

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

***Rastosuchus coronodentatus* e o estado da arte sobre os
anfíbios temnospôndilos da Bacia do Paraná (Brasil)**

Thiago Kroeff

**Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz
Co-orientador: Prof. Dr. Eliseu Vieira Dias**

Banca Examinadora:

**Profa. Dra. Graciela Piñero – Universidad de La Republica, Uruguay
Prof. Dr. Sérgio Dias da Silva – UNIPAMPA
Profa. Dra. Marina Bento Soares – UFRGS**

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

Porto Alegre - 2006

Kroeff, Thiago

Estudo sobre *Rastosuchus coronodentatus* e sua inserção no estado da arte sobre os Anfíbios Temnospôndilos da Bacia do Paraná (Brasil). / Thiago Kroeff. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2006.
[56 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2006.

1. Paleontologia. 2. Anfíbios. 3. Temnospôndilos. 4. Rastosuchus. 5. Bacia-do-Paraná. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

Dedicatória

Dedico esse trabalho especialmente à minha mãe, não por chauvinismo evolutivo, mas sim por ter sempre me estimulado a seguir nos estudos do mundo acadêmico e fundamentalmente por ter sido a luz mais forte ao longo de toda a minha existência.

Ao meu pai, por me mostrar a importância da persistência não através da retórica, mas sim na prática da vida cotidiana.

Ao meu irmão, Marcelo pelos momentos de exercício filosófico e também pela minha iniciação no mundo da música e arte em geral.

À minha vó, pelo amor e carinho.

Ao meu avô Milton (*in memoriam*), com quem, apesar de ter coexistido muito pouco, desenvolvi o dom necessário de conseguir observar as manifestações do mundo natural com contemplação e respeito.

Aos orientadores, Eliseu Vieira Dias, por ter me acolhido e confiado em mim no início da minha jornada científica assim como pelos conhecimentos construídos coletivamente e Cesar Leandro Schultz, pelo estímulo intelectual e filosófico.

Ao meu amigo João Paulo Mentz da Silva (*in memoriam*), pelo simples e fundamental companheirismo incondicional durante minha vida acadêmica.

Ao povo brasileiro, tão carente de frentes científicas e tecnológicas, por ter financiado meus estudos acadêmicos tanto na graduação como no mestrato.

A todos meus antepassados, por mais remotos que sejam, por terem sido vitoriosos no jogo da vida, permitindo a sua existência manifesta atualmente na minha.

Epígrafe

"A ORDEM corrente se rompe, dando origem ao CAOS,
e deste brota a nova ORDEM, diferente da primeira.

O FORTE não mais o é pois
a força do FRACO emergiu.

Assim foi, é e sempre será. Eis o único princípio
regulador absoluto e imutável."

Sumário

- 1 - Introdução
- 2 - Os Temnospondyli
 - 2.1- Caracterização geral
 - 2.2- Histórico sobre os Temnospondyli da Bacia do Paraná
- 3 - Objetivos
- 4 - Material e Métodos
 - 4.1 - Estado da arte do material de Temnospondyli da coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS
- 5 - Discussão
 - 5.2 - Análise Cladística
 - 5.3 - Implicações Bioestratigráficas
- 6 - Conclusões
- 7- Bibliografia

Anexo 1

- Publicações relacionadas

1.1- THE LOWER JAW OF THE SHORT-SNOURED AMPHIBIAN FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (UPPER PERMIAN), BRAZIL. Dias, E. V. & Kroeff, T. (2002a)

1.2- THE LOWER JAW OF THE SHORT-SNOURED AMPHIBIAN FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (UPPER PERMIAN), BRAZIL. Dias, E. V. & Kroeff, T. (2002b)

1.3- TEMNOSPONDYL LOWER JAWS FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL. Kroeff, T.; Dias, E. V. & Schultz, C. L. (Submetido à RBP)

Anexo 2

Cladograma de Damiani (2001a)

Anexo 3

Carta de submissão do artigo na Revista Brasileira de Paleontologia

Resumo

Este texto apresenta uma síntese do estado da arte a respeito dos trabalhos executados até o momento pelos pesquisadores do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia sobre os anfíbios temnospondílios da Bacia do Paraná. O texto integra todas as publicações do autor, que trataram da descrição e cladogenia de uma espécie de temnospondílio de rostro curto encontrado em sedimentos permianos da Bacia do Paraná que apresenta um mosaico de características plesiomórficas e apomórficas muito peculiar. Além de resultados finais esse trabalho tem a intenção de demonstrar a evolução das proposições feitas ao longo do estudo deste material.

Palavras-chave: Temnospondyli, *Rastosuchus*, Rio do Rasto, Anfíbio de Rostro Curto

Abstract

This text presents a synthesis of all the studies performed by researchers of the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul about the amphibians of the Paraná Basin. The author intends to receive the master degree in Paleontology and is the main author of the article presented in the end of this text. The article was submitted for publication, and deals with the problematic of a short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation. It contains the description of its mandibular morphology, cladistic analysis and discussion of the problematic about the genus *Rastosuchus*.

Key-words: Temnospondyli, *Rastosuchus*, Rio do Rasto, Short-snouted Amphibian

1. Introdução

O presente trabalho apresenta uma resenha acerca dos anfíbios Temnospôndilos da Formação Rio do Rastro, Bacia do Paraná, Brasil (Fig. 1), coletados pelos pesquisadores do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Naquela unidade estratigráfica, já foram identificados três diferentes táxons de anfíbios temnospôndilos. No Rio Grande do Sul, foi encontrada uma forma de rostro longo (*Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena, 2001), enquanto que, no estado do Paraná, foram identificadas outras duas formas, uma com rostro longo (*Australerpeton cosgriffi* Barberena, 1998) e outra de rostro curto (*Rastosuchus hammeri* Barberena *et al.*, 1980). Este último, porém, está baseado numa associação duvidosa entre um crânio bastante mal preservado e uma série de mandíbulas isoladas. Neste trabalho, apresenta-se uma revisão sobre estes materiais, sendo que a discussão sobre o seu status taxonômico constitui-se no tema principal do artigo anexo à presente resenha e submetido à publicação.



Figura 1 – Distribuição geográfica das rochas da Formação Rio do Rastro na Bacia do Paraná, com indicação das áreas onde foram coletados temnospôndilos. (Extraído de Barberena, 1998).

2 - OS TEMNOSPÔNDILOS

2.1 Caracterização geral

Os Temnospondyli (Fig. 2) constituíram o mais abundante grupo de anfíbios do Permiano e Triássico, incluindo formas muito variadas, tanto em termos de morfologia quanto de tamanho (Fig.3). No final do Triássico, o grupo sofreu uma grande redução na sua diversidade, restando alguns poucos gêneros no Jurássico e Cretáceo. Hoje, são representados pelos Lissamphibia (anuros, salamandras e cobras-cegas). Morfologicamente, caracterizam-se, principalmente, pela presença de grandes vacuidades interpterigóides no palato, separadas por um longo processo cultriforme do paraesfenóide (Fig. 3b).

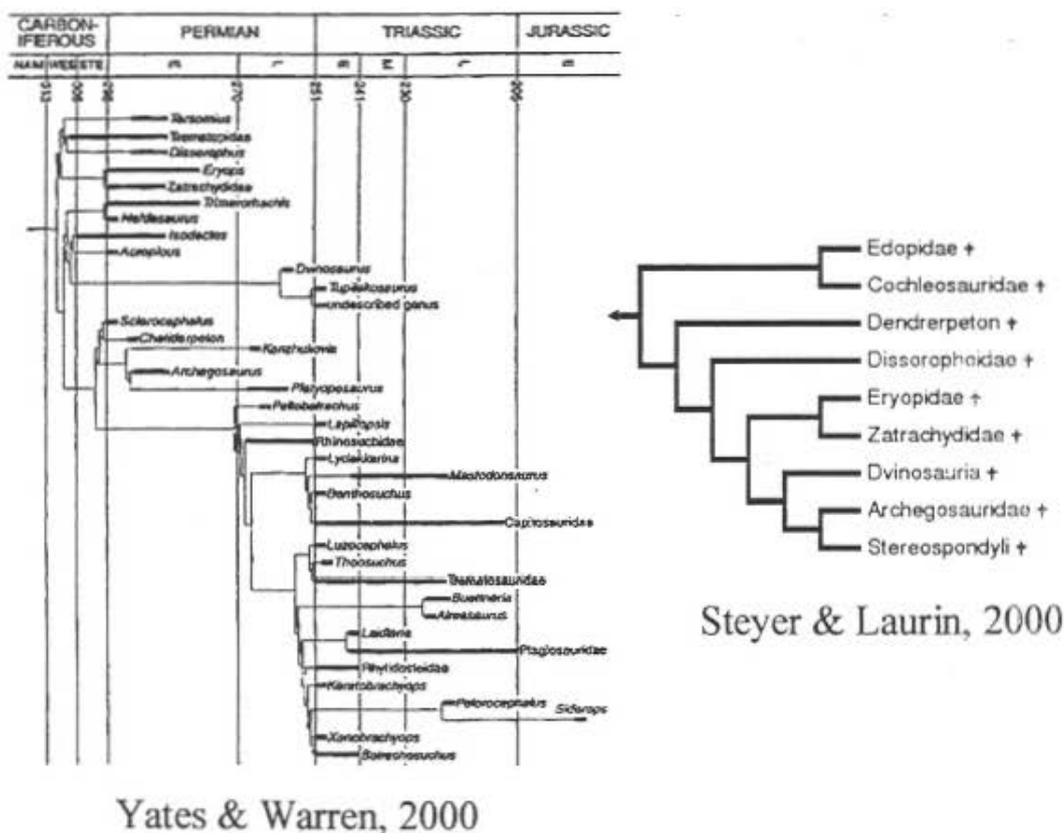
As vértebras dos primeiros Temnospondyli seguiam um padrão Rachitomi, onde um intercentro em forma de meia-lua situava-se abaixo da notocorda e dois pleurocentros apoiavam-se sobre a mesma (Fig. 4). Esta não é uma característica de padrão discreto, pois ao longo da evolução do grupo nota-se claramente uma tendência ao crescimento do intercentro em detrimento dos pleurocentros. Em algumas formas (os Stereospondyli), estes últimos são completamente perdidos e o intercentro passou a ser uma peça cilíndrica única, onde se apoiavam os arcos neurais.

Acredita-se que os temnospônidos permo-triássicos dependiam da água para a sua reprodução, assim como os Lissamphibia, seus descendentes modernos. A ocorrência de fósseis das fases larvais de diversos representantes do grupo, como Plagiosauridae, Branchiosauridae e Dissorophoidea (Schoch, 1992, 1998; Bolt, 1977, Boy, 1974, Witzmann & Pfretzschner, 2003) corrobora esta idéia. Muitas formas poderiam passar boa parte da vida - ou mesmo toda ela - dentro da água. Entretanto, em outras, a robustez dos membros e cinturas, assim como a presença de processos uncinados nas costelas, sugerem que estas poderiam habitar e transitar no ambiente terrícola (Dias & Schultz, 2003)(Fig 3c).

Os materiais de temnospônidos aqui discutidos, bem como o artigo anexo, estão incluídos dentro dos Stereospondyli, que reúne formas caracterizadas, segundo Milner (1990), pelas seguintes sinapomorfias (além da ausência de pleurocêntros, já citada): vacuidade palatal anterior única, longa sutura pterigóide-paraesfenóide, côneilos exoccipitais duplos e espaçados. Variavam de formas grandes, de corpos longos e achatados

(ex: *Chigutisaurus*, *Mastodonsaurus*) a formas neotênicas muito pequenas (ex: Plagiosauridade).

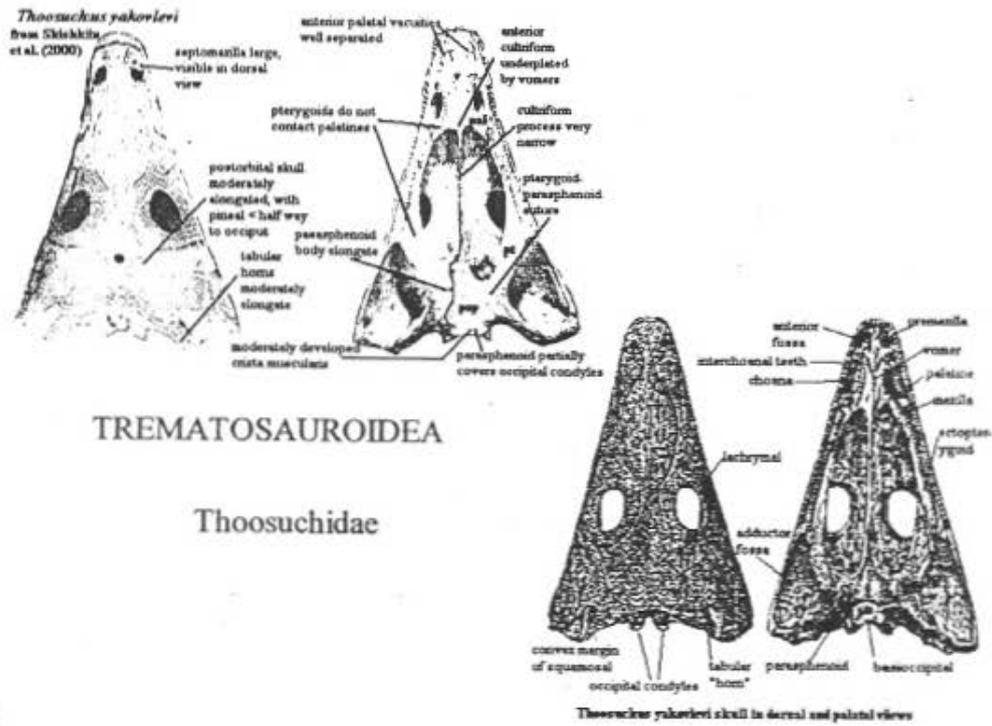
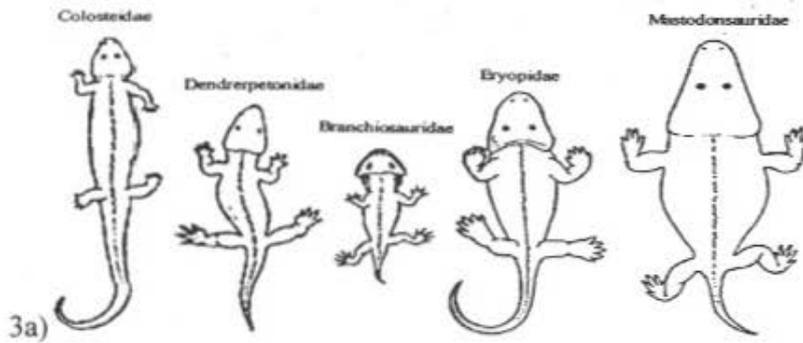
Classificação dos Temnospôndilos



a)

Figura 2 – Os temnospôndilos: Propostas de classificação

Variação morfológica entre os temnosspôndilos



Dissorophoidea: *Cacops*

3c)

Variação morfológica durante a ontogenia

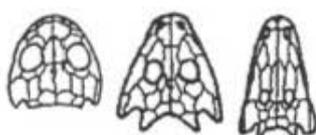


Figure 2. Larval, juvenile and adult skulls of *Paramonoclea* in dorsal view. Modified from Steyer (2000).

3d)

Figura 3 – Variações morfológicas entre os temnospondílios: a) Forma geral do corpo; b) Forma e anatomia do crânio; c) Dissorophoidea: *Cacops* um temnospondílo terrestre d) Variação morfológica conforme o desenvolvimento ontogenético.

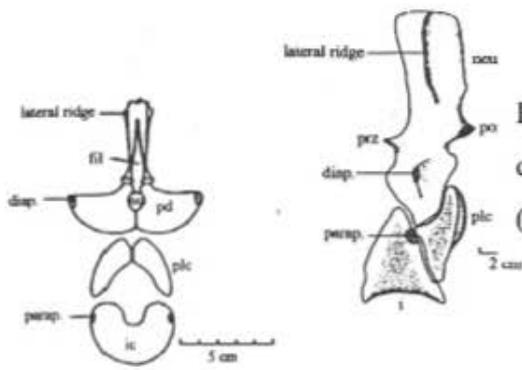


Figura 4 – Morfologia das vértebras dos temnospondílios (padrão rachitomi) (Extraído de Dias & Schultz, 2003).

2.3 - Histórico sobre o estudo dos temnospôndilos neopermianos na Bacia do Paraná

Os estudos sobre anfíbios fósseis na Bacia do Paraná tiveram início com trabalhos de campo realizados pelo Dr. Mario C. Barberena e sua equipe no início da década de 70, em camadas permianas da Formação Rio do Rastro na região da Serra do Cadeado, no Estado do Paraná. Foram ali encontrados muitos materiais de temnospôndilos, alguns em excelente estado de preservação, além de restos pertencentes a outros grupos taxonômicos, destacando-se um crânio e mandíbula de *Endothiodon*, um dicinodonte primitivo que permitiu a correlação daqueles níveis estratigráficos com a Zona de *Cistecephalus* da África do Sul.

