

# TETRÁPODES TRIÁSSICOS DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

## TRIASSIC TETRAPODS FROM RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL

Cesar Leandro Schultz<sup>1</sup> & Max Cardoso Langer<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Geociências/UFRGS

Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP: 91509-900, Porto Alegre, RS, Brasil

<sup>2</sup>Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto,

Universidade de São Paulo (USP), Av. Bandeirantes 3900, CEP: 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil

E-mail: cesar.schultz@ufrgs.br, mclanger@ffclrp.usp.br

### RESUMO

---

O pacote sedimentar triássico da Bacia do Paraná, no extremo Sul do Brasil, engloba pelo menos cinco distintas assembléias faunísticas, denominadas, da mais basal para a mais superior: 1) Fauna da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico – Superseqüência Sanga do Cabral), caracterizada pela presença de procolofonídeos (*Procolophon*) e anfíbios temnospôndilos; 2) Cenozona de Therapsida (Mesotriássico – Superseqüência Santa Maria, Seqüência Santa Maria 1), dominada por dicinodontes (*Dinodontosaurus*) e cinodontes (*Massetognathus*); 3) Biozona de Traversodontídeos (Mesotriássico – Superseqüência Santa Maria, topo da Seqüência Santa Maria 1) caracterizada pela presença quase exclusiva de cinodontes traversodontídeos; 4) Cenozona de Rhynchosauria (Neotriássico – Superseqüência Santa Maria, base da Seqüência Santa Maria 2), apresentando uma total ausência de dicinodontes e uma expressiva dominância de rincossauros (*Hyperodapedon*), junto com as primeiras ocorrências de dinossauros basais; 5) Cenozona de Mammaliamorpha (= Cenozona de Ictidosauria, Neotriássico – Superseqüência Santa Maria, topo da Seqüência Santa Maria 2), marcada por uma fauna dominada por microvertebrados, especialmente cinodontes “ictidosáurios”, como *Riograndia*, *Irajatherium*, *Brasilodon* e *Brasilitherium*.

**Palavras-chave:** Triássico, Tetrápodes Fósseis, Bioestratigrafia, Bacia do Paraná

### ABSTRACT

---

The Triassic rocks of the Paraná Basin in South Brazil encompasses at least five major and distinct faunal assemblages. This includes, from the base to top: 1) Sanga do Cabral Fauna (Early Triassic – Sanga do Cabral Supersequence) characterized by the presence of procolophonids (*Procolophon*) and temnospondyl amphibians; 2) Therapsid Cenozone (Mid Triassic – Santa Maria Supersequence, Santa Maria 1 Sequence), dominated by dicynodonts (*Dinodontosaurus*) and cynodonts (*Massetognathus*); 3) ?Traversodontid biozone (Mid Triassic – Santa Maria Supersequence, top of Santa Maria 1 Sequence) characterized by an almost exclusive record of traversodontid cynodonts; 4) Rhynchosauria Cenozone (Late Triassic – Santa Maria Supersequence, base of Santa Maria 2 Sequence), with an expressive presence of rhynchosaur (*Hyperodapedon*), the first dinosaurs and the absence of dicynodonts and 5) Mammaliamorpha Cenozone (= Ictidosauria Cenozone, Late Triassic - Santa Maria Supersequence, top of Santa Maria 2 Sequence), marked by a fauna dominated by little “ictidosaurian” cynodonts (mainly *Riograndia*, *Brasilodon* and *Brasilitherium*).

**Keywords:** Triassic, Biostratigraphy, Paleovertebrates, Parana Basin

## 1. INTRODUÇÃO

As camadas do Período Triássico, no Rio Grande do Sul, contêm expressivos registros de paleovertebrados, especialmente tetrápodes. Das Formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita vêm sendo coletados, desde as primeiras décadas do século XX até hoje, inúmeros táxons, incluindo peixes, anfíbios (especialmente temnospôndilos) e amniotas de vários grupos (Fig. 1), principalmente sinápsidos terápsidos (dicinodontes e cinodontes), procolofonídeos e saúrios (prolacertiformes, esfenodontídeos, rincossauros, arcossauros crurotársios, pterossauros e dinossauros).

