; C. Valva do conchostráceo *Liograptia* sp. Modificado de LANGER *et al.* (2009). Escalas: 1,5 cm (A), 1 cm (B) e 0,1 cm (C).

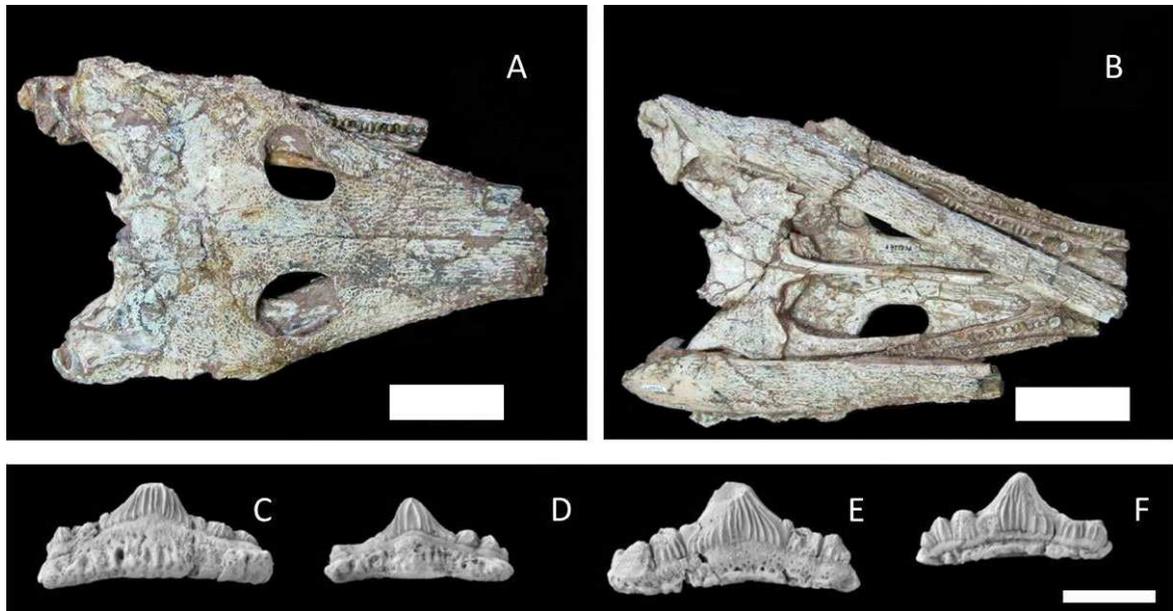


Figura 28 – Fósseis de vertebrados da Serra do Cadeado. A. vista dorsal e B. vista ventral do crânio do anfíbio *Australerpeton*. Fotos da autora. C e D dentes de Chondrichthyes em vista lingual; E e F em vista bucal. Modificado de LAURINI (2010). Escalas: 5 cm (A e B) e 5 mm (C-F).

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1. Material

A presente dissertação abordou a análise de materiais e de fotos de materiais encontrados nas seguintes instituições:

1) **Universidade Regional de Blumenau** – foi analisado o material-chave deste trabalho, proveniente da Serra do Cadeado, Formação Rio do Rasto do estado do Paraná, espécime PV 00226P. O ponto exato de coleta deste material é desconhecido, mas BARBERENA *et al.* (1980) sugerem que seria a 60 metros abaixo do contato da Formação Rio do Rasto com a Formação Pirambóia, na boca sul do túnel 22 da Estrada de Ferro Central do Paraná. Este ponto pode corresponder à localidade “Tubarão”, mencionada em LAURINI (2010), situada nas coordenadas S 24° 00’ 171” e W 51° 06’ 491”.

2) **American Museum of Natural History** (Nova Iorque, EUA) – foram analisados alguns dos espécimes de dicinodontes permianos da coleção. Entre esses, incluem-se os exemplares atualmente atribuídos a *Endothiodon bathystoma* (AMNH 5614, AMNH 5615), *Endothiodon uniseries* (AMNNH 5570, AMNH 5571, AMNH 5572, AMNH 5573, AMNH 5612), *Endothiodon whaitsi* (AMNH 5565 holótipo) e *Endothiodon* sp. (AMNH 5616). Todos os exemplares foram coletados no Grupo Beaufort da África do Sul.

3) **Geology Museum of Indian Statistical Institute** (Calcutá, Índia) – foram observadas fotos dos espécimes atribuídos a *Endothiodon mahalanobisi* (ISI R201 holótipo, ISI R202, ISI R206, ISI R207, ISI R352), coletados na Formação Kundaram, Índia.

4) **South African Museum** (Cidade do Cabo, África do Sul) – foram observadas fotos dos espécimes atribuídos a *Endothiodon bathystoma* (SAM PK629) e *Endothiodon* sp. (SAM PK3420, SAM PK7252), provenientes do Grupo Beaufort.

4) **Bernard Price Institut** (Johanesburgo, África do Sul) – foram observadas fotos do espécime atribuído a *Endothiodon uniseries* (BPI/1/1659), originário do Grupo Beaufort.

5) **Natural History Museum** (Londres, Inglaterra) – foram observadas fotos do holótipo de *Endothiodon bathystoma* (BMNH R1646), coletado no Grupo Beaufort, África do Sul.

6. O GÊNERO *ENDOTHIODON*

A história taxonômica do gênero iniciou-se na segunda metade do século XIX com a descrição da região anterior de um crânio com a mesma porção correspondente da mandíbula, encontrados na África do Sul. OWEN (1876) descreveu e figurou este material no catálogo de répteis fósseis da África do Sul do Museu Britânico de História Natural e o classificou em um novo gênero, *Endothiodon* (do grego, “dente interno”), e nova espécie, *Endothiodon bathystoma*. Em 1879, Owen descreveu outro exemplar de *E. bathystoma*, uma mandíbula melhor preservada do que a do espécime de 1876, e a partir da secção horizontal desta peça ele propôs que uma característica deste táxon seria a presença de três fileiras de dentes na mandíbula opostos por outras três fileiras de dentes na maxila. Na mesma publicação, Owen descreveu a segunda espécie do gênero, batizando-a de *Endothiodon uniseries*, cujo epíteto específico faz referência à presença de apenas uma fileira de dentes na maxila, característica que Owen utilizou para distinguir as duas espécies.

Ainda no século XIX, em 1892, Seeley descreveu e ilustrou em detalhe uma mandíbula com dentes, identificando-a como *E. bathystoma*. Em 1895, este autor propôs que a espécie *Endothiodon uniseries* era tão distinta de *E. bathystoma* que deveria ser considerada um gênero novo, denominado *Esoterodon*.

No início do século XX, os trabalhos de Robert Broom dominaram o cenário quando se tratava de terápsidos fósseis da África do Sul, de forma que os materiais descritos nesse período foram adquiridos pelo Museu Americano de História Natural em 1913 (BROOM, 1915). O primeiro trabalho de Broom citando o gênero *Endothiodon* data de 1900, e se refere à reconstrução do palato de *Endothiodon uniseries*. Em 1905, este autor fez a descrição e ilustração de um esqueleto mais ou menos completo de *Endothiodon bathystoma* (Figura 29) e a descrição da porção posterior de um crânio e da porção anterior de uma mandíbula, acreditando que pertenciam ao espécime de *E. uniseries* de 1879. Na verdade, até essa data (1905) os únicos materiais de *E. uniseries* conhecidos eram referentes ao espécime-tipo. Broom acreditava que os fragmentos de 1905 pertenciam ao espécime-tipo por terem sido obtidos do mesmo coletor (T. Bain), e que este não tinha entregue todas as peças encontradas de uma vez. Em 1912, *Endothiodon platyceps* (crânio e mandíbula) e *Esoterodon whaitsi* (um crânio grande com mandíbula e elementos do

pós-crânio) são descritos por Broom. Dois anos depois, o autor transfere *E. platyceps* para um novo gênero: *Emydochampsia* (BROOM, 1915).

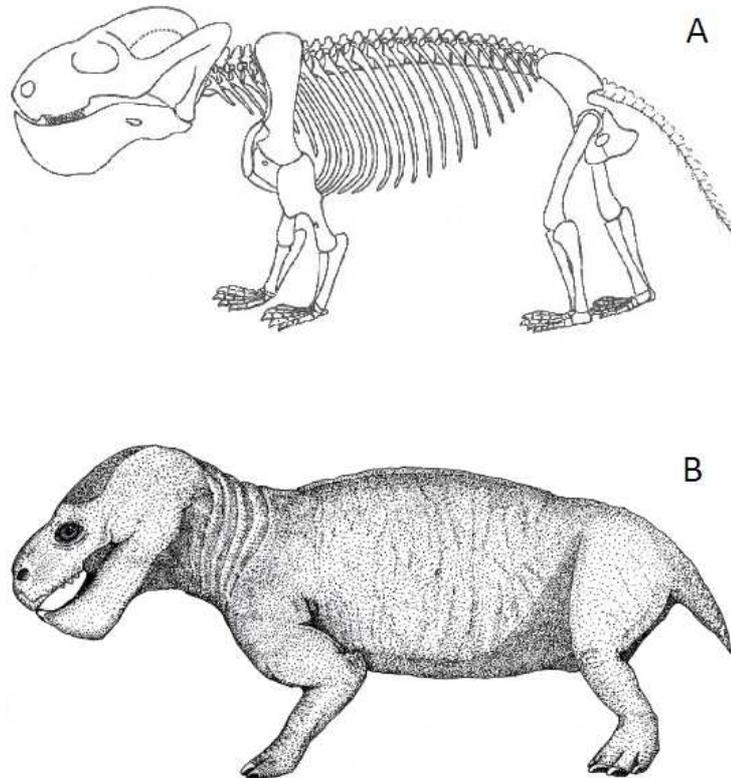


Figura 29 – A. Reconstrução do esqueleto de *Endothiodon bathystoma*, de acordo com BROOM (1905). Cerca de 90 cm de comprimento; B. Reconstrução artística de *Endothiodon uniseriis*. Sem escala. Desenho de Marcel Lacerda.

Após a aquisição da sua coleção privada de fósseis pelo Museu Americano de História Natural, Robert Broom passou seis meses catalogando-a e estudando-a. Ao final deste período, organizou e escreveu o volume referente aos fósseis de “répteis” permianos, triássicos e jurássicos da África do Sul na coleção do museu (BROOM, 1915). Neste trabalho é encontrada a descrição de um novo crânio e mandíbula de *E. bathystoma*; a transferência do espécime de *E. bathystoma* estudado por Seeley em 1892 para a nova espécie *Endothiodon seeleyi*; a descrição da nova espécie *Endothiodon paucidens* baseada em três crânios sem mandíbulas, que de acordo com o autor diferiam dos de *Endothiodon uniseriis* e de *Esoterodon whaitsi* “em serem largos e moderadamente planos”; a descrição de um esqueleto quase completo com crânio e mandíbula de *Endothiodon uniseriis*.

Nas décadas seguintes, Broom propôs mais alterações na taxonomia de *Endothiodon* e formas relacionadas. Em 1921 ele descreveu uma nova espécie, *Endothiodon crassus*, uma forma de grande porte. Em 1923, renomeou o material referente ao esqueleto quase completo do catálogo de 1915 como *Endothiodon angusticeps*. Em 1932, colocou a espécie *Endothiodon crassus* no gênero *Endogomphodon*, além de classificar uma nova forma como *Endogomphodon minor*. Ainda no mesmo artigo, Broom relembra que Seeley acredita que *Endothiodon uniseries* deveria ser alocado para um novo gênero, denominado *Esoterodon*. Além de concordar com a proposição de Seeley, Broom reclassifica as espécies *Endothiodon angusticeps* e *Endothiodon paucidens* como pertencentes ao gênero *Esoterodon*. Nesse momento, Broom acreditava que *Esoterodon* diferia de *Endothiodon* porque o primeiro possuía apenas uma fileira de dentes superiores, e o segundo possuía duas ou mais fileiras de dentes superiores; *Endogomphodon* diferia de *Esoterodon*, porque possuía um “rosto largo e curto” e *Emydochampsia platyceps* seria diferente dos demais pelo “rosto mais plano e mais pontudo do que o das outras espécies”.

Em 1936 Broili & Schröder descrevem a segunda espécie de *Emydochampsia*, batizando-a de *Emydochampsia oweni*. Este material foi descoberto em 1928 por Schröder, e compreendia crânio e mandíbula incompletos, mas que foram descritos em detalhe, com ilustrações e reconstruções, além de uma extensa discussão taxonômica. Infelizmente este exemplar foi destruído em 1944 quando a coleção em que estava depositado sofreu um incêndio.

Ainda entre as décadas de 20 e de 60, alguns trabalhos (HAUGHTON, 1926; HAUGHTON, 1932; DRYSDALL & KITCHING, 1962; HAUGHTON, 1963) mencionavam a presença de *Endothiodon* e/ou gêneros relacionados em novas localidades do continente africano, mas nenhum descreveu os novos exemplares, exceto o trabalho de HAUGHTON (1932)⁶. Deste período também é interessante o trabalho de WATSON (1948) em que foram comparadas as regiões de articulação da mandíbula de alguns anomodontes e de *Dimetrodon* com o objetivo de traçar uma série de mudanças desde um grupo mais basal (esfenacodontídeos) até os “répteis-mamalianos” mais avançados. Nesta contribuição foram figurados o palato e a região mais posterior de um ramo da mandíbula de *Endothiodon*.

⁶ Esse trabalho aborda os vertebrados fósseis coletados no território que corresponde atualmente à parte da Tanzânia.

Em 1964 foi publicado o trabalho divisor de águas na taxonomia de *Endothiodon*. COX (1964) analisou todos os holótipos das espécies desse gênero, além dos holótipos dos gêneros associados (*Emydochampsia*, *Esoterodon* e *Endogomphodon*). O autor concluiu que as distinções entre os gêneros eram baseadas em artefatos de preservação, ou seja, feições que foram produzidas durante a fossilização do material, como o maior ou menor grau de achatamento do focinho e o número de fileiras de dentes superiores⁷. A Tabela 2 sumariza as antigas características que separavam os quatro gêneros. Assim, o único gênero válido, de acordo com a prioridade na nomenclatura, era *Endothiodon* (a Tabela 3 lista as características diagnósticas propostas por COX (1964) e outros autores para este táxon). Entretanto, o “novo” gênero ainda não estava com as espécies bem definidas, de forma que elas totalizavam nove. Analisando-as, COX (1964) sugeriu que apenas três deveriam ser consideradas, e mesmo assim, o caráter principal que as distinguia era (e ainda é) o comprimento do crânio (Tabela 4).

KERMACK (1970) utilizou um crânio pequeno de *Endothiodon* para demonstrar uma então nova técnica de secção serial de material fóssil através de cortes extremamente finos. A escolha de *Endothiodon* para essa demonstração se deu pelo tamanho reduzido do exemplar, já que a máquina empregada possuía um limite de diâmetro para o bloco ser processado. KERMACK (1970) descreveu a técnica sem ilustrar os resultados obtidos. Durante a década de 70, a presença de *Endothiodon* é registrada pela primeira vez em localidades fora do continente africano, como Índia (KUTTY 1972) e Brasil (BARBERENA & ARAÚJO 1975). Porém, nenhum destes trabalhos traz descrições detalhadas dos espécimes encontrados. Também são dessa época os trabalhos de BOND (1973) e ANTUNES (1975) que reportaram a ocorrência do táxon respectivamente no Zimbábue e em Moçambique. ANTUNES (1975) trouxe uma descrição minuciosa de fragmentos de *Endothiodon* que foram coletados durante uma expedição em 1961, confirmando a presença do táxon em Moçambique, antes vagamente sugerida por HAUGHTON (1963).

⁷ Em relação à dentição superior, COX (1964) observou dois espécimes que supostamente possuíam mais de uma fileira de dentes nessa região e percebeu que alguns desses dentes poderiam corresponder à porção superior de dentes mandibulares que ficaram alojados na maxila ou dentes de reposição. No exemplar estudado nessa dissertação, foram observados dentes da mandíbula acomodados na região da maxila, demonstrando que esta pode ser uma feição recorrente durante a preservação de *Endothiodon*.

TÁXON	Dentição superior	Dentição inferior	Tipo de serrilha nos dentes	Outras características
<i>Emydochampsia oweni</i>	Uma fileira de dentes	Uma fileira anteriormente, número irregular de fileiras posteriormente	Sem serrilha	-
<i>Emydochampsia platyceps</i>	?	Uma fileira anteriormente, duas fileiras posteriormente	Sem serrilha	Rostro pontudo e plano, presença de osso esponjoso
<i>Endogomphodon crassus</i>	Uma fileira de dentes	Mandíbula desconhecida	?	Crânio largo e plano
<i>Endogomphodon minor</i>	Uma fileira de dentes, irregular na porção anterior (mais de uma)	Mandíbula desconhecida	?	Rostro largo e curto
<i>Endothiodon bathystoma</i>	Várias fileiras de dentes	Várias fileiras de dentes	?	-
<i>Endothiodon seeleyi</i>	Maxila desconhecida	Várias fileiras de dentes	Anterior e posterior	-
<i>Esoterodon angusticeps</i>	Uma fileira de dentes	Uma fileira anteriormente, número irregular de fileiras posteriormente	Sem serrilha	Mandíbula longa e pouco profunda
<i>Esoterodon paucidens</i>	Uma fileira de dentes	Mandíbula desconhecida	?	Crânio largo e plano
<i>Esoterodon uniseriis</i>	Uma fileira de dentes	Uma fileira anteriormente, número desconhecido de fileiras posteriores	Posterior	-
<i>Esoterodon whaitsi</i>	Uma fileira de dentes	Uma fileira anteriormente, número irregular de fileiras posteriormente	?	-

Tabela 2 – Características diagnósticas de *Endothiodon* e gêneros relacionados antes da revisão de COX (1964). Modificado de COX (1964).

Entre as décadas de 80 e 90 destacam-se os trabalhos de CLUVER & KING (1983) com dicinodontes permianos, incluindo *Endothiodon* e uma diagnose levemente modificada daquela de COX (1964) para o táxon (ver Tabela 3). BARBERENA *et al.* (1980) e BARBERENA *et al.* (1985a) apresentam os primeiros estudos bioestratigráficos que propõem a correlação da Formação Rio do Rasto no Brasil com a Zona de Assembleia de *Cistecephalus* do Grupo Beaufort na África do Sul baseados principalmente na presença de *Endothiodon*. KING (1990), em seu tratado sobre os dicinodontes, discutiu o que ela considerou um dos aspectos mais estranhos da morfologia craniana de *Endothiodon*: a disposição diferenciada dos dentes superiores e inferiores, de forma que os primeiros são maiores que os últimos, além de estarem dispostos em uma única e espaçada fileira de dentes, enquanto os dentes superiores estão dispostos em várias fileiras e muito juntos. A questão da dentição em *Endothiodon* voltaria a ser abordada poucos anos depois por LATIMER *et al.* (1995), ao descrever espécimes coletados em Moçambique⁸ em 1956 e propor que a disposição dos dentes inferiores neste táxon seguia o modelo conhecido como “Zahnreihen”. RUBIDGE (1995a) redefiniu as zonas de assembleias (ZA) do Grupo Beaufort e apresentou uma lista de paleovertebrados conhecidos para cada uma dessas zonas, de forma que a ocorrência de *Endothiodon* estaria restrita ao topo da ZA de *Pristerognathus*, ZA de *Tropidostoma* e à base da ZA de *Cistecephalus*.

Os anos 2000 trouxeram um novo impulso para o conhecimento acerca dos dicinodontes, com os primeiros trabalhos utilizando a metodologia cladística aplicada ao estudo do grupo, valendo-se de recursos computacionais (táxons permianos ANGIELCZYK, 2001; ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; táxons triássicos MAISCH, 2001; VEGA-DIAS *et al.* 2004). Esses trabalhos deixaram mais evidente a monofilia de Anomodontia, cujo grupo mais derivado é Dicynodontia. Em relação a *Endothiodon*, o grupo-irmão deste gênero seria *Chelydontops*, conhecido por apenas dois espécimes, mas uma relação próxima a *Pristerodon* também foi apontada (ANGIELCZYK, 2001; ANGIELCZYK & KURKIN, 2003). *Endothiodon*, *Chelydontops* e todos os descendentes do mais antigo ancestral comum dos dois táxons formam o clado Endothiodontoidea (*sensu* KING 1990; Figura 30). Entretanto, MODESTO *et*

⁸ Estes espécimes provavelmente correspondem aos citados em Haughton (1963).

al. (2002) descreveram um novo gênero⁹ muito similar a *Endothiodon* e em sua análise filogenética, utilizando caracteres modificados da matriz de ANGIELCZYK (2001), concluíram que o novo táxon era o táxon-irmão de *Endothiodon* (Figura 31) FRÖBISCH (2007), utilizando uma combinação de caracteres de vários autores, sugeriu que *Endothiodon*, *Chelydontops* e *Lanthanostegus* formam um clado, sendo *Endothiodon* mais proximamente relacionado a *Chelydontops* do que a *Lanthanostegus* (Figura 7). Além dos trabalhos de cunho cladístico, *Endothiodon* foi foco de um estudo detalhado de RAY (2000) que resultou na descrição de uma nova espécie, *Endothiodon mahalanobisi*, conhecida até o momento apenas para o Permiano Superior da Índia. O novo táxon se diferencia dos demais principalmente pelo seu menor porte, bossa pineal mais baixa que a das demais espécies e osso pré-frontal sem protuberância (Tabela 5). RAY *et al.* (2009), ao analisarem a microestrutura dos ossos de dicinodontes em busca de pistas para padrões de crescimento, inferiram um padrão de crescimento periódico e rápido para *Endothiodon mahalanobisi*.

⁹ O novo gênero foi batizado como *Lanthanocephalus* e posteriormente modificado para *Lanthanostegus*, pois o primeiro nome utilizado estava pré-ocupado por um gênero de Alcyonaria, um tipo de coral atual (MODESTO *et al.* 2003b).

	Características gerais do crânio	Região pós-orbital	Dentição superior	Palato	Mandíbula	Dentição inferior
COX (1964)	Dicínodontes de médio a grande porte; Crânio relativamente triangular em vista dorsal, cuja maior largura é encontrada na região occipital; Rostro arredondado, com três cristas longitudinais localizadas nos ossos nasais; Região interorbital larga; Ausência de ossos pós-frontais; Em vista lateral, a margem da maxila forma um pequeno process com a pré-maxila; Bossa proeminente, formada pela maxila e pelo jugal e posicionada posteroventralmente na junção do arco zigomático e dos arcos pós-orbitais e sub-orbitais; Esquamosal não faz contato com a maxila.	Barra intertemporal estreita, mais larga ao redor da região do forame pineal; Forame pineal limitado anteriormente pelo osso pré-parietal e envolvido por uma grande bossa pineal, formada pelo pré-parietal e pelos parietais; Sulco mediano percorre a barra intertemporal, posterior à região da bossa pineal; Ossos pós-orbitais estendem-se posteriormente ao longo da lateral da barra intertemporal.	Fileira de dentes posicionada mais internamente e posteriormente; Oito a onze dentes longos de cada lado, cujas porções distais exibem serrilhas quando não desgastados; Dois dentes mais anteriores localizados na pré-maxila.	Em vista anterior, entalhe mediano profundo na margem frontal do palato; Em vista ventral, toda a extensão do palato secundário da pré-maxila tem um marcado formato de V e os dentes estão ausentes; Palatino extenso, contatando a maxila anteriormente e estendendo-se posteriormente até a superfície interna do pterigóide; Ectopterigóide grande; Crista mediana na região posterior dos pterigóides; Sulco recoberto por tecido córneo lateral à fileira de dentes, presente também nos palatinos, mas aqui medial à fileira de dentes.	Ausência de dentes na porção anterior da mandíbula, cuja ponta se prolonga em um bico curvo e pontiagudo, que se encaixa no palato em forma de V; Extensa lamina reflexa no osso angular, processo retro-articular bem desenvolvido.	Dentes longos, cujas coroas são comprimidas lateralmente e quando preservadas, mostram um padrão de serrilhas posteriores; Dentes substituídos a partir do lado medial da mandíbula, com várias fileiras visíveis ao mesmo tempo.
CLUVER & KING (1983)	Dicínodontes de médio a grande porte (comprimento de crânio de 27.5 a 57cm); Região interorbital larga; Ausência de ossos pós-frontais.	Barra intertemporal estreita, mas alargada ao redor da região do forame pineal; Sulco mediano estende-se desde a região posterior ao forame pineal até a porção mais posterior do crânio.	Características de acordo com aquelas mencionadas em COX (1964).	Em vista anterior, entalhe mediano profundo na margem frontal do palato; Em vista ventral, o palato secundário da pré-maxila tem o formato de V; Presença de uma depressão na superfície ventral da placa vomerina mediana; Palatino extenso, contatando a maxila anteriormente e estendendo-se posteriormente até a superfície interna do pterigóide, mas com pouca extensão medial; Crista mediana na região posterior dos pterigóides; Ramo anterior do pterigóide muito robusto com processo lateral do pterigóide modificado; Sulco recoberto por tecido córneo, lateral à fileira de dentes.	Ausência de dentes na porção anterior da mandíbula, cuja ponta se prolonga em um bico curvo e pontiagudo, que se encaixa no palato em forma de V; Depressão do dentário lateral à fileira de dentes; Ausência de "dentary table" ou de lamina lateral do dentário.	Dentes longos e mais ou menos dispostos em linha reta no dentário.
RAY (2000)	Dicínodontes de vários tamanhos, cujo comprimento do crânio varia entre 160 e 570mm; Presença de crista(s) longitudinal(is) no rostro; demais características de acordo com COX (1964).	Forame pineal situado sobre uma bossa; demais características de acordo com aquelas mencionadas em COX (1964).	Características de acordo com aquelas mencionadas em COX (1964).	Extensos palatinos que possuem concavidades; Sulco pouco profundo, lateral à fileira de dentes; demais características de acordo com aquelas mencionadas em COX (1964).	Sínfise do dentário grácil ou robusta; Protuberâncias em forma de bulbo, localizadas na face antero-lateral do dentário; Sulco longitudinal profundo percorrendo a lateral da fileira de dentes; Presença de uma reentrância no angular; demais características de acordo com aquelas mencionadas em COX (1964).	Dentes localizados na superfície dorso-medial do dentário; Dentes da mandíbula dispostos em séries de reposição.

Táxon (Cox, 1964)	Comprimento do crânio (mm)	Táxons sinonimizados
<i>Endothiodon uniseriis</i>	260-345	<i>Emydochampsia platyceps</i> , <i>Endogomphodon minor</i> , <i>Endothiodon seeleyi</i> , <i>Esoterodon angusticeps</i> e <i>Esoterodon paucidens</i>
<i>Endothiodon bathystoma</i>	380-400	<i>Emydochampsia oweni</i>
<i>Endothiodon whaitsi</i>	500-570	<i>Endogomphodon crassus</i>

Tabela 4 – Táxons válidos de *Endothiodon* após a revisão de COX (1964), com respectivos comprimentos do crânio e sinónimas.