A primeira ocorrência de um temnospôndilo na formação Rio do Rastro foi registrada por Barberena & Daemon (1974) e atribuída ao gênero *Platyops*, um táxon conhecido para o Permiano da Rússia. Posteriormente, análises mais elaboradas, a partir de novos materiais coletados, mostraram que este material representava um novo táxon da família Rhinesuchidae, que foi nomeado *Australerpeton cosgriffi* por Barberena (1998) (Fig. 5a). Werneburg & Schneider (1996) propuseram que *Australerpeton cosgriffi* seria, na verdade, um Archegosauridae, mas essa idéia foi contestada pela análise desenvolvida por Dias (2003) em sua tese de doutorado, onde ele atribuiu o material a Rhinesuchidae, baseado na morfologia dos “chifres tabulares” (*tabular horns*), que apresentam grande afinidade com os de táxons daquela família.

Dias & Schultz (2003) trouxeram uma descrição mais elaborada da anatomia pós-craniana (Fig. 5b) de *A. cosgriffi*, além de inferências sobre a paleobiologia e paleoecologia deste táxon. O estado de preservação dos fósseis em questão permitiu também o estudo da histologia das escamas dérmicas que cobriam a superfície ventral do corpo do animal (Dias & Richter, 2002), trazendo importantes informações acerca da paleoautoecologia deste táxon. A presença destas escamas contribuiria para um reforço da região abdominal, facilitando o deslocamento em terra, enquanto que, na água, aumentaria a densidade corporal, facilitando o mergulho. Já a constatação de que as mesmas apresentavam claros sinais de reabsorção óssea em seu interior sugere que as escamas serviriam como repositório de cálcio para o animal, em épocas de escassez de alimentos, a exemplo do que ocorre com crocodilos atuais.

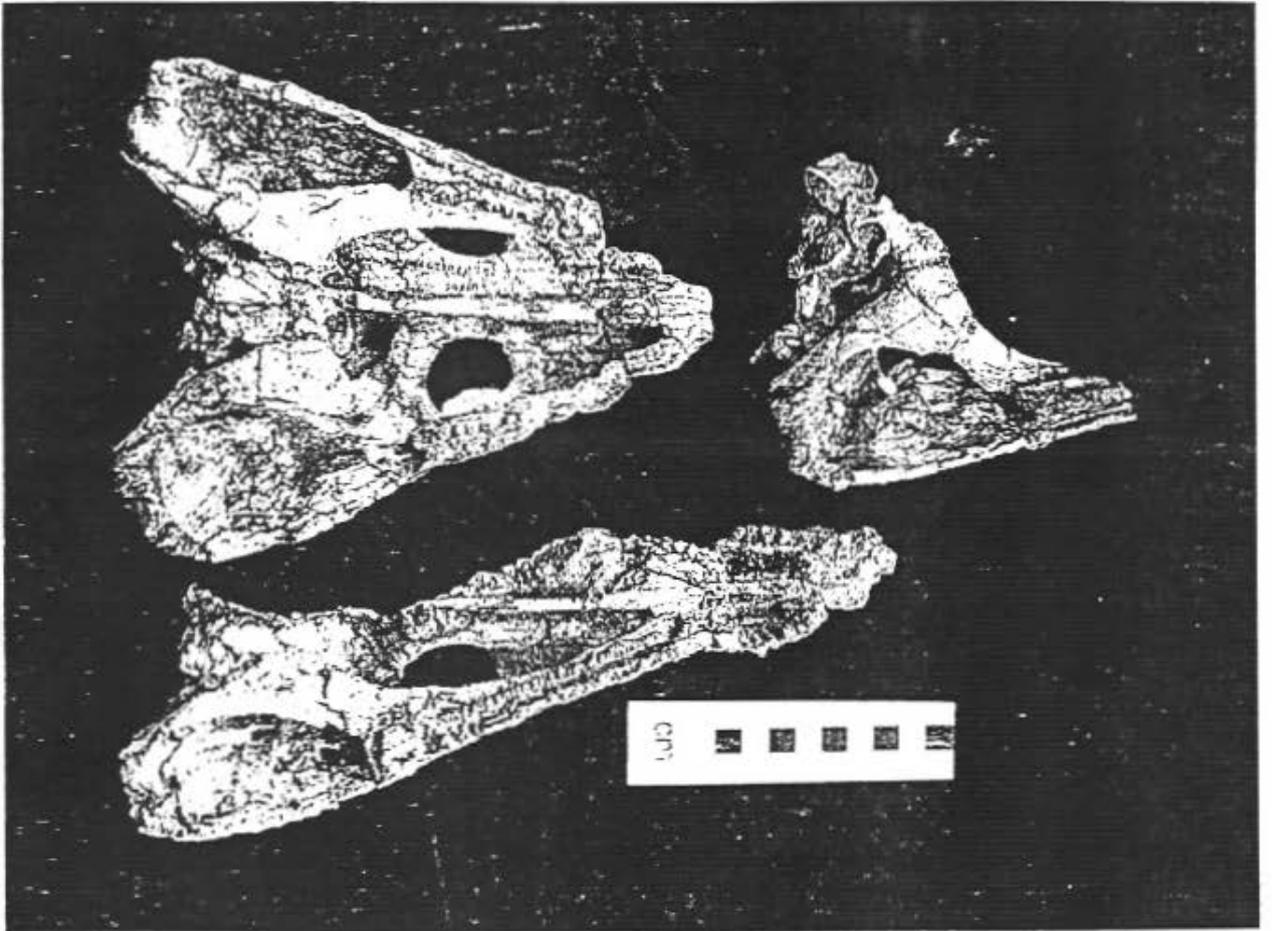


Figura 5 - a) *Autralerpeton cosgriffi*, crânio da série tipo em vista ventral.

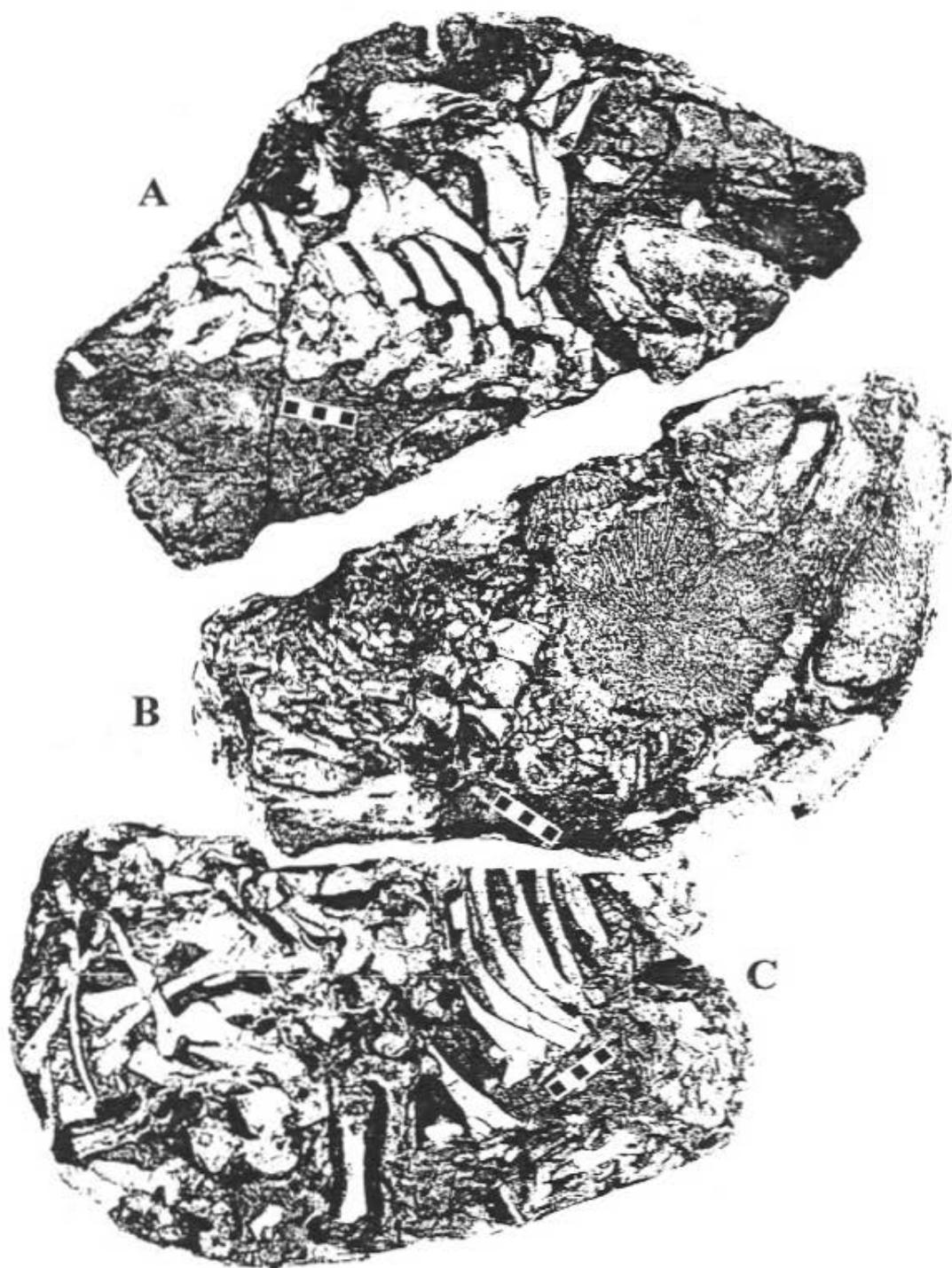


Figura 5 - b) Amostra dos elementos pós-cranianos de *Atralerpeton cosgriffi*

Outros restos de temnospôndilos, na Bacia do Paraná, foram coletados na Serra do Espigão, em Santa Catarina, e em afloramentos localizados entre Bagé e Aceguá, no estado do Rio Grande do Sul (Barberena & Daemon, 1974 e Barberena *et alii* 1980, 1985). Nestes últimos, uma outra espécie de rostro longo foi descrita, denominada *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena 2001. Este novo táxon está baseado em um único fragmento de sínfise mandibular, encontrado no km 176 da BR 153, no trecho entre Bagé e Aceguá (Fig. 6), e corresponde ao primeiro registro de um arqueosaurídeo para o sul do Brasil.

Barberena *et alii* (1985) fizeram uma descrição da distribuição estratigráfica dos tetrápodes permianos e triássicos do sul do Brasil. Neste trabalho, vários restos de temnospôndilos de rostro curto, incluindo um crânio - com mandíbulas - muito mal preservado, além de uma série de mandíbulas isoladas, foram atribuídos todos a um mesmo táxon, *Rastosuchus hammeri*. Uma análise mais acurada, no entanto, efetuada durante o presente projeto de Mestrado, demonstrou que não é possível associar, com segurança, as mandíbulas isoladas ao espécime com crânio (ver anexo II: trabalho submetido a publicação). Com base no que foi até agora exposto, o estado-da-arte referente aos anfíbios permianos da Bacia do Paraná aponta que foram descritas, formalmente, apenas duas formas de temnospôndilos: *Australeperton cosgriffi* Barberena, 1998 e *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena, 2001, ambas de rostro longo. Os materiais de rostro curto, preliminarmente apresentados por Barberena *et al.* (1980) e Barberena & Dias (1998), permanecem ainda sem classificação e sem uma diagnose mais detalhada. É importante salientar que este pequeno número de táxons não deve refletir uma escassez de temnospôndilos permianos para a Bacia do Paraná. Esta baixa diversidade refere-se, mais provavelmente, a um baixo esforço amostral exercido sobre os afloramentos da Formação Rio do Rasto. Um exemplo de classificação estratigráfica pode ser vista na figura 7.

Outros restos de temnospôndilos, na Bacia do Paraná, foram coletados na Serra do Espigão, em Santa Catarina, e em afloramentos localizados entre Bagé e Aceguá, no estado do Rio Grande do Sul (Barberena & Daemon, 1974 e Barberena *et alii* 1980, 1985). Nestes últimos, uma outra espécie de rostro longo foi descrita, denominada *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena 2001. Este novo táxon está baseado em um único fragmento de sínfise mandibular, encontrado no km 176 da BR 153, no trecho entre Bagé e Aceguá (Fig. 6), e corresponde ao primeiro registro de um arqueosaurídeo para o sul do Brasil.

Barberena *et alii* (1985) fizeram uma descrição da distribuição estratigráfica dos tetrápodes permianos e triássicos do sul do Brasil. Neste trabalho, vários restos de temnospôndilos de rostro curto, incluindo um crânio - com mandíbulas - muito mal preservado, além de uma série de mandíbulas isoladas, foram atribuídos todos a um mesmo táxon, *Rastosuchus hammeri*. Uma análise mais acurada, no entanto, efetuada durante o presente projeto de Mestrado, demonstrou que não é possível associar, com segurança, as mandíbulas isoladas ao espécime com crânio (ver anexo II: trabalho submetido a publicação). Com base no que foi até agora exposto, o estado-da-arte referente aos anfíbios permianos da Bacia do Paraná aponta que foram descritas, formalmente, apenas duas formas de temnospôndilos: *Australeperton cosgriffi* Barberena, 1998 e *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena, 2001, ambas de rostro longo. Os materiais de rostro curto, preliminarmente apresentados por Barberena *et al.* (1980) e Barberena & Dias (1998), permanecem ainda sem classificação e sem uma diagnose mais detalhada. É importante salientar que este pequeno número de táxons não deve refletir uma escassez de temnospôndilos permianos para a Bacia do Paraná. Esta baixa diversidade refere-se, mais provavelmente, a um baixo esforço amostral exercido sobre os afloramentos da Formação Rio do Rasto. Um exemplo de classificação estratigráfica pode ser vista na figura 7.

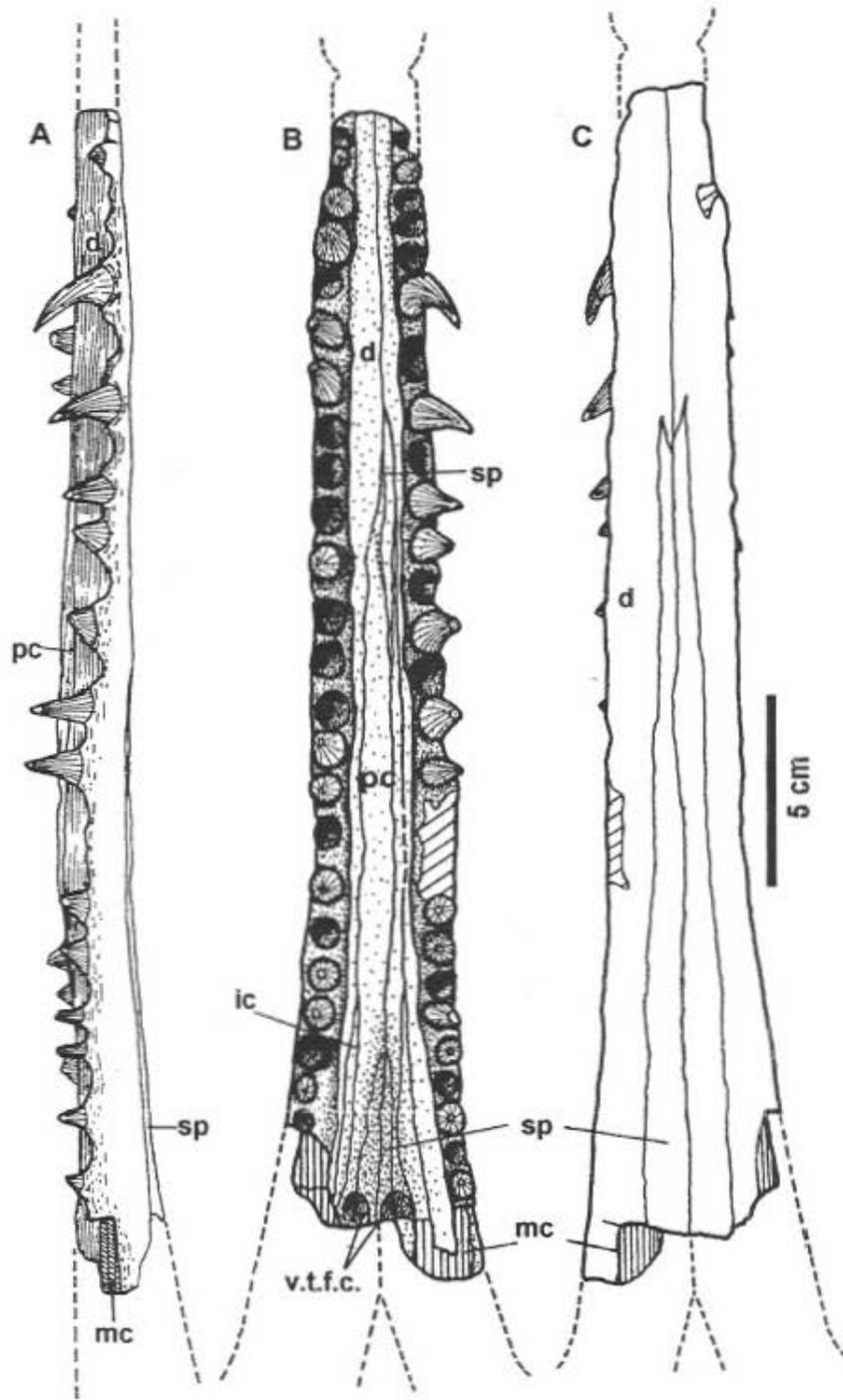


Figura 6 – *Bageherpeton longignathus* (modificado de Dias & Barberena, 2003).