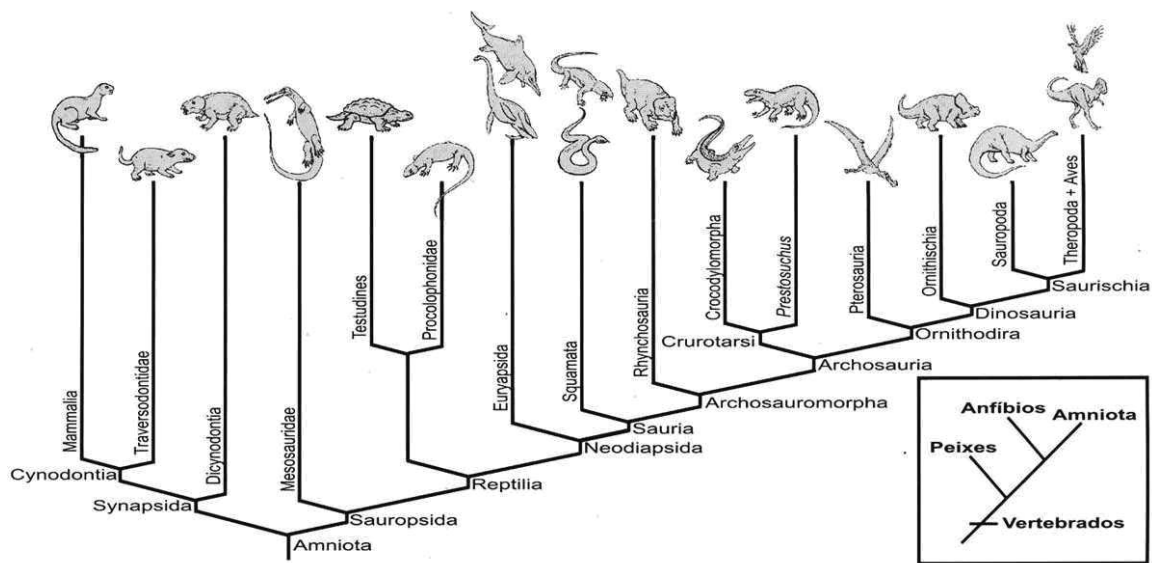


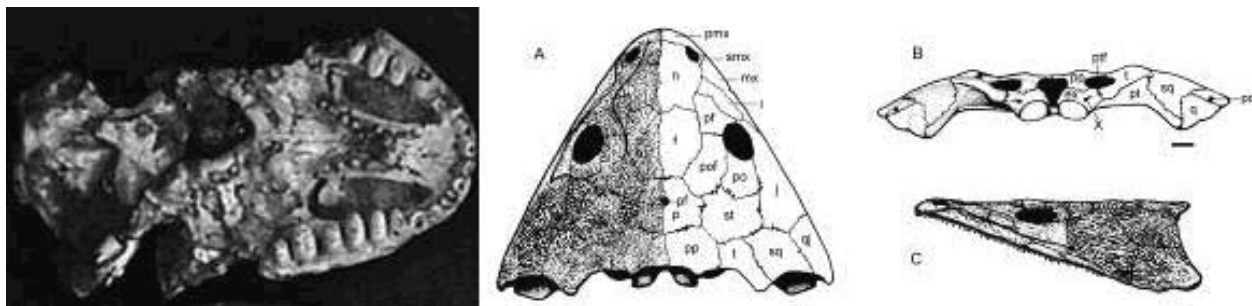
Fig. 1: Esquema indicando as relações de parentesco entre os principais grupos de vertebrados (Modificado de Kellner *et al*, 1999).

## 2. A PALEOFAUNA TRIÁSSICA DE TETRÁPODES

Os anfíbios *temnospôndilos* (*temnes* = cortar + *spondilus* = vértebra, em referência aos seus *centros vertebrais divididos*) foram bastante afetados, em quantidade e diversidade, pela grande extinção Permo-Triássica. Mesmo assim, permaneceram como um grupo bastante significativo em várias faunas do Eotriássico ao redor do mundo, ocupando o papel de carnívoros aquáticos em diversos paleoecossistemas. No Rio Grande do Sul, são abundantes nas camadas Eotriássicas, mas quase sempre representados por material muito fragmentário, o que faz com que apenas um único táxon, até hoje, tenha sido formalmente reconhecido (Fig.2).

Os *procolofonídeos* (*pro* = semelhante + *colophon* = ápice, numa referência aos seus *crânios triangulares*) formavam um grupo de pequenos animais (em média, 15 cm) herbívoros e/ou insetívoros, com vértebras tipicamente *cotilossaurias* (com arcos neurais “inchados”), que existiram entre o Neopermiano e o Neotriássico e que são considerados, atualmente, um provável grupo-irmão das tartarugas. As formas permianas do grupo são caracterizadas por possuir um grande número de dentes palatais e uma dentição marginal composta por dentes cônicos, pequenos e muito numerosos, além de não apresentar ornamentações no crânio. Nas formas triássicas, observa-se uma redução no número de dentes palatais e marginais, sendo que estes últimos passam a ser maiores e transversalmente

alargados na região posterior da maxila e mandíbula (ver exemplo na Fig. 2). Paralelamente, surgem ornamentações progressivamente mais elaboradas na região do quadrado-jugal. O Triássico do RS registra procolofonídeos com todos estes padrões morfológicos, inclusive uma forma mesotriássica (*Candelaria barbouri* Price 1947) com características primitivas, típicas dos táxons permianos.