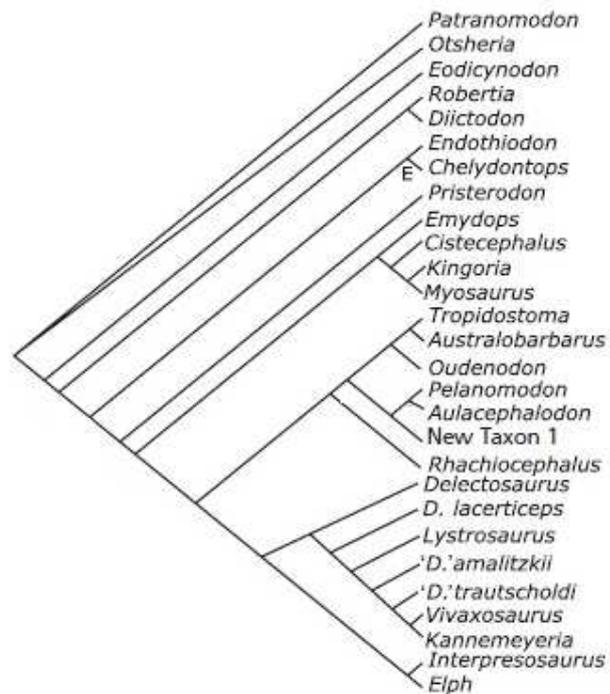


Figura 30 – Cladograma de relações entre os integrantes de Dicynodontia. O clado Endothiodontoidea está indicado pela letra E. *Kingoria*, New Taxon 1, “D.” *trautscholdi* e “D.” *amalitzkii* correspondem atualmente a (em ordem respectiva) *Dicynodontoides*, *Idelesaurus tataricus*, *Vivaxosaurus* e *Peramodon*. Modificado de ANGIELCZYK & KURKIN (2003).

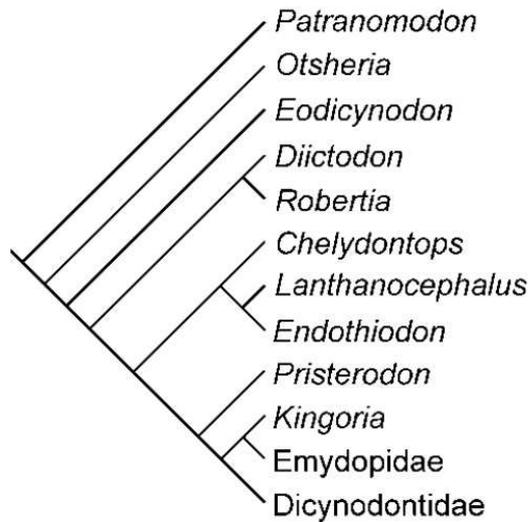


Figura 31 – Posicionamento filogenético de *Lanthanostegus mohoi*. *Lanthanocephalus* corresponde a *Lanthanostegus* (ver nota de rodapé 9) e *Kingoria* a *Dicynodontoides*. Modificado de MODESTO *et al.* (2002).

Ao longo de 125 anos de estudo de *Endothiodon* podemos observar três momentos distintos na história desse táxon: o primeiro a partir do final do século XIX até metade do século XX, o segundo da metade do século XX ao final deste século e o terceiro a partir do século XXI. O primeiro momento caracteriza-se pela proliferação de novos gêneros e de novas espécies descritos, sobretudo por Robert Broom. Esta tendência já fora observada por ANDERSON & CRUICKSHANK (1978) para os demais tetrápodes fósseis do sul da África no mesmo período. A partir dos anos 60, partimos para o segundo período, quando temos a primeira geração de revisionistas que reduzem drasticamente a quantidade de gêneros para os tetrápodes africanos. Segundo o levantamento de ANDERSON & CRUICKSHANK (1978), 468 gêneros de tetrápodes permo-triássicos haviam sido descritos para o sul da África até aquele momento e destes, apenas 168 eram considerados válidos. *Endothiodon*, seguindo a mesma tendência, chegou a ser dividido em quatro gêneros diferentes, totalizando 10 espécies (COX, 1964; RAY, 2000). Após a revisão de COX (1964), este número diminuiu para apenas um gênero com três espécies válidas. Mesmo assim, alguns gêneros de tetrápodes permo-triássicos ainda carecem de revisão, já que na opinião de ANDERSON & CRUICKSHANK (1978) os primeiros revisionistas, apesar das reduções consideráveis, foram um tanto conservativos nas suas aproximações. Outra característica do segundo momento na

história de *Endothiodon* (e porque não dos demais tetrápodes do sul da África?) é a tentativa de estabelecer diagnoses mais precisas para gêneros e espécies, mas apesar dos esforços realizados, *Endothiodon* necessita de uma distinção mais robusta entre as espécies. Parece-nos que esta é a principal contribuição a ser dada nos próximos anos para o estudo deste táxon em particular, pois exceto a espécie de ocorrência indiana, as demais não possuem caracteres diagnósticos claros que as possam distinguir umas das outras. Outro trabalho que traria uma interessante contribuição seria um estudo mais detalhado do aparato mastigatório de *Endothiodon*, já que ele exhibe características muito peculiares como a retenção de uma grande quantidade de dentes, tanto superiores quanto inferiores, ausência de processos caniniformes e uma forma diferenciada de inserção dos músculos adutores nas bossas do dentário. A propósito, a questão da dentição neste táxon marcou o final do segundo período. A partir do século XXI, ou como denominamos terceiro momento, os estudos cladísticos aplicados aos dicinodontes floresceram e têm ajudado a elucidar as relações de parentesco entre os diferentes gêneros.

Característica	<i>E. mahalanobisi</i>	<i>E. uniseriis</i>	<i>E. bathystoma</i>	<i>E. whaitsi</i>
Tamanho do crânio	160-172	275-350	cerca de 380	cerca de 570
Rostro	Uma crista ampla e longitudinal	Três cristas longitudinais	Três cristas longitudinais	Três cristas longitudinais
Região interorbital	Ampla	Ampla e com pré-frontal protuberante	Ampla e com pré-frontal protuberante	Ampla e com pré-frontal protuberante
Barra intertemporal	Muito estreita com pós-orbitais se sobrepondo aos parietais	Muito estreita com pós-orbitais se sobrepondo aos parietais	Muito estreita com pós-orbitais se sobrepondo aos parietais	Muito estreita com pós-orbitais se sobrepondo aos parietais
Crista parietal	Muito elevada acima da placa frontal	Muito elevada acima da placa frontal	Muito elevada acima da placa frontal	Muito elevada acima da placa frontal
Forame pineal	Elíptico, situado em uma bossa baixa no meio da barra intertemporal	Circular, situado numa bossa elevada na porção anterior da barra intertemporal	Circular, situado numa bossa elevada na porção anterior da barra intertemporal	Circular, situado numa bossa elevada na porção anterior da barra intertemporal
Fileira de dente	Uma fileira de dentes posicionada medialmente	Uma fileira de dentes posicionada medialmente	Uma fileira de dentes posicionada medialmente	Uma fileira de dentes posicionada medialmente
Sínfise do dentário	Grácil	Grácil	Robusta	Robusta

Tabela 5 – Características distintivas e compartilhadas entre as espécies de *Endothiodon*. Medidas em mm. Modificado de RAY (2000).

7. TETRÁPODES DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO

Em território brasileiro, os registros de tetrápodes continentais permianos parecem estar restritos à Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, no estado do Maranhão e à Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, no sul do Brasil.

Três localidades da Formação Rio do Rasto destacam-se pelo seu conteúdo fóssilífero e receberam a denominação de faunas locais, sendo elas: Aceguá e Posto Queimado no estado do Rio Grande do Sul, e Serra do Cadeado no estado do Paraná (BARBERENA *et al.* 1985b; LANGER, 2000; MALABARBA *et al.* 2003). A figura 32 sintetiza as correlações bioestratigráficas propostas para as três faunas locais, enquanto a tabela 6 traz uma lista dos tetrápodes de cada uma dessas localidades.

Fragmentos de anfíbios temnospôndilos também foram coletados em sítios localizados fora das três localidades supracitadas, mas também pertencentes à Formação Rio do Rasto, como próximo à cidade de Otacílio Costa em Santa Catarina (SIGNORELLI, 2005) e próximo à cidade de São Jerônimo da Serra, no Paraná (RAMOS & VEGA, 2011).

7.1 A Fauna Local de Posto Queimado

A fauna de tetrápodes da localidade de Posto Queimado, apesar de ter sido a última a ser proposta para a Formação do Rio do Rasto, é a mais diversificada em termos de grupos taxonômicos, compreendendo: dinocefálios, temnospôndilos, *Provelosaurus americanus*, *Tiarajudens eccentricus* (um anomodonte basal) e um dicinodonte de pequeno porte ainda não descrito (MALABARBA *et al.* 2003; CISNEROS *et al.* 2005; CISNEROS *et al.* 2011; ILHA *et al.* 2011; DIAS-DA-SILVA, 2012). Os afloramentos estão localizados no município de São Gabriel, região central do estado do Rio Grande do Sul.

LANGER (2000) sugeriu uma correlação com as biozonas de *Eodicynodon* e *Tapinocephalus* do Grupo Beaufort, baseado na presença de dinocefálios, já que naquele momento os outros fósseis conhecidos para Posto Queimado eram fragmentos de anfíbios e peixes. Assim, esta fauna representaria um intervalo de tempo entre o final do Kazaniano e o início do Tatariano.

Com a descoberta do pareiassauro *Provelosaurus* em Posto Queimado, MALABARBA *et al.* (2003) propuseram que esta fauna e a de Aceguá poderiam ser contemporâneas e que a co-ocorrência de um pareiassauro e de dinocéfálios em Posto Queimado correlacionaria estes níveis com a biozona de *Tapinocephalus*. CISNEROS *et al.* (2005) também propuseram uma correlação das duas faunas com a zona de associação de *Tapinocephalus* (ver discussão no item seguinte).

DIAS-DA-SILVA (2012), propõe que os anfíbios desta fauna possuem afinidades com os Melosaurinae do leste europeu, cuja distribuição temporal se dá ao longo de todo o Guadalupiano. Levando em consideração os outros elementos constituintes da fauna de Posto Queimado, esta englobaria um intervalo de tempo correspondente ao Wordiano tardio e Capitaniano, o que basicamente corresponde à biozona de *Tapinocephalus*.

7.2 A Fauna Local de Aceguá

Os afloramentos nos quais foram coletados elementos dessa fauna são encontrados ao longo de cortes da rodovia Bagé-Aceguá (BR-153) no estado do Rio Grande do Sul, próximo à fronteira com o Uruguai. O material recolhido até o momento inclui: o pareiassaurídeo *Provelosaurus americanus* e o anfíbio temnospôndilo *Bageherpeton longignathus* (ARAÚJO 1985; DIAS & BARBERENA 2001; LEE 1997).

Provelosaurus foi inicialmente identificado como *Pareiasaurus*, cuja ocorrência é restrita ao continente africano, o que tornava este achado muito interessante do ponto de vista bioestratigráfico, além de se configurar no primeiro registro de pareiassauros nas Américas (BARBERENA *et al.* 1985b). Posteriormente, o material brasileiro atribuído a *Pareiasaurus* foi transferido para o gênero *Provelosaurus* por LEE (1997).

LANGER (2000) sugeriu que a fauna de Aceguá corresponderia a um intervalo de tempo no final do Tatariano tardio, baseado na presença de *Provelosaurus*, já que os materiais atribuídos a temnospôndilos não haviam sido identificados na época. Este autor assumiu que a distribuição vertical de *Provelosaurus* deveria ser similar àquela dos “pareiassauros-anões”, grupo com o qual *Provelosaurus* parece estar filogeneticamente relacionado. Se o anfíbio fosse um Archegosauridae, como sugerido por estudos em andamento naquele momento,

existiria um conflito de idade para esta fauna, pois os últimos anfíbios Archegosauridae são encontrados em depósitos do início do Tatariano na plataforma russa. Ou a identificação do espécime não estava correta ou a distribuição temporal dos Archegosauridae era mais extensa do que previamente se acreditava. No seu esquema bioestratigráfico, LANGER (2000) correlacionou Aceguá às biozonas de *Cistecephalus* e *Dicynodon* do Grupo Beaufort.

MALABARBA *et al.* (2003) sugeriram que a fauna de Aceguá deveria ser mais antiga do que proposto anteriormente, baseando-se na então recente descoberta de *Provelosaurus americanus* em Posto Queimado, o que poderia indicar contemporaneidade entre as duas faunas. Além disso, a presença de dinocefálios combinada com *Provelosaurus* apontava uma correlação com a biozona de *Tapinocephalus* para as duas faunas. LANGER *et al.* (2009) também concordaram com esta idade proposta para Aceguá e Posto Queimado.

CISNEROS *et al.* (2005) consideraram conflituosa a presença de um anfíbio Archegosauridae (*Bageherpeton*; descrito em DIAS & BARBERENA, 2001) e a correlação proposta por MALABARBA *et al.* (2003). De acordo com esses autores, a identificação deste material como pertencente ao táxon Archegosauridae não era definitiva, mas que naquele momento esta ocorrência seria considerada a mais jovem para o grupo. Além disso, *Provelosaurus* e o anfíbio em questão não foram coletados no mesmo afloramento e por isso poderiam pertencer a horizontes distintos, talvez até com idades diferentes. CISNEROS *et al.* (2005) correlacionaram as faunas de Aceguá-Posto Queimado às da zona de *Tapinocephalus*, apesar de isto implicar uma origem mais antiga para o clado formado por *Provelosaurus*, “pareiassauros-anões” e Chelonia.

DIAS-DA-SILVA (2012) propõe uma interpretação bioestratigráfica distinta para as faunas da Formação Rio do Rasto. Primeiramente, este autor não considera as faunas de Aceguá e de Posto Queimado contemporâneas, visto que a presença de dinocefálios só foi reportada em Posto Queimado. Além disso, os anfíbios das duas localidades pertenceriam a grupos distintos, com distribuição temporal também distinta. Em Aceguá, estaria presente um anfíbio Platyoposaurinae (*Bageherpeton*), cuja ocorrência do grupo é conhecida do Rodiano à metade do Wordiano. De acordo com a presença deste grupo e de *Provelosaurus*, a idade de Aceguá seria equivalente ao intervalo entre o Rodiano tardio e o início do Wordiano, o que

engloba o período de duração da ZA de *Eodicynodon* e um intervalo de tempo anterior a ela.

7.3 A Fauna Local da Serra do Cadeado

A Serra do Cadeado está localizada entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, no nordeste do estado do Paraná. Os afloramentos que produziram tetrápodes fósseis estão situados em cortes de ferrovia ao longo da Estrada de Ferro Central do Paraná entre os quilômetros 500 e 510 e na localidade denominada Monjolo (km 313 da BR 376).

A fauna local da Serra do Cadeado inclui vários fragmentos de anfíbios temnospôndilos, entre eles *Australerpeton cosgriffi*, e uma forma de rostro curto semelhante a *Rhinesuchus*, um gênero da Bacia do Karoo, além do dicinodonte *Endothiodon*, objeto de estudo da presente dissertação.

BARBERENA & ARAÚJO (1975) já chamavam atenção na sua descrição preliminar de *Endothiodon* para o Brasil que a ocorrência desse gênero na Formação Rio do Rasto permitia a correlação bioestratigráfica da unidade brasileira com o Grupo Beaufort, da África do Sul. BARBERENA *et al.* (1980) investigaram mais profundamente as relações entre a fauna da Serra do Cadeado e àquela do Grupo Beaufort, concluindo que provavelmente a idade da fauna da Serra do Cadeado (Tatariano, Permiano Superior) era equivalente a da biozona de *Cistecephalus*¹⁰, devido à presença conjunta de *Endothiodon* e anfíbios rinessuquídeos. Também neste trabalho, os autores tentam batizar a forma de rostro curto como *Rastosuchus hammeri*, nome que acaba sendo considerado inválido por Kroeff (2006), por falta de descrição formal do material e pela possibilidade das peças do crânio e do pós-crânio atribuídos ao espécime em questão não serem do mesmo horizonte fossilífero e talvez nem do mesmo animal.

LANGER (2000) atribuiu uma idade equivalente ao início do Tatariano tardio para esta fauna, baseando-se na distribuição de *Endothiodon* na África do Sul, já que segundo este autor, os anfíbios encontrados junto com este dicinodonte não

¹⁰ A correlação com a ZA de *Cistecephalus* foi realizada antes da revisão proposta por RUBIDGE (1995a), o que significa que a biozona de *Cistecephalus* em 1980 correspondia ao que atualmente é conhecido como as ZAs de *Tropidostoma* e *Cistecephalus*.

eram boas referências bioestratigráficas, pois ocorrem ao longo de todo o Tatariano no Grupo Beaufort.

CISNEROS *et al.* (2005) correlacionaram a fauna da Serra do Cadeado também de acordo com o registro de *Endothiodon* no Grupo Beaufort. De acordo com os autores, os dois anfíbios associados a *Endothiodon* não possuíam claras definições taxonômicas, sendo algumas vezes classificados como Archegosauridae e outras como Rhinesuchidae. A primeira classificação foi considerada improvável por CISNEROS *et al.* (2005), pois a co-ocorrência de *Endothiodon* e anfíbios Archegosauridae não seria possível, uma vez que estes anfíbios já estariam extintos quando as primeiras ocorrências de *Endothiodon* são registradas no Grupo Beaufort.

LANGER *et al.* (2009) também atribuíram uma idade similar à distribuição de *Endothiodon* para a Serra do Cadeado. Entretanto, esses autores também sugeriram a possibilidade de uma idade um pouco mais antiga, dependendo da identificação adotada para os anfíbios desta fauna. Em uma dessas interpretações, *Australerpeton* seria um Platyoposaurinae, e a forma de rostro curto uma nova espécie do gênero *Konzhukovia*, um melossaurídeo. Ambos os grupos estão restritos a depósitos do leste europeu que são correlacionados com as ZAs de *Eodicynodon*, *Tapinocephalus* e a porção inferior da ZA de *Pristerognathus*.

Para DIAS-DA-SILVA (2012), a idade atribuída à fauna da Serra do Cadeado deveria ser tão antiga quanto a possibilidade sugerida por LANGER *et al.* (2009). Assim, pela presença combinada de temnospôndilos basais e *Endothiodon*, um intervalo de tempo entre o Roadiano tardio e o Wuchiapingiano é sugerido para a fauna local da Serra do Cadeado. Tal intervalo corresponde basicamente à duração das biozonas de *Eodicynodon*, *Tapinocephalus*, *Pristerognathus*, *Tropidostoma* e *Cistecephalus*.

Para que a idade da Fauna Local da Serra do Cadeado possa ser mais corretamente determinada é necessário resolver o quanto antes a situação taxonômica dos anfíbios desta localidade, uma vez que classificá-los como Rhinesuchidae ou como Archegosauridae modifica radicalmente a idade que pode ser atribuída a esta fauna. Outra questão a ser levada em consideração em trabalhos futuros nessa localidade, mas também em Aceguá e Posto Queimado, é o controle estratigráfico durante a coleta dos materiais, pois exceto pela proposta de BARBERENA *et al.* (1985a), as demais correlações sugeridas para as faunas de tetrápodes do Rio do Rasto não fornecem dados sobre os níveis precisos de onde

foram retirados esses fósseis dentro desta formação. A falta de controle estratigráfico também gera outro problema: a incerteza de que os materiais atribuídos a uma mesma localidade provêm dos mesmos horizontes fossilíferos e consequentemente de estratos de mesma idade (ex. *Provelosaurus* x *Bageherpeton* em Aceguá, peças do crânio e do pós-crânio do anfíbio de rostro curto na Serra do Cadeado).

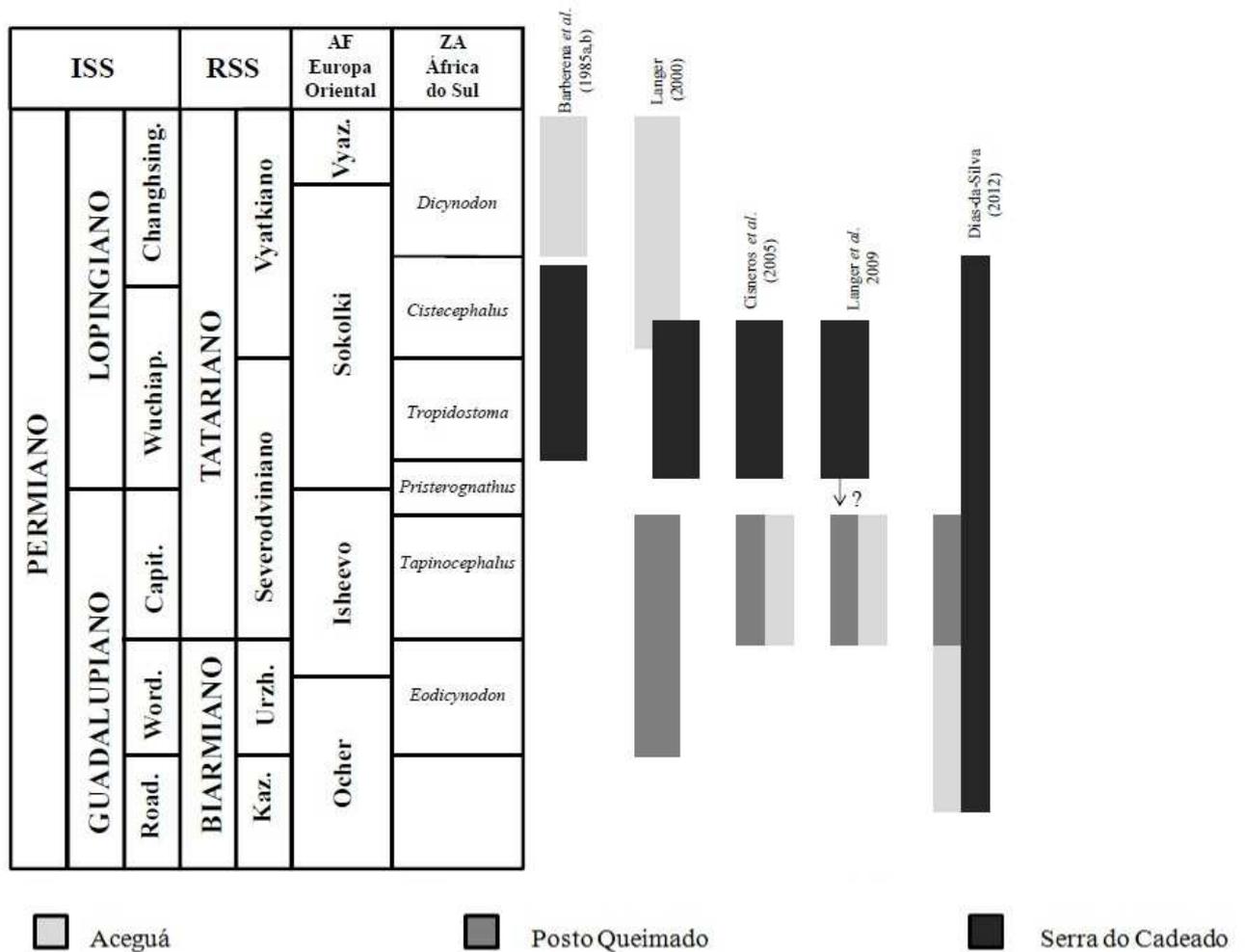


Figura 32 – Correlações bioestratigráficas propostas para as faunas locais de tetrápodes da Formação Rio do Rasto. ISS e ZA da África do Sul baseadas em RUBIDGE (2005) e RSS e AF baseadas em GOLUBEV (2005). O Kazaniano como mencionado nos trabalhos de LANGER (2000) e CISNEROS *et al.* (2005) corresponde atualmente ao Biarmiano. AF: Associação Faunística; ISS: Escala Estratigráfica Global; RSS: Escala Estratigráfica Regional da Europa Oriental; ZA: Zona de Assembléia Capit: Capitaniano; Changhsing: Changhsingiano; Kaz: Kazaniano; Road: Roadiano; Urzh: Urzhumiano; Vyaz: Vyazniki; Word: Wordiano; Wuchiap: Wuchiapingiano.

FAUNA LOCAL DE ACEGUÁ		
Parareptilia		
<i>Provelosaurus americanus</i>	Rodovia Bagé-Aceguá	Araújo (1985)
Temnospondyli		
<i>Bageherpeton longignathus</i>	Rodovia Bagé-Aceguá	Dias & Barberena (2001)
FAUNA LOCAL DE POSTO QUEIMADO		
Anomodontia		
Dicynodontia indet. (UNIPAMPA PV 00317)	Município de São Gabriel, fazenda Boqueirão	Ilha <i>et al.</i> (2011), Dias-da-Silva (2012)
<i>Tiarajudens eccentricus</i>	Município de São Gabriel, localidade de Tiarajú	Cisneros <i>et al.</i> (2011), Dias-da-Silva (2012)
Dinocephalia		
Anteosauroidea indet. (UFRGS PV 0314P)	Município de São Gabriel	Langer (2000)
Brithopodinae indet. (UFRGS PV0249T)	Município de São Gabriel	Langer (2000)
Dinocephalia indet. (MCN PV2351)	Município de São Gabriel	Langer (2000)
<i>Pampaphoneus biccai</i>	Município de São Gabriel,	Cisneros <i>et al.</i> (2012)
Titanosuchidae indet. (MCP 3838-PV)	Município de São Gabriel	Langer (2000)
Parareptilia		
<i>Provelosaurus americanus</i>	Município de São Gabriel, localidade Timbaúva	Malabarba <i>et al.</i> (2003), Cisneros <i>et al.</i> (2005)
Temnospondyli		
Temnospondyli indet.	Município de São Gabriel	Langer (1998), Langer (2000)
Temnospondyli indet. (MCP 4275-PV)	Município de São Gabriel, localidade Timbaúva	Malabarba <i>et al.</i> (2003)
Temnospondyli indet. (Melosaurinae?)	Município de São Gabriel	Dias-da-Silva (2012)
FAUNA LOCAL DA SERRA DO CADEADO		
Anomodontia		
<i>Endothiodon</i> sp.	Município de Ortigueira, ferrovia	Barberena <i>et al.</i> (1980)
Temnospondyli		
<i>Australerpeton cosgriffi</i>	Município de Ortigueira, localidade Monjolo	Barberena (1998),
Forma relacionada a <i>Rhinesuchus</i> *	Município de Ortigueira	Barberena <i>et al.</i> (1980), Barberena & Dias (1998)

Tabela 6 – Fauna de tetrápodes das principais localidades do Meso-Neopermiano do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, sul do Brasil. * De acordo com BARBERENA *et al.* (1980), esta forma também ocorreria no Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto, e já foi nomeada como *Rastosuchus* (consultar texto para maiores informações).

8. CORRELAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS

A presença do dicinodonte *Endothiodon* no Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná sugere a correlação desta unidade com os seguintes depósitos ao redor do mundo: Grupo Beaufort da África do Sul, Formação Kundaram da Índia, Camadas Chiweta do Malawi, Membro 10 da Série Lunho de Moçambique, Formação Usili da Tanzânia, horizonte fossilífero inferior da Formação Madumabisa da Zâmbia e Formação Madumabisa do Zimbábue. Um resumo das relações bioestratigráficas entre essas unidades e o conteúdo fossilífero de cada uma delas pode ser consultado na figura 33 e nas tabelas 7 e 8.

8.1. África do Sul

O Grupo Beaufort da Bacia do Karoo na África do Sul constitui-se em um modelo global para a bioestratigrafia de vertebrados do Permo-Triássico, já que nessas camadas encontram-se abundantemente preservados restos desses organismos. Atualmente, esta unidade é subdividida em oito zonas de associação (ZA) denominadas, da mais antiga para a mais recente: *Eodicynodon*, *Tapinocephalus*, *Pristerognathus*, *Tropidostoma*, *Cistecephalus*, *Dicynodon*, *Lystrosaurus* e *Cynognathus* (Figura 6; RUBIDGE, 1995a). As seis primeiras compreendem um intervalo de tempo que engloba desde a metade até o final do Permiano, enquanto as duas últimas englobam o início do Triássico. Os nomes das ZAs se referem aos táxons mais representativos de terápsidos para cada camada/intervalo de tempo.

A ocorrência de *Endothiodon* no Grupo Beaufort está restrita ao topo da ZA de *Pristerognathus*, à ZA de *Tropidostoma* e à base da ZA de *Cistecephalus* (RUBIDGE, 1995a). Entretanto, alguns autores sugerem uma “ghost range” a partir da ZA de *Tapinocephalus* até parte da ZA de *Pristerognathus* (ANGIELCZYK, 2001; ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; FRÖBISCH, 2007), baseados nas ocorrências dos táxons mais aparentados a *Endothiodon*, como *Chelydontops* e *Lanthanostegus* nesses horizontes.

O conteúdo fossilífero das biozonas em que *Endothiodon* é reportado na África do Sul está sumarizado na tabela 7. É importante ressaltar que não foi realizado neste trabalho um controle sobre as ocorrências nas ZAs de

Pristerognathus e de *Cistecephalus* no sentido de filtrar a presença dos tetrápodes que só ocorressem no topo da primeira ZA e na base da segunda ZA, horizontes em que *Endothiodon* foi reportado nessas duas biozonas.

Em relação aos tetrápodes compartilhados entre as três biozonas em que *Endothiodon* ocorre na África do Sul e o Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto no Brasil, eles se resumem ao próprio dicinodonte *Endothiodon* e a um anfíbio que pode corresponder a um Rhinesuchidae.

8.2. Índia

Depósitos de idade permiana são pouco freqüentes na Índia e estão restritos ao Vale Pranhita-Godavari, de forma que a Formação Kundaram é a única até o momento que possui registro de amniotas do final do Permiano para este território.

Devido ao seu conteúdo fossilífero, a Formação Kundaram é correlacionada geralmente com as biozonas de *Tropidostoma* e *Cistecephalus* do Grupo Beaufort (RAY, 2001), apesar de alguns autores favorecerem uma correlação com a ZA de *Cistecephalus* (LUCAS, 2006; FRÖBISCH, 2009). Chama atenção nessa formação a grande quantidade de dicinodontes registrada e a ocorrência dos mesmos gêneros tanto na Índia quanto na África do Sul. Além disso, alguns dos dicinodontes encontrados na Índia são encontrados também na Tanzânia, Zâmbia e possivelmente no Zimbábue (consultar Tabela 8).

8.3. Malawi

Apesar das Camadas Chiweta serem conhecidas e estudadas desde o início do século passado (DIXEY, 1926; HAUGHTON, 1926), só recentemente elas voltaram a receber atenção e seu conteúdo fossilífero melhor analisado (JACOBS *et al.* 2005). Entre os paleovertebrados, destacam-se os restos de terápsidos, incluindo Biarmosuchia, Dicyodontia e Gorgonopsia. A ocorrência de ossos fósseis é reportada ao longo de todo o depósito, porém este foi dividido pelos primeiros estudiosos (DIXEY, 1926; HAUGHTON, 1926) em dois horizontes distintos: “Bone Bed” inferior (B1) e “Bone bed” superior (B2). É do primeiro horizonte que provavelmente os materiais identificados como *Endothiodon* são procedentes (JACOBS *et al.*, 2005). Pela co-ocorrência de *Endothiodon*, *Oudenodon* e

Gorgonops nessa camada, foi atribuída uma idade equivalente a da biozona de *Cistecephalus* do Grupo Beaufort (RUBIDGE, 1995a; JACOBS *et al.*, 2005). *Oudenodon* também é encontrado em depósitos da Tanzânia, Zâmbia e possivelmente da Índia.

8.4. Moçambique

Poucas informações estão publicadas acerca dos tetrápodes fósseis de Moçambique, mas sabe-se que para o Membro 10 da Série Lunho da Bacia Metangula foram reportados fragmentos de um gorgonopsídeo não identificado e dicinodontes. Destes, apenas *Endothiodon* foi identificado e descrito (ANTUNES, 1975; LATIMER *et al.*, 1995). Portanto, até o presente momento só é possível correlacionar esta unidade com base na presença e distribuição de *Endothiodon* em uma sequência mais bem conhecida, como a da África do Sul.

8.5. Tanzânia

Fora do Grupo Beaufort, a Formação Usili (também conhecida como Formação Kawinga) da Bacia Ruhuhu é a localidade mais diversificada em termos faunísticos de todas que registram a presença de *Endothiodon*. Tal fauna compreende elementos de quatro biozonas do Grupo Beaufort: *Priesterognathus*, *Tropidostoma*, *Cistecephalus* e *Dicynodon* (GAY & CRUICKSHANK, 1999; SIDOR *et al.*, 2010), o que levou à sugestão de que esta formação pudesse ser dividida em mais de um horizonte faunístico. Entretanto, estudos recentes apontam que a Formação Usili constitui-se de uma única fauna de tetrápodes (SIDOR *et al.*, 2010). Outra controvérsia em relação a este depósito é a própria presença ou não de *Endothiodon*. HAUGHTON (1932) descreveu espécimes de *Endothiodon* e *Pachytegus* da localidade B32 “below Usili Mt., near Ngaka-Ruhuhu confluence”, assim como restos de anfíbios, pareiassaurídeos, gorgonopsídeos e de outros dicinodontes. COX (1964) sugeriu que os espécimes de *Endothiodon* de HAUGHTON (1932) poderiam ter sido encontrados na Formação Ruhuhu (localizada abaixo da Formação Usili), já que materiais atribuídos a *Endothiodon* foram coletados em 1963 nessa formação. SIDOR *et al.* (2010), comparando o tipo de preservação dos espécimes de Haugton (1932) e de outros espécimes coletados

nas duas formações, concluiu que provavelmente os materiais conhecidos de *Endothiodon* para a Tanzânia foram coletados na Formação Usili. Entretanto, os espécimes de *Endothiodon* coletados em 1963 continuam não descritos. Os únicos vertebrados fósseis que foram reportados com segurança para a Formação Ruhuhu até o momento são fragmentos de dinocerfálios (SIMON *et al.* 2010).

8.6. Zâmbia

Os afloramentos da Formação Madumabisa são encontrados na porção superior do Vale Luangwa na Zâmbia e na Bacia do Mid-Zambezi no Zimbábue. Apesar de receberem o mesmo nome, a composição faunística desta formação é ligeiramente diferente nas duas localidades, assim como a divisão bioestratigráfica.

DRYSDALL & KITCHING (1962) dividiram a Formação Madumabisa na Zâmbia em três horizontes fossilíferos distintos: inferior, médio e superior. A ocorrência de *Endothiodon* só foi registrada até o presente no horizonte inferior, e por isso, apenas essa porção da unidade é representada na figura 34. A presença do dicinodonte *Tropidostoma* seria, por si só, suficiente para indicar a correlação deste horizonte com a ZA de *Tropidostoma* do Grupo Beaufort, já que a ocorrência deste táxon é restrita a esta biozona. Além disso, os outros dicinodontes da associação da Zâmbia só ocorrem juntos na ZA de *Tropidostoma*. Porém, FRÖBISCH (2009) sugere uma correlação ainda mais refinada do horizonte fossilífero inferior da Formação Madumabisa da Zâmbia com o Grupo Beaufort da África do Sul, baseando-se na co-ocorrência de *Oudenodon* e *Tropidostoma* exclusivamente na porção mais superior da ZA de *Tropidostoma*. Na figura 34 está representada esta distribuição temporal para a unidade da Zâmbia.

8.7. Zimbábue

No Zimbábue, a Formação Madumabisa possui uma distribuição temporal bastante controversa, pois seu conteúdo fossilífero inclui os dicinodontes *Endothiodon* e *Tropidostoma*, além de dinocerfálios (RUBIDGE, 2005; FRÖBISCH, 2009). Como nenhuma distinção entre horizontes fossilíferos é sugerida para esta parte da formação, uma idade levando em conta tanto a ocorrência de *Tropidostoma* como a dos dinocerfálios foi plotada na figura 34. O que acontece nesta unidade é

bastante similar ao que ocorre com as idades atribuídas às localidades Serra do Cadeado e Posto Queimado do Permiano do Brasil. A primeira inclui *Endothiodon* e a segunda dinocerfálios, fazendo com que a distribuição temporal do Membro Morro Pelado seja bastante ampla.

GSS		África do Sul	Brasil	Índia	Malawi	Moçambique	Tanzânia	Zâmbia	Zimbábue
PERMIANO	Changhsing.	<i>Dicynodon</i>							
	Wuchiaping.	<i>Cistecephalus</i>							
		<i>Tropidostoma</i>							
		<i>Pristerognathus</i>							
	Capit.	<i>Tapinocephalus</i>							
	Word.	<i>Eodicynodon</i>							
Road.									

Figura 33 – Correlações estratigráficas globais entre os depósitos que contêm *Endothiodon*. As barras cinzas indicam a duração temporal estimada de cada depósito com base em tetrápodes fósseis. GSS: Escala Estratigráfica Global; Capit: Capitaniano; Changhsing: Changhsingiano; Road: Roadiano; Word: Wordiano; Wuchiaping: Wuchiapingiano.

Grupos taxonômicos	Localidades		
	África do Sul - ZA <i>Pristernognathus</i> , Grupo Beaufort, Supergrupo Karoo	África do Sul - ZA <i>Tropidostoma</i> , Grupo Beaufort, Supergrupo Karoo	África do Sul - ZA <i>Cistecephalus</i> , Grupo Beaufort, Supergrupo Karoo
'Amphibia'	<i>Rhinesuchus</i>	<i>Rhinesuchus</i>	<i>Rhinesuchus</i>
Amniotas não-terápsidos	<i>Eunotosaurus</i>	<i>Pareiasaurus</i> , <i>Saurorictus</i> , <i>Youngina</i>	<i>Anthodon</i> , <i>Nanoparia</i> , <i>Owenetta</i> , <i>Pareiasaurus</i> , <i>Pareiasuchus</i> , <i>Polycynodon</i> , <i>Youngina</i>
Biarmosuchia		<i>Lobalopex</i> , <i>Lophorhinus</i>	<i>Herpetoskylax</i> , <i>Lemurosaurus</i> , <i>Lycaenodon</i> , <i>Paraburmetia</i> *
Dinocephalia	-	-	-
Anomodontia	<i>Diictodon</i> , <i>Pristerodon</i>	<i>Cistecephalus</i> , <i>Diictodon</i> , <i>Emydops</i> , <i>Emydopsis</i> , <i>Endothiodon</i> , <i>Eumantellia</i> , <i>Palemydops</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Rhachiocephalus</i> , <i>Tropidostoma</i>	<i>Aulacephalodon</i> , <i>Cistecephalus</i> , <i>Dicynodontoides</i> , <i>Dicynodon</i> , <i>Diictodon</i> , <i>Dinanomodon</i> , <i>Emydops</i> , <i>Emydorhinus</i> , <i>Endothiodon</i> , <i>Dicynodontoides</i> , <i>Oudenodon</i> , <i>Palemydops</i> , <i>Pelanomodon</i> , <i>Platycyclops</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Rhachiocephalus</i>
Gorgonopsia	<i>Gorgonops</i>	<i>Aelurognathus</i> , <i>Aelurosaurus</i> , <i>Gorgonops</i> , <i>Scylacognathus</i>	<i>Aelurognathus</i> , <i>Aelurosaurus</i> , <i>Aloposaurus</i> , <i>Arctognathus</i> , <i>Arctops</i> , <i>Broomicephalus</i> , <i>Clelandina</i> , <i>Cynarioides</i> , <i>Cyniscops</i> , <i>Cyonosaurus</i> , <i>Dinogorgon</i> , <i>Galerhynchus</i> , <i>Gorgonops</i> , <i>Lycaenops</i> , <i>Prorubidgea</i> , <i>Rubidgea</i> , <i>Scylacognathus</i> , <i>Scylacops</i> , <i>Scymnognathus</i> , <i>Smilesaurus</i> , <i>Sycosaurus</i>
Terocephalia	<i>Ictidosuchoides</i> , <i>Pristernognathus</i>	<i>Hofmeyeria</i> , <i>Ictidosuchoides</i> , <i>Ictidosuchops</i> , <i>Ictidosuchus</i>	<i>Alopecopsis</i> , <i>Euchambersia</i> , <i>Hofmeyeria</i> , <i>Homodontosaurus</i> , <i>Ictidostoma</i> , <i>Ictidosuchoides</i> , <i>Ictidosuchops</i> , <i>Nanictiocephalus</i> , <i>Proalopeccopsis</i> , <i>Tetracynodon</i>
Cynodontia		<i>Charassognathus</i>	<i>Procyonosuchus</i>

Tabela 7 – Tetrápodes encontrados associados aos depósitos que contém *Endothiodon* na África do Sul. Dados obtidos de: RUBIDGE (1995), BOTHA *et al.* (2007), SIDOR & SMITH (2007) e NICOLAS & RUBIDGE (2010). * este material foi encontrado próximo ao limite das biozonas de *Tropidostoma* e *Cistecephalus* (SMITH *et al.* 2006).

Grupo taxonômico	Localidades						
	BRASIL Membro Morro Pelado, Formação Rio do Rasto.	ÍNDIA Vale Pranhita-Godavari, Formação Kundaram	MALAWI "Bone Bed inferior" das Camadas Chiweta	MOÇAMBIQUE Província Niassa, Membro 10, Série Lunho	TANZÂNIA Formação Usili, Grupo Songea, Bacia Ruhuhu	ZÂMBIA Camadas fossilíferas inferiores da Formação Madumabisa Mudstone	ZIMBÁBUE Formação Madumabisa Mudstone, Bacia Mid-Zambezi
'Amphibia'	<i>Australerpeton</i> , <i>Bageherpeton</i> , forma relacionada a <i>Rhinesuchus</i> , <i>temnospondyli</i> não descrito formalmente				<i>Peltobatrachus</i>		
Amniotas não-terápsidos	<i>Provelosaurus</i>	Captorhinid de pequeno porte			<i>Anthodon</i> , <i>Pareiasaurus</i>		Captorhinidae indet.*
Biarmosuchia			Nova forma de <i>Burnetiamorpha</i> não descrita formalmente		Burnetiidae indet.		
Dinocephalia	Anteosauroidea indet., Brithopodinae indet., Titanosuchidae indet., <i>Pampaphoneus</i>						<i>Criocephalus</i> ; Dinocephalia indet.
Anomodontia	<i>Endothiodon</i> , <i>Tiarajudens</i> , dicinodonte não descrito formalmente	<i>Endothiodon</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Emydops</i> , <i>Cistecephalus</i> , <i>?Oudenodon</i> , <i>Dicynodontoides</i>	<i>Endothiodon</i> , <i>Oudenodon</i>	<i>Endothiodon</i> , dicinodonte não descritos formalmente	<i>Endothiodon</i> , <i>Cryptodontia</i> não descrito formalmente, <i>Dicynodon</i> , ' <i>Dicynodon</i> ', <i>Dicynodontoides</i> , <i>Geikia</i> , <i>Katumbia</i> , <i>Kawingasaurus</i> , <i>Oudenodon</i> , <i>Pachytegos</i> , <i>Pristerodon</i> ,	<i>Endothiodon</i> , <i>Oudenodon</i> , <i>Diictodon</i> , <i>Tropidostoma</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Emydops</i>	<i>Endothiodon</i> , <i>Emydops</i> ?†, <i>Tropidostoma</i>

					<i>Rhachiocephalus.</i>	
Gorgonopsia		Gorgonopsia indet.	<i>Gorgonops?</i> , <i>Aelurognathus</i>	Gorgonopsia indet.	<i>Aelurognathus?</i> §, <i>Aloposaurus?</i> , <i>Arctognathus?</i> , <i>Dinogorgon</i> , <i>Gorgonops</i> , <i>Leontocephalus</i> , <i>Lycaenops</i> , <i>Ruhuhucerberus</i> , <i>Scylacops</i> , <i>Sycosaurus?</i> , <i>Titanogorgon</i>	<i>Prorubidgea</i>
Therocephalia					<i>Silphoictidoies</i> , <i>Theriognathus</i> #	
Cynodontia					<i>Procynosuchus</i>	

Tabela 8 – Tetrápodes encontrados associados aos depósitos que contém *Endothiodon*, exceto África do Sul. Dados obtidos de: ANTUNES (1975), CISNEROS *et al.* (2012), RAY (2001), RUBIDGE (2005), JACOBS *et al.* (2005), FRÖBISCH (2009) e SIDOR *et al.* (2010). Material indeterminado foi incluído quando representa o único registro do grupo no depósito e/ou quando é distinto dos outros elementos do mesmo grupo encontrados naquele depósito. *Dicynodontoides* corresponde ao antigo gênero *Kingoria* (ver a revisão de ANGIELCZYK *et al.* 2009). ‘Dicynodon’ corresponde às formas abordadas em KAMMERER *et al.* (2011) e acomodadas nos gêneros *Euptychognathus*, *Daptocephalus* e *Syops*. § De acordo com GEBAUER (2007), este material deveria ser transferido para o gênero *Sauroctonus* da Rússia. # Esse gênero também é encontrado no Grupo Beaufort da África do Sul, mas somente na ZA de *Dicynodon* AZ (ABDALA *et al.* 2008).* Originalmente atribuído ao gênero norte-americano *Protocaptorhinus* por GAFFNEY & MCKENNA (1979), porém foi considerado *incertae sedis* por MODESTO (1996) e atualmente relacionado ao gênero *Saurorictus* da África do Sul (MODESTO & SMITH, 2001). † Comunicação pessoal citada em GAFFNEY & MCKENNA (1979).

9. PALEOBIOGEOGRAFIA

Os pelicossauros (grupo de sinápsidos basais) habitaram entre o final do Carbonífero e o início do Permiano as regiões equatoriais da Pangea¹¹, onde o clima era relativamente estável, de condições quentes e umidade contínua (KEMP, 2006). Já os terápsidos (sinápsidos derivados) do Meso e Neopermiano eram habitantes das regiões de altas latitudes, tanto no hemisfério sul quanto no hemisfério norte, sujeitos a um clima sazonal. De acordo com a hipótese de KEMP (2006), essa distribuição seria explicada em parte pela ectotermia e baixa habilidade de conservar água no corpo pelos pelicossauros, de modo que essas características fisiológicas os impediam de habitar regiões mais áridas, restringindo-os às zonas equatoriais. Durante o Eopermiano, a partir de uma linhagem de esfenacodontídeos (um grupo de pelicossauros) originou-se o ancestral dos terápsidos. Esse ancestral hipotético teria desenvolvido uma série de características (principalmente fisiológicas) que o permitiu colonizar as zonas periféricas à distribuição inicial dos pelicossauros (nesse caso, as zonas próximas às maiores latitudes). Posteriormente, novas formas originadas desse ancestral migraram para latitudes ainda mais altas, modificaram-se e deram origem às diferentes linhagens de terápsidos.

Tomando o trabalho de KEMP (2006) como principal ponto de partida, KURKIN (2011) sugeriu alguns cenários biogeográficos possíveis para a distribuição dos anomodontes durante o Permiano, incluindo os dicinodontes. Tais cenários serão brevemente descritos aqui, e sugere-se a leitura do texto original para aprofundamento, em especial pela série de táxons citados como exemplos.

No primeiro cenário descrito por KURKIN (2011), baseado nas interpretações de MODESTO *et al.* (1999) e RUBIDGE (1995b), todos os grupos primitivos de anomodontes e grupos de dicinodontes em nível de família surgiram e se diversificaram na África do Sul. Posteriormente, esses grupos migraram para o norte da África e Europa Ocidental, para só mais tarde adentrarem a Europa Oriental e a Ásia¹². As premissas que dariam suporte a essa hipótese seriam: 1) o baixo nível de endemismo dos anomodontes permianos da Europa Oriental e da Ásia (China) e 2) a indicação de que diversos táxons do hemisfério norte são considerados sinônimos de táxons da África do Sul. KURKIN (2011) aponta alguns conflitos nessa

¹¹ Correspondentes ao atual norte da África e Europa Ocidental.

¹² Este modelo não menciona como os dicinodontes teriam chegado à América do Sul e América do Norte.

interpretação e suas premissas: 1) no Mesopermiano da Europa Oriental são encontrados concomitantemente anomodontes basais e mais especializados; 2) no Neopermiano da Europa Oriental já estão presentes (talvez antes ou simultaneamente com a África do Sul) alguns grupos de dicinodontes e 3) estudos recentes apontam que o nível de endemismo dos anomodontes da Europa Oriental é maior do que previamente considerado.

No segundo cenário apontado por KURKIN (2011), os grupos básicos de anomodontes basais e dicinodontes se originaram nas baixas latitudes dos hemisférios sul e norte, e posteriormente penetraram nas altas latitudes de cada hemisfério. Essa hipótese seria suportada basicamente pelo modelo de KEMP (2006), em que a irradiação inicial dos terápsidos teria se dado a partir das regiões equatoriais. De acordo com KURKIN (2011), dois conflitos apontados para esse cenário seriam 1) o desacordo entre este cenário e o surgimento e diversificação morfológica dos anomodontes mais derivados (dicinodontes) e 2) o dicinodonte mais basal conhecido é *Eodicynodon*, cuja ocorrência parece restrita à África do Sul.

O terceiro e último cenário apresentado por KURKIN (2011) sugere que os anomodontes primitivos e seus ancestrais surgiram nas regiões equatoriais da Pangea no início do Permiano. Posteriormente, o grupo migrou para latitudes mais altas, formando distribuições geográficas disjuntas entre os dois hemisférios, aumentando progressivamente o grau de endemismo. Assim, duas faunas distintas de anomodontes basais com altos níveis de endemismo são formadas no Mesopermiano da África do Sul (*Patranomodon*, *Anomocephalus*) e na Europa Oriental (*Otsheria*, *Ulemica*, *Venyukovia*). Em um segundo estágio, um grupo derivado de anomodontes (dicinodontes) se formou e se diversificou na África do Sul. Este grupo apresentava diversas modificações morfológicas em relação ao padrão anomodonte basal, como perda de dentes e capacidade de movimentação propalinal da mandíbula. Alguns desses dicinodontes migraram para as regiões equatoriais do Pangea e ali se diversificaram em morfotipos com características dos oudenodontídeos e dos dicinodontídeos. Esta diversificação permitiu que de alguma forma esses elementos transpusessem as barreiras ecológicas que os separavam do hemisfério norte. Por fim, alguns grupos ficaram no hemisfério sul e outros se expandiram no hemisfério norte. É importante ressaltar que outros autores, como KING (1992), SCHWANKE (1998) e BATTAIL (2000) já haviam chamado a atenção para a presença de anomodontes basais tanto no hemisfério norte quanto no sul,

além de sugerir uma rápida evolução dos anomodontes no Gondwana (BATTAIL, 2000). O principal suporte para este cenário é a comparação entre as faunas de anomodontes vizinhas aos dois maiores centros de diversidade do grupo. De fato, é verificada uma afinidade entre os anomodontes da África do Sul, África Central, Índia, Madagascar e América do Sul; e uma afinidade entre os anomodontes da Europa Oriental, Europa Ocidental e China. Como exemplo, podemos citar dois táxons encontrados no Brasil, cujas afinidades são nítidas com táxons sul-africanos: *Endothiodon* e *Tiarajudens*, um anomodonte basal, considerado táxon-irmão de *Anomocephalus* (CISNEROS *et al.* 2011).

Sobre a distribuição geográfica do gênero *Endothiodon*, ela está em consonância com os dois últimos cenários de KURKIN (2011), representando um grupo que permaneceu no hemisfério sul, não se modificou drasticamente em termos morfológicos e nem migrou para as regiões equatoriais (de acordo com o terceiro cenário). Em relação ao centro de origem deste gênero, é muito provável que ele esteja localizado na África do Sul, apesar das idades dos depósitos contendo *Endothiodon* no Brasil e no Zimbábue (ver itens 7.3 e 8.7) não estarem bem estabelecidas e poderem apontar para uma origem mais antiga do táxon (Capitaniano, ZA de *Tapinocephalus*). Entretanto, a ocorrência dos táxons-irmãos de *Endothiodon* (*Chelydontops* e *Lanthanostegus*) parece restrita ao Capitaniano da África do Sul até o momento (MODESTO *et al.* 2002; FRÖBISCH, 2007). Assim, sugere-se uma migração tanto no sentido leste quanto oeste, tomando a África do Sul como centro de origem (em acordo também com a interpretação de SCHWANKE, 1998; Figura 34), de forma que os registros em território indiano representam o máximo da expansão no sentido oriental. Coincidentemente, é da Índia que se reporta a única espécie endêmica conhecida para *Endothiodon*.

A pergunta que parece ainda não ter uma resposta satisfatória é: porque os dicinodontes se originaram no hemisfério sul e não no norte? Ou como KING (1992) colocou, porque aparentemente os dicinodontes nunca foram tão diversos no hemisfério norte, como foram no hemisfério sul? Talvez uma possível explicação seja a diferença entre as floras dos dois hemisférios. Enquanto no sul a flora era homogênea (Flora *Glossopteris*; Figura 35), no norte diferentes floras (Chinesa, Norte-Americana, Siberiana, etc.) colonizaram as diferentes regiões (KING, 1992). Artefatos tafonômicos também não podem ser descartados, e poderiam ter contribuído para a preservação preferencial dos restos de dicinodontes no

hemisfério sul, especialmente na África do Sul. De qualquer maneira, as condições paleoecológicas encontradas no momento em que surgiram os dicinodontes precisam ser mais bem analisadas.