Dates (ma)	Period	Epochs	SGCS stages	Eastern Europe stages	Eastern Europe assemblages	Karoo Supergroup assemblage zones	Rio do Rasto Formation faunas	Biostratigraphically relevant taxa
251	P e r m i a n	Lopingian	Changshingian	Late Tatarian	Vyazniki	<i>Dicynodon</i>	Serra do Cadeado	
260			Wuchiapingian		Sokolki	<i>Cistecephalus</i>		
			Capitanian		Ilinskoe	<i>Tropidostoma</i>		
		Kotelnich		<i>Pristerognathus</i>				
265		Guadalupian	Capitanian	Early Tatarian	Isheevo	<i>Tapinocephalus</i>	Posto Queimado and Aceguá	
					Wordian	L. Kaz.	Ocher	

Figura 7 – Bioestratigrafia da Formação Rio do Rasto com base na presença de tetrápodes. Todos os materiais de rostro curto foram atribuídos a um único táxon.

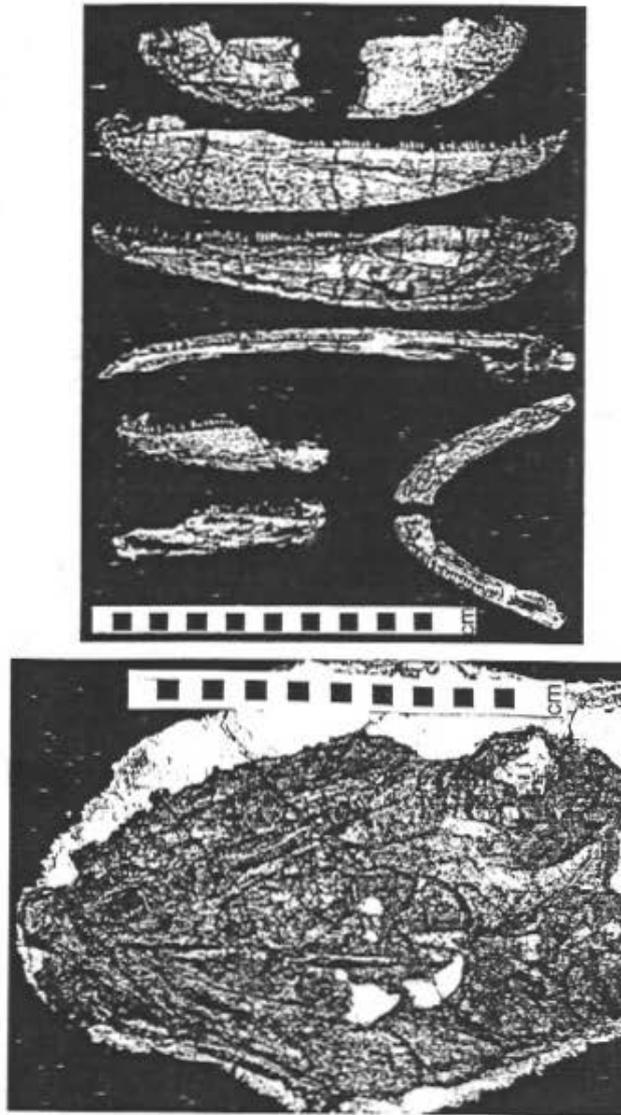


Figura 8 – Materiais de anfíbios de rostro curto encontrados na Formação Rio do Rastro do Estado do Paraná: a) Mandíbulas isoladas; b) Crânio com mandíbula.

2 – Objetivos

O presente trabalho tem como objetivos principais:

1 – Efetuar uma revisão dos materiais de temnospôndilos pertencentes à coleção do Setor de Paleovertebrados da UFRGS;

- 2 – Contextualizar os materiais relacionados às formas de rosto curto e os problemas taxonômicos e biostratigráficos relativos aos mesmos;
- 3 – Discutir a validade de algumas características utilizadas nas análises filogenéticas de temnospôndilos, especialmente aquelas relacionadas à mandíbula;
- 4 - Realizar uma análise filogenética incluindo os materiais citados no item anterior e propor uma nova metodologia filogenética baseada na comparação entre cladogramas parciais (baseados apenas em características de partes dos organismos) e completos.

3-Material e métodos

Além da revisão dos materiais já citados nos itens anteriores, atribuídos a *Autralerpeton cosgriffi* Barberena & Dias, 2001, *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena 2001 e *Rastosuchus hammeri* Barberena et alii 1985, foram analisadas, no presente trabalho, sete (7) peças mandibulares (Fig. 8a), sendo a maioria representada por hemimandíbulas e fragmentos, que haviam sido consideradas como pertencentes ao último táxon acima citado. Este material foi escolhido devido ao seu bom estado de preservação bem como por se tratar da estrutura mais abundante (em número de peças) nos materiais de anfíbio de rosto curto da Formação Rio do Rasto. Apenas uma destas hemimandíbulas estava completa e, mesmo assim, carecia da porção anterior da sínfise mandibular. O material já estava praticamente todo preparado. Em alguns casos, foram utilizadas pequenas agulhas e marteletes pneumáticos para remover o sedimento que ainda estava encobrindo algumas estruturas.

O trabalho de descrição das mandíbulas do anfíbio temnospôndilo de rosto curto da Formação Rio do Rasto (que consta no trabalho anexo) começou com a verificação das estruturas, suturas e ossos presentes no material. Como base para comparação, utilizou-se o trabalho de Jupp & Warren (1986), que apresenta uma descrição geral de todos os componentes ósseos das mandíbulas dos Temnospondyli, bem como uma discussão a respeito de algumas características de validade taxonômica. Além disso, foram feitas comparações com táxons africanos morfologicamente similares: *Rhinesuchus* (a partir de fotografias gentilmente cedidas pelo Dr. Ross Damiani), *Rhineceps* e *Uranocentron* (a partir de fotos cedidas por Elizabeth Latimer Schaafsma). Durante o processo de descrição,

eventuais dúvidas acerca da interpretação de algumas estruturas foram discutidas diretamente, através de correio eletrônico, com os paleontólogos acima citados.

As análises filogenéticas foram realizadas utilizando-se o programa P.A.U.P. 3.0 em um computador Apple Macintosh. Os procedimentos realizados foram: Branch and Bound e Consensus Tree with Majority Rule 50%. Para verificar o quanto as características mandibulares de um determinado táxon representam a totalidade de suas características, foi analisada uma matriz contendo apenas as características mandibulares dos *taxa*, e o cladograma resultante (cladograma parcial) foi comparado com aquele gerado utilizando a totalidade das características (cladograma completo) e *taxa* utilizados por Damiani (2001a) (Anexo 2).

4 – Discussão

Segundo Milner (1990), existem muitas convergências entre os Stereospondyli, o que dificulta a identificação de características sistemáticas relevantes (sinapomorfias). Entretanto, algumas características mostram claramente a diferenciação entre os grupos mais primitivos e os mais derivados, como por exemplo, o tamanho da PGA (Post-Glenoid Área = região pós-glenóide) que é a porção da mandíbula posterior à articulação desta com o crânio.

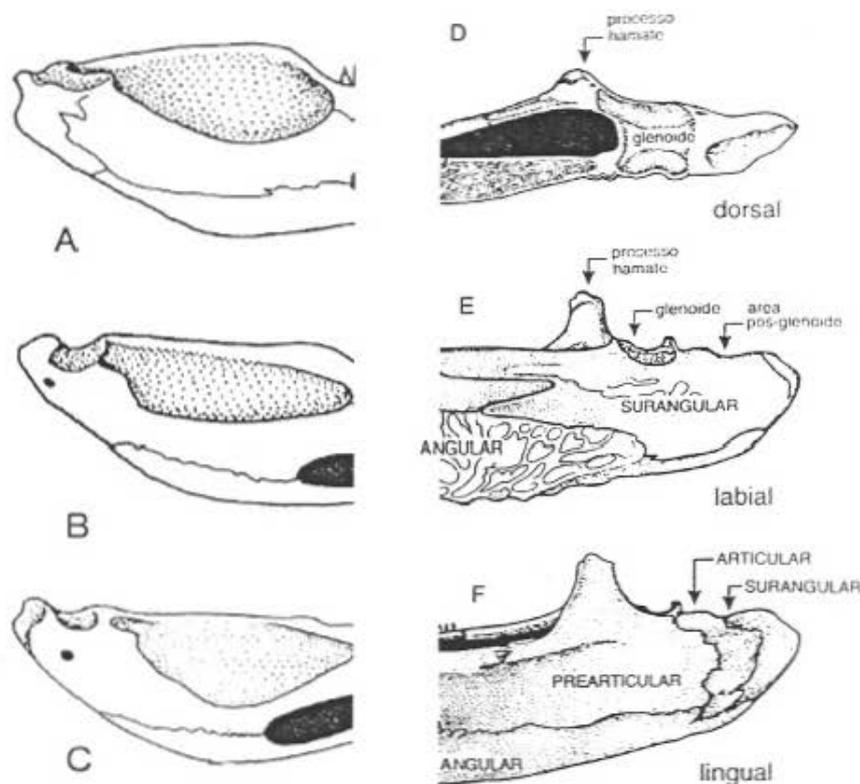


Figura 9 – Comparação entre as áreas pós-glenóides de temnospondilos primitivos (A- *Inthasuchus silvicola*; B- *Tryphosuchus paucidens*; C- *Platyoposaurus stuckenbergi*) e temnospondilos avançados (D, E e F- *Mastodonsaurus giganteus*), modificado de Schoch & Milner, 2000).

Esta estrutura é mais desenvolvida nas formas derivadas, onde o suprangular e o pré-articular também compõem a PGA. Nesta região, inseriam-se os músculos e tendões que tinham como função abrir a boca. A ausência, na bibliografia, de figuras e descrições precisas das mandíbulas de muitos táxons de temnospondilos dificultou a identificação de

muitas estruturas mencionadas em trabalhos sobre o grupo. Um exemplo foi a tentativa de identificar, no material estudado, a presença - ou não - do chamado *hamate process*, uma elevação na borda anterior na região glenóide, que servia para a melhora da precisão de encaixe da mandíbula com o crânio. Essa problemática é melhor discutida no artigo enviado para publicação (anexo 2).

Dentre os Stereospondyli mais primitivos, pode-se citar *Uranocentron* e *Rhinesuchus*. Nestes, a PGA (região pós-glenóide) é curta e os coronóides possuem apenas denticulos. Durante o Triássico, existe uma irradiação de formas, como os mastodonsaurídeos e os rhitidosteídeos, onde existe um alojamento da PGA e onde algumas formas apresentam dentes ao invés de denticulos no coronóide, além de outras características derivadas.

Muitas são as dúvidas acerca da classificação dos Temnospondyli, e existem muitos trabalhos com diferentes levantamentos e interpretações das características válidas para sistemática. Damiani (2001a) e Yates & Warren (2000) apresentam análises cladísticas englobando variados grupos de Temnospondyli. Entretanto, o trabalho mais utilizado para o levantamento de caracteres úteis à análise cladística aqui apresentada foi o de Damiani (2001). O trabalho de Yates & Warren (2000), apesar de muito bem desenvolvido, apresenta, em nossa opinião, muitas características superpostas umas às outras, o que desvirtua o valor das mesmas na análise de uma matriz computacional.

Considerando que foram abstraídos da análise aqueles *taxa* que continham *missing-data* para as características em questão o cladograma gerado utilizando apenas caracteres mandibulares (cladograma parcial)(fig.10) manteve a grande maioria das relações filogenéticas entre os *taxa* e essa topologia foi semelhante à obtida utilizando a totalidade dos caracteres (cladograma completo do anexo 2). Sendo assim, é plausível afirmar que caracteres mandibulares podem representar, com alguma fidelidade, a história evolutiva geral deste grupo.

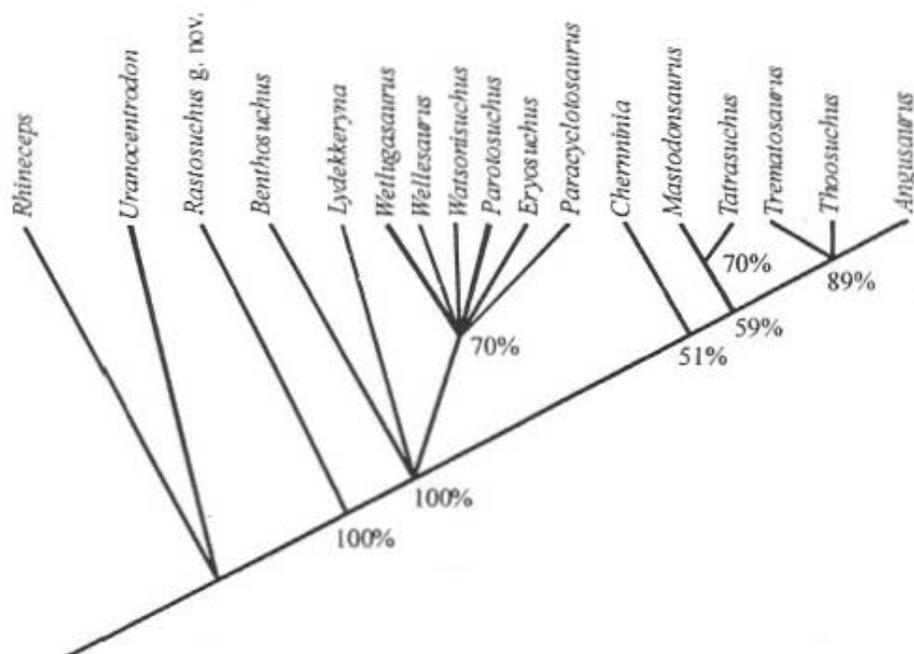


Figura 10 - Cladograma gerado utilizando apenas os caracteres mandibulares

O anfíbio Temnospondyli de rostro curto noticiado para a Formação Rio do Rasto foi denominado "*Rastosuchus hammeri*" (Barberena *et alii*, 1980) e, conforme já citado, refere-se a um conjunto formado por um crânio com mandíbula, várias outras mandíbulas isoladas e alguns elementos pós-cranianos, provenientes de mais de um afloramento. Entretanto, o nome "*Rastosuchus hammeri*" deve ser invalidado, recebendo o *status* de *nomem nudum*, (publicação 3 - Kroeff *et alii*, *no prelo*), uma vez que uma descrição formal deste táxon nunca foi apresentada, nem por Barberena *et alii* (1980) e nem em trabalhos posteriores (Barberena *et alii*, 1985; Barberena & Dias, 1998) onde o mesmo é citado. Além disso, durante a realização do presente trabalho, verificou-se que os dados de coleta destes materiais foram parcialmente perdidos e, portanto, não há como precisar as localidades de onde provêm algumas das peças. Este problema já foi abordado anteriormente por Dias & Schultz (2003) e por Dias (2003).

Barberena *et alii* (1980; 1985) sugeriram que o crânio UFRGS-PV-0352-P (Fig. 8b) e as mandíbulas dissociadas (Fig. 8a) pertenciam a um mesmo táxon e concluíram haver uma forte afinidade taxonômica com as formas africanas de Rhinesuchidae. Entretanto, as mandíbulas aderidas ao crânio estão muito mal preservadas e não permitem a visualização de características sistemáticas relevantes que permitam associá-la às demais mandíbulas. O

estado de preservação das mandíbulas aderidas ao crânio é tão precário que não permite identificar qualquer estrutura anatômica, como, por exemplo, a PGA ou a presença de dentição coronóide. Por estes motivos, este material não foi incluído na análise cladística aqui realizada, que enfatizou os caracteres mandibulares. Esta problemática será novamente abordada no item 4.3.

Os materiais pós-cranianos considerados por Barberena *et alii* (1980) como pertencentes ao táxon de rostró curto "*Rastosuchus hammeri*" também não foram objeto de análise justamente em função da perda de dados de coleta, impossibilitando a conexão entre estes as mandíbulas estudadas.

No início do ano 2000, como parte de um projeto de iniciação científica do autor, as mandíbulas isoladas de "*Rastosuchus hammeri*" passaram a ser estudadas, descritas e foram realizadas às primeiras análises cladísticas. Os resultados iniciais foram inconsistentes, devido à dificuldade de interpretação de alguns caracteres. Dias & Kroeff (2002a) apresentaram um estudo filogenético preliminar (Fig. 11), no qual concluíram que estas mandíbulas de temnopôndilos de rostró curto da Formação Rio do Rasto pertenceriam a um Mastodonsauridae, o que constituiria uma novidade, tanto pelo aspecto paleobiogeográfico (seria o primeiro registro do grupo na América do Sul) quanto pela questão da distribuição temporal daquele grupo (conhecido apenas no Mesozóico). Porém, após algumas discussões com Ross Damiani e Claudia Marsicano, foi efetuada uma re-interpretação de algumas características (o processo *hamate* passou a ser considerado ausente e a PGA passou a ser considerada pequena), o que resultou na obtenção de resultados distintos nas análises (Fig 12). O novo cladograma obtido mostrava o material em questão posicionado próximo a *Rhineceps*, um Rhinesuchidae. Este resultado seria muito próximo do que havia sido proposto por Barberena *et alii* (1980; 1985) e Barberena & Dias (1998) sem análises filogenéticas. Dias & Kroeff (2002a; b) correspondem às publicações anexas I e II.