**Fig. 2:** À esquerda: Crânio de *Procolophon pricei* Lavina 1983, um procolofonídeo, em vista ventral (aprox. 10 cm); à direita: *Sangaia lavinai* Dias-da-Silva, Marsicano & Schultz 2005, um anfíbio temnospondilo, em vistas dorsal (A), occipital (B) e lateral esquerda (C). (Escala = 1 cm).

Os sinápsidos estão amplamente representados no Triássico Sul-Rio-Grandense, especialmente nas camadas do Meso e Neotriássico. Até o presente, apenas os terápsidos (cinodontes + dicinodontes) estão comprovadamente registrados nesses níveis. **Cinodontes** (*cino* = cão + *odontos* = dentes) foram terápsidos avançados de tamanhos e formas bastante diversificados, existindo desde animais grandes e robustos, como *Exaeretodon*, que podia passar de 2m de comprimento, até formas minúsculas, cujo comprimento total não passaria de 10 cm, como *Brasilitherium*. Segundo todas as análises cladísticas mais recentes (e.g. Luo, 1994; Luo *et al.*, 2002; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), os mamíferos devem ser incluídos **entre** os cinodontes e não como grupo-irmão dos mesmos. Em função disso, passou-se a dividir os cinodontes, por questões operacionais, em dois sub-grupos: **cinodontes mamalianos** (= mamíferos) e **cinodontes não-mamalianos**, incluindo aquelas formas mais primitivas nas quais se pode observar os estágios iniciais e o progressivo desenvolvimento de características “típicas” de mamíferos, como, por exemplo: a) presença de um palato secundário no crânio; b) diferenciação zonal da dentição em incisivos, caninos e pós-caninos; c) diminuição dos ossos pós-dentários da mandíbula e seu crescente envolvimento na audição; d) modificações nos esqueletos axial e apendicular, levando a uma postura ereta, com movimento parassagital) dos membros; e) endotermia.

Os cinodontes não-mamalianos são geralmente divididos em carnívoros e gonfodontes, respectivamente com dentes cônicos ou transversalmente alargados. A dentição gonfodonte indica, a princípio, uma dieta herbívora, embora algumas formas possam ter sido onívoras. Os gonfodontes são mais numerosos do que os carnívoros na metade inferior do pacote Meso-Neotriássico, e ambos tornam-se menos frequentes na metade superior. Trabalhos recentes de prospecção e coleta, nos níveis mais altos do Triássico Sul-Rio-Grandense, revelaram a presença de uma fauna até então desconhecida de pequenos cinodontes não-mamalianos cujos caracteres morfológicos os credenciam como peças de grande importância no estudo da origem dos mamíferos (ou cinodontes mamalianos), sendo considerados, inclusive, o atual grupo-irmão dos mesmos (Bonaparte *et al.* 2001; 2003; 2005, 2006; Martinelli *et al.*, 2005).



**Fig. 3:** Cinodontes não-mamalianos: à esquerda: crânio de *Chiniquodon* sp. (comprimento = 30 cm); à direita: crânio de *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro 2001 (comprimento = 3 cm). Fotos dos autores.

Por seu turno, os ***dicinodontes*** (*di* = dois + *cino* = cão + *odontos* = dentes) foram terápsidos exclusivamente herbívoros que eram, em média, bem maiores do que os cinodontes. As maiores formas, tais como *Stahleckeria*, alcançavam 4m de comprimento por cerca de 1,70m de altura máxima. *Dinodontosaurus*, o táxon mais abundante deste grupo, era algo menor. Os dicinodontes foram os primeiros tetrápodes a desenvolver um sistema de movimentação da mandíbula que permitia a maceração dos alimentos na boca, antes de engolir, o que otimizava a digestão e a absorção de nutrientes. Uma consequência deste novo padrão mastigatório - que implicava em atrito e desgaste dentário - foi que, nos dicinodontes triássicos, os dentes da pré-maxila, maxila e mandíbula foram substituídos por um duro revestimento córneo, muito mais efetivo para esta tarefa. A maioria dos dicinodontes do Mesotriássico, incluindo *Dinodontosaurus*, ainda retinha o par de grandes caninos maxilares que caracterizavam o grupo, mas outras, como *Stahleckeria*, perderam inclusive estes, sendo este padrão edentado o mais comum entre as formas do Neotriássico, como se pode encontrar em *Jachaleria*, que ocorre no Brasil e na Argentina. A locomoção dos dicinodontes era certamente bastante lenta, em face da construção primitiva das patas anteriores, com os úmeros, de constituição muito robusta, posicionados perpendicularmente ao corpo.