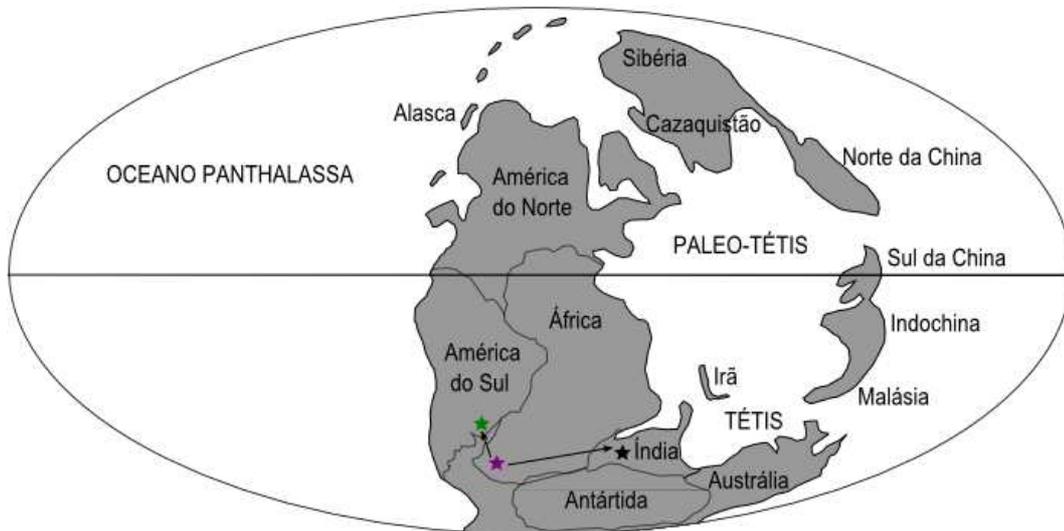


Figura 34 – Dispersão de *Endothiodon* durante o Neopermiano, a partir do centro de origem na África do Sul. A estrela verde indica a ocorrência registrada mais ao oeste do Gondwana para este táxon (Brasil) e a estrela negra indica a ocorrência mais oriental. Modificado de SCHWANKE (1998).

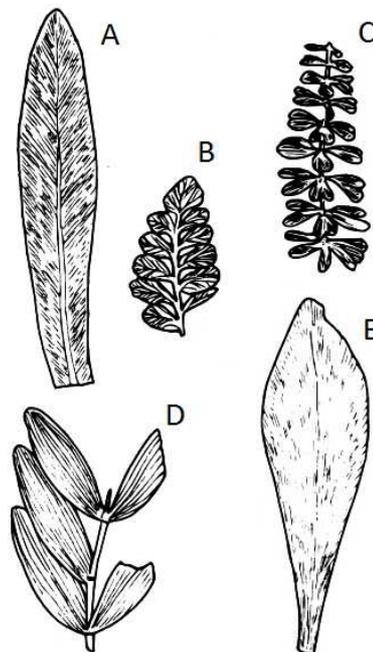


Figura 35 – Alguns elementos da Flora *Glossopteris*, a vegetação típica do Gondwana durante o Permiano. A. *Glossopteris*; B. *Merianopteris*; C. *Sphenophyllum*; D. *Schizoneura*; E. *Gangamopteris*. Modificado de KING (1990).

10. ANÁLISE INTEGRADORA

O espécime PV 0226P, proveniente da Serra do Cadeado no estado do Paraná (Formação Rio do Rasto) consiste de um crânio parcialmente preservado e mandíbulas associadas, e representa o primeiro registro conhecido de um dicinodonte permiano para a América do Sul. O material foi identificado preliminarmente por BARBERENA & ARAÚJO (1975) como pertencente ao gênero *Endothiodon* Owen, 1876, cuja ocorrência é bem documentada nas rochas do Permiano Superior da Bacia do Karoo, na África do Sul. Entretanto, este espécime não havia sido descrito detalhadamente, comparado com formas de *Endothiodon* depositadas em outras coleções e fotografado até o presente, de forma que os principais objetivos deste trabalho eram realizar um estudo completo da osteologia de PV 0226P e confirmar a sua identidade taxonômica. Como resultado deste estudo, originou-se o artigo que compõe o corpo principal dessa dissertação e os resumos apresentados em eventos científicos locais e internacionais.

As principais conclusões advindas do estudo de PV 0226P são as seguintes:

1. Este espécime corresponde de fato a um dicinodonte do gênero *Endothiodon*, baseado no seguinte conjunto de características: comprimento do crânio entre 160 e 570 mm, presença de cristas longitudinais na região pré-orbital do crânio, ausência de osso pós-frontal, forâmen pineal situado em uma bossa, forâmen pineal margeado anteriormente pelo osso pré-parietal e situado sobre uma grande bossa pineal formada pelos ossos pré-parietal e parietal, extensão posterior dos ossos pós-orbitais atinge as laterais da barra intertemporal, bossa acentuada na margem postero-ventral do jugal, esquamosal não faz contato com a maxila, porção anterior da mandíbula sem dentes e prolongada em um bico pontiagudo que se encaixa na porção mais anterior do palato, ausência de lâmina do dentário, um par de bulbos localizados antero-ventralmente nos ramos do dentário, dentes na região medial e dorsal do dentário, presença de sulco dentário posterior, dentes da mandíbula dispostos em "Zahnreihen" e lâmina refletida do angular bem desenvolvida;

2. A taxonomia de *Endothiodon* em nível específico carece de revisão, como apontado por estudos prévios (COX, 1964; ANTUNES, 1975; RAY, 2000), de maneira a esclarecer as relações entre *E. bathystoma*, *E. uniseries* e *E. whaitsi*. Por conta disso, não foi possível atribuir uma espécie à forma encontrada no Brasil, mas é possível afirmar que ela não possui afinidades com a forma indiana *E. mahalanobisi*, devido ao seu maior porte e características do osso pré-frontal;
3. Uma feição da mandíbula, interpretada como uma “dentary table”, foi observada pela primeira vez em alguns espécimes de *Endothiodon* da África do Sul por ANGIELCZYK & KURKIN (2003). A mesma feição também foi observada no material brasileiro, o que reforça a existência desse caráter neste táxon, além de poder indicar maior afinidade do espécime do Brasil com as formas africanas;
4. Os caracteres “sínfise robusta ou grácil da mandíbula” e “região interorbital larga”, sugeridos em trabalhos anteriores como caracteres diagnósticos para *Endothiodon* (Tabela 3), foram considerados problemáticos devido ao alto grau de subjetividade envolvido nas suas definições e falta de parâmetros para comparação (ex. mais largo do que uma proporção determinada ou outros táxons). Além disso, a robustez da sínfise mandibular recebeu maior atenção por se configurar em uma característica provavelmente influenciada pela ontogenia, e coincidentemente uma sínfise grácil é observada nas formas de menor porte, enquanto o contrário é observado nos espécimes maiores;
5. Em termos bioestratigráficos, a Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado pode ser correlacionada com o intervalo de tempo em que *Endothiodon* é encontrado no Grupo Beaufort, África do Sul, e em outros depósitos gondwânicos do Permiano. Entretanto, a maioria desses depósitos, incluindo a Formação Rio do Rasto, necessitam de uma abordagem bioestratigráfica que leve em consideração coletas controladas, de forma a identificar com maior precisão os diferentes horizontes fossilíferos em que determinados táxons são reconhecidos;
6. As assembléias em que *Endothiodon* é encontrado em outras localidades ao redor do mundo exibem uma rica fauna de terápsidos associada, o que ainda não foi verificado para a Formação Rio do Rasto no Brasil, em especial para a

Serra do Cadeado. Isto parece indicar que a baixa diversidade atribuída aos depósitos da Formação Rio do Rasto seja fruto de um tendenciamento de coleta. De fato, a retomada dos trabalhos de prospecção de fósseis realizada nos afloramentos da Formação Rio do Rasto no Rio Grande do Sul, nos últimos 5 anos, já revelou a presença de novos materiais de dinocerátops, um anomodontes basal (*Tiarajudens*) e um dicinodonte ainda em estudo, ou seja, uma diversidade muito maior do que a que era conhecida até então.

Este trabalho buscou esclarecer a identidade taxonômica do espécime PV 0226P, por meio de uma comparação com materiais referentes a *Endothiodon* e outros dicinodontes permianos depositados na coleção do American Museum of Natural History, levantamento bibliográfico das descrições atribuídas ao gênero *Endothiodon* e formas relacionadas (ex. *Pachytegos*, *Lanthanostegus*), resultando na descrição e nova ilustração do material brasileiro. Assim, de posse das novas informações advindas do presente estudo, será possível compreender melhor a morfologia de *Endothiodon* e correlacionar com maior segurança a Formação Rio do Rasto (em especial a Serra do Cadeado) no Brasil com os depósitos do Grupo Beaufort na África do Sul.

11. REFERÊNCIAS

- ABDALA, F., RUBIDGE, B.S.; HEEVER, J. 2008. The oldest Therocephalians (Therapsida, Eurotheriodontia) and the early diversification of Therapsida. **Palaeontology**, v. 51, n. 4, p.1011-1024.
- AGNOLIN, F.L.; EZCURRA, M.D.; PAIS, D.F.; SALISBURY, S.W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. **Journal of Systematic Paleontology**, v. 8, n. 2, p. 257-300.
- ANDERSON, J.M.; CRUICKSHANK, A.R.I. 1978. The biostratigraphy of the Permian and the Triassic. Part.5. A review of the classification and distribution of permotriassic tetrapods. **Palaeontologia Africana**, v. 21, p. 15-44.
- ANGIELCZYK, K. D. 2001. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida). **Palaeontologia Africana**, v. 37, p. 53–79.
- _____. 2002. Redescription, phylogenetic position, and stratigraphic significance of the Dicynodont genus *Odontocyclops* (Synapsida: Anomodontia). **Journal of Paleontology**, v. 76, n. 6, p. 1047-1059.
- _____. 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). **Paleobiology**, v. 30, n. 2, p. 268-296.
- _____. 2007. New specimens of the Tanzanian dicynodont “*Cryptocynodon parringtoni* von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. 1, p. 116-131.
- _____; KURKIN, A.A. 2003. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeen biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, p. 157–212.
- _____; RUBIDGE, B.S. 2009. The Permian dicynodont *Colobodectes cluveri* (Therapsida, Anomodontia) with notes on its ontogeny and stratigraphic range in the Karoo Basin, South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 4, p. 1162-1173.
- _____; _____. 2010. A new pylaecephalidae dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone, Karoo Basin, Middle Permian of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n.5, p. 1396 – 1409.

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

_____; SIDOR, C. A.; NESBITT, S. J.; SMITH, R. M. H.; TSUJI, L. A. 2009. Taxonomic revision and new observations on the postcranial skeleton biogeography, and biostratigraphy of the dicynodont genus *Dicynodontoides*, the sênior subjective synonym of *Kingoria* (Therapsida, Anomodontia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 4, p.1174-1187.

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

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

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

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

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

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

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

BATTAIL, B.; SURKOV, M.V. Mammal-reptiles from Russia. In: BENTON, M.J.; SHISHKN, M.A.; UNWIN, D.M.; KUROCHKIN, E.N. 2003. **The age of dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge, Cambridge University, 696p.

BENTON, M. J. 2003. **When life nearly died**: the greatest mass extinction of all time. Londres: Thames & Hudson, 336p.

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

BOTHA, J.; ANGIELCZYK, K.D. 2007. An integrative approach to distinguishing the late Permian dicynodont species *Oudenodon baini* and *Tropidostoma microtrema* (Therapsida: anomodontia). **Palaeontology**, v. 50, n. 5, p. 1175-1209.

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

BROILI, F.; SCHRÖDER, J. 1936. Beobachtungen am Schädel von *Emydochamps* Broom. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. Bayerische Akademie der Wissenschaften, p. 21-44.

BROOM, R. 1900. On the structure of palate in *Dicynodon* and its allies. **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 11, n. 3.

_____ 1905. On the structure and affinities of the endothiodont reptiles. **Transactions of the South African Philosophical Society**, v. 15, p. 259-282.

_____ 1912. On some new fossil reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 1073-1082.

_____ 1915. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. 2. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 25, p. 105-164.

_____ 1921. On some new genera and species of anomodont reptiles from the Karroo beds of South Africa. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 647-674.

_____ 1923. On the structure of the skull in the carnivorous dinocephalian reptiles, **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 661-684.

_____ 1932. **The mammal-like reptiles of South Africa and the origin of mammals**. London: Whiterby, xvi, 376p.

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

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

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

CLUVER, M.A. and KING, G.M. 1983. A reassessment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts. **Annals of the South African Museum**, v. 91, p. 195–273.

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

DIAS, E. V. and BARBERENA, M. C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 73, p. 135-143.

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

DIXEY, F. 1926. Notes on the Karroo sequence northwest of Lake Nyasa. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, v. 29, p. 59-68.

DRYSDALL, A. R.; KITCHING, J. W. 1962. The Karroo succession of the Upper Luangwa Valley, northern Rhodesia. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, v. 65, p. 75-90.

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

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

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

GAFFNEY, E.S.; MCKENNA, M.C. 1979. A Late Permian captorhinid from Rhodesia. **American Museum Novitates**, n. 2688, 15p.

GAMA JR., E. 1979. A sedimentação do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Irati): um modelo morfológico. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 9, p. 1-16.

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

HAUGHTON, S.H. 1926. On Karroo vertebrates from Nyasaland. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, v. 29, p. 69-83.

_____ 1932. On a collection of Karroo vertebrates from Tanaganyika territory. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 88, p. 634–671.

_____ 1963. The Karroo system. p. 199-249. In: Haughton, S.H. **The stratigraphic history of Africa south of the Sahara**. Londres: Oliver & Boyd, 365p.

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

ILHA, A. L. R.; DIAS-DA-SILVA, S. 2010 Novo registro de dicinodonte (Therapsida:Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupiano da Bacia do Paraná) no estado do Rio Grande do Sul. In: LIPARAINI, A.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; PINHEIRO, F. L. (eds). **Livro Digital de Resumos da PALEO RS 2010**, p.33.

_____; _____; SOARES, M. B. 2011 A new record of a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of the Rio Grande do Sul state (Rio do Rasto Formation), southern Brazil. In: VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, **Abstracts**, 1CD.

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

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

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

KAMMERER, C.F.; ANGIELCZYK, K.D. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. **Zootaxa**, n. 2018, p.1-24.

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

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

KERMACK, D.M. 1970. True serial-sectioning of fossil material. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 2, p. 47-53.

KING, G. M. 1990. **The dicynodonts: a study in palaeobiology**. London: Chapman and Hall, 233p.

_____ 1992. The palaeobiogeography of Permian anomodonts. **Terra Nova**, v. 4, p.633-640.

_____; JENKINS, I. 1997. The dicynodont *Lystrosaurus* from the upper Permian of Zambia: evolutionary and stratigraphical implications. **Palaeontology**, v. 40, n. 1, p. 149-156.

KROEFF, T. 2006. **Rastosuchus coronodentatus e o estado da arte sobre os anfíbios temnospôndilos da Bacia do Paraná (Brasil)**. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 56f.

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

_____ 2011. Permian Anomodonts: paleobiogeography and distribution of the group. **Palaeontological Journal**, v. 45, n. 4, p. 432-444.

KUTTY, T.S. 1972. Permian reptilian fauna from India. **Nature**, v. 237, p. 462-463.

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

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

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

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

LAVINA, E. 1991. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná**. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2 v., 333f.

LEE, M.S.Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 120, p. 197–280.

LUCAS, S.G. 2006. Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology. p. 65-93. In: LUCAS, S.G.; CASSINIS, G.; SCHNEIDER, J.W. (eds), **Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology**, Geological Society Special Publications, 265, London: The Geological Society, 352p.

MAISCH, M. W. 2001. Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: a new skull-reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 220, n. 1, p. 127-152.

_____. 2002. A new basal Lystrosaurid dicynodont from the upper Permian of South America. **Palaeontology**, v. 45, n.2, p. 343-359.

_____; GEBAUER, E.V.I. 2005. Reappraisal of *Geikia locusticeps* (Therapsida: Dicynodontia) from the upper Permian of Tanzania. **Palaeontology**, v. 48, n. 2, p. 309-324.

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

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

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

MODESTO, S. 1996. A basal captorhinid reptile from the Fort Sill fissures, Lower Permian of Oklahoma. **Oklahoma Geology Notes**, v. 56, p. 4-14.

_____; SMITH, R.M.H. 2001. A new Late Permian captorhinid reptile: a first record from the South African Karoo. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, p. 405-409.

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

_____; RUBIDGE, B.S. and WELMAN, J. 2002. A new dicynodont therapsid from the lowermost Beaufort Group, Upper Permian of South Africa. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 39, p. 1755–1765.

_____; _____.; VISSER, I.; WELMAN, J. 2003a. A new basal Dicynodont from the Upper Permian of South Africa. **Palaeontology**, v. 46, n. 1, p. 211-223.

_____; _____.; WELMAN, J. 2003b. Erratum: a replacement name for *Lanthanocephalus* Modesto, Rubidge, and Welman 2002, not *Lanthanocephalus* Willams and Starmer 2000. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 39, n.12, p. 1755-1765.

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

OWEN, R. 1845. Report on the Reptilian Fossils of South Africa. Part I. Description of certain fossil crania, discovered by A. G. Bain, Esq., in sandstone rocks at the southeastern extremity of Africa, referable to different species of an extinct genus of Reptilia (*Dicynodon*), and indicative of a new Tribe or Sub-order of Sauria. **Transactions of the Geological Society of London**, 2nd Series, v. 7, p. 59–84.

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

_____ 1879. On the endothiodont Reptilia, with evidence of the species *Endothiodon uniseriis*. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v.35, p. 557-564.

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

RAY, S. 2000. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram Formation, India. **Palaeontology**, v. 43, p. 375-404.

_____. 2001. Small Permian dicynodonts from India. **Paleontological Research**, v. 5, p. 177-191.

_____. 2006. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of Dicynodonts (Synapsida, Therapsida). **Palaeontology**, v. 49, n. 6, p. 1263-1286.

_____; CHINSAMY, A. 2003. Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. **Palaeontology**, v. 46, n. 1, p. 151-183.

_____; BANDYOPADHYAY, S.; BHAWAL, D. 2009. Growth patterns as deduced from bone microstructure of some selected neotherapsids with special emphasis on dicynodonts: phylogenetic implications. **Palaeoworld**, v. 18, p. 53-66.

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

ROHN, R. 1994. **Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná**. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2v, 251f.

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

_____; ASSINE, M.L.; MEGLHIORATTI, T. 2005. A new insight on the Late Permian environmental changes in the Paraná Basin, south Brazil. In: **Abstracts Gondwana 12**, 316.

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

_____. 1995b. Did Mammals Originate in Africa? **Sidney Haughton Memorial Lecture**, 4, p. 4-5.

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

_____; KING, G.M.; HANCOX, P.J. 1994. The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the upper Permian of South Africa. **Palaeontology**, v. 37, n. 2, p. 397-408.

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

SCHNEIDER, R.L.; MUHLMANN, H.; TOMMASI, R.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F.; NOGUEIRA, A.A. 1974. In: **Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia**, v. 1, p. 41-65.

SCHWANKE, C. 1998. **Estabelecimento de rotas de dispersão mediante o estudo da herbivoria em dicinodontes**. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2v., 256f.

SEELEY, H.G. 1892. Further evidence of *Endothiodon bathystoma* (Owen) from Oude Kloof in the Nieuwveldt Mountains, Cape Colony. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 48, p. 476-480.

_____ 1894. Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil Reptilia. Part IX., Section 1. On the Therosuchia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences**, v. 185, p. 987-1018.

SIDOR, C. A.; SMITH, R.M.H. 2007. A second burnetiamorph therapsid from the Permian Teekloof Formation of South Africa and its associated fauna. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 420-430.

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

SIGNORELLI, R. A. 2005. **Implicações paleobiogeográficas da descoberta de um labirintodonte**. Monografia de conclusão de curso em Bacharelado em Ciências Biológicas, Fundação Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, 43p.

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

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

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

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

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

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

_____. 2005. **Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida): morfologia, filogenia e paleobiologia**. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 291p.

_____; MAISCH, M.W.; SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n. 3, p. 221-228.

WATSON, D. M. S. 1948. *Dicynodon* and its allies. **Proceedings of the Zoological Society**, v. 118, n. 3, p. 823-877.

PARTE II

A segunda parte desta dissertação consiste no artigo intitulado **On the presence of the Late Permian dicynodont Endothiodon in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation**, submetido para avaliação à revista *Palaeontology*, em 04 de janeiro de 2012.



Alessandra Boos <aleboos@gmail.com>

Palaeontology - Manuscript ID PALA-01-12-3259-OA

1 mensagem

svends@snm.ku.dk <svends@snm.ku.dk>

4 de janeiro de 2012 20:12

Para: aleboos@gmail.com

Cc: aleboos@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br, cvega@ufpr.br, aumond@furb.br

04-Jan-2012

Dear Mrs. Boos:

Your manuscript entitled "On the presence of the Late Permian dicynodont Endothiodon in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation" has been successfully submitted online and will now be considered for publication in Palaeontology.

Your manuscript ID is PALA-01-12-3259-OA.

Please mention the manuscript ID in all future correspondence or when contacting the editorial office (Prof. Svend Stouge). If there are any changes to your street or e-mail addresses, please log in to Manuscript Central at <http://mc.manuscriptcentral.com/pala> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <http://mc.manuscriptcentral.com/pala>.

Thank you for submitting your manuscript to Palaeontology.

Yours sincerely,
Palaeontology Editorial Office



**On the presence of the Late Permian dicynodont
Endothiodon in Brazil and the age of the Rio do Rasto
Formation**

Journal:	<i>Palaeontology</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Boos, Alessandra; Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Instituto de Geociências, Dept. de Paleontologia e Estratigrafia Schultz, Cesar; Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Dept. de Paleontologia e Estratigrafia Vega, Cristina; Universidade Federal do Paraná - UFPR, Dept. Geologia Aumond, Juarês; Fundação Universidade Regional de Blumenau - FURB, Dept. Ciências Naturais
Key words:	Dicynodontia, Late Permian, biostratigraphy, Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil

SCHOLARONE™
Manuscripts

1
2
3
4 **On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age**
5 **of the Rio do Rasto Formation**
6
7
8
9

10
11 **Abstract:** The only Brazilian specimen preliminarily assigned to the genus
12 *Endothiodon* is described in detail here. Although badly weathered, this dicynodont
13 material displays some characteristics that allows to identify it at a generic level, such as
14 the pineal foramen situated on a boss, the bulbous swellings of the dentaries, a boss
15 situated on the ventral margin of the jugal, the extensive number of lower teeth and the
16 upturned pointed beak of the lower jaw. However, a specific taxonomic assignment to
17 the specimen was not established since there are not enough characters for it. As this
18 taxon is of great value for Permian biostratigraphy, a brief account of all the
19 occurrences of the genus worldwide is given. Also, the biostratigraphic correlations
20 proposed to the Rio do Rasto formation faunas are summarized and the affinities with
21 the Beaufort Group tetrapods of South Africa evidenced. Still, the Rio do Rasto faunas
22 are poor when compared with other faunas of the Upper Permian, probably due to
23 collecting artifacts. Further studies are required to point a more precise correlation of
24 this unit with other deposits around the world, especially with South Africa and Eastern
25 Europe.
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46

47 **Key words:** Dicynodontia, *Endothiodon*, Biostratigraphy, Late Permian, Rio do Rasto
48 Formation, Paraná Basin, Brazil.
49
50
51
52

53 **Introduction**
54
55
56
57
58

59 Dicynodonts were therapsid synapsids that flourished worldwide between the
60 Late Permian and the Late Triassic, being the dominant herbivores of the terrestrial

1
2
3
4 ecosystems during the Late Permian (Rubidge and Sidor 2001). The success of the
5
6 group seems to be related to the highly modified masticatory apparatus that allowed a
7
8 propalinal movement of the lower jaws (King 1990).
9
10

11 In Brazil, dicynodont material was collected until now only in the southern part
12
13 of Paraná basin (Fig.1). Permian findings came from the Rio do Rasto Formation
14
15 (Upper Permian) of Paraná and Rio Grande do Sul states, while Triassic taxa were
16
17 collected at Santa Maria 1 and 2 Sequences (Middle/Upper Triassic) of Rio Grande do
18
19 Sul (Barberena and Araújo 1975; Zeffass *et al.* 2003; Vega-Dias *et al.* 2004a; Vega-
20
21 Dias *et al.* 2005; Dias-da-Silva 2012).
22
23
24

25
26 Three localities of the Rio do Rasto Formation bear continental tetrapod faunas
27
28 (Fig.1). One of them, in Paraná state (Serra do Cadeado), comprises the dicynodont here
29
30 described and two temnospondyl amphibians, (Barberena *et al.* 1980; Barberena 1998;
31
32 Barberena and Dias 1998). The two others are placed in Rio Grande do Sul State:
33
34 Aceguá, which comprises a temnospondyl amphibian and a pareiasaurid (Araújo 1985;
35
36 Dias and Barberena 2001; Cisneros *et al.* 2005) and Posto Queimado, which includes a
37
38 basal anomodont, dinocephalians, temnospondyl amphibians, an undescribed
39
40 dicynodont and a pareiasaurid (Langer 2000; Malabarba *et al.* 2003; Cisneros *et al.*
41
42 2005; Dias-da-Silva 2012). Because of the similarity of fauna in these three localities
43
44 with other Permian faunas around the world, it was suggested the correlation of Rio do
45
46 Rasto Formation faunas with some of the Assemblage Zones (AZ) of the Beaufort
47
48 Group of Karoo Basin (South Africa) and some of the Eastern Europe Assemblages
49
50 (Barberena *et al.* 1985a,b; Cisneros *et al.* 2005; Langer *et al.* 2009; Dias-da-Silva
51
52 2012). Nevertheless, an accurate temporal correlation among the three Brazilian
53
54 localities is not definitive.
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5 The material studied herein comes from an outcrop of Serra do Cadeado and
6
7 represents the first record of a Permian dicynodont for South America (Barberena and
8
9 Araújo 1975). The specimen comprises a highly compressed skull lacking the occiput
10
11 region, with the associated lower jaws. This material was first reported by Barberena
12
13 and Araújo (1975), who assigned it preliminary to *Endothiodon* Owen, 1876, known to
14
15 southeastern Africa and India (Ray 2000; Rubidge 2005). However, the presence of the
16
17 taxon in Brazil was subject of discussion (Langer *et al.* 2009) since the authors did not
18
19 provide a detailed description of the specimen. A more complete study of this material
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Institutional abbreviations. – AMNH, American Museum of Natural History, New
York, USA; BMNH, Natural History Museum, London, UK; FURB, Fundação
Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Brazil.

Geological Setting

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin which extends over parts of
Brazil, Argentina, Paraguay and Uruguay. In the Brazilian territory it bears deposits
from Ordovician to Cretaceous age. The sequence corresponding to Permian comprises
the top of the Itararé Group, Guatá Group and Passa Dois Group (Fig. 2). In the upper
portion of the latter outcrops the rocks of the Rio do Rasto Formation, a Mid-Late
Permian sequence of Guadalupian and Lopingian age (Holz *et al.* 2010). The formation
is divided into two members, from base to top: Serrinha and Morro Pelado.