Por ser uma característica de padrão contínuo, a extensão da região pós-glenóide (PGA) tornou-se difícil de ser definida quanto ao seu estado de derivação (plesiomórfica ou apomórfica) nas mandíbulas do anfíbio de rostró curto. Na literatura disponível, não havia uma dimensão precisa para a determinação de estados. A PGA de vários Temnospondyli foi observada na literatura (Bolt & Lombard, 2001; Damiani, 2001a,b;

Jupp & Warren, 1986; Nilsson, 1944), e sugere-se aqui que tal característica possa apresentar um padrão de derivação contínua, e não discreta, como vem sendo tratada.

Visto que não foi possível associar a um mesmo *taxon* as mandíbulas isoladas e o crânio apresentado por Barberena *et al.* (1980) e Barberena & Dias (1998) e pelo fato de *Rastosuchus hammeri* permanecer com *status* de *nomem nudum*, foi então proposto que a designação genérica *Rastosuchus* passasse a referir-se apenas às mandíbulas de rosto curto da Formação Rio do Rasto (Publicação 3 - Kroeff, Dias & Schultz, *no prelo*). As mandíbulas foram definidas como material tipo de um novo *táxon*, em nível genérico e específico, pois representam uma amostra mais significativa, em número de exemplares. Além disso, a qualidade de preservação das mandíbulas também é superior àquela do crânio, portanto, sendo mais fácil e segura a descrição e identificação de estruturas.

A opção pela manutenção do nome *Rastosuchus* para uma parte do material informalmente apresentado por Barberena *et alii* (1980) deveu-se ao fato de que este nome genérico já foi amplamente utilizado (e citado) em publicações de cunho estratigráfico e bioestratigráfico (Barberena *et alii* 1985). Uma vez que tal nome genérico não possuía material tipo designado e nem descrição de acordo com as normas da nomenclatura zoológica (CÓDIGO INTERNACIONAL DE NOMENCLATURA ZOOLOGICA), permanecia, portanto, como um nome inválido, podendo, desse modo, ser utilizado para denominar um novo *taxon*. Já o nome específico *R. hammeri*, utilizado uma única vez por Barberena *et alii* (1980), não foi aproveitado. Optou-se por utilizar um nome específico com significado anatômico característico para a espécie descrita, resultando na designação *Rastosuchus coronodentatus*, em alusão à presença de uma dentição bem desenvolvida nos ossos da série coronóide (fig.6 do anexo 2). Assim, permanecem válidas as citações anteriores do nome *Rastosuchus*, na medida em que faziam apenas referência à presença de um anfíbio de rosto curto semelhante ao gênero sul-africano *Rhinesuchus*, bem como reforçavam uma correlação bioestratigráfica entre a Formação Rio do Rasto e a Zona de *Cistecephalus*.

Em relação ao crânio UFRGS-PV-0352-P que fazia parte do material atribuído a "*Rastosuchus hammeri*" por Barberena *et alii* (1980), é necessária, ainda, a realização de uma descrição mais detalhada do mesmo para permitir quaisquer inferências de cunho taxonômico e verificar a presença - ou não - de caracteres que possam estimar as relações

de parentesco entre o mesmo e as mandíbulas apresentadas neste trabalho. Sabe-se de antemão que, devido às condições de preservação do material, essa não será uma tarefa fácil e provavelmente não será possível sem que sejam coletados novos materiais.

Análises tafonômicas e bioestratigráficas ficaram prejudicadas pela perda de dados importantes referentes à coleta. Ainda assim, foi possível estabelecer algumas inferências de caráter tafonômico. O material encontrava-se desarticulado, mas não mostrou indícios de abrasão, indicando pouco ou nenhum transporte das peças. A hipótese de que os esqueletos tenham sido desarticulados pela ação de carniceiros parece ser plausível. A desarticulação pode ter sido produzida também pela ação de ondas de baixa energia que poderiam ter atuado no local. Porém, a falta de dados sedimentológicos específicos de cada afloramento impede a confirmação desta possibilidade. Por fim, a desarticulação do material pode ser um artefato laboratorial, pois, nos registros disponíveis, não foi possível compreender se existe ou não correlação entre as diversas peças coletadas.

Além dos materiais até agora citados, existem ainda diversos materiais pós-cranianos de anfíbios que nunca foram estudados, pertencentes à coleção da UFRGS, provenientes dos mesmos níveis estratigráficos onde foram coletados o crânio UFRGS-PV-0352-P e as mandíbulas atribuídas a *R. coronodentatus*. Alguns exemplares estão em bom estado de preservação e correspondem a fêmures, escápulas, vértebras, costelas e fragmentos de outros elementos ósseos. Análises preliminares deste material mostraram que talvez seja possível associar alguns deles a *Rastosuchus* ou, pelo menos, a algum outro temnospôndilo proximamente aparentado, visto que algumas características verificadas, tais como a morfologia primitiva da anatomia escapular, estão presentes também em *Rhinesuchus* (Damiani, 2001). Entretanto, como estes materiais não foram o foco principal deste trabalho, os mesmos não foram incluídos na análise cladística aqui apresentada.

Durante a execução do trabalho, especulou-se sobre quais seriam as possíveis vantagens evolutivas da presença de uma dupla fileira de dentes, paralelamente dispostas, uma nos ossos coronóides e outra no dentário. Parece plausível inferir que este sistema deveria atuar como uma eficiente trava aos movimentos laterais da mandíbula, quando a mesma estivesse parcial ou totalmente fechada. Os dentes dos ossos palatinos e ectopterigóide deveriam encaixar-se firmemente na canaleta formada entre estas duas fileiras de dentes. Os dentes do dentário, por sua vez, deveriam encaixar-se entre os dentes

maxilares e os palatinos/ectopterigóides. Assim, esse sistema de encaixe limitaria os movimentos laterais da mandíbula no momento da apreensão de suas presas. Este arranjo poderia dificultar também o movimento das presas, diminuindo a possibilidade da mandíbula se deslocar e, conseqüentemente, da presa escapar.

Este padrão de encaixe dos dentes inferiores com os superiores poderia servir de evidência indireta para a associação do crânio UFRGS-PV-0352-P com as mandíbulas descritas como *Rastosuchus coronodentatus*, no entanto, dado o grau de incerteza não se arriscou tal especulação.

5.2 - Implicações cladísticas e evolutivas

Os dois anfíbios de rostro longo descritos para a Formação Rio do Rastro foram atribuídos, um deles, a Rhinesuchidae (*Austraulerpeton*) e o outro um grupo mais primitivo, Arquegosauridae (*Bageherpeton*). Entretanto, apesar das descrições e diagnoses, não foi feita uma análise cladística com nenhum destes *taxa*. Já a forma de rostro curto (*Rastosuchus*) apresentou um peculiar mosaico de características plesiomórficas e derivadas. A análise cladística mostrou que se trata de um *taxon* mais derivado que *Rhineceps* e *Uranocentron*, porém mais primitivo que *Lydekkerina*, *Benthosuchus* e os “mastodonsauróides”. Apesar de ter apresentado uma posição basal na análise cladística feita, *Rastosuchus* apresenta um aumento da região pós-glenóide (PGA), bem como a própria cavidade glenóide em forma de “L”, características que não são esperadas em rhinesuquídeos, grupo ao qual *Rastosuchus* demonstrou ser aparentado.

A PGA de *Rastosuchus* é, visivelmente, maior que a dos rhinesuquídeos (e.g. *Rhineceps*), porém não é tão desenvolvida como nas formas de temnospondilos triássicos (e.g. *Benthosuchus*, *Mastodonsaurus*). Pareceu-nos curioso que muitos autores tratem esta característica como discreta. Tanto em Jupp & Warren (1986) como nas análises cladísticas de Damiani (2001a) e Yates & Warren (2000), apenas dois estados foram apresentados: PGA curta (plesiomórfico) e PGA desenvolvida (apomórfico). Apesar de não termos proposto uma nova maneira de tratar esta estrutura, pareceu-nos nítida a existência de estados intermediários. No mastodonsaurídeo sul-africano descrito - porém não nominado - por Damiani (2001b) as proporções da PGA em relação ao restante da mandíbula são muito similares às de *Rastosuchus*. Considerando que as posições bioestratigráficas postuladas

para estes *taxa* colocam o mastodonsaurídeo supracitado na base do Triássico e *Rastosuchus* no topo do Permiano, é possível que estes dois *taxa* representem estágios intermediários quanto o desenvolvimento da PGA.

Um dos resultados apresentados no artigo anexo (publicação 3) diz respeito à tentativa de verificar o quanto características mandibulares, analisadas isoladamente, corresponderiam às relações filogenéticas dos temnospôndilos obtidas numa análise cladística mais abrangente, baseada em características cranianas e pós-cranianas. A comparação entre os resultados de uma matriz gerada com todos os dados disponíveis como crânio, pós-crânio e mandíbula, com aqueles gerados apenas por uma análise de caracteres mandibulares, demonstrou que, apesar do aumento de algumas politomias, o cladograma de consenso da análise das mandíbulas foi surpreendentemente similar ao gerado com toda a informação disponível, demonstrando a significância da mandíbula para a sistemática do grupo.

5.4 - Impliações Bioestratigráficas

A presença de *Endothiodon* em sedimentos da Formação Rio do Rasto, na mesma região do Estado do Paraná onde *Rastosuchus* e *Australerpeton* também foram coletados, sugere uma relação destes níveis com a Zona de *Cistecephalus* da serie Beaufort (Pácia do Karoo, África do Sul) (Kitching J. W, 1978). A Zona de *Cistecephalus* contém dicinodontes (dentre eles *Endothiodon*) e rhinesuquídeos (*Rhinesuchus sp.*, *Rhineceps sp.*, *Uranocentron sp.*). Além da já mencionada afinidade de *Rastosuchus* com rhinesuquídeos africanos, proposta por Barberena *et alii* (1980), Barberena (1998) sugere que *Australerpeton cosgriffi* também teria afinidades com este grupo de temnospôndilos. Em Kroeff *et alii*, no prelo (Publicação 3) *Rastosuchus coronodontatus* apresenta uma posição filogenética próxima aos rhinesuquídeos e, de certa forma, corrobora a correlação da Formação Rio do Rasto com os níveis correspondentes à Zona de *Cistecephalus*. Como já fora citado, a perda de dados de coleta dos materiais de temnospôndilos da Formação Rio do Rasto (na coleção da UFRGS), inclusive de *Rastosuchus coronodontatus*, impossibilita uma resolução mais precisa das correlações bioestratigráficas, uma vez que são desconhecidos os níveis específicos em que os materiais foram encontrados.

6-Conclusões

O material analisado e descrito no artigo anexo (2) corresponde a uma nova forma de anfíbio temnospôndilo, apresentando um mosaico de características, com alguns elementos primitivos conjugados com outros apomórficos.

A área pós-glenóide (PGA), que é de fundamental importância para a sistemática deste grupo, parece apresentar um aspecto gradual em sua derivação, onde vários estágios evolutivos poderiam se apresentar entre as formas primitivas (PGA curta, reduzida ou pouco desenvolvida) e aquelas derivadas (com PGA bem desenvolvida ou alongada). Entretanto, Damiani (2001a) e Yates & Warren (2000) tratam esta característica como se existissem apenas os dois estágios extremos. *Rastosuchus coronodentatus* demonstrou a possibilidade de existir um estágio intermediário entre estes dois extremos, fortalecendo a proposição de que este caráter seja tratado como contínuo. O presente trabalho sugere uma revisão desta característica, principalmente no que tange aos seus estados em análises cladísticas, onde adjetivos como “um pouco grande” ou “diminuta” dificultam a interpretação e polarização na montagem da matriz de dados.

O resultado da comparação entre um cladograma gerado a partir de toda a informação disponível com outro gerado apenas com o material mandibular mostrou-nos que esta estrutura pode ser usada para uma análise sistemática, mesmo quando todas as outras estiverem faltando, permitindo a obtenção de resultados satisfatórios. Desta maneira, sugerimos que esta metodologia de comparação de um cladograma gerado com toda a informação com algum outro que porte apenas características de uma determinada estrutura de um táxon deva ser experimentada para outros grupos taxonômicos, verificando, assim, a universalidade – ou não - de tal manifestação.

Em elaborações subjetivas, sugerimos que, assim como muitas estruturas geométricas do mundo natural, os organismos vivos também podem apresentar alguma forma de comportamento fractal em suas estruturas, onde, para determinados parâmetros, uma parte particular de um sistema pode carregar uma representação geral do organismo (seja ela qual for). Seria muito interessante um trabalho que fizesse uma análise específica, aplicando esta metodologia aos mais diversos grupos e às mais diversas estruturas, para

aplicando esta metodologia aos mais diversos grupos e às mais diversas estruturas, para verificar se o resultado obtido na análise das mandíbulas aqui discutidas representa, de alguma forma, uma manifestação universal do mundo biológico (paleontológico) ou se o resultado aqui obtido, nada mais é que um artefato da análise.

Mesmo considerando o baixo esforço amostral feito nos sedimentos Permianos da Formação Rio do Rasto, parece razoável inferir que a fauna sul-americana de temnospôndilos possa ser tão rica quanto as faunas descritas para a África (Bacia de Karoo), onde existem diversas formas de focinho curto. Somente a continuidade dos trabalhos, tanto de coleta como de descrição e sistemática, podem trazer uma melhor resolução para essa idéia.

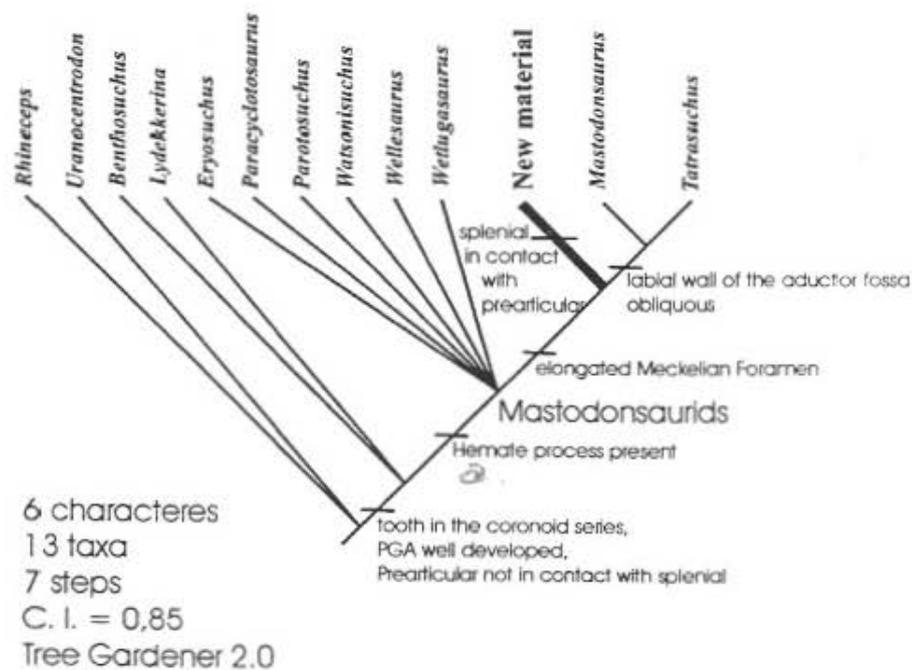
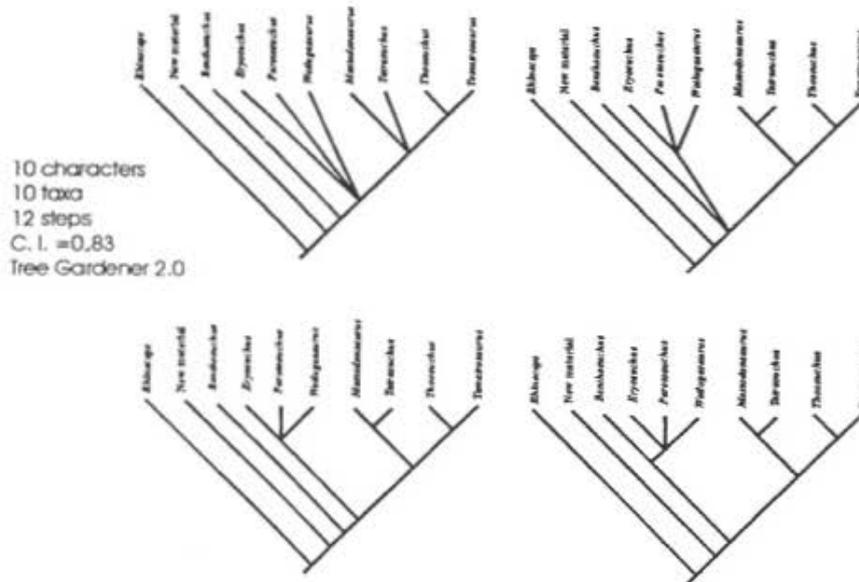