**Fig. 4:** Dicinodontes: *Dinodontosaurus turpior* Huene 1935. À esquerda: esqueleto completo de exemplar juvenil, em vista dorsal; à direita: crânio de exemplar adulto, em vista ântero-lateral. Fotos dos autores

Os *diápsidos*, por sua vez, estavam representados no Meso-Neotriássico gaúcho por uma grande variedade de formas, desde as mais basais até os dinossauros. Entre os mais primitivos (Archosauomorpha), o grupo mais abundante é o dos rincossauros, especialmente na porção média do pacote, onde chegam a representar cerca de 90% da fauna, em alguns afloramentos.



Os *rincossauros* (*rhynchos* = bico + *saurus* = réptil) exibiam notáveis adaptações no crânio, de forma triangular e com um “bico” formado pelos ossos pré-maxilares fortemente curvados para baixo, que se encaixava num espaço em forma de V na extremidade anterior da mandíbula. A dentição maxilar era muito peculiar, caracterizando-se por fileiras múltiplas de dentes, separadas por um sulco mediano. Bico e dentes parecem ter sido uma adaptação para a alimentação à base de frutos com sementes duras. Rincossauros poderiam atingir mais de 3m de comprimento e cerca de 90cm de altura.

**Fig. 5:** Rincossauro: crânio de *Hyperodapedon* em vista ântero-lateral (aprox. 35 cm). Foto dos autores

Os *arcossauros* (*archo* = antigo + *saurus* = lagarto), por sua vez, representavam principalmente os grandes predadores terrestres, mas incluíam também formas pequenas e semi-aquáticas, como *Barberenasuchus* e *Chanaresuchus*, outras francamente aquáticas (os fitossauros) ou ainda herbívoros terrestres cobertos de osteodermas [os aetossauros, cujos hábitos alimentares, entretanto, têm-se revelado mais diversificados do que se pensava (ver Desojo & Báez 2005)]. Os mais espetaculares exemplos de arcossauros presentes no Meso-Neotriássico do RS foram, sem dúvida, os *rauissúquios* (*Rau* = homenagem a W. Rau + *suchia* = crocodilo), também chamados de “tecodontes”. Foram grandes carnívoros quadrúpedes, que podiam atingir comprimentos de mais de 7 metros. Entre as formas brasileiras, o material mais conhecido é aquele atribuído a *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942 (= *Karamuru vorax*, Kischlat & Barberena, 2000), cujo crânio, com quase 1 m de comprimento



(Fig. 6), apresenta as características fenestras antorbitais do grupo e dentes serrilhados com comprimentos de 10-11cm. Considerando a conformação avançada de seus membros, com uma postura semi-ereta e ossos relativamente gráteis, sua locomoção devia ser razoavelmente rápida.

**Fig. 6:** Arcossauro rauissúquio (tecodonte): crânio de *Prestosuchus* (= *Karamuru*), com aproximadamente 90 cm de comprimento.

Os arcossauros estão ainda representados, no Meso-Neotriássico do RS, por um número expressivo de formas de dinossauros basais, que estão entre as mais antigas do mundo. Por muitos anos, o único dinossauro bem estabelecido para este pacote foi *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. A partir da década de 90, porém, este número passou a aumentar significativamente, especialmente com a intensificação dos trabalhos de prospecção nos níveis superiores daquele pacote sedimentar. Hoje, já são cinco os táxons formalmente propostos, incluindo terópodes, prosaurópodes e ornitísquios, além de materiais ainda inéditos.