Serrinha Member is characterized by mudstones, siltstones and fine sandstones
that present coarser grains at the base and finer upwards (Rohn 2007; Holz *et al.* 2010).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
Common fossil remains of Serrinha are glossopterids, pectopterids and sphenophytes (Holz *et al.* 2010). Morro Pelado Member is formed mainly of fine to medium grained sandstones, commonly with stratification, and red pelitic intercalations containing conchostraceans, bivalves, fish scales and plant remains (Barberena *et al.* 1980; Rohn 2007; Holz *et al.* 2010). In fact, conchostraceans are the most profuse fossils of the Rio do Rasto Formation, in agreement with the Mid-Late Permian age assigned for this formation and suggesting fresh-water conditions for the depositional environment (Holz *et al.* 2010). For a review of the main interpretations of the depositional environment of the Rio do Rasto Formation, see Schneider *et al.* (1974), Gama Jr. (1979), Lavina (1991), Rohn (1994) and Rohn *et al.* (2005).

28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
Serra do Cadeado (“Cadeado Hills” in Portuguese) is a locality of the Rio do Rasto Formation situated in the municipality of Ortigueira, in the central-north of Paraná state. The escarpment relief of the region results from the erosion of the sedimentary/volcanic package deposited in the Paraná Basin, covering a span of time from the Permian to the Cretaceous (Riccomini *et al.* 1984). However, fossil occurrences are restricted to the Permian deposits of the area (Barberena *et al.* 1980; Langer *et al.* 2009).

45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
The exact location of the collecting site of the material is suggested by Barberena *et al.* (1980) as standing 60 meters below the contact of the Rio do Rasto and Pirambóia Formation, close to the south access to tunnel 22 of the railway Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP) According to the same work, the specimen here discussed, as well as *Australerpeton* remains, were recovered only from the Morro Pelado Member, while the best specimens of a short-snouted amphibian were reported since the transition zone between Serrinha and Morro Pelado members until the top of

1
2
3
4 this last one. Other fragmentary materials probably belonging to the same short-snouted
5
6 amphibian were found in other levels of Serrinha Member as well.
7
8
9

10 11 **Systematic Paleontology**

12
13
14 Synapsida Osborn, 1903

15
16 Therapsida Broom, 1905

17
18 Anomodontia Owen, 1859

19
20 Dicynodontia Owen, 1859

21
22
23 *Endothiodon* Owen, 1876
24
25
26
27

28 *Type species: Endothiodon bathystoma* Owen, 1876 from the Beaufort Group, South
29
30 Africa.
31
32
33

34
35 *Holotype:* BMNH R1646, anterior portion of a skull and its corresponding part of the
36
37 mandible.
38
39
40
41

42 *Material:* PV0226P, partial skull with associated lower jaws. Barberena and Araújo
43
44 (1975) did not provide the number of the material or indicated the institution where it
45
46 was housed. The number we provide here is shown on the surface of the specimen.
47
48 Currently, PV0226P is housed at Fundação Universidade Regional de Blumenau
49
50 (FURB), in the collection of the Laboratório de Geociências.
51
52
53
54
55

56 *Diagnosis of the genus* – Cox (1964), Cluver and King (1983) and Ray (2000) provided
57
58 diagnoses for *Endothiodon* (see Additional Supporting Information for a complete list
59
60

1
2
3
4 of the features proposed by these authors). We summarize here the most common
5
6 aspects pointed by these three works.
7
8

9 Dicynodonts with a narrow intertemporal bar, enlarged around region of pineal
10 foramen. Pineal foramen bordered anteriorly by preparietal bone, and surrounded by a
11 pineal boss formed by preparietal and parietal bones. Marked posteroventrally directed
12 boss at junction of zygomatic arch and postorbital and suborbital arches, formed by
13 maxilla and jugal. Squamosal not meeting maxilla. In anterior view, a deep median
14 notch in front margin of the palate. In ventral view, whole premaxillary secondary
15 palate deeply vaulted. The upper tooth row is placed far posteriorly and internally, with a
16 horn-covered groove lateral to it. Anterior two teeth borne on premaxilla. Anterior
17 portion of the lower jaw toothless, prolonged into upward-curved and pointed beak
18 fitting into vaulted palate. Prominent bulbous swelling on the anterolateral sides of the
19 dentary. No dentary tables or lateral dentary shelf. Teeth on the mid-dorsal surface of
20 the dentary. Lower jaw teeth arranged in replacement waves.
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

40 *Diagnoses of the species* – Diagnosis at specific level in *Endothiodon* is problematic
41 since the characters used are basically the size range and the robustness of the dentary
42 symphysis. Thus, *E. uniseries* is a medium-sized *Endothiodon*, whose skull length
43 ranges between 260 and 345mm and the dentary symphysis is slender. *E. bathystoma*
44 skull length is between 380 and 400mm and the dentary symphysis is robust. *E. whaitsi*
45 represents the largest form, whose skull length is at least 500mm and the dentary
46 symphysis robust. *E. mahalanobisi* seems to be the only species confidently
47 distinguished, since it represents a small form with skull length ranging between 160
48 and 172mm, slender dentary symphysis, one broad and longitudinal ridge on the snout,
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4 pineal foramen situated on a low boss and absence of a swelling in the prefrontal bone
5
6
7 (Cox 1964; Ray 2000).
8
9

10 11 **Description**

12
13 *Skull.* – As preserved, the total length of PV0226P skull is 250 mm (Fig. 3A, B). This
14
15 measurement is incomplete, since the occipital region and most of the tip of the snout
16
17 are absent. Most part of the squamosal bones and the parietal crest, except for the pineal
18
19 foramen region, are missing as well. The preserved structures of the left side of the
20
21 skull, as well as the nasal, frontal and postorbital bones of the right side are all at the
22
23 same level of the skull roof, due to the compression suffered by the specimen. They
24
25 correspond to the portion of the skull that was figured in Barberena and Araújo (1975)
26
27 (Fig.3C). Despite the compression and deformation of the specimen, some features are
28
29 easily recognized: the prominent boss bearing the pineal foramen, part of the large
30
31 temporal fenestra, the orbit, the nostril with the septomaxilla enclosed and the boss
32
33 formed by the maxilla and the jugal. All these structures were figured in the work of
34
35 Barberena and Araújo (1975), but the other side of the specimen was not figured and
36
37 neither described. In that side (Fig. 4), it was possible to identify part of the right
38
39 squamosal contacting the jugal, fragments of the probably maxilla and nasal, the
40
41 swollen prefrontal and the lachrymal. The palatal region might be not preserved or is
42
43 hidden between the two sides of the skull. The post-dentary bones of the mandibles are
44
45 attached to the right side of the skull (Fig. 4) and block the access to the structures
46
47 beneath them.
48
49
50
51
52
53
54
55

56
57 In contrast to what Barberena and Araújo (1975) stated about the general good
58
59 quality of the sutures in the specimen, we have observed many cracks, crushed surfaces
60
and layers of oxide on the bone that we were unable to confirm some of the sutures

1
2
3
4
5 figured in their work. Thus, we also relied on the comparison between the AMNH
6
7 specimens and other descriptions of specimens of the taxon (Broili and Schröder 1936;
8
9 Cox 1964; Ray 2000) to provide additional information concerning sutures. We are
10
11 going to describe in more detail the portion of the skull figured in Barberena and Araújo
12
13 (1975), as well as the lower jaws, including the post-dentary bones.

16
17 The pre-orbital region of the skull bears several foramina and rugosities,
18
19 indicating that a keratinized cover was present when the animal was alive. The
20
21 premaxilla is the most anterior bone of the specimen, but only a small portion in front of
22
23 the nostrils was preserved. The nostril is elliptical and surrounded by the swollen areas
24
25 of the nasal and the maxilla. The septomaxilla is subrounded and enclosed in the nasal
26
27 cavity, forming its posterior margin. Each of the nasals bears anteriorly a groove that
28
29 turns into a depressed area, bordered by thick walls. They probably correspond to the
30
31 longitudinal ridges observed in AMNH 5565, AMNH 5572, AMNH 5612 and AMNH
32
33 5614. The contact between the nasals is not clear and most of it includes a deep crack
34
35 between the two bones.
36
37
38

39
40 The maxilla extends anteriorly from the border of the premaxilla and external
41
42 naris, and posteriorly until the boss of the jugal. In fact, it contributes to the anterior
43
44 margin of the boss, although a suture is not clear there. The surface of the maxilla is rich
45
46 in small foramina but the bone is cracked in several sites. Both maxillae are badly
47
48 weathered and elements like teeth and secondary palate seem absent. Against the left
49
50 maxilla is crushed the dorsal surface of the rami of the dentary in such a way that a
51
52 piece of the medial swelling of the right ramus is attached to the maxilla and a few
53
54 pieces of teeth remain there (Fig. 3B lower jaw teeth). These teeth seem not to belong to
55
56 the maxilla itself because they are similar in size to those of the lower jaw and it is
57
58 known from past works (Cox 1964; Latimer *et al.* 1995; Ray 2000) and personal
59
60

1
2
3
4 observation (A. Boos) of more complete specimens, that the upper teeth of *Endothiodon*
5
6 are larger than the ones of the lower jaw. The presence of the upper ends of dentary
7
8 teeth in the maxilla was also reported by Cox (1964) in two other specimens and may
9
10 indicate a recurrent feature in the preservation of *Endothiodon* specimens.
11
12

13
14 The lachrymal is located between the prefrontal and the jugal. Anteriorly it is
15
16 bordered by the maxilla. The lachrymal bears a large foramen. The surface contacting
17
18 the orbit is curved and slightly concave. The anterolateral surface is slightly convex and
19
20 contacts the prefrontal. The suture between these two bones is interdigitated. The
21
22 prefrontal is a swollen element that is located posterolateral to the nasal. A swollen
23
24 prefrontal was also observed in AMNH 5565, AMNH 5572, AMNH 5612 and AMNH
25
26 5614.
27
28
29

30
31 The frontals are shorter than the nasals in length. The frontonasal suture is not
32
33 easy to determine, but the U-shaped structure observed in this area by Barberena and
34
35 Araújo (1975) and other authors (Broili and Schröder 1936; Cox 1964) could be
36
37 confirmed. The suture between the frontals might have met anteriorly the suture
38
39 between the nasals and extended posteriorly almost reaching the pineal boss. In the
40
41 present observation, it was not possible to confirm the real extension of the frontal
42
43 bones suture, but we assume it should be similar to what is observed in the figures of
44
45 Broili and Schröder (1936), Cox (1964), Barberena and Araújo (1975) and Ray (2000).
46
47 In front of the region of the contact with the preparietal there is a protuberance, against
48
49 Ray (2000) who mentions that this region of the skull roof is slightly concave medially.
50
51 Due to the lower quality of preservation of our specimen comparing to those of Ray
52
53 (2000) and some of Cox (1964), we inferred that this feature was acquired some time
54
55 during the fossil diagenesis.
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5 The postorbital displays rugosities on the surface that borders the orbit. Such
6
7 characteristic is observed in other dicynodonts, as Triassic forms like *Jachaleria* (Vega-
8
9 Dias and Schultz 2004). The left postorbital seems not to have swollen areas like those
10
11 observed in AMNH 5565, AMNH 5612 and AMNH5614. But part of the right
12
13 postorbital was preserved and matches the swollen aspect of the AMNH material. The
14
15 interorbital region was estimated in 140 mm. The left orbit is 70 mm along its long axis.
16
17

18
19 The preparietal in its dorsal surface is relatively flat with the skull roof, except
20
21 for a small depression just in front of the pineal boss. The pineal boss is high and very
22
23 similar in shape to the pineal boss of AMNH 5612, with a posterior end much narrower
24
25 than the rest of the boss. The pineal foramen is lying on the anterior half of the boss and
26
27 is slightly triangular.
28
29

30
31 The jugal is recognized by its V-shaped contact with the squamosal and bears a
32
33 prominent boss. Barberena and Araújo (1975) did not mention it, although this structure
34
35 is regarded as one of the diagnostic features of the taxon. Its contact with the maxilla is
36
37 uncertain in this specimen.
38
39

40
41 The squamosal is poorly preserved. Little remains of this bone except the
42
43 anterior end contacting the jugal, but not reaching the maxilla. The anterior end is
44
45 arrow-shaped and fits into the V-shaped contact of the jugal, as mentioned above.
46
47

48
49 *Lower jaw.* – The lower jaw is laterally compressed, broken at the posterior end of the
50
51 left dentary ramus and broken at the region posterior to the bulbous swelling of the right
52
53 dentary ramus (Fig.4-5). Anteriorly, the two dentaries are fused across the midline,
54
55 curved upwards and toothless. Laterally, the two rami of the dentary are united in such a
56
57 way that half of the right ramus is covering the internal side of the left ramus (Fig.4). In
58
59 dorsal view (Fig. 6), the dentary rami exhibit several teeth, being the teeth from the
60

1
2
3
4 right ramus projected above the lines of teeth of the left ramus (see Fig.5). Along the
5
6 external margin of the rows of teeth, there is a dentary sulcus on each side bounded by
7
8 oblique walls. There are many foramina on the walls of the sulcus. In both sides of the
9
10 rami there are no signs of a dentary shelf. Until recently, it was believed that
11
12 *Endothiodon* lacked a dentary table. However, Angielczyk and Kurkin (2003) observed
13
14 in several specimens a flattened area with a weakly depressed centre in the region
15
16 anterior to the dentary sulcus and interpreted it as a homologue of a dentary table. A
17
18 similar feature is found in the specimen here described (Fig. 6 dentary table). In ventral
19
20 view, a swollen region, anterior to the mandibular fenestra, is observed on each ramus,
21
22 but more pronounced in the right ramus (Fig. 4 swelling). The splenial is attached to the
23
24 anteroventral margin of the right dentary ramus, since the right ramus displacement
25
26 turned the splenial upwards and to the right.
27
28
29
30
31
32

33 The anteriormost portion of the left ramus in internal view is obstructed by the
34
35 right ramus. The visible portion of the internal surface bears 4-5 taller than wider teeth
36
37 (Fig.4 teeth), while the external surface displays at least 16 of these teeth (Fig.5). When
38
39 the crown is preserved, it is pear-shaped in section. The mandibular fenestra is not
40
41 preserved in this side, but there is an area just in front of the broken posterior end of this
42
43 ramus, which shows a depression. A close look to this area reveals that the bony wall is
44
45 thinner there. Still in lateral view, the angular and articular bones are visible, attached to
46
47 the anterior end of the right squamosal (Fig. 3A,B). The most posterior portion of the
48
49 left angular is present, but the reflected lamina is probably missing, since the right
50
51 angular bears one. The dorsal surface of the articular is widened transversely. Its lateral
52
53 condyle is partially preserved, but the region where a retro-articular process would be
54
55 found is eroded. In internal view, the medial condyle is poorly preserved, but the
56
57
58
59
60

1
2
3
4 prearticular with its typical rod shape is clearly identified and attached to the medial
5
6 surface of the articular.
7
8

9 In external view, the right dentary ramus extends until it meets the mandibular
10 fenestra (Fig.4). The fenestra is elongated. It is 80 mm long when reaching its maximum
11 extension. The angular forms the largest portion of the ventral border of the lower jaw
12 and bears a reflected lamina nearly complete. The pointed contact of the angular
13 between the dentary on the lateral side and the splenial on the medial side is partially
14 preserved. The reflected lamina of the angular borders ventrally and posteriorly the
15 mandibular fenestra. Surangular is present and borders part of the mandibular fenestra
16 dorsally. The articular is the posteriormost element of the jaw ramus and contacts the
17 angular anteroventrally and the surangular anterodorsally. Part of the lateral condyle
18 bearing the retro-articular process is present, however, this structure is poorly preserved.
19 A comprehensive internal view of this ramus is not available due to the attachment of
20 the lower jaws to the skull. The only visible internal structure is that bearing the dentary
21 teeth, which is projected above the left ramus (Fig.5).
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41

42 *Dentition.* – The teeth are confined to the mid-dorsal surface of the dentary. They are
43 arranged in an irregular number of rows, most probably organized as replacement
44 waves, as suggested by Latimer *et al.* (1995). In occlusal view, the top of the teeth are
45 highly polished. Around 20 teeth are visible on the left ramus and 17 on the right ramus.
46 There are no empty sockets. The average width of a tooth is 5mm. In the anterior region
47 of the dorsal surface of the right articular, there is an isolated tooth and maybe more
48 fragments of teeth, surrounded by fragmentary bones and oxide (Fig.4 isolated tooth).
49 They are not connected to any bone possible to be recognizable. The one tooth seems to
50 be wider than the teeth found in the lower jaw. It could have belonged to the upper jaw.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Discussion

The genus *Endothiodon* (from the Greek: “tooth within”) was first described by Richard Owen in 1876 based on the anterior part of a snout and its corresponding part of the dentary rami. It probably received this name because of the internal position of both upper and lower teeth in contrast to other “reptiles” that had marginal teeth. Since that time, several and more complete specimens have been collected specially in localities of the Beaufort Group in South Africa, but findings were also made in Late Permian outcrops from Malawi, Mozambique, Tanzania, Zimbabwe and Zambia (Jacobs *et al.* 2005; Antunes 1975; Haughton 1932; Bond 1973; Drysdall and Kitching, 1962). The taxonomy concerning *Endothiodon* was confusing for many years because of the split of a single genus into several new ones based on ambiguous morphologic features (e.g. degree of flattening of the snout, number of rows of upper teeth) that further showed to be artifacts of preservation. This scenario persisted until the revision of Cox (1964), who defined the only valid genus as *Endothiodon* and three species: *E. bathystoma*, *E. uniseriis* and *E. whaitsi*. Nearly a decade ago, a new species was added to the list, *E. mahalanobisi*, a small form from India (Ray 2000).

The specimen from Brazil displays partially or completely the following diagnostic features of the genus *Endothiodon* (see Additional Online Information for a complete list of characters) : (1) skull length ranging between 160 and 570mm: although incomplete, its minimum skull length is 250mm; (2) longitudinal ridge(s) on the snout: despite the deformation of the specimen, the areas corresponding to the nasal-frontal ridges could be distinguished on the left side of the skull and partially on the right side of it; (3) wide interorbital region; (4) no postfrontal bone; (5) pineal foramen situated on a boss; (6) pineal foramen bordered anteriorly by preparietal bone, and surrounded by

1
2
3
4 large pineal boss formed by preparietal and parietal bones: the parietal region is broken
5
6 in the study material, but the portion bearing the pineal boss with its foramen is well
7
8 preserved and contacts the preparietal bone; (7) postorbital bones extending posteriorly
9
10 along sides of intertemporal bar: the bar is incomplete, but the postorbitals as preserved
11
12 extend along sides of the preparietal and pineal boss; (8) marked posteroventrally
13
14 directed boss at junction of zygomatic arch and postorbital and suborbital arches,
15
16 formed by maxilla and jugal; (9) squamosal not meeting maxilla: in dicynodonts that the
17
18 squamosal meets the maxilla (*Diictodon*, *Emydops*, *Pristerodon*, among others) the
19
20 contact occurs between the posterior end of the maxilla and the anterior end of the
21
22 squamosal. Although the squamosal of our specimen is not entirely preserved, its
23
24 anterior end is present and contacts the jugal; (10) anterior portion of the lower jaw
25
26 toothless, prolonged into upward-curved and pointed beak fitting into vaulted palate: we
27
28 could not observe the palate, but the other features concerning the lower jaws are
29
30 present; (11) slender or robust dentary symphysis; (12) prominent bulbous swelling on
31
32 the anterolateral sides of the dentary: more distinctive on the right side of our specimen;
33
34 (13) no dentary tables or lateral dentary shelf: dentary shelves were absent but we
35
36 observed a distinct area anterior to the dentary sulcus in the right ramus which probably
37
38 corresponds to a dentary table; (14) teeth on the mid-dorsal surface of the dentary; (15)
39
40 deep longitudinal groove occurring lateral to the tooth row; (16) lower jaw teeth
41
42 arranged in replacement waves; (17) large reflected lamina on angular bone, well
43
44 developed retro-articular process: only the left ramus bears the angular with the
45
46 reflected lamina. In both rami, the retro-articular process area seems to be broken.
47
48 Comparing the AMNH specimens and the material figured in Ray (2000) it seems that
49
50 *E. mahalanobisi* is the *Endothiodon* species with the best preserved and developed
51
52 retro-articular.
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5 Unfortunately the palatal region of the skull seems not to be preserved and
6
7 therefore none of the features concerning this area could be observed. However, the
8
9 lower jaws are well preserved in our specimen and permitted the observation of quite
10
11 distinctive features of *Endothiodon* as the teeth in the mid-dorsal swelling of the dentary
12
13 rami, the boss-like swelling of the dentaries and the upward-curved and pointed beak.
14
15

16
17 Some other features as “wide interorbital region” and “slender or robust dentary
18
19 symphysis” were also used as diagnostic to the genus, but we consider them as
20
21 problematic. The former is a subjective criterion to be used when describing a
22
23 specimen, since there is no clear definition (measurements or proportions) of what is a
24
25 wide or narrow interorbital region. We suggest the substitution of this character for
26
27 some proportion between parts of the skull. The robustness of the dentary symphysis is
28
29 also not well defined and it is likely to be influenced by ontogeny. Thus, we do not
30
31 recommend the use of this characteristic in the diagnosis, until the species problem in
32
33 *Endothiodon* is elucidated (see further comments).
34
35
36
37

38
39 Although we can confirm the generic preliminary identification of Barberena
40
41 and Araújo (1975) for this material, we still do not have enough characters to establish a
42
43 specific taxonomic assignment to the specimen. As pointed before, taxonomy at specific
44
45 level in *Endothiodon* requires improvements, since the basic distinction among the four
46
47 species is size, leading to the thought that *E. bathystoma*, *E. uniseries* and *E. whaitsi*
48
49 might represent different ontogenetic series instead of distinct taxa (Cox 1964; Antunes
50
51 1975; Ray 2000; Fröbisch 2009).
52
53

54
55 However, *E. mahalanobisi* seems to represent truly a smaller form, since
56
57 juveniles and adults were recognized in this taxon and therefore, the small size is not
58
59 merely reflecting its ontogenetic condition. Besides, the Indian species differs from the
60
remained three species because it bears only one longitudinal ridge on the snout (while

1
2
3
4 the others bear three ridges); its pineal boss is lower in comparison to the one in *E.*
5
6
7 *bathystoma*, *E. uniseries* and *E. whaitsi*; and the prefrontal bone of *E. mahalanobisi*
8
9 does not display the swollen aspect of the prefrontal of the other three species. In the
10
11 specimen herein studied, the pineal boss is as high as the one found in *E. bathystoma*, *E.*
12
13 *uniseries* and *E. whaitsi*, and the prefrontal bone is swollen. The skull is not complete in
14
15 our specimen, but its length as preserved is 250mm.
16
17

18
19 Because of the characteristics of the prefrontal and the pineal boss of the
20
21 Brazilian material, as well as its size, we consider it more related to *E. bathystoma*, *E.*
22
23 *uniseries* and *E. whaitsi* than to *E. mahalanobisi*.
24
25
26
27

28 **Correlation among *Endothiodon*-bearing deposits**

29
30
31
32

33 The presence of *Endothiodon* in the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto
34
35 Formation of Brazil allows correlation not only with the Beaufort Group from South
36
37 Africa, but also with deposits from India, Malawi, Mozambique, Tanzania, Zambia and
38
39 Zimbabwe (Fig. 7). The ages of these layers are tentatively assigned based on their
40
41 fossil vertebrate content, since an absolute age is not available for them.
42
43

44
45 In South Africa, *Endothiodon* occurrences are recorded from the top of the
46
47 *Pristerognathus* AZ, *Tropidostoma* AZ and the lower portion of the *Cistecephalus* AZ
48
49 of Beaufort Group (Rubidge 1995), but a ghost range is traced back to the
50
51 *Tapinocephalus* AZ by some authors (Angielczyk 2001; Modesto *et al.* 2002;
52
53 Angielczyk and Kurkin 2003; Fröbisch 2007).
54
55

56
57 According to the fossil amniotes recovered from the Morro Pelado Member of
58
59 Rio do Rasto Formation, the oldest age assigned to this unit is that equivalent to the
60
Tapinocephalus AZ (Capitanian), due to the combined presence of dinocephalian and

1
2
3
4 pareiasaur remains in Posto Queimado locality (Rubidge 1995; Rubidge 2005; Cisneros
5
6
7 *et al.* 2005). The uppermost limit of this unit is based on the last occurrence of
8
9 *Endothiodon* in the Beaufort Group, in the *Cistecephalus* AZ (Wuchiapingian). These
10
11 ages are in agreement with Holz *et al.* (2010), who determined a Capitanian and early
12
13 Wuchiapingian age to Morro Pelado using palynomorphs, invertebrates and megaplants
14
15 data. We did not include the temnospondyl amphibians of this unit in our estimation
16
17 because their taxonomic status is problematic. A more complete discussion about
18
19 tetrapod-bearing localities of Rio do Rasto and their fossil content is given in the next
20
21 section.
22
23
24

25
26 Kundaram Formation of Pranhita-Godavari Valley in India is broadly correlated
27
28 to the *Tropidostoma* and *Cistecephalus* AZ (Ray 2001) based on its vertebrate fauna and
29
30 we adopted this interpretation, although some authors favor a *Cistecephalus* AZ
31
32 correlation (Fröbisch 2009; Lucas 2006). A list of the fossil tetrapods of the Kundaram
33
34 Formation and other *Endothiodon*-bearing deposits is given on Table 1 and 2.
35
36

37
38 Chiweta Beds of Malawi are studied since the beginning of the past century but
39
40 only recently its age and therapsid fauna were revisited (Jacobs *et al.* 2005). Although
41
42 bones can be found throughout the deposit, it was divided into two horizons: Lower
43
44 Bone Bed (B1) and Upper Bone Bed (B2) (Dixey 1926; Haughton 1926). We
45
46 considered only the Lower Bone Bed in this study since it is the locality of the
47
48 *Endothiodon* material. Jacobs *et al.* (2005) assigned a *Cistecephalus* AZ age for this
49
50 horizon based on the co-occurrence of *Endothiodon*, *Oudenodon* and *Gorgonops*.
51
52
53

54
55 Despite the poor documentation of tetrapod fossils from Mozambique, the
56
57 Member 10 of Lunho Series yields an unidentified gorgonopsian, *Endothiodon* and
58
59 other undescribed dicynodont forms (Haughton 1963; Antunes 1975). Since
60

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

Endothiodon is the only reliable Upper Permian marker of this locality at the moment, we correlated Member 10 according to the distribution of this taxon.