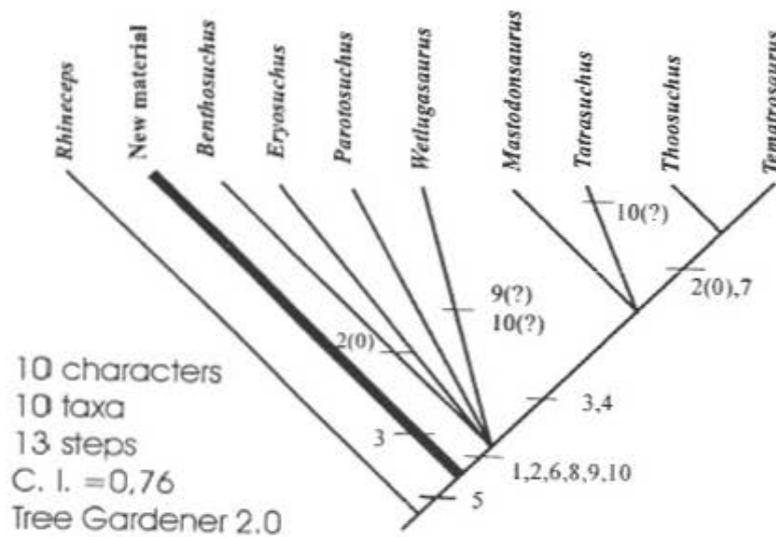
Figura 11- Cladograma preliminar feito durante a publicação anexa 1

4 most parsimonious tree found



a)

Consensus tree of 4 most parsimonious tree found



b)

Figura 12 – a) Cladogramas gerados na análise feita durante a execução da publicação
2. b) Cladograma de consenso

8-Bibliografia

- Barberena M.C.; Daemon, R. F., 1974: A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto. Implicações geocronológicas e estratigráficas. *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia (Porto Alegre)* 2:251-261
- Barberena M. C., Correia, N. R. & Aumond, J. J. 1980. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado. *Revista Brasileira de Geociências* 10(4): 268-275.
- Barberena, M.C.; Araújo, D. C. & Lavina, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research* n. 1:5-20.
- Barberena, M. C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. *An. Acad. Bras. Ci.* 70(1):125-137.
- Barberena, M. C. & Dias, E.V. 1998. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(3):465-468.
- Bolt, J. R. 1977. Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. *Journal of Paleontology*. 51(2):235-249.
- Boy, J. A. 1974. Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli; karbon - Trias). *Palaeontologische Zeitschrift*. 48(3-4):236-268.
- 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*, 8(1):13-24.
- Damiani R.J., 2001(a). A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of Linnean Society*. 133:379-482
- Damiani R. J. et alii, 2001(b). First record of a mastodonsauroid (Temnospondyli, Stereospondyli) from the Early Triassic *Lystrosaurus* Assemblage Zone (Karoo Basin) of South Africa. *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.* 221(1):133-144.

- Dias, E. V. & Barberena, M. C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **73**(1):135-143.
- Dias, E. V. & Kroeff, T. 2002a. The lower jaw of the short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Brazil. In: VIII Congresso Argentino de Paleontologia. Resúmenes. 86-87.
- Dias, E. V. & Kroeff, T. 2002b. The lower jaw of the short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Brazil. In: PALEO 2002 Resumos. *Paleontologia em Destaque* **17**(40):42-43.
- Dias, E.V. & Richter, M. 2002. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena 1998, a temnospondyl amphibian from the upper Permian of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **74**(3):477-490.
- Dias, E. V. & Schultz, C. L. 2003. The first paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*. **6**:29-42.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano, C. & Schultz, C. L. (no prelo). Early Triassic temnospondyl skull fragments from southern South América (Paraná Basin, Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*.
- Dias-da-Silva, S. 2003. Temnospôndilos eotriássicos da Bacia do Paraná: Descrição e Filogenia. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio grande do Sul, Catálogo de Publicação da Biblioteca de Geociências, Porto Alegre. Pág 6
- Gardiner B. G. 1983. Gnathostome vertebrate and classification of the Amphibia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **79**:1-59
- Jupp, R. & Warren, A. A. 1986. The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. *Alcheringa* **10**: 99-124.
- Kitching, J. W. 1978. The stratigraphic distribution and occurrence of South African fossil amphibia in Beaufort beds. *Paleont. Afric.*, **21**, 101-112
- Lavina, E. L. & Barberena, M. C. 1985. Anfíbios ritidosteídeos e lidekkerinídeos da formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul) Implicações bioestratigráficas e geocronológicas. *Iheringia, sér. Geologia*, **10**:19-27

- Milner A. R. 1990 . the radiation of temnospondyl amphibians. In: Major evolutionary radiations. Taylor-Paul-David (editor); Larwood-gilbert-Powell (editor) Systematics Association Special Volume. 42:321-349
- Nilsson, T. 1944. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia. *Kungl. Sv. Vet. Akademies Handlingar*. 21(1):1-69
- Nilsson, T. 1944. On the morphology of the lower jaw of stegocephalia with special reference to eatriassic steocephalians from Spitsbergen, II General part. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje serien* 21(1):1-69.
- Schoch, R. R 1992. Comparative ontogeny of Early Permian brachiosaurid amphibians from southwestern Germany; developmental stages. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*. 222(1-3):43-83. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Naeglele u. Obermiller). Stuttgart, Federal Republic of Germany.
- Schoch, R. R. 1998. Homology of cranial ossifications in urodeles: Significance of developmental data for fossil basal tetrapods. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1998 (1) 1-25.
- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. *Stereospondyli. Stem-stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroidea, Capitosauroidea*. Handbuch der paläoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpertology) **Part 3B**. xii+203p.+16 plates.
- Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128:77-121.
- Witzmann, F. & Pfretzschner 2003. Larval ontogeny of *Micromelerpeton credneri* (Temnospondyli, Dissorophoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23(4):750-768.

Anexo 1
Publicações

Publicação 1

Dias, E. V. & Kroeff, T. 2002a. The lower jaw of the short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Brazil. In: VIII Congresso Argentino de Paleontologia. Resúmenes. 86-87.

Esta é a primeira publicação dos dados referentes ao presente trabalho. Nesta lista-se algumas das características usadas para a análise de sistemática e é apresentado o primeiro resultado taxonômico. Supreendentemente o material estudado parecia ter afinidades com os mastodonsaurídeos, principalmente devido a interpretação momentânea sobre o desenvolvimento da região pós-glenóide. É importante frisar que esses dados foram publicados com pouco menos um ano de estudo, sendo assim deve ser visto como uma ensaio sobre o que seria feito. A figura abaixo mostra o cladograma resultante desta primeira análise, visto que por se tratar de um resumo não há ilustrações.

VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía

Corrientes, 7 al 10 de octubre de 2002

RESÚMENES



UNIVERSIDAD
NACIONAL DEL
NORDESTE

FACULTAD DE
CIENCIAS
EXACTAS
Y NATURALES Y
AGRIMENSURA



Recambio faunístico en el límite Tremadociano-Arenigiano de la Precordillera Argentina

M. G. CARRERA¹ y F. L. CAÑAS²

El límite entre las formaciones La Silla y San Juan (Ordovícico temprano) en la Precordillera Argentina marca uno de los cambios mayores en la configuración de la plataforma carbonática, cambiando las asociaciones de facies de plataforma con margen calcarenítico (Fm. La Silla) a asociaciones de extensa plataforma abierta que desarrolló una geometría de rampa carbonática (Fm. San Juan). Este cambio ha sido relacionado con el evento eustático global del Tremadociano tardío. Las asociaciones fosilíferas registradas en la Formación La Silla (Tremadociano) corresponden a restos aislados de trilobites, nautiloideos, escasos gastrópodos, conodontes entre los microfósiles, y abundantes trazas. Se suman también niveles con estructuras trombolíticas tanto laminares o con crecimientos dómicos. Las comunidades se encuentran dominadas por trilobites y organismos detritívoros, principalmente infaunales, que tienen una mayor similitud con las reconocidas en la "Fauna Cámbrica". Las comunidades de la Formación San Juan se encuentran dominadas por organismos suspensívoros como braquiópodos, poríferos y equinodermos, entre éstas se cuentan las estructuras arrecifales de microbios y esponjas que predominan en la base de la formación, todas estas asociaciones se encuadrarían entre la "Fauna Paleozoica". La diversificación de grupos como el de los braquiópodos que se registra a partir de este límite en la Precordillera antecede al cambio observado en Laurentia, tanto en las asociaciones fosilíferas como en las biofábricas, que se verifica en ese continente recién en el límite Ibexiano-Whiterockiano. Contrariamente, la presencia en este límite de estructuras arrecifales dominadas por microbios y esponjas es coincidente con la aparición de este tipo de comunidades arrecifales entre el Tremadociano tardío y Arenigiano temprano a nivel mundial.

¹ CONICET. Cátedra de Estratigrafía y Geología Histórica, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Univ. Nacional de Córdoba. E-mail: mcarrera@com.uncor.edu

² CONICET. Dpto. de Geología Univ. Nacional de Río Cuarto. E-mail: fcanas@exa.unrc.edu.ar

The lower jaw of the short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Brazil.

E. V. DIAS and T. KROEFF

The known amphibian fauna of the Rio do Rasto Formation is composed of two long-snouted species, *Australerpeton cosgriffi* Barberena and *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena and at least one unnamed short-snouted. The last was only preliminarily presented based on a single specimen with the skull in palatal view and a fragmentary lower jaws attached. This work describes the lower jaw of a short-snouted amphibian based on other materials of the collection of the UFRGS. It is composed of two almost complete hemi-mandibles and four fragments, all well preserved. It was analyzed the following characteres. The post glenoid area (PGA) is type I with a tenuous arcadian groove, only the articular and the surangular compose the PGA, the retroarticular and arcadian processes are present but not well developed, the profile of the PGA is clearly positive. The PGA is relatively short, with the angle between the alignment postglenoid process-retroarticular process and longitudinal axis of the animal, varying from 46 to 48°. The heights of the labial and lingual adductor fossa walls presents a ratio always bigger than 1.5. The labial wall of the adductor fossa is dorsally horizontal. The length of the adductor fossa is 0.3 times the jaw length and 1.4 times the length of the Meckelian foramen. The anterior Meckelian foramen is small and varies from 0.16 to 0.25 times the posterior one. Two smaller secondary foramina are present between them. The dentary presents conical dentition forming a continuous series of marginal teeth. All three bones of the coronoid series bear teeth and also forms a continuous series, parallel to the dentary one. Each hemi-mandible presents two close tusks slightly curved backward on the symphyseal area. The symphysis is relatively short and composed dorsally by the dentary and ventrally by the splenial. The postsplenial bear the anterior Meckelian foramina and the ventral edge of the posterior one. A preliminary phylogenetic analyses shows that this short-snouted amphibian are close related to mastodonsauroids and not to rhinesuchoids as previously proposed.

Publicação 2

Dias, E. V. & Kroeff, T. 2002b. The lower jaw of the short-snouted amphibian from the Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Brazil. In: PALEO 2002 Resumos. *Paleontologia em Destaque* 17(40):42-43.

A segunda publicação foi elaborada após terem sido vislumbrados alguns conhecimentos importantes que não foram observados na primeira análise. Existe nele uma reconsideração do estado evolutivo da PGA, sendo que a mesma passou a ser interpretada como pouco desenvolvida. Esta foi a mais importante modificação que este trabalho apresentou, pois a análise filogenética presente nele gerou um reposicionamento do taxon estudado, passando este agora a apresentar mais afinidade com os Rhinesuquídeos. As figuras abaixo mostram os cladogramas resultantes desta segunda análise.



ISSN 1516-1811

Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

Ano 17, n. 40

Outubro, Novembro, Dezembro/ 2002.

PALEO 2002 *Resumos*

THE LOWER JAW OF THE SHORT-SNOUDED AMPHIBIAN FROM THE RIO DO RASTO
FORMATION (UPPER PERMIAN), BRAZIL

ELISEU V. DIAS
PPGeo, IG/UFRGS, RS, eliseu.dias@ufrgs.br
THIAGO KROEFF
IB/UFRGS, RS, cinodonte@uol.com.br

The known amphibian fauna of the Rio do Rasto Formation is composed of two long-snouted species *Australerpeton cosgriffi* and *Bageherpeton longignathus*, and an unnamed short-snouted. The last amphibian was only preliminarily presented based on a single specimen with the skull in palatal view and a fragmentary lower jaw attached. This work describes the short-snouted lower jaw based on other materials of the collection of the UFRGS. It is composed of two almost complete hemi-mandibles and four fragments, all well preserved. The lower jaw presents a short post glenoid area (PGA), that is composed only by the articular and the surangular with a tenuous arcadian groove. The retroarticular and arcadian processes are present but not well developed. The profile of the PGA is clearly positive. The chorda tympanic foramen is located in the articular/prearticular suture and is very well developed. The heights of the labial and lingual adductor fossa

walls presents a ratio always bigger than 1.5. The length of the adductor fossa is 0.3 times the jaw length and 1.4 times the length of the meckelian foramen which is large. The anterior meckelian foramen is elongated and varies from 0.16 to 0.25 times the posterior one. Two smaller intermediate foramina are present between the anterior and posterior meckelian foramina. The postsplenic bears the anterior meckelian foramina and the ventral edge of the posterior one. The dentary presents conical dentition forming a continuous series of marginal teeth and also a tooth row is present on the coronoids. Each hemi-mandible presents one or two tusks slightly curved backward on the symphyseal area. The symphysis is short and composed dorsally by the dentary and ventrally by the splenic. The prearticular sutures anteriorly with the splenials. A preliminary phylogenetic analyses shows that the short-snouted amphibian is close related to rhinesuchoids as previously proposed.

Publicação 3

Artigo submetido à RBP - Este artigo é a síntese dos trabalhos realizados com o anfíbio de rostro curto da formação Rio do Rasto. Nele está presente a primeira descrição formal deste material, tendo sido utilizadas múltiplas referências para tal. Estruturas básicas para a sistemática como a PGA, dentição coronóide, presença do *hamate process*, suturas e forma de contato entre ossos, tamanho de forâmes foram descritas quando presentes. Fotografias mostrando as principais características, assim como uma ilustração didática das mandíbulas estão presentes no artigo para facilitar a compreensão. Em caráter subliminar, devido a falta de dados de coleta, foram apresentadas as implicações e características tafonômicas e bioestratigráficas.

Além disso, foram executados trabalhos de sistemática filogenética com um maior número de características e ainda maior resolução do estado das características. Sendo assim o cladograma gerado apresentou maior grau de consistência. Este mesmo cladograma de consenso foi comparado com outros onde existem poucos dados faltantes (*missing data*). A intenção era verificar se existia alguma relação de manutenção da topologia sistemática entre cladogramas ditos completos e aqueles gerados utilizando apenas as características mandibulares.

Também presente no texto está uma discussão sobre referências e principalmente a nomenclatura dada a este material em publicações anteriores. Nele discutiu-se a invalidade do nome *Rastosuchus hamerii*, e propusemos o nome *Rastosuchus coronodentatus*, estando este agora formalmente descrito. Por último discutiu-se o caráter discreto como é tratada o estado evolutivo da PGA. Argumentamos no trabalho que *Rastosuchus coronodentatus* pode sugerir que este estado apresente um caráter contínuo na sua derivação. Por fim o trabalho sugere uma análise cladística envolvendo todo o material de anfíbio de rostro curto (isso inclui o material pós-craniano) além de uma mesma análise relacionando todos os anfíbios da Bacia do Paraná.

TEMNOSPONDYL LOWER JAWS FROM THE RIO DO RASTO FORMATION (UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL

THIAGO KROEFF

Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS,
Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP. 91509-900. Porto Alegre, RS, Brasil. cinodonte@hotmail.co,m

ELISEU VIEIRA DIAS

Núcleo de Ciências Biológicas e da Saúde, Centro Universitário Positivo – UNICENP. Rua Prof. Pedro Viriato
Parigot de Souza n° 5300, CEP 81280-330. Curitiba, PR, Brasil. evdias@design.unisinos.br

& CESAR LEANDRO SCHULTZ

Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS,
Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP. 91509-900. Porto Alegre, RS, Brasil. cesar.schultz@ufrgs.br

ABSTRACT - A series of mandibles are described and attributed to a new *taxon* of Temnospondyli, nominated *Rastosuchus coronodentatus* n. g. n. sp. Once no formal description of the material was made, the *taxon* *Rastosuchus hammeri* mentioned by Barberena *et al.* (1980) is here considered as *nomen nudum*. On the other hand, we preferred to preserve the generic name *Rastosuchus* for the studied material due to: 1) Besides the single skull referred to *Rastosuchus*, Barberena *et al.* (1980) also cited the collection of lower jaws; 2) Hitherto is not possible to associate safely the mandibles to the skull; 3) The mandibles constitute a more representative sampling than the skull which is badly preserved; 4) The name *Rastosuchus* have been already used in some publications to identify the short-snouted temnospondyls from the Rio do Rasto Formation and; 5) all studied the mandibles came from this Late Permian formation of the Paraná Basin. The preservation is outstanding and was possible to evidence most of the sutures and also carry out a cladistic analysis. The presence of a small postglenoid area (PGA) and a toothed coronoid series seems to be an unique mosaic of characters within Temnospondyli. The phylogentic analysis shows that *Rastosuchus coronodentatus* is close related to *Rhineceps* and *Uranocentron* but, in an independent ramus below the Mastodonsaurids, Benthosuchids and Lydekkerinids.

Key words: *Rastosuchus coronodentatus*, Rio do Rasto Formation, Temnospondyli, Amphibia.

RESUMO – Uma série de mandíbulas são descritas e atribuídas a um novo táxon de anfíbios Temnospondyli, denominado *Rastosuchus coronodentatus* n. g. n. sp. Uma vez que nunca foi feita

uma descrição formal do táxon, *Rastosuchus hammeri*, mencionado por Barberena *et al.* (1980) é aqui considerado como *nomen nudum*. Por outro lado, preferimos preservar o nome genérico *Rastosuchus* para o material estudado devido a: 1) Além de um crânio referido a *Rastosuchus*, Barberena *et al.* (1980) citou também uma coleção de mandíbulas; 2) Até o momento não é possível associar as mandíbulas ao crânio com segurança; 3) AS mandíbulas constituem uma amostragem mais representativa que o crânio, o qual está mal preservado; 4) O nome *Rastosuchus* já foi utilizado em algumas publicações para identificar o temnospondilo de rostro curto da Formação Rio do Rasto e; 5) todas as mandíbulas estudadas são provenientes desta formação do Neopermiano da Bacia do Paraná. A preservação é excelente e foi possível reconhecer a maioria das suturas e também realizar uma análise cladística. A presença de uma pequena área pós-glenóide (PGA) e o fato da série coronóide ser portadora de dentes parece ser um mosaico único de características dentro de Temnospondyli. A análise filogenética mostrou que *Rastosuchus coronodentatus* é próxima de *Rhineceps* e *Uranocentrodon* mas, num ramo independente abaixo de Mastodonsaurideos, Benthosuchideos e Lydekkerinideos.

Palavras-Chave: *Rastosuchus coronodentatus*, Formação Rio do Rasto, Temnospondyli, Amphibia.

INTRODUCTION

Temnospondyls were amphibians widespread through Pangea during the Neopaleozoic and Mesozoic eras, been found from Carboniferous to Cretaceous and continues as Lissamphibia, their living relatives nowadays. An explosive diversification of this group is observed during the Permian and Triassic periods. At the end of the Triassic, however, they were almost complete replaced by the Amniotes, so that only a few taxa survived up to the Cretaceous period. The Lissamphibia are the only group within the Temnospondyls that remains alive today (Dias & Dias-da-Silva, 2000; 2002).

Temnospondyls shared triradiated pterygoids and a large interpterygoid vacuity split by an elongate cultriform process of the parasphenoid which is sinapomorphic for this group (Milner, 1990; Schoch & Milner, 2000). A nodal concept of Temnospondyls recently presented by Yates &

Warren (2000), based on cladistic analysis, includes all descendants of the ancestral of *Eryops* and *Parotosuchus*.

Temnospondyls also shared a dominance of the intercentral vertebral elements over the pleurocentral ones, even initially plesiomorphic, it is an important feature that evolved to more complex states within the group.

In Brazil temnospondyls are recorded in the Parnaíba and in the Paraná Basins, both intracratonic sedimentary basins. *Prionosuchus plummeri* was found in the Lower Permian Pedra do Fogo Formation of the Parnaíba Basin. All other known *taxa* are from the Paraná Basin, in the Rio do Rasto (Upper Permian) and Sanga do Cabral (Lower Triassic) Formations. *Australerpeton cosgriffi* (Barberena, 1998; Dias & Richter, 2002; Dias & Schultz, 2003) is one long-snouted temnospondyl that was previously identified as *Platyops* by Barberena & Daemon (1974) and is the first record of a temnospondyl amphibian to the Rio do Rasto Formation. *Bageherpeton longignathus* (Dias & Barberena, 2001) is the second long-snouted and seems to be related to archegosaurids. Finally, an unnamed *taxon* of a short-snouted amphibian (Barberena & Dias, 1998) completes the record of temnospondyls from Rio do Rasto Formation. Regarding to the Sanga do Cabral Formation, a unique *taxon* was formally proposed until now (Dias-da-Silva *et al.* in press) but many unidentified fragments have been found (Dias-da-Silva, 1998).

This paper describes a series of isolated Temnospondyl mandibles from Rio do Rasto Formation. This material was previously cited by Barberena *et al.* (1980; 1985) and Barberena & Dias (1998) as associated to a short-snouted "Rhinesuchoid" sincipitium (Barberena *et al.* 1980). However, the isolated mandibles here discussed could not be associated to the skull or even the mandible of that sincipitium because, that material is poorly preserved, not showing any diagnostic character. Only the collection of new materials, including skull and lower jaws associated, could confirm or refuse a taxonomic affinity between that sincipitium of Barberena & Dias (1998) and the

mandibles here described. Due to this problem, it becomes necessary a reevaluation about the taxonomic status of the name *Rastosuchus*, which will be presented ahead.

The isolated mandibles described in this paper present a unique mosaic of characters, never found in other temnospondyl, pointing to a new taxon.

MATERIAL AND METHODS

The analyzed material was collected in Serra do Cadeado (Paraná State, Brazil) on Late Permian sediments of the Rio do Rasto Formation by Dr. Mario C. Barberena and the integrants of the prospective field works organized by UFRGS (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) during the decades of 1970 and 1980. (Fig 1)

Precise references about geographic and biostratigraphic location of each fossil were lost by reasons already mentioned by Dias & Schultz (2003). The only available information about location for this and other materials collected from that area can be found in Barberena *et al.* (1980, 1985).

The material includes six lower jaw fragments (Fig. 2), being two of them almost complete hemi-mandibles (UFRGS PV 0350 P, UFRGS PV 0349 P). The others are broken in different ways. An anterior portion with the symphyisial area is preserved in the fragment UFRGS-PV-0235-P while a posterior portion with the postglenoid area (PGA) is very well preserved at UFRGS-PV-0350-P. The other fragments (UFRGS-PV-0348-P, UFRGS-PV-0357-P) lack both symphyisial and posterior area of the adductor fossa, consequently missing the glenoid area and the PGA. All these materials are housed at the "Laboratorio de Paleontologia de Vertebrados" of the UFRGS and the code "UFRGS-PV-xxxx-P" can be understood as follows: UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul; xxxx – number of the specimen in the collection Record; PV – Paleovertebrates collection; P – Permian Period.

All the pieces were almost totally prepared since the 80's years. For this study, only small needles were used to remove the matrix from some foramina and sutures that were still covered.

The quality of the preservation is outstanding, so it was possible to evidence almost all the sutures. None of the specimens is totally complete, but they complete themselves. Taking all the mandibles together it is possible to verify almost all the characters that were used for description and systematics. The reconstruction of the complete mandible was based on the entire lower jaw collection (Fig. 3).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

AMPHIBIA Linneaus, 1758 (*sensu* Gauthier *et al.* 1988)

TEMNOSPONDYLI Zittel, 1890 (*sensu* Milner, 1993)

Rastosuchus gen. nov.

Type species. *Rastosuchus coronodentatus* sp. nov.

Procedence. Rio do Rasto Formation at the Serra do Cadeado in the Paraná State. Several outcrops along the Ponta Grossa to Apucarana railway.

Etymology. Rasto in reference to Rio do Rasto Formation; *suchus*: crocodile-like animal.

Diagnosis. As for the species.

Rastosuchus coronodentatus sp. nov.

Holotype. UFRGS-PV-0350-P, almost complete right hemimandible

Paratypes. UFRGS-PV-0349-P, almost complete left hemimandible; UFRGS-PV-0235-P, anterior portion with the symphyseal area; UFRGS-PV-0350-P, posterior portion with the postglenoid area; UFRGS-PV-0348-P, intermediate portion, including coronoid series; UFRGS-PV-0357-P, intermediate portion, including coronoid series.

Procedence. Rio do Rasto Formation at the Serra do Cadeado in the Paraná State, Late Permian, Paraná Basin, Brasil.

Etymology. *Corono* related to the coronoid bones; *dentatus*: the one that has teeth in relation to the presence of teeth on the coronoids.

Diagnosis. A Temnospondyl with a well developed dentition of all three coronoid bones; small PGA (postglenoid area) type I (*sensu* Jupp & Warren, 1986); an elongated well developed *chorda timpanica foramen* placed in the suture between the articular and the prearticular; a L-shaped glenoid fossa situated above the level of the dentary toothed surface but without hamate process; the labial wall of the adductor fossa straight rather than oblique; a large posterior meckelian foramina, two or more small anterior meckelian foramina, contact between prearticular and anterior splenial at the level of the anteriormost meckelian foramen; prearticular participating on the dorsal edge of the anterior meckelian foramen; near the symphysis, the anterior portion of the dentary makes a horizontal shelf which bears one or two tusks; post-symphysial foramen present just below this shelf on dentary; only splenial and dentary participates on the symphysis. The mosaic of characters above is unique to all Permian or Triassic Temnospondyli.

DESCRIPTION

All the specimens are very well preserved showing the typical Temnospondyli dermal reticulated bone ornamentation composed by pits, furrows and ridges following the ontogenetic pattern of pits on the initial center of ossification and furrows in their borders.

There are ten bones on temnospondyl lower jaws (JUPP & WARREN, 1986) and all of them are visible on the material of *Rastosuchus coronodentatus*, as well as most of the sutures between these bones.

None of the studied materials are entire complete, the most complete hemimandible lacks only the symphyseal area (UFRGS-PV-0350-P). The shortest was estimated as having 25 cm long (UFRGS-PV-0349-P, Fig. 4), while the largest one (UFRGS-PV-0348-P), had its size estimated around to 50cm (Fig. 5), which would represent the largest known individual of the species. This large difference between the smallest and the biggest jaw (almost twice in size) might suggest continuous growing, but due to the small number of specimens collected it is not safe to assume it.

Another variation between specimens is in the number of tusks at the symphyseal area. In UFRGS-PV-0235-P there are two tusks while in UFRGS-PV-0349-P only one tusk is present.

Labial view

The dentary bears a sequence of conical teeth which bases are slightly anteroposteriorly compressed. In labial view, the dentary is placed in a dorsal position extending from the symphyseal area to a medial portion, where it makes a narrow wedge-shaped suture with the suprangular, just below the dorsal border of the adductor fossa wall. Also a small toothless portion of the coronoid (coronoid 3) contacts this narrow portion of the dentary and composes part of the dorsal border of the lower jaw (Fig. 3 A, B).

The suprangular sutures with the coronoid and follows backward, composing the posterior dorsal border of the adductor fossa wall and of the mandible including the post-glenoid area. Posteroventrally, a small portion to the suprangular-articular suture appears in labial view (Fig. 3A).

Below the suprangular is the angular that composes not only the inferior border of the posterior portion of the labial side, but also turns downward to the lingual side of the mandible (Fig. 3 A, B). The angular contact the suprangular dorsally, the dentary anterodorsally and anteroventrally the posterior splenial. The angular extend posteriorly reaching the articular ventrally exactly below the glenoid fossa. This character is considered to be primitive and characterizes a PGA type I *sensu* JUPP & WARREN (1986).

Under the anterior portion of the angular is the post-splenial that is limited by the dentary dorsally and by the splenial anteriorly. For its time the splenial is also limited by the dentary dorsally and runs ventrally forward to participate on the symphysis.

Three sensory *sulci* cross over the suprangular; the mandibular, the mandibular accessory and the oral *sulci*. The mandibular sensory *sulcus* starts between the glenoid fossa and the PGA, and it goes downward through the angular running parallel to the ventral curvature of the lower jaw.

Bifurcating from it, other two sensory channels projected anteriorly; the oral and the mandibular accessory both over the suprangular (Figs. 2 B, C; 3 A). This sensory *sulci* configuration is a primitive character that is very common to temnospondyls (JUPP & WARREN, 1986).

Lingual view

At the symphyseal area, the dentary presents a horizontal shelf which holds one (UFRGS-PV-0349-P) or two (UFRGS-PV-0235-P) large tusks that are directed upwards and gently curved posteriorly, towards the oral cavity. Dentary covers the anterior half of the dorsal margin of the mandible and presents 50-65 teeth, depending on jaw size and replacement stage.

In lingual view is possible to see the three bones of the coronoid series covering the dorsal surface of the splenial, prearticular and suprangular. All coronoids bear teeth, as observed in the specimens UFRGS-PV-0349-P, UFRGS-PV-0357-P and UFRGS-PV-0350-P. The tooth bearing coronoid series makes a continuous tooth-row. These teeth are straight dorsally projected with a parallel alignment to the dentary dentition.

Under the precoronoid (coronoid 1) is the splenial and probably the anterior end of the prearticular. The intercoronoid (coronoid 2) contacts ventrally only the prearticular; and the coronoid (coronoid 3) contacts ventrally the prearticular and the suprangular (Figs. 2D; 3 B; 4A; 6 A,B).

The ventral anterior region is composed by the splenial and postsplenial saw in lingual side and, as already mentioned, in labial side too. On the postsplenial is possible to see two anterior meckelian foramina. The anteriormost one is dorsally limited by the prearticular while the other is totally surrounded by the postsplenial bone (Fig. 3 B).

Although not clearly visible, the sutures between prearticular, splenials and coronoid series were inferred as shown in figure 3. The prearticular seems to contact the splenial at the level of the anterior meckelian foramen. Their sutures follow a plesiomorphic pattern, as in *Archegosaurus dechini*, in which the prearticular contacts the anterior splenial and the precoronoid. Posteriorly, the

prearticular makes the internal wall of the adductor fossa and the superior margin of the posterior meckelian foramen. The prearticular also makes a dorsal projection on the anterior border of the glenoid fossa, giving it an L-shape.

The posterior meckelian foramen has an elliptical-elongated shape. Its margins are composed by the angular inferiorly, prearticular dorsally and postsplenial anteriorly. The angular does not participate on its borders.

The angular composes all the posterior ventral border of the lower jaw extending posteriorly until its suture with the articular. It is important to remark that in lingual view neither the angular nor the prearticular surpass the anterior limit of the glenoid area, so that the PGA is composed only by the articular and suprangular.

In prearticular-articular suture is a well-developed rice-size *chorda* tympanic foramen. This foramen seems too be placed most in the prearticular, making only a point-contact with the articular.

Dorsal view

It is remarkable, in dorsal view, the dorsoposterior projection of the prearticular, which gives an L-shape to the glenoid fossa as already mentioned. This L-shaped glenoid fossa is above the level of the *adductor fossa* labial wall but not configure a hamate process. This structure is surely linked with an evolutive biomechanic solution to improve the animal's bite stability, but this issue will not be discussed in this paper.

Due to the good preservation, the internal space of the adductor fossa was preserved, so that it is possible to see some parts of its internal surface, where is the insertion of the adductor muscles.

Postglenoid area (PGA)

The PGA and its morphology are very important for the systematic analysis of temnospondyls, so it was described apart here. The PGA is defined as the region posteriorly to the glenoid fossa, the articular surface of the jaw with the skull.

The PGA of *Rastosuchus* is composed by the suprangular labially and by the articular lingually, so it is classified as Type I according to Jupp & Warren, 1986. It is relatively small comparing with some other Triassic temnospondyls and was considered as primitive in our cladistic analysis. An aspect that is also remarkable is the fact that this structure does not rise over the level of the glenoid area, which seems to be a plesiomorphic condition too (Fig. 2, 3)

The articular is the major component of the PGA covering all its lingual view and can also be seen ventrally and dorsally. The suprangular composes the PGA labially and can also be seen in ventral and dorsal view. The suture between suprangular-articular is clearly visible in the longitudinal midline of the PGA. The retroarticular process and the arcadian process are present and between them is a smooth arcadian groove (Fig. 7).

PHYLOGENETIC ANALYSIS

The analysis was done using P.A.U.P. 3.1.1 for Macintosh using 17 taxa and 7 characters as shown in Table 1. Our analysis produced 37 most parsimonious trees with 9 steps. The consistence index of each node can be seen on the cladogram that where produced. The consensus tree was produced with branch and bound and majority-rule 50%. The cladogram is presented in the figure 8.

The position of *Rastosuchus* in the cladogram shows that this animal is inserted in a group that derives from one polytomy formed with *Rhineceps* and *Uranocentrodon*.

Rastosuchus represents the most basal *taxon* of a group that is formed by Mastodonsaurids and other derived forms. This placement of *Rastosuchus* closer the derived forms is the reflex of the presence of teeth on the coronoid series, suggesting that it is a possible intermediate between Rhinesuchoids and the Triassic derived forms.