Outside South Africa, Tanzanian Usili Formation (also known as Kawinga Formation) bears the most diverse fauna of all *Endothiodon* localities (Table 2), comprising elements from four AZs: *Pristerognathus*, *Tropidostoma*, *Cistecephalus* and *Dicynodon* (Gay and Cruickshank 1999; Sidor *et al.* 2010) what led to the suggestion this formation preserved more than one faunal horizon (see Sidor *et al.* 2010 for a brief discussion and references). However, recent field studies in the area strongly suggest that Usili Formation bears an undivided tetrapod fauna (Sidor *et al.* 2010). Another controversy regarding this formation is the presence or not of *Endothiodon*. Haughton (1932) described *Endothiodon* and *Pachytegos* specimens from locality B32 “below Usili Mt., near Ngaka-Ruhuhu confluence” as well as amphibian, pareiasaurid, gorgonopsian and other dicynodont remains. Cox (1964) suggested that the *Endothiodon* specimens of Haughton (1932) could have been found in the underlying Ruhuhu Formation (then Ruhuhu Beds) since *Endothiodon* material was collected in this formation in 1963. Based mainly on the type of preservation of Haughton (1932) specimens and others, Sidor *et al.* (2010) concluded that it is more likely that these *Endothiodon* remains were collected in the Usili Formation. But still, the *Endothiodon* material collected in 1963 is undescribed. The only vertebrate fossils assigned confidently to Ruhuhu Formation are dinocephalian remains (Simon *et al.* 2010).

Madumabisa Mudstone outcrops are located in the Upper Luangwa Valley of Zambia and Mid-Zambezi Basin of Zimbabwe. Although they receive the same name, the faunal composition is slightly different (Table 2) as well as the biostratigraphic subdivision adopted. In Zambia, Drysdall and Kitching (1962) divided Madumabisa Mudstone Formation into three fossiliferous horizons: lower, middle and upper.

1
2
3
4
5 *Endothiodon* occurrence was only recorded in the lower horizon until now and for this
6
7 reason we figured only this part of the unit for Zambia in Fig. 7. The presence of
8
9 *Tropidostoma* alone would be a strong indication of the correlation of this horizon with
10
11 the *Tropidostoma* AZ of Beaufort Group, given that this taxon is restricted to this
12
13 assemblage zone. Additionally, the other dicynodont elements of the association share
14
15 in common part of their distribution in the *Tropidostoma* AZ. However, Fröbisch (2009)
16
17 suggested a more refined correlation of the lower fossiliferous horizon of Madumabisa
18
19 Formation of Zambia with the Beaufort Group of South Africa, since *Oudenodon* and
20
21 *Tropidostoma* co-occur strictly in the uppermost part of the *Tropidostoma* AZ. In Fig. 7
22
23
24
25
26 we represent this distribution for the deposit of Zambia.

27
28 In Zimbabwe, the age of the Madumabisa Mudstone Formation is highly
29
30 controversial, since the fossil content of this deposit includes the dicynodonts
31
32 *Endothiodon* and *Tropidostoma* besides dinocephalians (Rubidge 2005; Fröbisch
33
34 2009). We considered both *Tropidostoma* and dinocephalians occurrences in the
35
36 stratigraphic correlation chart, since no distinctions between fossil horizons were
37
38 proposed for this part of the formation.
39
40
41

42 According to Rubidge (2005) the occurrence of *Endothiodon* outside South
43
44 Africa is restricted to the Wuchiapingian. The presence of the taxon in formations which
45
46 are out this temporal range expands the duration of the genus outside Beaufort Group
47
48 and in some cases might point to a longer duration of the taxon (Usili Fm.) or an earlier
49
50 origin of it (Rio do Rasto Fm. of Brazil and Madumabisa Mudstone of Zimbabwe).
51
52 Besides, the presence of *Endothiodon* in all these localities reinforces the assumption of
53
54 a Gondwanan origination and distribution for this genus, but Battail (2000) called
55
56 attention to the fact that faunas of the age of *Endothiodon* are rare in Laurasia.
57
58
59
60

The age of the Rio do Rasto Formation faunas (Fig. 8; Table 2)

The first attempts to assign an age to the Rio do Rasto Formation faunas were made by Barberena *et al.* (1985a,b). By that time, *Pareiasaurus* (from Aceguá) and *Endothiodon* (from Serra do Cadeado), both found in South Africa too, were the most expressive findings and the fauna of Posto Queimado was not known. Serra do Cadeado Local Fauna was considered Tatarian in age and correlated to the *Cistecephalus* AZ *sensu* Kitching (1977). Aceguá Local Fauna was thought to be younger than Serra do Cadeado and a Late Tatarian age was assigned for it. Accordingly, Aceguá fauna was correlated to the levels of the *Daptocephalus* AZ (currently *Dicynodon* AZ) *sensu* Kitching (1977). In the following decade, the *Pareiasaurus* from Brazil was transferred to a new genus, *Provelosaurus* by Lee (1997).

A reassessment of the age of the Rio do Rasto faunas was carried fifteen years later by Langer (2000), who assigned a Late Tatarian age for Aceguá fauna, based on the occurrence of *Provelosaurus*, since the amphibian material related to this deposit was indeterminate by that time. The distribution of *Provelosaurus* was based on the range of the “dwarf-pareiasaurs” with whom *Provelosaurus* seems to be phylogenetically related. If the amphibian was an archegosaurid (suggested by studies in progress on that time), there would be a conflict of age because the last amphibians of this group are found in the Early Tatarian of the Russian Platform. Either the identification of the specimen was not correct or the temporal distribution of archegosaurids was a little longer than previously known. In Langer’s (2000) scheme, Aceguá was correlated with *Cistecephalus* and *Dicynodon* AZ. In the same work, Serra do Cadeado Local Fauna age (Early Late Tatarian) was based on the stratigraphic range of *Endothiodon* in Beaufort Group, since the rhinesuchoid amphibians associated were

1
2
3
4 not good markers because of their occurrence throughout the Tatarian in Beaufort
5
6
7 Group. The Posto Queimado fauna was correlated with *Eodicynodon* and
8
9 *Tapinocephalus* AZ and its age (Late Kazanian to Early Tatarian) was based on the
10
11 presence of dinocephalians, as the other fossils from this locality by that time were
12
13 fragments of fishes and amphibians.

14
15
16 Malabarba *et al.* (2003) was the first to state that Aceguá and Posto Queimado
17
18 faunas were contemporaneous due to the occurrence of *Provelosaurus* in both localities.
19
20 The authors also proposed a correlation with the *Tapinocephalus* AZ based on the
21
22 pareiasaur and dinocephalian co-occurrence.
23
24

25
26 Cisneros *et al.* (2005) called attention to the conflict between the correlation of
27
28 Malabarba *et al.* (2003) and the presence of an archegosaurid amphibian (described in
29
30 Dias and Barberena 2001). The assignment of this material to Archegosauridae seemed
31
32 not to be definitive, but it was considered the youngest record for the taxon. The authors
33
34 also remembered that *Provelosaurus* and the amphibian were not collected at the same
35
36 exposures, thus they could belong to different horizons. The authors correlated Aceguá-
37
38 Posto Queimado with *Tapinocephalus* AZ, although implying in an earlier origin of the
39
40 group of “dwarf-pareiasaurs” + *Provelosaurus* + Chelonia. Serra do Cadeado Local
41
42 Fauna was loosely correlated to the same AZ where *Endothiodon* is found in the
43
44 Beaufort Group. The two amphibians associated to the dicynodont material did not have
45
46 clear taxonomic assignments, being sometimes referred to Archegosauridae, or to
47
48 Rhinesuchidea. The first assignment was considered unlikely by Cisneros *et al.* (2005),
49
50 because the combined presence of *Endothiodon* and archegosaurids is conflicting due to
51
52 the difference of stratigraphic ranges between the two groups. When *Endothiodon*
53
54 occurs, the archegosaurids are supposed to be already extinct.
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5 Langer *et al.* (2008) agreed with Malabarba *et al.* (2003) concerning Aceguá-
6
7 Posto Queimado and kept the age of Serra do Cadeado Local Fauna according to
8
9 *Endothiodon* stratigraphic range, but they also suggested an older age for Serra do
10
11 Cadeado due to a possible relation between the amphibians of this locality and those
12
13 from the Eastern Europe. In this interpretation, *Australerpeton* would be an
14
15 archegosaurid (Platyoposaurinae), and the short-snouted form a new species of
16
17 *Konzhukovia*, a melosaurid. Both amphibians (Platyoposaurinae and *Konzhukovia*) are
18
19 found in Eastern Europe deposits correlated to the *Eodicynodon*, *Tapinocephalus* and
20
21 lowermost *Priesterognathus* AZ.
22
23
24
25

26
27 Dias-da-Silva (2012) considered Aceguá and Posto Queimado faunas non-
28
29 contemporaneous based on the presence of dinocephalians in only one of the localities
30
31 and the different temporal range of the amphibian content of these faunas in other
32
33 Permian deposits. Aceguá (and Serra do Cadeado) would bear Platyoposaurinae
34
35 amphibians whose occurrence ranges from Roadian to Mid-Wordian, while Posto
36
37 Queimado would comprise Melosaurinae amphibians, whose distribution is reported
38
39 along the whole Guadalupian. Therefore, Aceguá fauna age is considered by the author
40
41 as Late Roadian to Early Wordian, correlated to the *Eodicynodon* AZ, due to the
42
43 presence of archegosaurid amphibians and pareiasaur; Posto Queimado fauna would
44
45 correspond to the interval between the Late Wordian to Capitanian based on the
46
47 presence of Melosaurinae amphibians, anteosaurid dinocephalians and the basal
48
49 anomodont *Tiarajudens*, a form closely related to the South African *Anomocephalus*
50
51 (Cisneros *et al.* 2011). In this interpretation, Posto Queimado is correlated to the top of
52
53 *Eodicynodon* AZ and to the *Tapinocephalus* AZ. The author also attributed an older age
54
55 (and consequently a longer range) for Serra do Cadeado Local Fauna due to the
56
57
58
59
60

1
2
3
4 combined presence of basal temnospondyl amphibians (Archegosauridae) and
5
6
7 *Endothiodon*, leading to a Late Roadian to Wuchiapingian age for this fauna.
8

9
10 However, it is important to point that most of the new materials mentioned in
11
12 Dias-da-Silva (2012) are still under preliminary study and their taxonomic assignment is
13
14 strongly subject to changes, as well as the identity of the amphibians from Serra do
15
16 Cadeado. Aceguá and Posto Queimado could still be contemporaneous since their
17
18 amphibian content provides the same lowermost limit. As mentioned previously, the
19
20 taxonomy concerning the temnospondyls of Serra do Cadeado fauna is highly
21
22 problematic, since the assignment to Archegosauridae or to Rhinesuchidae changes
23
24 radically the age of this locality and its relation with other deposits around the world.
25
26 We believe that as soon as the amphibians relations are clarified in Serra do Cadeado, a
27
28 more comprehensible picture of the age of this fauna will be provided.
29
30
31
32

33 Besides, the fossil content of all Rio do Rasto Formation localities is still scarce,
34
35 so that some differences in the content of the fossil assemblages can represent collecting
36
37 artifacts. We take as an example a comparison with the fauna associated to the
38
39 *Endothiodon*-bearing deposit of Tanzania. In this deposit, there are ten different genera
40
41 of anomodonts and several gorgonopsian occurrences associated, while in Rio do Rasto
42
43 fauna there are only two anomodonts and no gorgonopsians records at the moment. Of
44
45 the eight tetrapod groups listed in Table 2, the only one not found in Tanzanian Usili
46
47 Formation is Dinocephalia; in the Rio do Rasto Formation, dinocephalians are present,
48
49 plus other three groups, which is approximately half of the diversity of tetrapod groups
50
51 recovered from the Usili Formation. Regarding the anomodont genera, Morro Pelado
52
53 Member bears a fifth of the diversity of the Usili Formation anomodont fauna.
54
55 However, apparently three (*Kawingasaurus*, *Katumbia* and *Pachytegus*) of the ten
56
57 genera are endemic in Usili Fm., as well as *Tiarajudens* is so far only reported in Brazil
58
59
60

1
2
3
4 (Sidor *et al.* 2010; Cisneros *et al.* 2011). In this condition, the diversity of anomodonts
5
6
7 in Rio do Rasto faunas would correspond to a seventh of the one found in Usili Fm.
8

9
10 Finally, we would like to remember that none of these biostratigraphic schemes
11
12 for Rio do Rasto faunas (Fig. 8 for a summary) provided data about the precise levels
13
14 (inside Rio do Rasto Formation) where the materials were collected (except Barberena
15
16 *et al.* 1985a for Serra do Cadeado and Aceguá) and for this reason any age assignment
17
18 is tentative.
19
20

21 22 23 **Conclusions** 24 25 26 27

28 The set of characters present in the specimen PV0226P corroborates the
29
30 occurrence of the genus *Endothiodon* in Brazil, but it is not enough to establish a
31
32 specific taxonomic assignment to the specimen, although it seems to be more closely
33
34 related to the three original African species. In fact, other elements found in the Rio do
35
36 Rasto faunas seem to be allied to tetrapods of the South African Beaufort Group, like
37
38 *Tiarajudens* (sister-taxon of *Anomocephalus*) and *Provelosaurus* (related to the South
39
40 African dwarf-pareiasaurs). The amphibians of Serra do Cadeado are sometimes
41
42 interpreted as Rhinesuchidae, whose greatest diversity is observed in South Africa. On
43
44 the other hand, if they are interpreted as Archegosauridae, absent in other Gondwana
45
46 deposits, a correlation with the Eastern Europe assemblages is a possibility.
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
60

56 Further collection and studies are necessary to provide a more accurate
57
58 correlation, identifying if the three tetrapod-bearing localities of the Rio do Rasto
59
60

1
2
3
4 Formation are contemporaneous and restricting the age of the Serra do Cadeado fauna
5
6 ideally to one AZ of the Beaufort Group, South Africa.
7
8
9

10 11 **Acknowledgments**

12
13 The authors thank Guilherme Becker for pictures of the specimen, Voltaire P. Neto
14
15 (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) for the interpretative drawings, Felipe
16
17 Pinheiro and Marcos Sales (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) for critically
18
19 reading the manuscript. Carl Mehling, Judy Galkin, Christian Kammerer and Jin Meng
20
21 (American Museum of Natural History) are thanked for support during the visit of A.
22
23 Boos to AMNH. This work was funded by CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento
24
25 de Pessoal de Nível Superior and an AMNH Collection Study Grant.
26
27
28
29
30
31
32

33 **References**

- 34
35
36 ANGIELCZYK, K. D. 2001. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic
37
38 congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida). *Palaeontologia*
39
40 *Africana*, **37**, 53–79.
41
42
43 ——— and KURKIN, A.A. 2003. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts
44
45 (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeian
46
47 biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**, 157–212.
48
49
50
51 ANTUNES, M. T. 1975. Sur quelques reptiles Du Karroo de Maniamba, Moçambique.
52
53 *Problèmes actuels de paléontologie-évolution des vertébrés*, 371–378.
54
55
56 ARAÚJO, D.C. 1985. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do
57
58 Rio Grande do Sul, Brasil. I-Diagnose específica. *Anais da Academia Brasileira de*
59
60 *Ciências*, **57**, 63–66.

- 1
2
3
4 BARBERENA, M.C. and ARAÚJO, D.C. 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y Deriva
5 Continental. *Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 497–
6
7 504.
8
9
10
11 ——— CORREIA, N.R. and AUMOND, J.J. 1980. Contribuição à estratigrafia e
12 bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (nordeste do Paraná, Brasil).
13
14 *Revista Brasileira de Geociências*, **10**, 268–275.
15
16
17 ——— ARAÚJO, D. C. and LAVINA, E.L. 1985a. Late Permian and Triassic tetrapods of
18 southern Brazil. *National Geographic Research/Winter 1985* 5–20.
19
20
21 ——— ——— ——— and Azevedo, S. K. 1985b. O estado atual do conhecimento sobre os
22 tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: D.A. Campos, C.S. Ferreira,
23 I.M. Brito and C.F. Viana (eds), *Coletânea de trabalhos paleontológicos DNPM (série*
24 *Geologia)*, **27**, 21–28.
25
26
27
28
29
30
31
32
33 BARBERENA, M. C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian
34 rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **70**,
35
36 125–137.
37
38
39 ——— and DIAS, E. V. 1998. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in
40 the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia*
41 *Brasileira de Ciências*, **70**, 465–468.
42
43
44
45
46
47 BATTAIL, B. 2000. A comparison of Late Permian Gondwanan and Laurasian amniote
48
49 faunas. *Journal of African Earth Sciences*, **31**, 165–174.
50
51
52 BOTHA, J., ABDALA, F. and SMITH, R. 2007. The oldest cynodont: new clues on the
53 origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean*
54 *Society*, **149**, 477–492.
55
56
57
58
59 BROOM, R. 1905. On the use of the term Anomodontia. *Albany Museum Records*, **1**, 266–
60 269.

- 1
2
3
4 CISNEROS, J. C., ABDALA, F. and MALABARBA, M. C. 2005. Pareiasaurids from the
5
6 Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian
7
8 faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**, 13–24.
9
10
11 ----- RUBIDGE, B.S., DENTZIEN-DIAS, P.C. and BUENO, A.O. 2011. Dental
12
13 occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of
14
15 Brazil. *Science*, **331**, 1603–1605.
16
17
18 CLUVER, M.A. and KING, G.M. 1983. A reassessment of the relationships of Permian
19
20 Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts. *Annals of*
21
22 *the South African Museum*, **91**, 195–273.
23
24
25
26 COX, C.B. 1964. On the palate, dentition and classification of the fossil reptile Endothiodon
27
28 and related genera. *American Museum Novitates*, **2171**, 1–25.
29
30
31 DIAS, E. V. and BARBERENA, M. C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do
32
33 Rasto Formation , Upper Permian of southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de*
34
35 *Ciências*, **73**, 135–143.
36
37
38 DIAS-DA-SILVA, S. 2012. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto
39
40 Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. *Lethaia*, **45**, 109–120.
41
42
43 DIXEY, F. 1926. Notes on the Karroo sequence northwest of Lake Nyasa. *Transactions of*
44
45 *the Geological Society of South Africa*, **29**, 59–68.
46
47
48 DRYSDALL, A. R. and KITCHING, J. W. 1962. The Karroo succession of the Upper
49
50 Luangwa Valley, northern Rhodesia. *Transactions of the Geological Society of South*
51
52 *Africa*, **65**, 75–90.
53
54
55 FRÖBISCH, J. 2007. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida,
56
57 Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. *Zoological Journal of the*
58
59 *Linnean Society*, **150**, 117–144.
60

- 1
2
3
4 FRÖBISCH, J. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod
5
6 faunas. *Earth Science Reviews*, **95**, 119–157.
7
8
- 9 GAFFNEY, E.S. and MCKENNA, M.C. 1979. A Late Permian captorhinid from Rhodesia.
10
11 *American Museum Novitates*, **2688**, 1–15.
12
13
- 14 GAMA JR., E. 1979. A sedimentação do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Irati): um
15
16 modelo morfológico. *Revista Brasileira de Geociências*, **9**, 1–16.
17
18
- 19 GAY, S.A. and CRUICKSHANK, A.R.I. 1999. Biostratigraphy of the Permian tetrapod
20
21 faunas from the Ruhuhu Valley, Tanzania. *Journal of African Earth Sciences*, **29**, 195–
22
23 210.
24
25
- 26 GEBAUER, E. 2007. *Phylogeny and evolution of the Gorgonopsia with a special reference*
27
28 *to the skull and skeleton of GPI/RE/7113 ('Aelorugnathus?' parringtoni)*. PhD thesis.
29
30 Eberhard-Karls Universität, 316pp.
31
32
33
- 34 HAUGHTON, S.H. 1926. On Karroo vertebrates from Nyasaland. *Transactions of the*
35
36 *Geological Society of South Africa*, **29**, 69–83.
37
38
- 39 ——— 1932. On a collection of Karroo vertebrates from Tanaganyika territory. *Quarterly*
40
41 *Journal of the Geological Society*, **88**, 634–671.
42
43
- 44 ——— 1963. The Karroo system. 199–249. In: Haughton, S.H. *The stratigraphic history of*
45
46 *Africa south of the Sahara*, Oliver & Boyd, London, 365 pp.
47
48
- 49 HOLZ, M., FRANÇA, A. B., SOUZA, P. A., IANNUZZI, R. and ROHN, R. 2010. A
50
51 stratigraphic chart of the Late Carboniferous / Permian succession of the eastern border
52
53 of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth*
54
55 *Sciences*, **29**, 381–399.
56
57
58
59
60

- 1
2
3
4 JACOBS, L.L., WINKLER, D.A., NEWMAN, K.D., GOMANI, E.M. and DEINO, A. 2005.
5
6 Therapsids from the Permian Chiweta Beds and the age of the Karoo Supergroup in
7
8 Malawi. *Palaeontologia Electronica*, **8**, 28A, 1–21.
9
10
11 KING, G. 1990. *The dicynodonts: a study in palaeobiology*. Chapman and Hall, London,
12
13 233p.
14
15
16 KITCHING, J.W. 1977. The distribution of the Karoo vertebrate fauna. *Memoir of the*
17
18 *Bernard Price Institut for Palaeontological Research, University Witwatersrand*, **1**, 1–
19
20 131.
21
22
23 LANGER, M.C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian
24
25 (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und*
26
27 *Paläeontologie Abhandlungen*, **215**, 69–95.
28
29
30 ——— ELTINK, E., BITTENCOURT, J. S. and ROHN, R. 2009. Serra do Cadeado, PR:
31
32 uma janela paleobiológica para o Permiano continental sul-americano. 433–450 *In*:
33
34 WINGE, M., SCHOBENHAUS, C., SOUZA, C.R.G., FERNANDES, A.C.S.,
35
36 QUEIROZ, E.T., BERBERT-BORN, M. and CAMPOS, D. A. (eds). *Sítios Geológicos*
37
38 *e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM-Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e
39
40 *Paleobiológicos (SIGEP)*, Brasília, 515pp.
41
42
43
44 LATIMER, E.M., GOW, C.E. and RUBIDGE, B.S. 1995. Dentition and feeding niche of
45
46 *Endothiodon* (Synapsida; Anomodontia). *Palaeontologia Africana*, **32**, 75–82.
47
48
49 LAVINA, E.L. 1991. *Geologica sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e*
50
51 *Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scithiano) da Bacia do Paraná*. PhD thesis.
52
53 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 333p.
54
55
56 LEE, M.S.Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the*
57
58 *Linnean Society*, **120**, 197–280.
59
60

- 1
2
3
4
5 LUCAS, S.G. 2006. Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology. 65–93. *In*:
6
7 LUCAS, S.G. , CASSINIS, G. and SCHNEIDER, J.W. (eds), *Non-marine Permian*
8
9 *biostratigraphy and biochronology*, Geological Society Special Publications, 265, The
10
11 Geological Society, London, 352 pp.
- 12
13
14 MALABARBA, M. C., ABDALA, F., WEISS, F. E. and PEREZ, P. A. 2003. New data on
15
16 the Late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation,
17
18 southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **6**, 49–54.
- 19
20
21 MODESTO, S. 1996. A basal captorhinid reptile from the Fort Sill fissures, Lower Permian
22
23 of Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes*, **56**, 4–14.
- 24
25
26 ——— RUBIDGE, B.S. and WELMAN, J. 2002. A new dicynodont therapsid from the
27
28 lowermost Beaufort Group, Upper Permian of South Africa. *Canadian Journal of Earth*
29
30 *Sciences*, **39**, 1755–1765.
- 31
32
33 ——— and SMITH, R.M.H. 2001. A new Late Permian captorhinid reptile: a first record
34
35 from the South African Karoo. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 405–409.
- 36
37
38 NICOLAS, M. and RUBIDGE, B.S. 2010. Changes in Permo-Triassic terrestrial tetrapod
39
40 ecological representation in the Beaufort Group (Karoo Supergroup) of South Africa.
41
42 *Lethaia*, **43**, 45–59.
- 43
44
45 OSBORN, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history
46
47 of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, **1**, 449–507.
- 48
49
50 OWEN, R. 1859. On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time.
51
52 *Report of the British Association for the Advancement of Science for 1859*, 153–166.
- 53
54
55 ——— 1876. *Descriptive and illustrative catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in*
56
57 *the collection of British Museum (Natural History)*. Taylor and Francis. London, 88 p.
- 58
59
60 RAY, S. 2000. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram Formation,
India. *Palaeontology* , **43**, 375–404.

- 1
2
3
4 ——— 2001. Small Permian dicynodonts from India. *Paleontological Research*, **5**, 177–191.
- 5
6
7 RICCOMINI, C., GIMENEZ FILHO, A and ALMEIDA, F.F.M. 1984. Considerações sobre
8
9 a estratigrafia do permo-triássico na região da Serra do Cadeado, Paraná. *Anais do*
10
11 *XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia*, 46.
- 12
13
14 ROHN, R. 1994. *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste*
15
16 *de Santa Catarina e do Paraná*. PhD thesis. Universidade de São Paulo, 251pp.
- 17
18
19 ——— 2007. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress.
20
21 151–157. In: IANNUZZI, R. and BOARDMAN, D. R. (eds). *Extended Abstracts of the*
22
23 *1st Workshop Problems in Western Gondwana Geology*, 197pp.
- 24
25
26 ——— ASSINE, M.L. and MEGLHIORATTI, T. 2005. A new insight on the Late Permian
27
28 environmental changes in the Paraná Basin, south Brazil. In: *Abstracts Gondwana 12*,
29
30 316.
- 31
32
33 RUBIDGE, B.S. (ed.) 1995. *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*.
34
35 South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series 1 Council for
36
37 Geoscience, Pretoria 46p.
- 38
39
40 ——— 2005. Re-uniting lost continents – Fossil reptiles from the ancient Karoo and their
41
42 wanderlust. *South African Journal of Geology*, **108**, 135–172.
- 43
44
45 ——— and SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-triassic therapsids.
46
47 *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 449–480.
- 48
49
50 SCHNEIDER, R.L., MUHLMANN, H., TOMMASI, R., MEDEIROS, R.A., DAEMON,
51
52 R.F. and NOGUEIRA, A.A. 1974. In: *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de*
53
54 *Geologia* 1: 41–65.
- 55
56
57 SIDOR, C. A. and SMITH, R.M.H. 2007. A second burnetiamorph therapsid from the
58
59 Permian Teekloof Formation of South Africa and its associated fauna. *Journal of*
60
Vertebrate Paleontology, **27**, 420–430.