Diagnoses based on mandibles are very well known and applied for Temnospondyli (Jupp & Warren 1998), but none cladistic analysis based on mandible characters only was found in the literature. It is clear for us that, for a parsimonious analysis, as bigger be the amount of information

as better be the definition of the phylogenetic problem, but the cladistic analysis that we performed using only mandible characters showed that this structure indeed has a significative taxonomic stability. This assertion is based on the topology similarity that we found between the cladogram created using only mandibular characters and that one used by Damiani (2001) created using cranial and postcranial elements as well. Of course we have to be aware that by using such kind of procedure since the resolution of the analysis could be affected in some cases, but this evaluation seems to be a very trustworthy tool for systematics when other parts of the animal are missing.

Considering the fact that the cladograms are always a representation of the evolutionary path, this analysis may help to place any giving *taxa* when no other information is available rather than the mandible. Some *taxa* used by Damiani (2002) where removed from the analysis because they presented several missing-data regarding to the mandibular characters and it would produce a non-consistent resolution of its relation with the other *taxa*.

Rhineceps was chosen as the out group for this analysis because it has enough plesiomorphic characters to represent a common ancestor to the analyzed *taxa*.

Some of the characters were also used by Damiani (2002), and further explanations from it could be taken from there.

DISCUSSION

The presence of one or two tusks on the symphysial shelf can be differences in the ontogenetic development stage, sexual dimorphysm or intraespecific variations. Replacement of the tusks is also another possibility but both tusks are close together and are of same size without a clear evidence of replacement.

Bareberena *et al.* (1980) attributed the name "*Rastosuchus hammeri*" to an association of one amphibian sincranium, several isolated mandibles and other post-cranial material that were found in the Rio do Rasto Formation of Serra do Cadeado region and used this nomination on a posterior

paper (Barberena *et al.* 1985). However, those materials were not formally described at that time and posterior analysis showed that the mandibles and the sincranium could not be quite surely associated, since the mandibles attached to the skull are very badly preserved. Considering that, "*Rastosuchus hammeri*" must be considered a *nomem nudum*.

So, *Rastosuchus* is now re-defined based on the isolated mandibles once they are, at the moment, the most representative material for the short-snouted amphibian of the Rio do Rasto Formation. The generic name *Rastosuchus* has been used in some papers and theses to identify the short-snouted rhinesuchoids of the Rio do Rasto Formation, which constitute a biostratigraphic marker for that unit. Hence, a change in this generic denomination would promote confusion rather than clarify the problem. In this way, the genus name is kept based on the stability criterion. The species name used by Barberena *et al.* (1980) "*R. hammeri*" was discarded and a new specific name was coined, *R. coronodentatus*, using a descriptive feature to composite it.

As already mentioned, *Rastosuchus* lacks an autoapomorphy, however the attribution of a new species to it is justified by a unique mosaic of characters that were not found in any other Permian or Triassic Temnospondyli. The presence of a tooth-bearing coronoid series in *Rastosuchus coronodentatus*, forming an almost continuous teeth row (Fig. 3, 4 and 6) is here considered as derived, while the plesiomorphic state shows only denticles on the surfaces of that bones. Yates & Warren (2000) consider an intermediary state in which teeth are present only on the coronoid. According to those authors this would form an ordered series; however this ordenation is not clearly visible. Damiani (2002) consider only one derived state, where the simple presence of teeth covering the coronoid (coronoid 3) or teeth covering the whole coronoid series are included in the same state (apomorphic). This interpretation is as well not satisfactory, since it is clear that there is indeed a discrete difference between these two states. We suggest the change of the interpretation to the following way: only the presence of denticles is a plesiomorphic state; posterior coronoid with teeth and coronoid

series completely covered by teeth are deviated conditions. Although we did not change the polarity of the character, we did not consider it as ordinate. Once that we could not verify this distinction (between the two derived states) in the bibliography, due to the lack of information about it, we used only one state for such variation (1).

With the exception of *Dvinosaurus* which is a Stem-Stereospondylomorpha from Permian, the oldest Temnospondyli that presented coronoid with teeth are *Lydekkerina* and *Benthosuchus*. The full covering of the coronoid by teeth is recorded for *Plagiosaurus*, *Siderops* and *Almasaurus* (Yates & Warren, 2000), all of them Triassic forms. Teeth covering all the coronoid series were known only after the development of the PGA, in a chronological point of view, so that *Rastosuchus* is the first Stereospondyli that presented this kind of dentition, as well as a combination of toothed coronoid series with a relative small PGA. It may be very interesting for the study of the evolution of the biomechanics of temnospondyls, including the modifications of the PGA, glenoid area and hamate process, but it is not the issue of this paper.

It is clear that a completely toothed coronoid series is a very rare character, when the most frequent pattern of dentition is the one that shows only a dentition over the coronoid 3. Setting the homology of this character seems to be very difficult.

This new material cannot be associated to *Rhinesuchus* or *Rhineceps* because, although they share the large size of the posterior meckelian foramina and the contact between prearticular and anterior splenial, *Rhinesuchus* lacks teeth on the coronoid series covered by teeth as observed in a drawing of Nilsson (1944) and confirmed by pictures of the material. Although not completely developed, the PGA, as well as the curvature of the anterior portion of the glenoid area of *Rastosuchus* are surely more developed than in Rhinesuchoids.

An association with Benthosuchidae is also discharged because it lacks the anterior meckelian foramina, while *Rastosuchus coronodentatus* has two small foramina close to each other.

The so called PGA Type I of Jupp & Warren (1986) is composed exclusively by the articular and the suprangular. It is the most primitive and widespread PGA type among Paleozoic temnospondyls.

An incongruence between Damiani (2001) and Damiani *et al.* (2001) interpretations about the PGA was noted. In Damiani *et al.* (2001) the PGA of mastodonsaurids is developed while in Damiani (2001) an Early Triassic mastodonsaurid was identified just by the presence of a short PGA. Although we disagree with that classification, we consider that material the most similar to *Rastosuchus* we have found in the literature. The mandible described by Damiani (2001) lacks its anterior portion but the PGA size and the size and shape of the glenoid fossa are very similar to *Rastosuchus*. On the other hand, the ornamentation of the PGA seems to end more anteriorly in this last taxon. It is also contestable the presence of an hamate process in the Early Triassic material described by Damiani (2001) because, judging by the illustration present in the paper, there is no clear evidence of the vertical projection of the anteriormost point of the prearticular at the level of the glenoid area. Only a projection of the prearticular forming the typical "L-shaped" glenoid fossa is present, which is also very similar to the condition found in *Rastosuchus*.

During the execution of this work there were problematic interpretations about two structures. The first one was the complete lack of consideration by the all the authors of the rate of development of the anterior projection of the glenoid area formed by the prearticular which gradually gives it an "V" or "L" shape, on their cladistic analysis. This structure is linked with the arising of the hamate process but it is important to remark that it is not that structure it-self. Both, glenoid area anterior extension and hamate process, are probably structures that are linked with the rigidity and stability of the bite of this animals.

It is very well known that mandibles are used for systematic for a long time, but phylogenetic analysis based only on lower jaws are uncommon. The cladistic analysis performed in this paper,

The so called PGA Type I of Jupp & Warren (1986) is composed exclusively by the articular and the suprangular. It is the most primitive and widespread PGA type among Paleozoic temnospondyls.

An incongruence between Damiani (2001) and Damiani *et al.* (2001) interpretations about the PGA was noted. In Damiani *et al.* (2001) the PGA of mastodonsaurids is developed while in Damiani (2001) an Early Triassic mastodonsaurid was identified just by the presence of a short PGA. Although we disagree with that classification, we consider that material the most similar to *Rastosuchus* we have found in the literature. The mandible described by Damiani (2001) lacks its anterior portion but the PGA size and the size and shape of the glenoid fossa are very similar to *Rastosuchus*. On the other hand, the ornamentation of the PGA seems to end more anteriorly in this last taxon. It is also contestable the presence of an hamate process in the Early Triassic material described by Damiani (2001) because, judging by the illustration present in the paper, there is no clear evidence of the vertical projection of the anteriormost point of the prearticular at the level of the glenoid area. Only a projection of the prearticular forming the typical "L-shaped" glenoid fossa is present, which is also very similar to the condition found in *Rastosuchus*.

During the execution of this work there were problematic interpretations about two structures. The first one was the complete lack of consideration by the all the authors of the rate of development of the anterior projection of the glenoid area formed by the prearticular which gradually gives it an "V" or "L" shape, on their cladistic analysis. This structure is linked with the arising of the hamate process but it is important to remark that it is not that structure it-self. Both, glenoid area anterior extension and hamate process, area probably structures that are linked with the rigidity and stability of the bite of this animals.

It is very well known that mandibles are used for systematic for a long time, but phylogenetic analysis based only on lower jaws are uncommon. The cladistic analysis performed in this paper,

using mandible characters only, was compared with the results of an analysis using cranial, mandible and pos-cranial material, including *Rastosuchus* in the Damiani (2001) data matrix. The idea was to verify if the mandible characters alone create phylogenetic topology similar the analysis using more a complex data matrix. The results of this comparison reveal that topologies are very similar and mandibular characters seem to be very effective when other data are missing.

CONCLUSIONS

The material of *Rastosuchus* could not be associated to any other taxa already described because it has a unique mosaic of characters.

Rastosuchus derives from an rhinesuchid-like form, and although it share some characters with *Rhineceps*, such as the presence of a large posterior meckelian foramina, *Rastosuchus* presents the unusual coronoid dentition which is a discrete character that exclude it from that taxon, since *Rhineceps* has only denticles on the coronoids. Besides that, although not well developed as in mastodonsaurids, the PGA of *Rastosuchus* is indeed better developed than the one present in *Rhineceps* and *Rhinesuchus*. The L-shape glenoid fossa is also very well developed for animal of that period, suggesting that *Rastosuchus* may be an intermediate taxon between the primitive Permian forms and the derived mastodonsaurids Triassic forms, in which that structure is better developed, including the formation of a clear hamate process in some forms.

Rastosuchus coronodentatus now join with *Australerpeton cosgriffi* Barberena 1998 and *Bageherpeton longignathus* Dias & Barberena 2001, and shows that the Permian fauna of temnospondils in Paraná Basin can be richer than previous thought.

Despite of its differences, *Rastosuchus* is enough close-related to the Rhinesuchids to maintain the idea of correlation between this south American genus with the south African *Rhinesuchus*, *Rhineceps* and *Uranocentrodon* but detailed biostratigraphic implications is beyond the scope of this paper.

The PGA, which also seems to be an interesting character, as in the Temnospondyli presented by Damiani (2001), *Rastosuchus coronodentatus* suggests that these characters might present continuity on its derivation. The lack of other intermediary forms could be attributed to very quick radiation of this character that would have taken place on the end of the Permian and that explain the rich fauna of Mastodonsaurids and other derivated Triassic forms, as well as the extinction of the plesiomorphic forms.

REFERENCES

- Barberena, M. C. 1970. Tetrapodes Permianos da América do Sul. Actas do IV Congresso Latinoamericano de Zoologia. V. II, 839-859.
- Barberena, M. C.; Daemon, R. F. 1974. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto; implicações geocronológicas e estratigráficas. Sociedade Brasileira de Geologia. São Paulo, Brazil. *Anais do Congresso* 28, Vol. 2:251-261.
- Barberena, M. C.; Correia, N. R. & Aumond, J. J. 1980. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (Nordeste do Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, v. 10, 268-275.
- Barberena, M.C.; Araújo, D. C. & Lavina, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research* n. 1:5-20.
- Barberena, M. C.; Araújo-Barberena, D. C.; Lavina, E. L. & Faccini, U. F. 1991. The evidence for close paleofaunistic affinity between south America and Africa, as indicated by Late Permian and Early Triassic Tetrapods. Gondwana Seven Proceedings. 7th International Gondwana Symposium, São Paulo: 455-466.
- Barberena, M. C. & Dias, E.V. 1998. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(3):465-468.

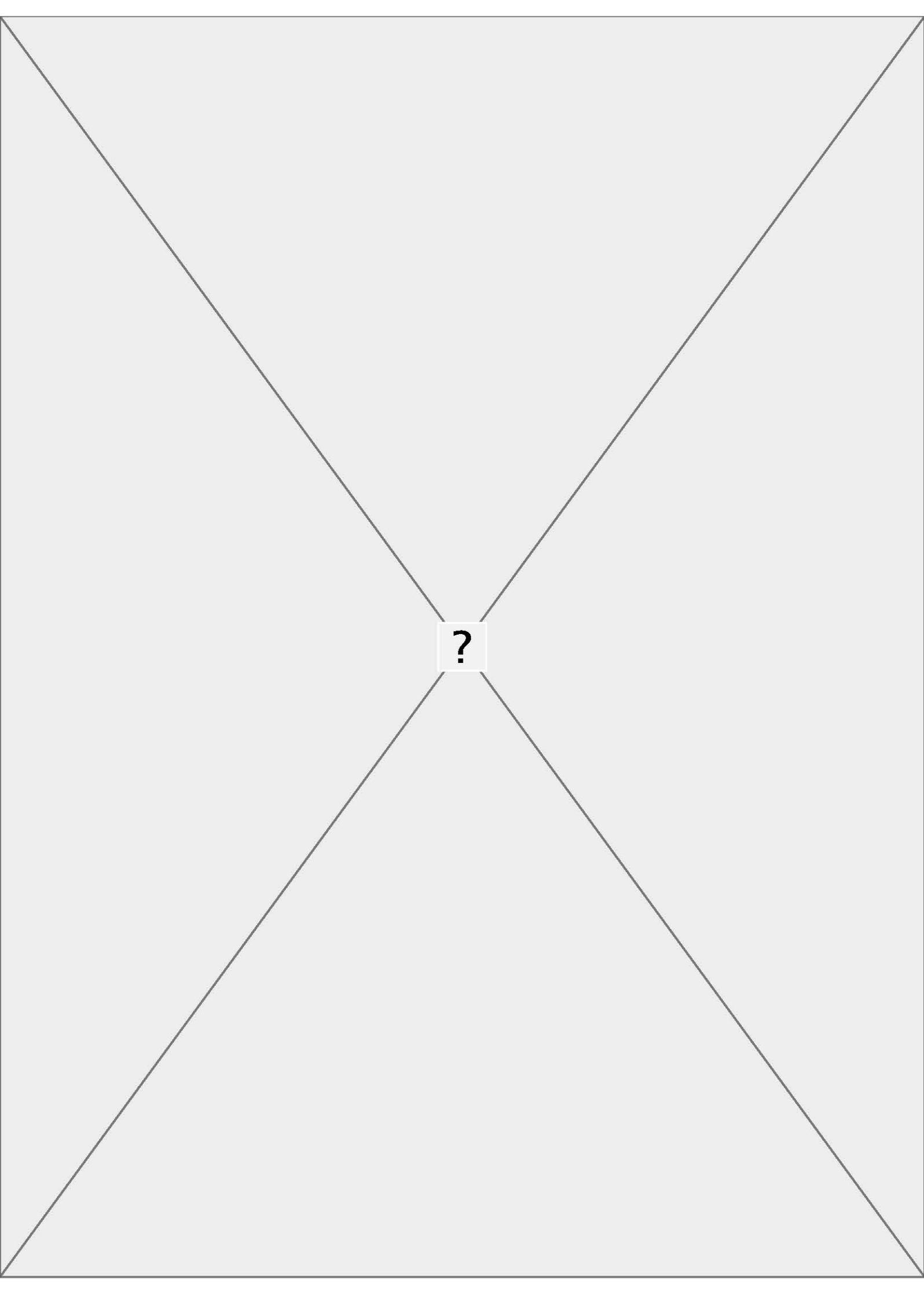
- Damiani R.J. 2001. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of Linnean Society*. **133**:379-482
- Damiani, R. J.; Neveling, J. & Hancox, P. J. 2001. First record of a mastodonsaurid (Temnospondyli, Stereospondyli) from the Early Triassic *Lystrosaurus* Assemblage Zone (Karoo Basin) of South Africa. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **221**(1):133-144.
- Dias-da-Silva, S. 1998. Novos achados de vertebrados fósseis na Formação Sanga do Cabral (Eotriássico da Bacia do Paraná). *Acta Geológica Leopoldensia* **21**(46/47):101-108.
- Dias, E. V. & Dias-da-Silva, S. 2000. *Os Anfíbios – os vertebrados iniciam a conquista do ambiente terrestre*. In: Paleontologia do Rio Grande do Sul. Holz, M. & De Ros, L. F. (Editores). UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Cigo – Centro de Investigação do Gondwana. p:176-193.
- Dias, E. V. & Barberena, M. C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **73**(1):135-143.
- Dias, E. V. & Dias-da-Silva, S. 2002. *Os Anfíbios – os vertebrados iniciam a conquista do ambiente terrestre*. In: Paleontologia do Rio Grande do Sul. Holz, M. & De Ros, L. F. (Editores). UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Cigo – Centro de Investigação do Gondwana. 2ª ed. Revisada. p:176-193.
- Dias, E.V. & Richter, M. 2002. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena 1998, a temnospondyl amphibian from the upper Permian of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **74**(3):477-490.
- Dias, E. V. & Schultz, C. L. 2003. The first paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*. **6**:29-42.