- 1
2
3
4
5 ——— ANGIELCKZYK, K.D., WEIDE, D.M., SMITH, R.M.H., NESBITT, S.J. and TSUJI,
6
7 L.A. 2010. Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu
8
9 Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record. *Journal of Vertebrate*
10
11 *Paleontology*, **30**, 696–703.
- 12
13
14 SIMON, R.V., SIDOR, C.A., ANGIELCZYK, K.D. and SMITH, R.M.H. 2010. First record
15
16 of a tapinocephalid (Therapsida: Dinocephalia) from the Ruhuhu Formation (Songea
17
18 Group) of southern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1289–1293.
- 19
20
21 SMITH, R.M.H., RUBIDGE, B.S. and SIDOR, C.A. 2006. A new burnetiid (Therapsida:
22
23 Biarmosuchia) from the Upper Permian of South Africa and its biogeographic
24
25 implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 331–343.
- 26
27
28 VEGA-DIAS, C.; MAISCH, M.W. and SCHULTZ, C.L. 2004a. A new phylogenetic analysis
29
30 of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachalera*
31
32 *candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und*
33
34 *Paläontologie Abhandlungen*, **231**, 145–166.
- 35
36
37 ——— and SCHULTZ, C. L. 2004b. Postcranial material of *Jachalera candelariensis*
38
39 Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande
40
41 do Sul, Brazil. *PaleoBios*, **24**, 7–31.
- 42
43
44 ——— MAISCH, M.W. and SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria*
45
46 *impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic
47
48 position. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**, 221–228.
- 49
50
51
52 ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.J.V., FACCINI, U.F. and
53
54 CHEMALE JR., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of
55
56 southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and
57
58 palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**, 85–105.
- 59
60

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

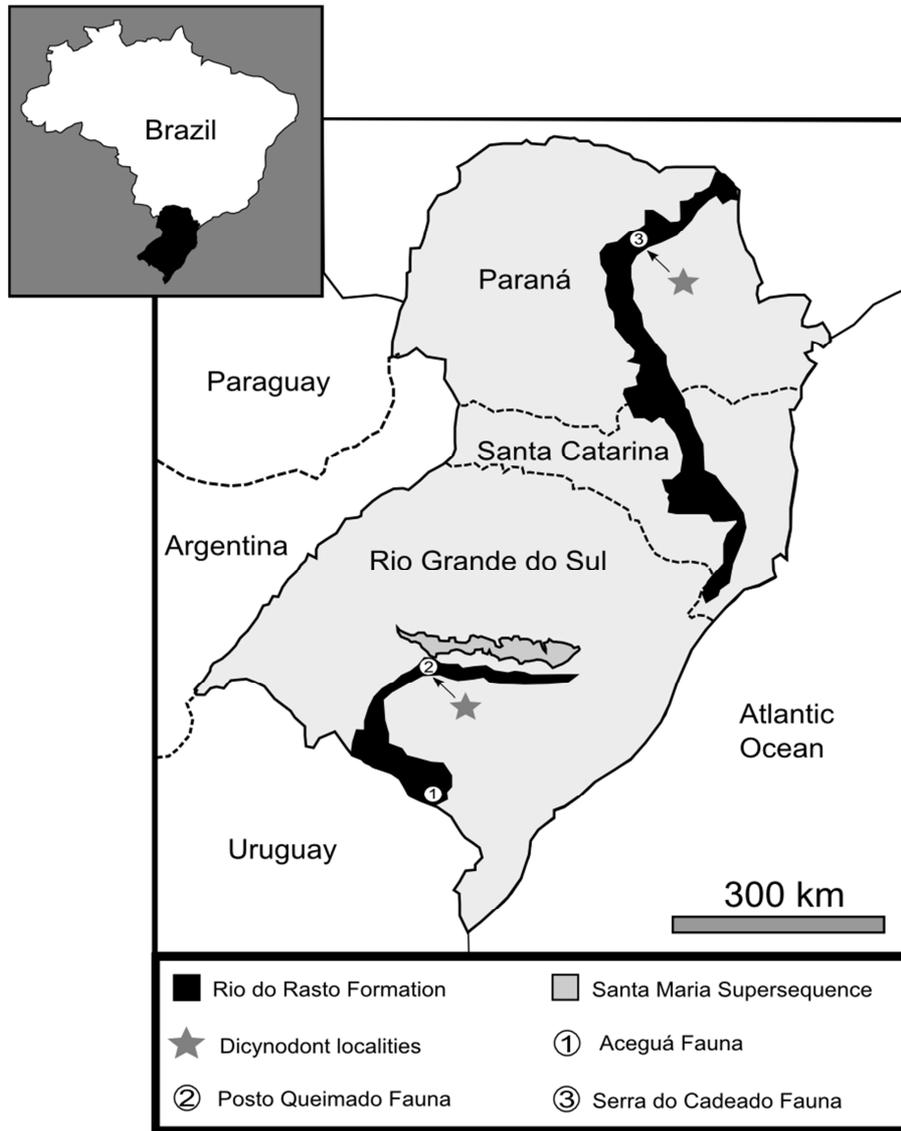
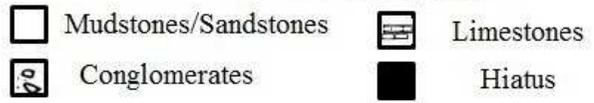
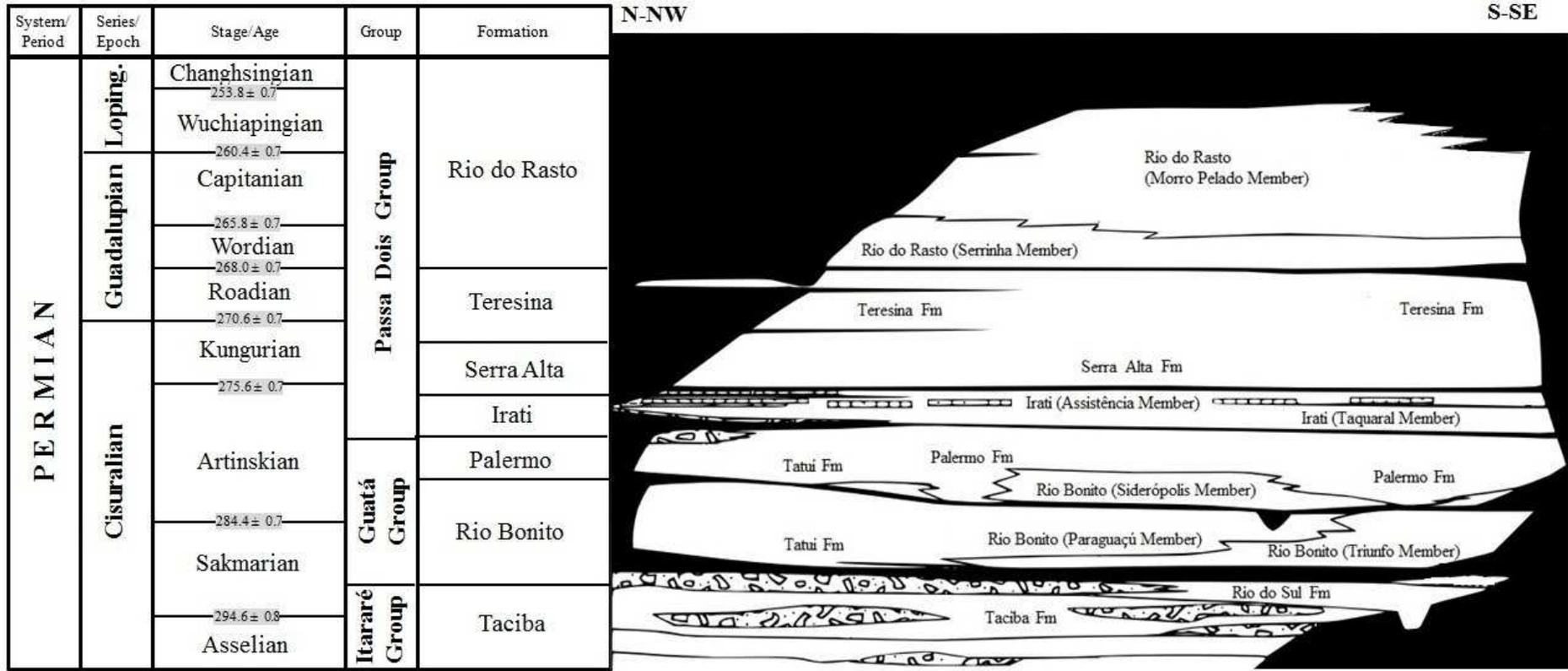


FIGURE 1: Location map of Permian dicynodont localities in southern Brazil and the tetrapod-bearing sites of the Rio do Rasto Formation. Based on: Barberena *et al.* (1985a) and Malabarba *et al.* (2003).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

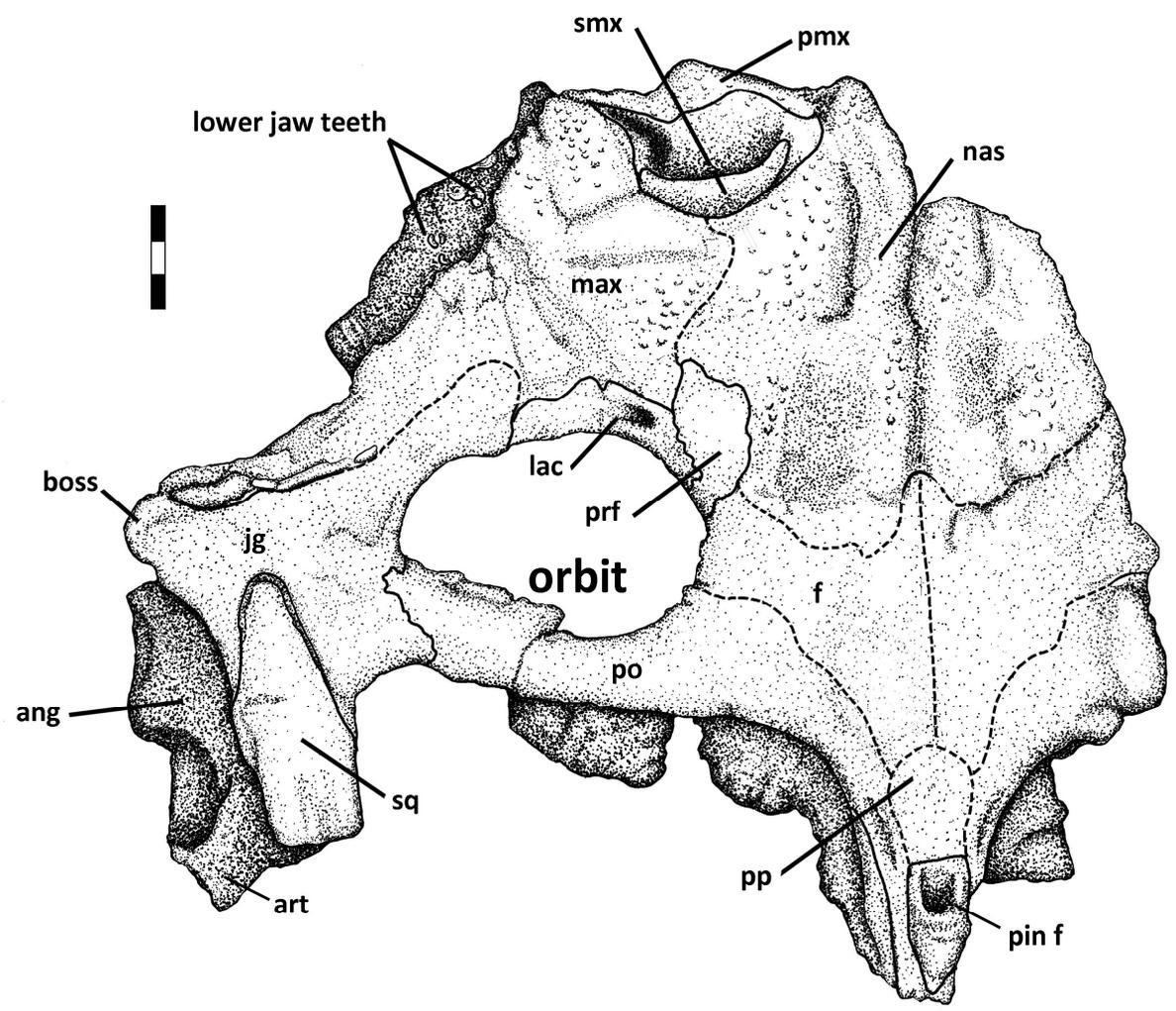
FIGURE 2: Permian sequence of the Paraná Basin in southern Brazil. Ages in million years, according to the International Commission on Stratigraphy (2010). Stratigraphic chart modified from Holz *et al.* (2010). Loping: Lopingian; Fm: Formation.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

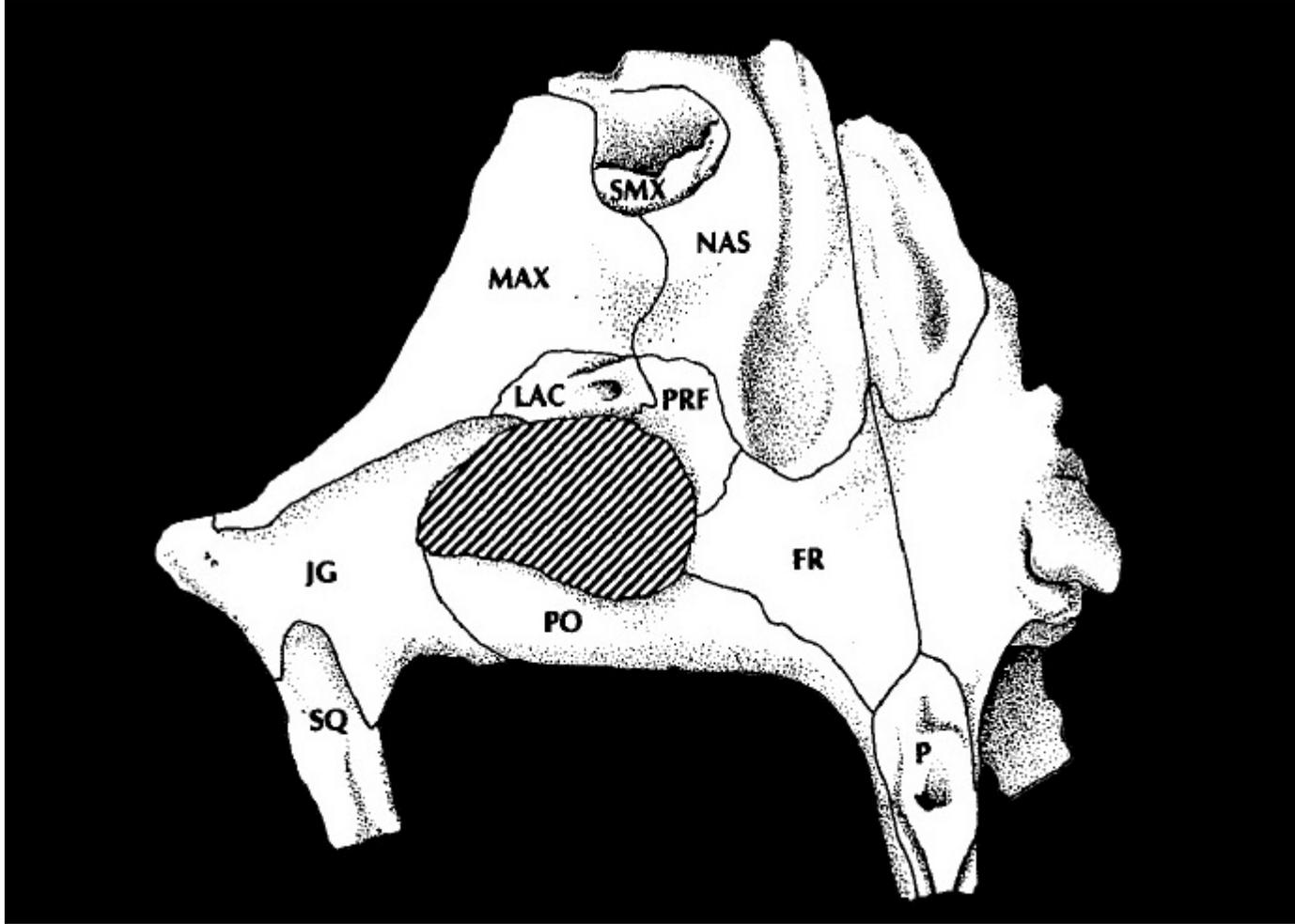


A

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47



B

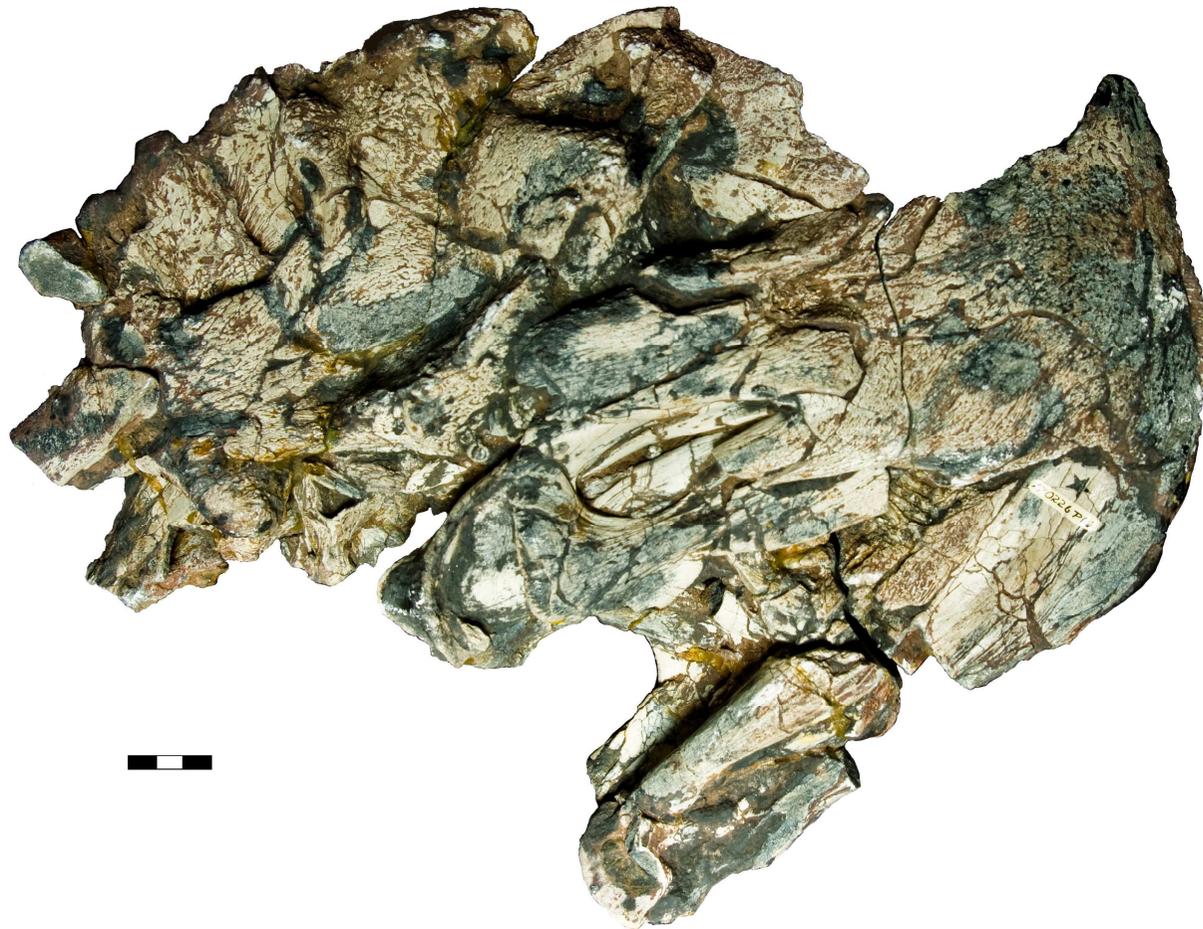


C

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

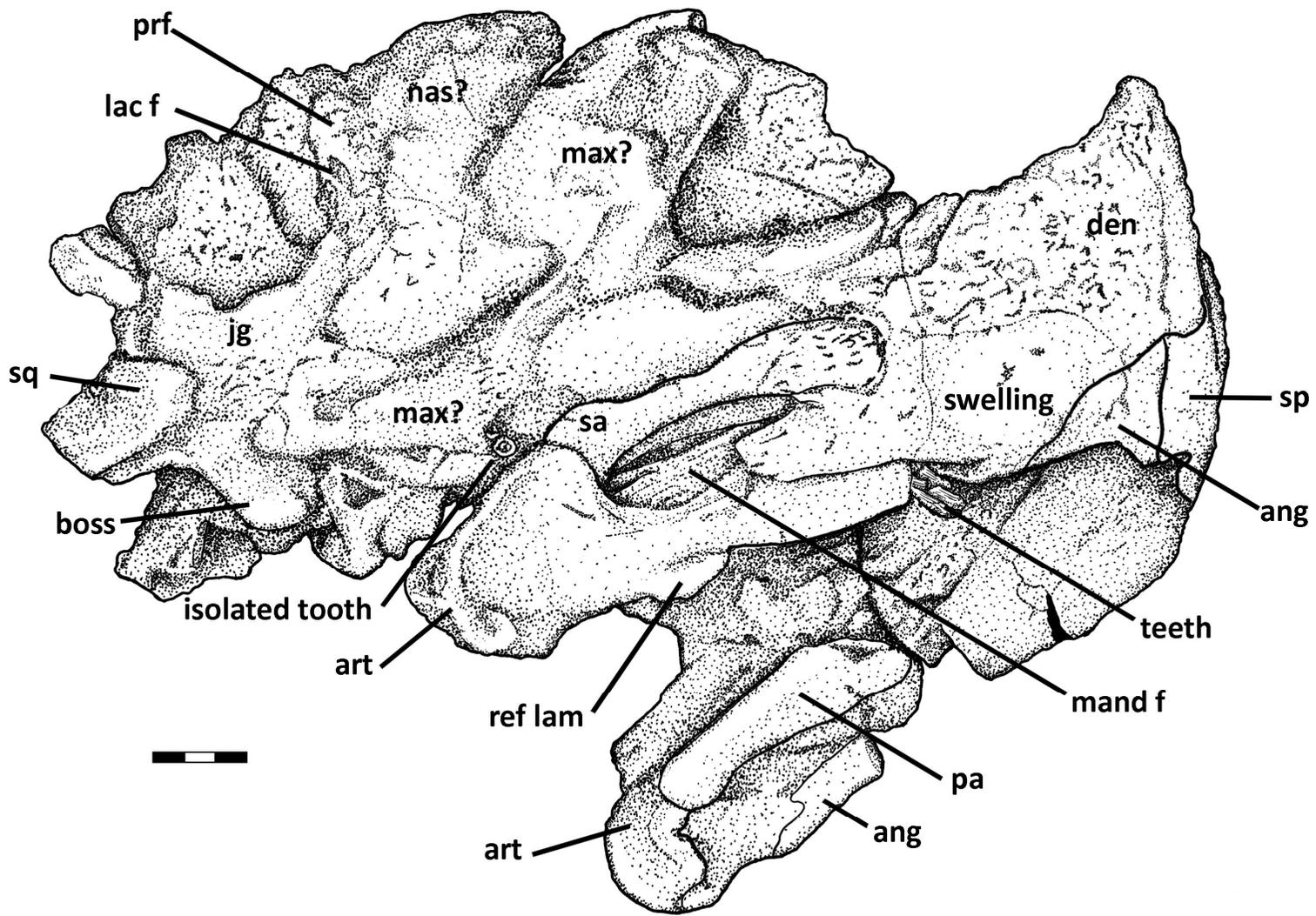
FIGURE 3: Endothiodont dicynodont, *Endothiodon* sp from the Mid-Late Permian Rio do Rasto Formation in southern Brazil. Dorso-lateral view of the left side of the skull of the specimen PV 0226P. A. Photograph. B. Interpretative drawing. C. Schematic drawing from Barberena and Araújo (1975). Scale = 30mm. Abbreviations: **ang**: angular, **art**: articular, **f**: frontal, **jg**: jugal, **lac**: lachrymal, **max**: maxilla, **nas**: nasal, **p**: parietal, **pin f**: pineal foramen, **pmx**: premaxilla, **po**: postorbital, **pp**: preparietal, **prf**: prefrontal, **smx**: septomaxilla, **sp**: splenial, **sq**: squamosal.



A

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

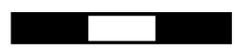


B

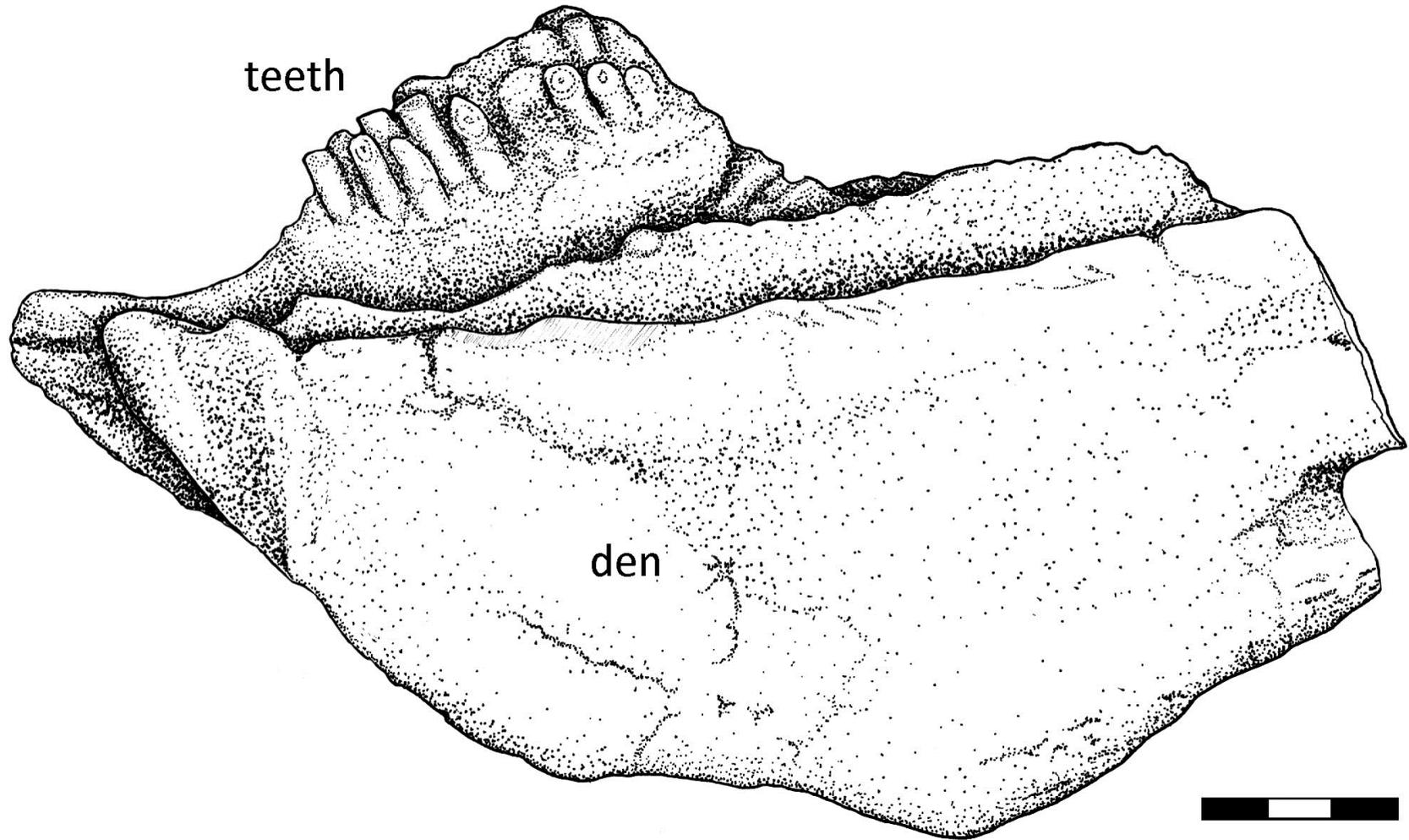
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

FIGURE 4: *Endothiodon* sp. from the Mid-Late Permian Rio do Rasto Formation, southern Brazil, specimen PV 0226P. Lateral view of the right side of the skull with lower jaws attached, including postdentary bones. The left ramus of the lower jaw is partially covered by the right ramus. A. Photograph. B. Interpretative drawing. Scale = 30mm. Abbreviations: **ang**: angular, **art**: articular, **den**: dentary, **yg**: jugal, **lac f**: lachrymal foramen, **mand f**: mandibular fenestra, **max**: maxilla, **nas**: nasal, **p**: parietal, **pa**: prearticular, **prf**: prefrontal, **ref lam**: reflected lamina of angular, **sa**: surangular, **sp**: splenial, **sq**: squamosal.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

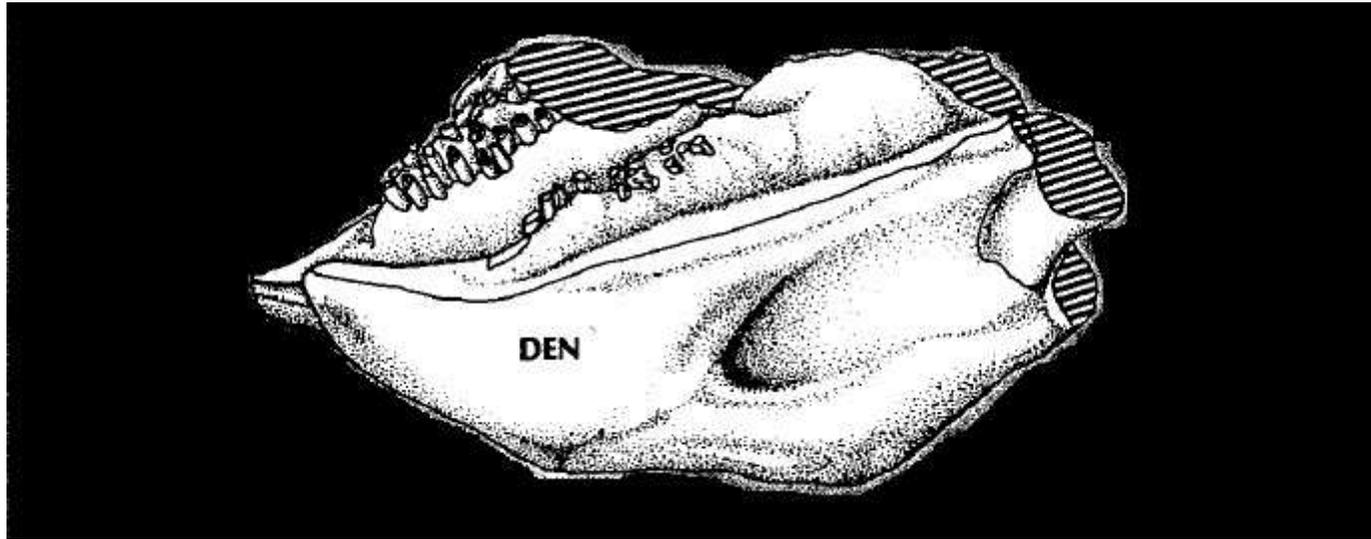


A



B

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47



C

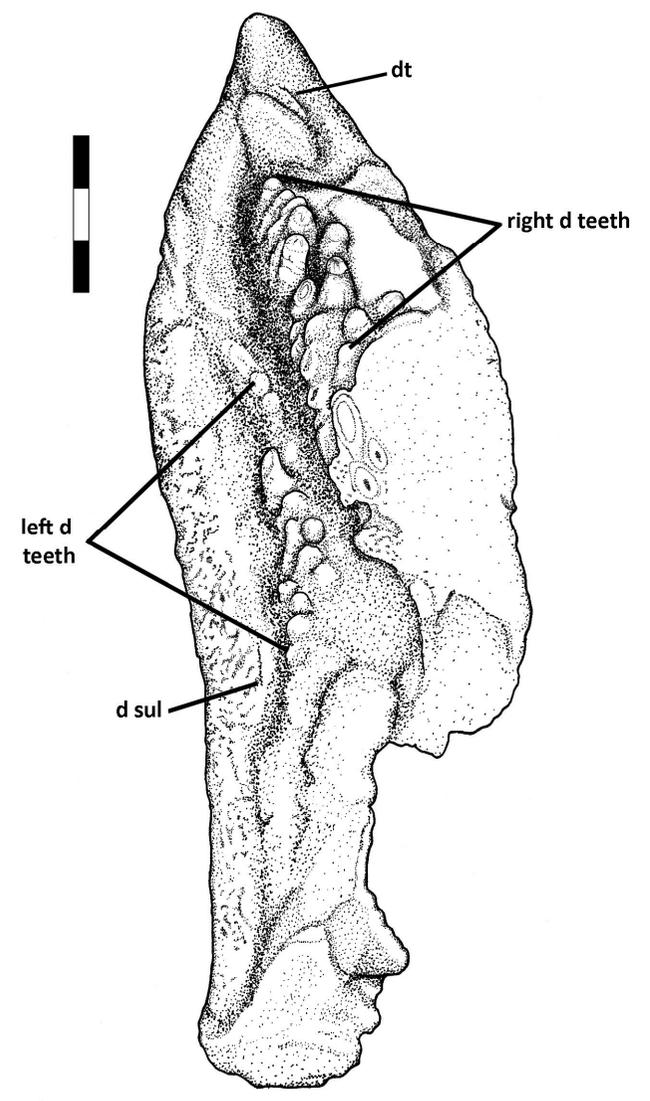
FIGURE 5: *Endothiodon* sp. from the Mid-Late Permian Rio do Rasto Formation, southern Brazil, specimen PV 0226P. Lateral view of the left dentary ramus. A. Photograph. B. Interpretative drawing. C. Schematic drawing from Barberena and Araújo (1975). Scale = 30mm. Abbreviation: **den**: dentary.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47



A

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47



B

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

FIGURE 6: *Endothiodon* sp. from the Mid-Late Permian Rio do Rasto Formation, southern Brazil, specimen PV 0226P. Dorsal view of the dentary rami. A. Photograph. B. Interpretative drawing. Scale = 30mm. Abbreviations: **d sul**: dentary sulcus; **dt**: dentary table, **left d teeth**: left dentary ramus teeth, **right d teeth**: right dentary ramus teeth.

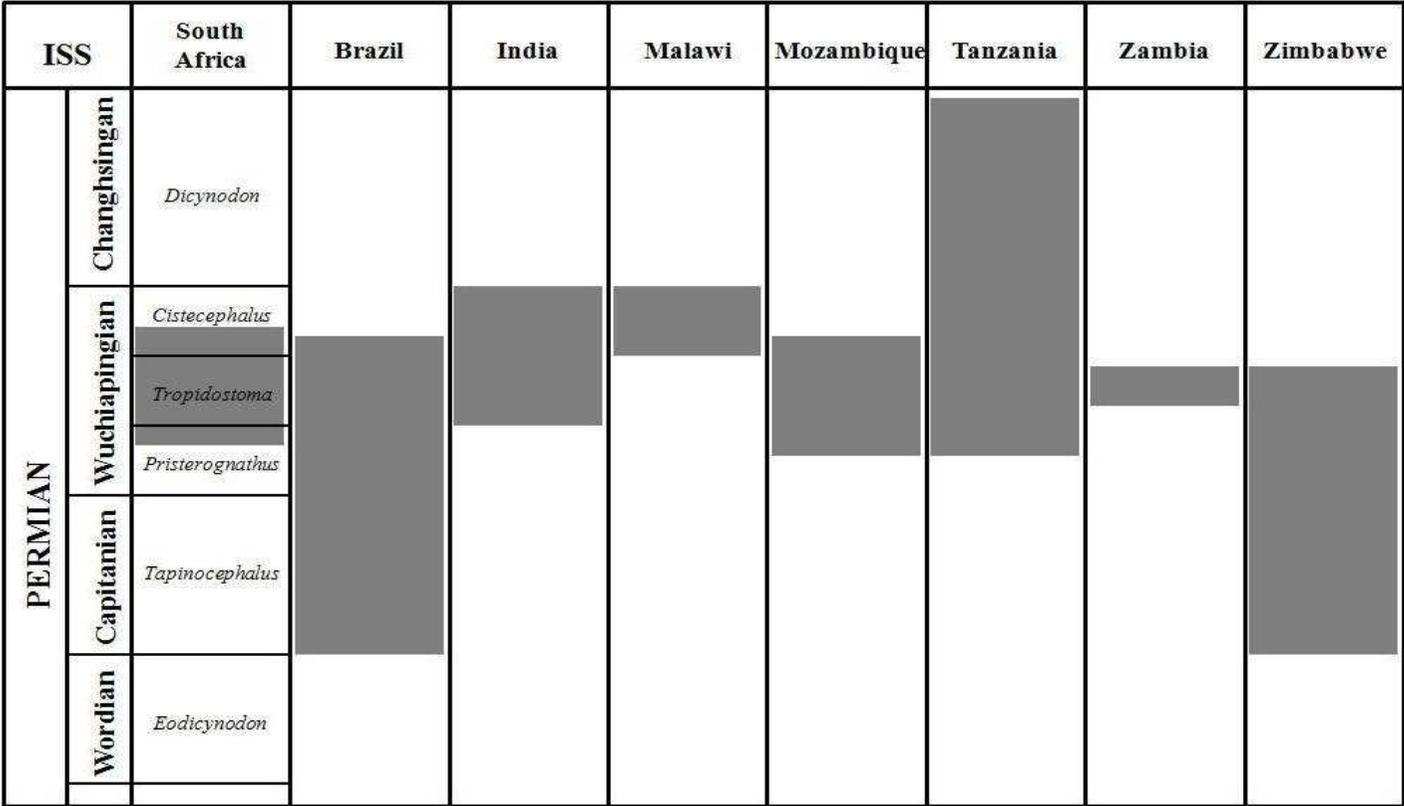


FIGURE 7: Stratigraphic correlation chart of *Endothiodon*-bearing deposits of South Africa, Brazil, India, Malawi, Mozambique, Tanzania, Zambia and Zimbabwe. The shaded bars indicate the estimated temporal range of each deposit.

ENDOTHIODON LOCALITIES	SOUTH AFRICA <i>Pristerognathus</i> AZ, Beaufort Group, Karoo Supergroup	SOUTH AFRICA <i>Tropidostoma</i> AZ, Beaufort Group, Karoo Supergroup	SOUTH AFRICA <i>Cistecephalus</i> AZ, Beaufort Group, Karoo Supergroup
TETRAPOD TAXA			
'Amphibia'	<i>Rhinesuchus</i>	<i>Rhinesuchus</i>	<i>Rhinesuchus</i>
Non-therapsid amniotes	<i>Eunotosaurus</i>	<i>Pareiasaurus,</i> <i>Saurorictus, Youngina</i>	<i>Anthodon, Nanoparia,</i> <i>Owenetta, Pareiasaurus,</i> <i>Pareiasuchus,</i> <i>Polycynodon, Youngina</i>
Biarmosuchia		<i>Lobalopex, Lophorhinus</i>	<i>Herpetoskylax,</i> <i>Lemurosaurus,</i> <i>Lycaenodon,</i> <i>Paraburnetia*</i>
Dinocephalia			
Anomodontia	<i>Diictodon, Pristerodon</i>	<i>Cistecephalus, Diictodo,</i> <i>Emydops, Emydopsis,</i> <i>Endothiodon, Eumantellia,</i> <i>Palemydops, Pristerodon,</i> <i>Rhachiocephalus,</i> <i>Tropidostoma</i>	<i>Aulacephalodon,</i> <i>Cistecephalus,</i> <i>Dicynodontoides,</i> <i>Dicynodon, Diictodon,</i> <i>Dinanomodon, Emydops,</i> <i>Emydorhinus,</i> <i>Endothiodon, Kingoria,</i> <i>Oudenodon, Palemydops,</i> <i>Pelanomodon,</i> <i>Platycyclops, Pristerodon,</i> <i>Rhachiocephalus</i>

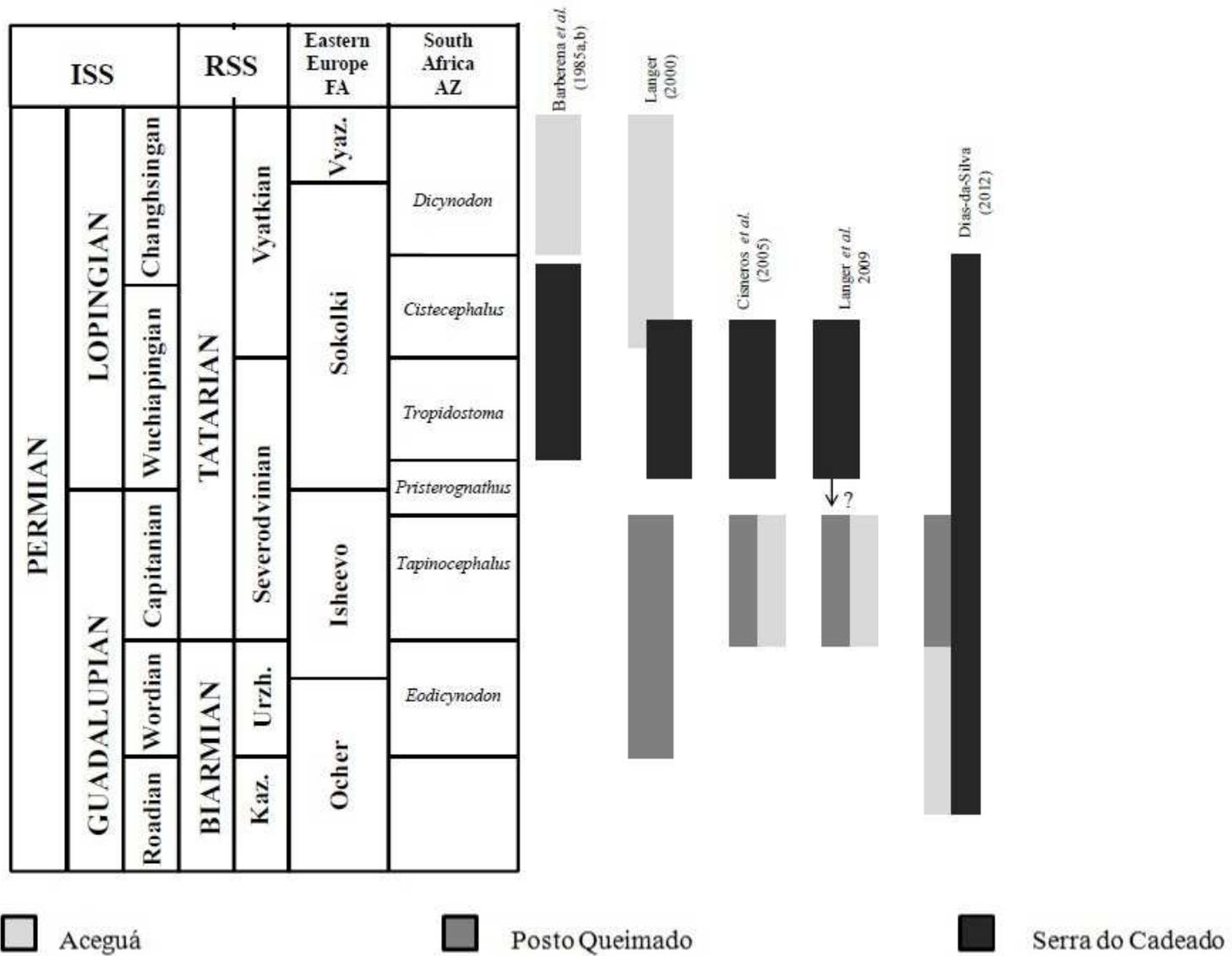
	<i>Gorgonops</i>	<i>Aelurognathus,</i> <i>Aelurosaurus,</i> <i>Gorgonops,</i> <i>Scylacognathus</i>	<i>Aelurognathus,</i> <i>Aelurosaurus,</i> <i>Aloposaurus,</i> <i>Arctognathus, Arctops,</i> <i>Broomicephalus,</i> <i>Clelandina, Cynarioides,</i> <i>Cyniscops, Cyonosaurus,</i> <i>Dinogorgon,</i> <i>Galerhynchus, Gorgonops,</i> <i>Lycaenops, Prorubidgea,</i> <i>Rubidgea, Scylacognathus,</i> <i>Scylacops,</i> <i>Scymnognathus,</i> <i>Smilesaurus, Sycosaurus</i>
Gorgonopsia			
	<i>Ictidosuchoides,</i> <i>Pristerognathus</i>	<i>Hofmeyeria,</i> <i>Ictidosuchoides,</i> <i>Ictidosuchops,</i> <i>Ictidosuchus</i>	<i>Alopecopsis,</i> <i>Euchambersia,</i> <i>Hofmeyeria,</i> <i>Homodontosaurus,</i> <i>Ictidostoma,</i> <i>Ictidosuchoides,</i> <i>Ictidosuchops,</i> <i>Nanictocephalus,</i> <i>Proalopocopsis,</i> <i>Tetracynodon</i>
Therocephalia			
Cynodontia		<i>Charassognathus</i>	<i>Procynosuchus</i>

TABLE 1: Tetrapods found in *Endothiodon*-bearing deposits of South Africa. Data from: Rubidge (1995), Botha et al. (2007), Sidor and Smith (2007) and Nicolas and Rubidge (2010). * *Paraburnetia* was found close to the boundary of *Tropidostoma* and *Cistecephalus* AZs (Smith et al. 2006).

<i>ENDOTHIODON</i> LOCALITIES	BRAZIL Morro Pelado Member, Rio do Rasto Fm.	INDIA Pranhita- Godavari Valley, Kundaram Fm.	MALAWI “Lower Bone Bed” of Chiweta Beds	MOZAMBIQUE Niassa Province, Member 10, Lunho Series	TANZANIA Usili Fm., Songea Group Ruhuhu Basin	ZAMBIA Upper Luangwa Valley, Lower fossiliferous beds of Madumabisa Mudstone Fm.	ZIMBABWE Madumabisa Mudstone Fm., Mid-Zambezi Basin
TAXONOMIC GROUP							
‘Amphibia’	<i>Australerpeton</i> , <i>Bageherpeton</i> , <i>Rhinesuchus</i> -like form, undescribed temnospondyli				<i>Peltobatrachus</i>		
Non-therapsid amniotes	<i>Provelosaurus</i>	Small captorhinid			<i>Anthodon</i> , <i>Pareiasaurus</i>		Captorhinidae indet.*
Biarmosuchia			Burnetiamorpha unnamed new genus and species		Burnetiidae indet.		
Dinocephalia	Anteosauroida indet., Brithopodinae indet., Titanosuchidae indet., undescribed dinocephalian						<i>Criocephalus</i> ; Dinocephalia indet.
Anomodontia	<i>Endothiodon</i> , <i>Tiarajudens</i> , undescribed dicynodontia	<i>Endothiodon</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Emydops</i> , <i>Cistecephalus</i> , <i>?Oudenodon</i> , <i>Kingoria</i>	<i>Endothiodon</i> , <i>Oudenodon</i>	<i>Endothiodon</i> , undescribed dicynodonts	<i>Endothiodon</i> , Cryptodontia unnamed new genus and species, ‘ <i>Dicynodon</i> ’, <i>Dicynodontoides</i> , <i>Geikia</i> , <i>Katumbia</i> , <i>Kawingasaurus</i> , <i>Oudenodon</i> , <i>Pachytegos</i> ,	<i>Endothiodon</i> , <i>Oudenodon</i> , <i>Diictodon</i> , <i>Tropidostoma</i> , <i>Pristerodon</i> , <i>Emydops</i>	<i>Endothiodon</i> , <i>Emydops</i> ?†, <i>Tropidostoma</i>

					<i>Pristerodon,</i> <i>Rhachiocephalus.</i>	
Gorgonopsia		Gorgonopsia indet.	<i>Gorgonops?</i> , <i>Aelurognathus</i>	Gorgonopsia indet.	<i>Aelurognathus?</i> §, <i>Aloposaurus?</i> , <i>Arctognathus?</i> , <i>Dinogorgon,</i> <i>Gorgonops,</i> <i>Leontocephalus,</i> <i>Lycaenops,</i> <i>Ruhuhucerberus,</i> <i>Scylacops,</i> <i>Sycosaurus?</i> , <i>Titanogorgon</i>	<i>Prorubidgea</i>
Therocephalia					<i>Silphoictidoides,</i> <i>Theriognathus</i> #	
Cynodontia					<i>Procynosuchus</i>	

TABLE 2: Tetrapods found in *Endothiodon*-bearing deposits across Gondwana, except South Africa. Data from: Antunes (1975), Ray (2001), Rubidge (2005), Jacobs et al. (2005), Fröbisch (2009) and Sidor et al. (2010). Indeterminate material is included when representing the only record of the group in the deposit and/or when differing from previously known elements of the same group in the deposit. § According to Gebauer (2007), this material should be allocated to the Russian genus *Sauroctonus*. # This genus also occurs in the Beaufort Group of South Africa but only in the *Dicynodon* AZ (Abdala et al. 2008). * Originally assigned to the North American genus *Protocaptorhinus* by Gaffney and McKenna (1979) but regarded as *incertae sedis* by Modesto (1996) and later considered having affinities with *Saurorictus* from South Africa (Modesto and Smith, 2001). † Personal communication cited in Gaffney and McKenna (1979).



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

FIGURE 8: Stratigraphic correlations proposed for the Rio do Rasto Formation faunas. GSS: Global Stratigraphic Scale; RSS: Regional Stratigraphic Scale of Eastern Europe. Kaz: Kazanian; Urzh: Urzhumian; Vyaz: Vyazniki. AZ: Assemblage Zone; FA: Faunal Assemblage. ISS and South African AZs based on Rubidge (2005) and RSS and Eastern Europe FA based on Golubev (2005). The Kazanian as mentioned in the works of Langer (2000) and Cisneros *et al.* (2005) currently corresponds to the Biarmian.

ADDITIONAL ONLINE INFORMATION

On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age of the Rio do Rasto FormationTABLE 1: Diagnostic features proposed for the dicynodont genus *Endothiodon*.

	COX (1964)	CLUVER AND KING (1983)	RAY (2000)
General features of the skull	Dicynodonts of medium to large size; Skull somewhat triangular in dorsal view, greatest width across occiput; Snout bluntly rounded, bearing three longitudinal ridges on nasal bones; Wide interorbital region; No postfrontal bone; In lateral view, jaw margin produced into small process, formed mainly by premaxilla; Marked posteroventrally directed boss at junction of zygomatic arch and postorbital and suborbital arches, formed by maxilla and jugal; Squamosal not meeting maxilla.	Dicynodonts of medium to large size (skull length 27.5-57cm); Interorbital region wide; No postfrontal bone.	Dicynodonts of variable sizes, skull length ranging between 160 and 570mm Longitudinal ridge(s) on the snout; other characteristics according to Cox (1964).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

<p>Postorbital region</p>	<p>Narrow intertemporal bar, enlarged around region of pineal foramen; Pineal foramen bordered anteriorly by preparietal bone, and surrounded by large pineal boss formed by preparietal and parietal bones; Median groove running down intertemporal bar posterior to pineal boss; Postorbital bones extending posteriorly along sides of intertemporal bar.</p>	<p>Intertemporal bar narrow but enlarged around the region of the pineal foramen; Median groove running posterior to the pineal foramen towards the back of the skull.</p>	<p>Pineal foramen situated on a boss; other characteristics according to Cox (1964).</p>
<p>Upper dentition</p>	<p>Tooth row placed far posteriorly and internally; Eight to eleven long teeth on each side, distal portions bearing anterior serrations when unworn; Anterior two teeth borne on premaxilla.</p>	<p>Characteristics according to Cox (1964)</p>	<p>Characteristics according to Cox (1964)</p>
<p>Palate</p>	<p>In anterior view, deep median notch in front margin of palate; In ventral view, whole premaxillary secondary palate deeply vaulted and toothless; Large palatine</p>	<p>In anterior view a deep median notch in front margin of the palate; In ventral view premaxillary secondary palate deeply vaulted; Trough in ventral</p>	<p>Large palatines bearing concavities; Shallow groove lateral to the tooth row; other characteristics according to Cox (1964).</p>

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

	meeting maxilla anteriorly and extending far back on internal surface of pterygoid; Large ectopterygoid; Median ridge on posterior region of pterygoids; Horn-covered groove lateral to tooth row and on palatine medial to tooth row.	surface of the median vomerine plate; Large palatine meeting the maxilla anteriorly, extending far back on to the internal surface of the pterygoid, but with little medial extension; Median ridge on posterior region of the pterygoids; Anterior pterygoid ramus very robust with modified lateral pterygoid process; Horn-covered groove lateral to tooth row.	
Lower jaws	Anterior portion of lower jaw toothless, prolonged into upwardly curved and pointed beak fitting into vaulted palate; Large reflected lamina on angular bone, well developed retro-articular process.	Anterior portion of the lower jaw toothless, prolonged into upward-curved and pointed beak fitting into vaulted palate; Dorsal dentary trough lateral to tooth row; No dentary tables or lateral dentary shelf.	Slender or robust dentary symphysis; Prominent bulbous swelling on the anterolateral sides of the dentary; Deep longitudinal groove occurring lateral to the tooth row; Angular bearing a cleft; other characteristics according to Cox (1964).
Lower dentition	Long teeth, with laterally	Dentary teeth long in a more or	Teeth on the mid-dorsal surface of

	compressed crowns showing, in unworn state, posterior serrations; Teeth replaced from medial side, several rows visible simultaneously.	less straight line.	the dentary; Lower jaw teeth arranged in replacement waves.
--	---	---------------------	---

TABLE 2: The presence of *Endothiodon* species in Permian deposits of Gondwana.

BRAZIL	INDIA	MALAWI	MOZAMBIQUE	SOUTH AFRICA	TANZANIA	ZAMBIA	ZIMBABWE
<i>Endothiodon</i> sp. indet.	<i>E. mahalanobisi</i> <i>E. uniseriis</i>	<i>Endothiodon</i> cf. <i>E. bathystoma</i>	<i>Endothiodon</i> cf. <i>E. bathystoma</i> <i>Endothiodon</i> cf. <i>E. uniseriis</i> <i>Endothiodon</i> cf. <i>E. whaitsi</i>	<i>E. bathystoma</i> <i>E. uniseriis</i> <i>E. whaitsi</i>	<i>E. bathystoma</i> <i>E. uniseriis</i> <i>Endothiodon</i> sp. nov.	<i>E. uniseriis</i>	<i>Endothiodon</i> sp. indet.