- Gauthier, J.A.; Kluge, A.G. & Rowe, T. 1988. The early evolution of the Amniota. The Phylogeny and classification of the tetrapods. Vol.1; Amphibia, Reptiles, Birds M.J (ed.), Systematics Association Special Volume, **35A**:103-155
- Jupp, R. & Warren, A. A. 1986. The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. *Alcheringa* **10** : 99-124.
- Kitching, J. W. 1978. The stratigraphic distribution and occurrence of South African fossil Amphibia in the Beaufort Beds. *Palaeontologia Africana*. **21**; Pages 101-112.
- Milner, A. R. 1990. The radiations of temnospondyl amphibians. In: Major evolutionary radiations. Taylor-Paul-David (editor); Larwood-Gilbert-Powell (editor). Systematics Association Special Volume. 42; Pages 321-349. Academic Press [for the] Systematics Association. London-New York, International.
- Milner, A.R. 1993. Amphibian-grade tetrapoda. In: M.J. Benton (ed.) The Fossil Record 2, Chapman & Hall, London, p.663-677.
- Nilsson, T. 1944. On the morphology of the lower jaw of stegocephalia with special reference to eatriassic stegocephalians from Spitsbergen, II General part. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje serien* **21**(1):1-69
- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. *Stereospondyli. Stem-stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroida, Capitosauroida*. Handbuch der paläoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpertology) **Part 3B**. xii+203p.+16 plates.
- Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society* **128**:77-121.

- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. *Stereospondyli. Stem-stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroida, Capitosauroida*. Handbuch der paläoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpelotology) **Part 3B**. xii+203p.+16 plates.
- Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society* **128**:77-121.



Fig. 1. Map showing the occurrence of the Rio do Rasto Formation in Southern Brazil and the location of the Serra do Cadeado area.



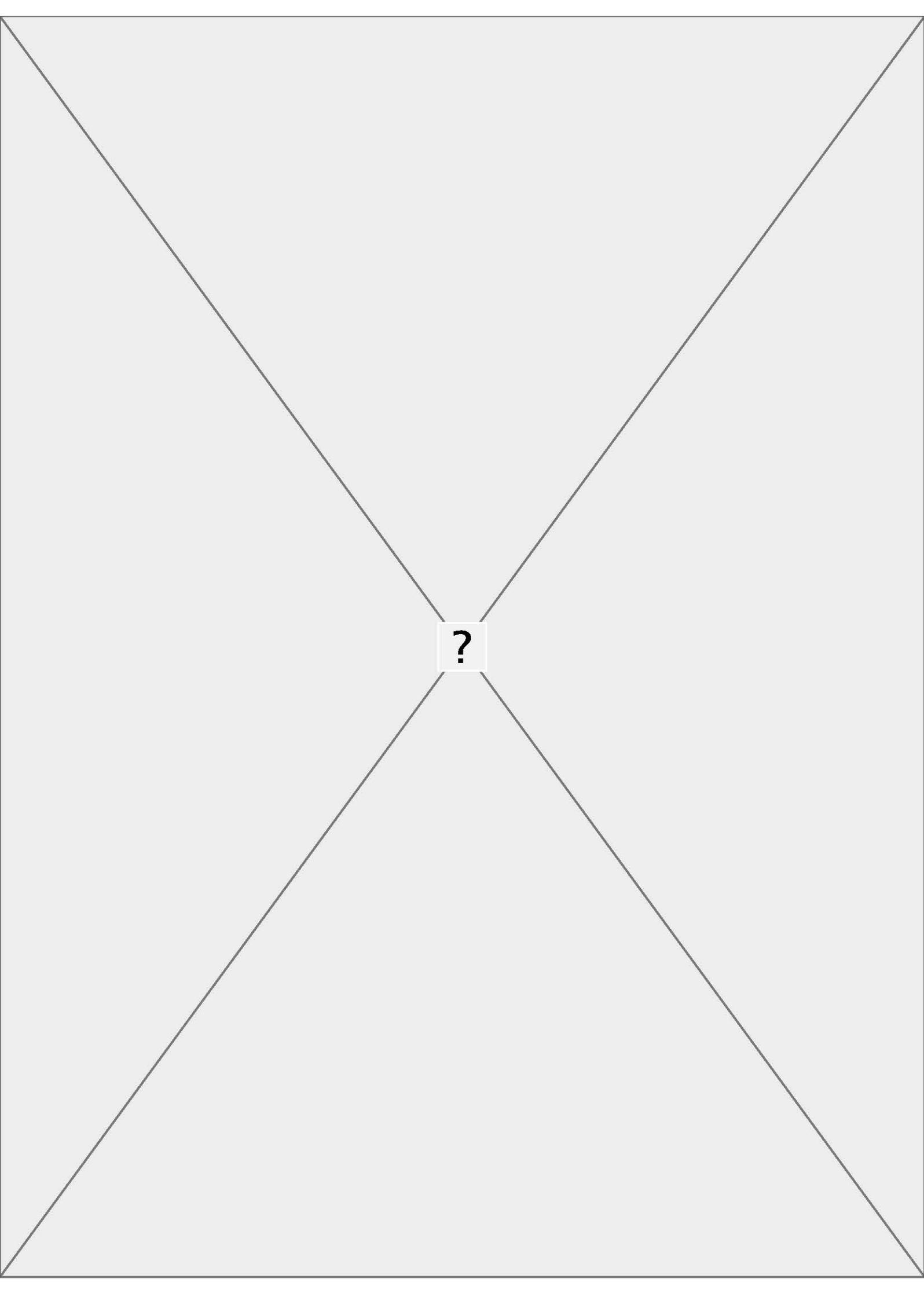
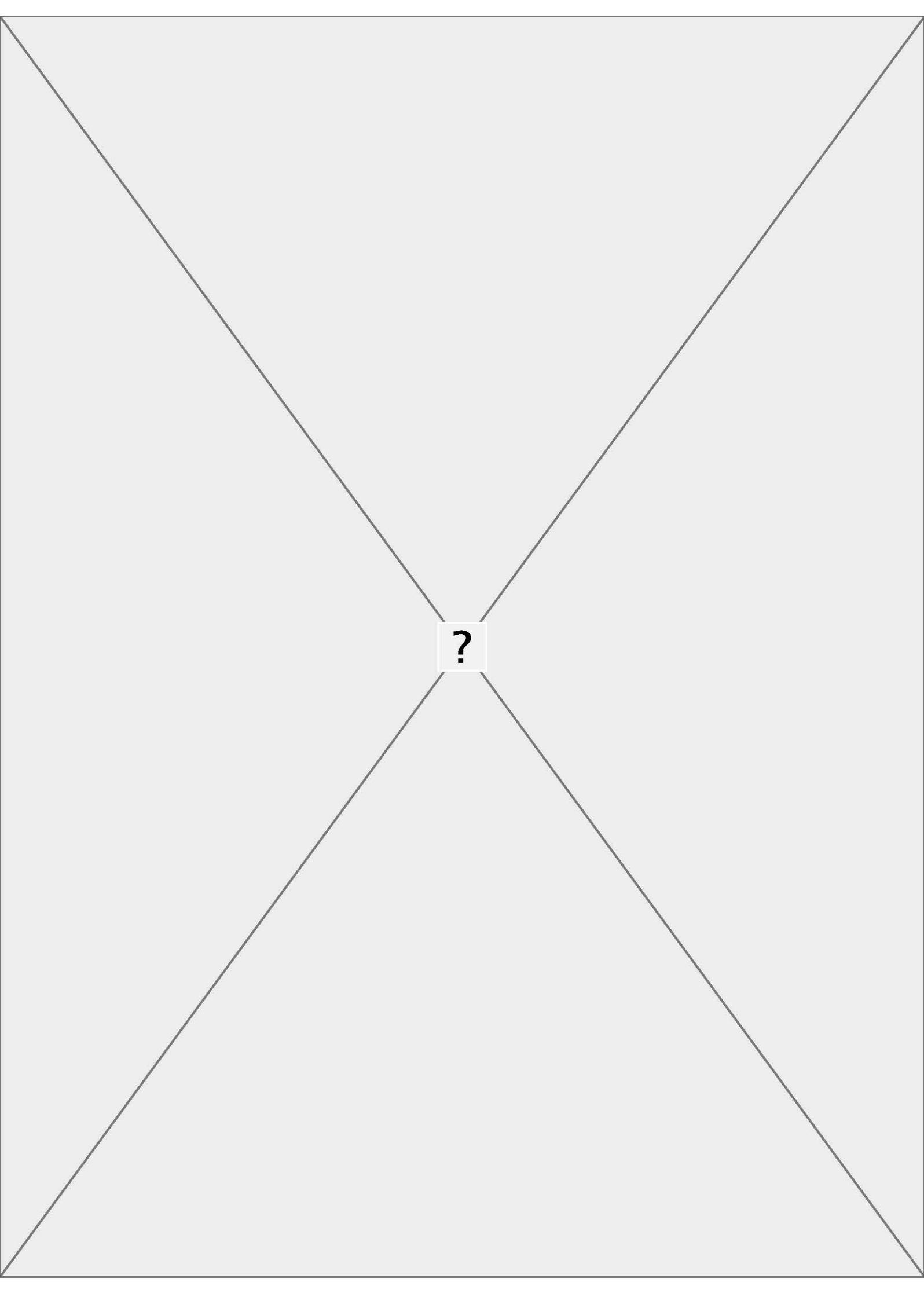
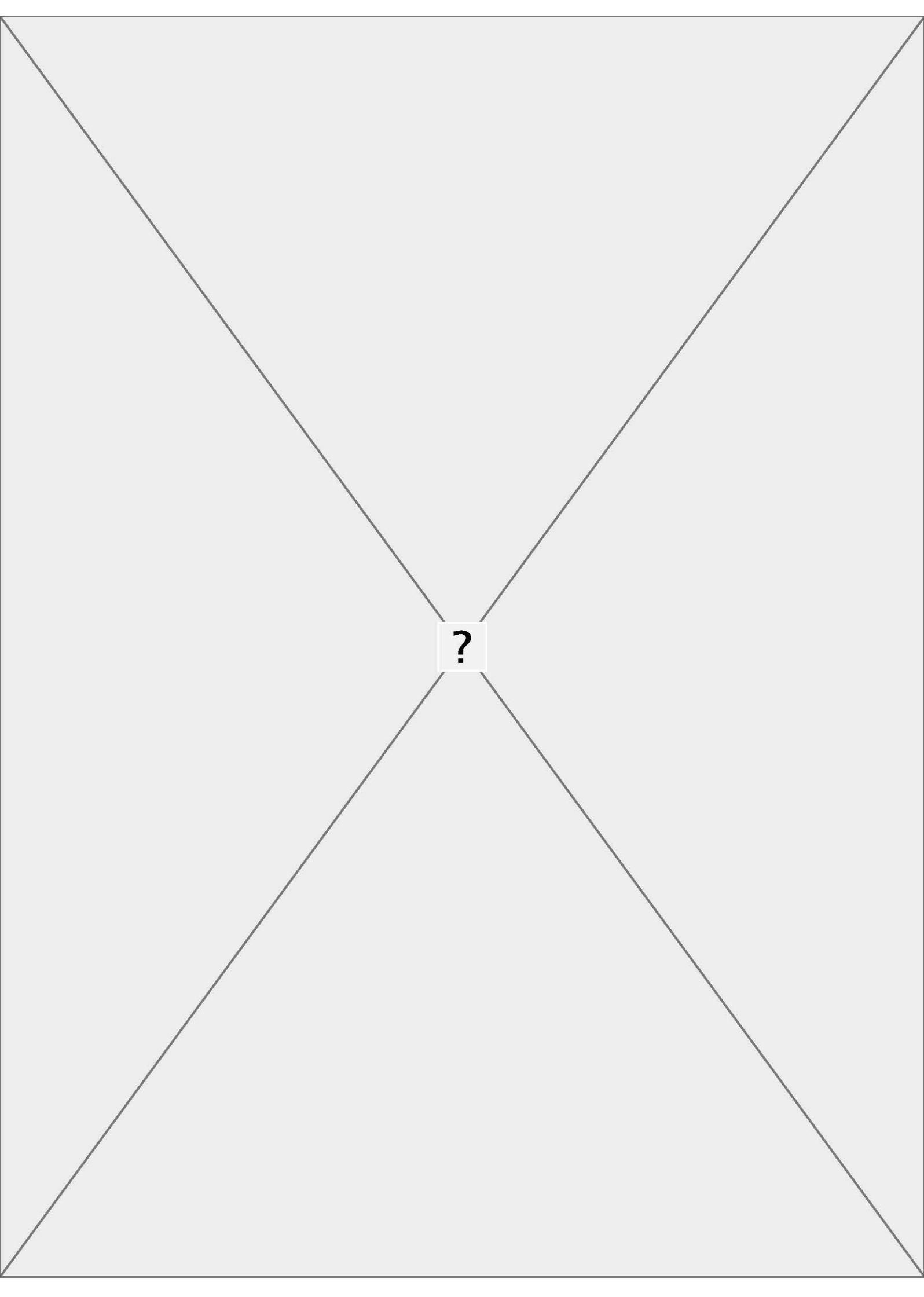
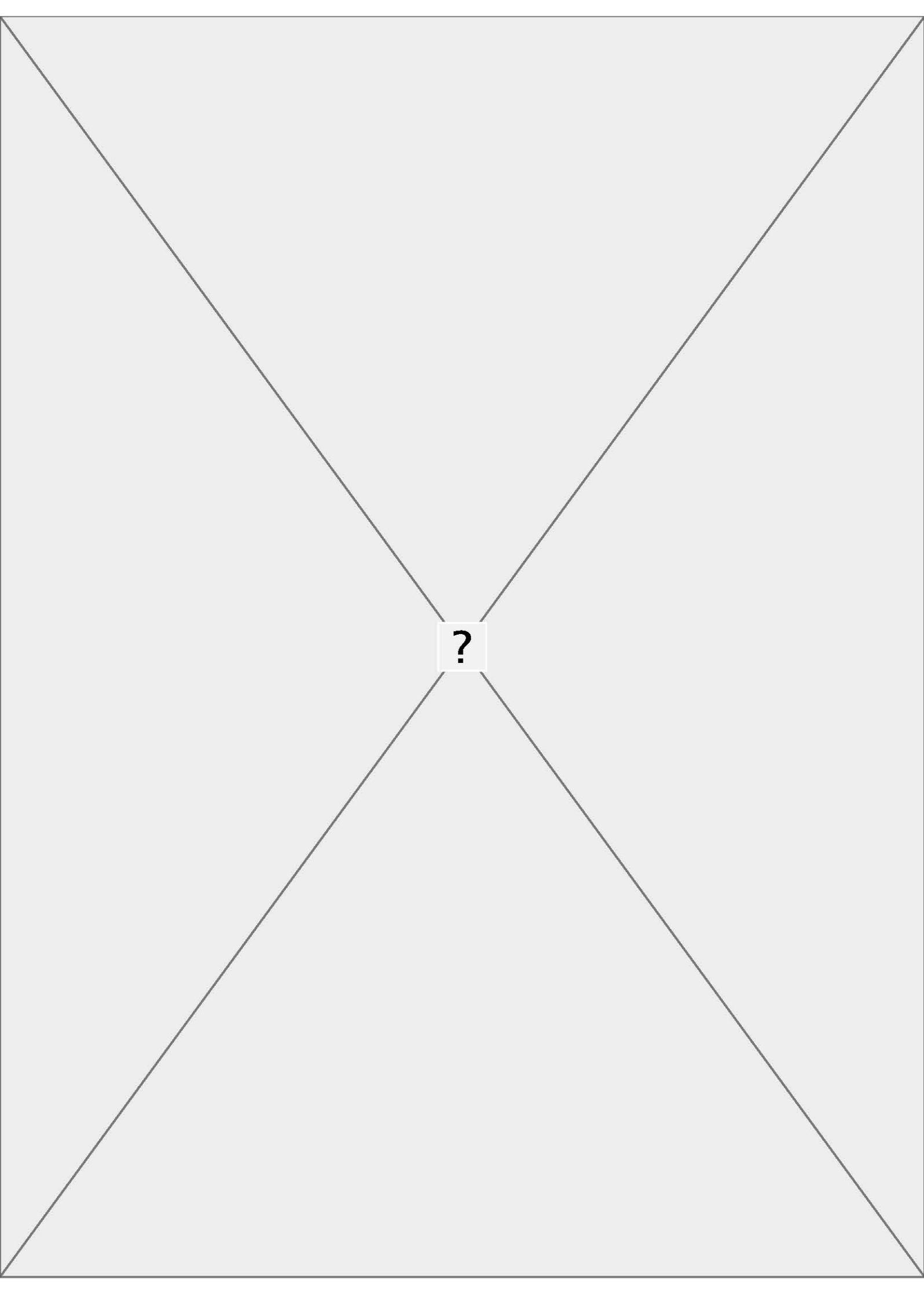




Fig. 5. The largest lower jaw specimen of *Rastosuchus coronodentatus* (UFRGS-PV-0348-P). (A) Lingual and (B) labial views.







Anexo 2

Cladograma de Damiani (2001a)

Anexo 2

Cladograma de Damiani (2001a)