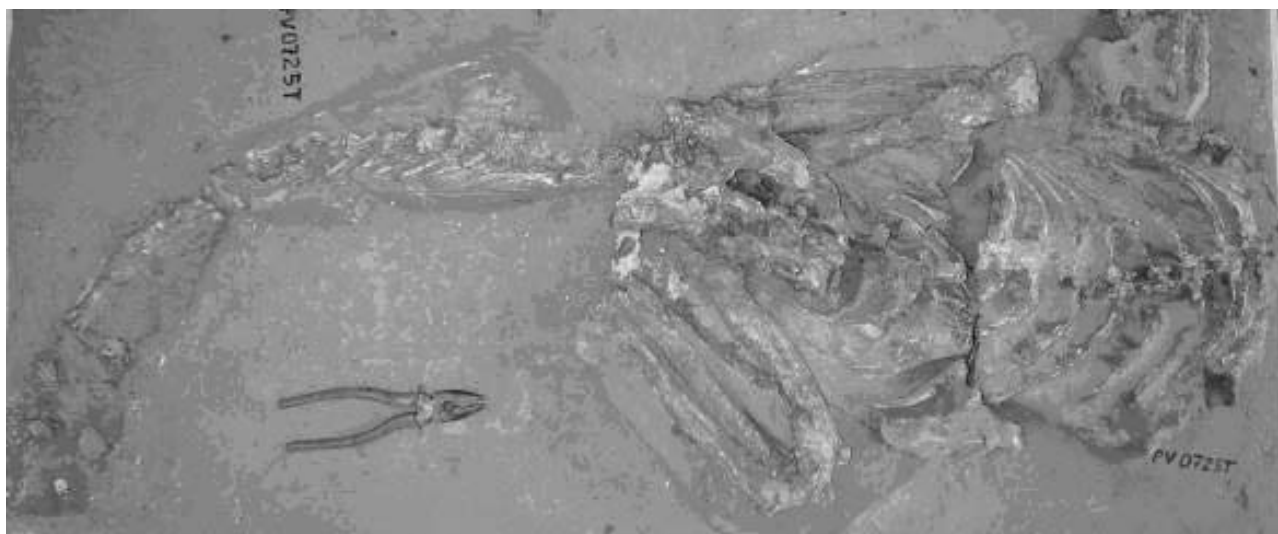


Fig. 7: Dinossauro: esqueleto pós-craniano de *Guaibasaurus candelariensis*.

### 3. O ARCABOUÇO BIOESTRATIGRÁFICO DO TRIÁSSICO DO RS

Em relação ao pacote Triássico do Rio Grande do Sul, a combinação de evidências apresentadas pelos trabalhos bioestratigráficos de Barberena *et al.* (1993), Scherer (1994), Schultz *et al.* (1994, 2000), Abdala *et al.*, 2001 Rubert & Schultz (2004) e Langer (2005), com os trabalhos de cunho tectônico-sedimentar de Zeffass *et al.*, (2003, 2004) permite, atualmente, o reconhecimento de cinco diferentes associações fossilíferas (Fig. 8), dentro de duas Superseqüências sedimentares.

Formas eotriássicas têm sido progressivamente coletadas em níveis conglomeráticos intraformacionais da Superseqüência Sanga do Cabral (= Formação Sanga do Cabral) cuja idade mais provável seria Induano. Em função deste modo de ocorrência, porém, todos os fósseis que ocorrem nestas camadas são fragmentários, o que, na maioria das vezes, dificulta a identificação e classificação dos materiais. Elementos identificados incluem procolofonídeos (o grupo mais abundante e diversificado, com pelo menos três diferentes táxons reconhecidos até o momento), prolacertíformes e anfíbios temnospôndilos (segundo grupo mais abundante, porém com apenas um táxon formalmente definido até o momento). Além destes, existem referências à presença de dicinodontes (*Lystrosaurus?*, representado por apenas duas *stapes* Schwanke & Kellner 1999; Langer & Lavina 2000) e ainda de pequenos cinodontes não-mamalianos (Abdala *et al.*, 2002) representados por diversos restos pós cranianos não muito bem preservados.

Os procolofonídeos da Fm. Sanga do Cabral são formas típicas do Eotriássico (exemplificados por *Procolophon trigoniceps* da Zona de *Lystrosaurus*, África do Sul), com dentes transversalmente alargados e coroa bilobada, além de ornamentação simples (uma única bossa) no quadrado-jugal.

Na Formação Sanga do Cabral, muitos materiais fragmentários (especialmente cranianos) têm sido atribuídos à anfíbios temnospôndilos com base na presença de ornamentações superficiais. Entretanto, a identificação quase nunca avança além deste limite, em função justamente da fragmentação das peças. Um único exemplar, constituído de uma metade esquerda de um crânio e partes do palato (Fig. 2), apresentou quantidade suficiente de informação para permitir uma classificação mais precisa,

sendo identificado como um ritidosteídeo (Dias-da-Silva, Marsicano & Schultz, 2005; Dias-da-Silva & Marsicano 2006). A Fm. Sanga do Cabral revelou, ainda, a presença de algumas vértebras pequenas, com centros extremamente alongados, as quais têm sido, tentativamente, associadas a algum grupo de prolacertiformes.

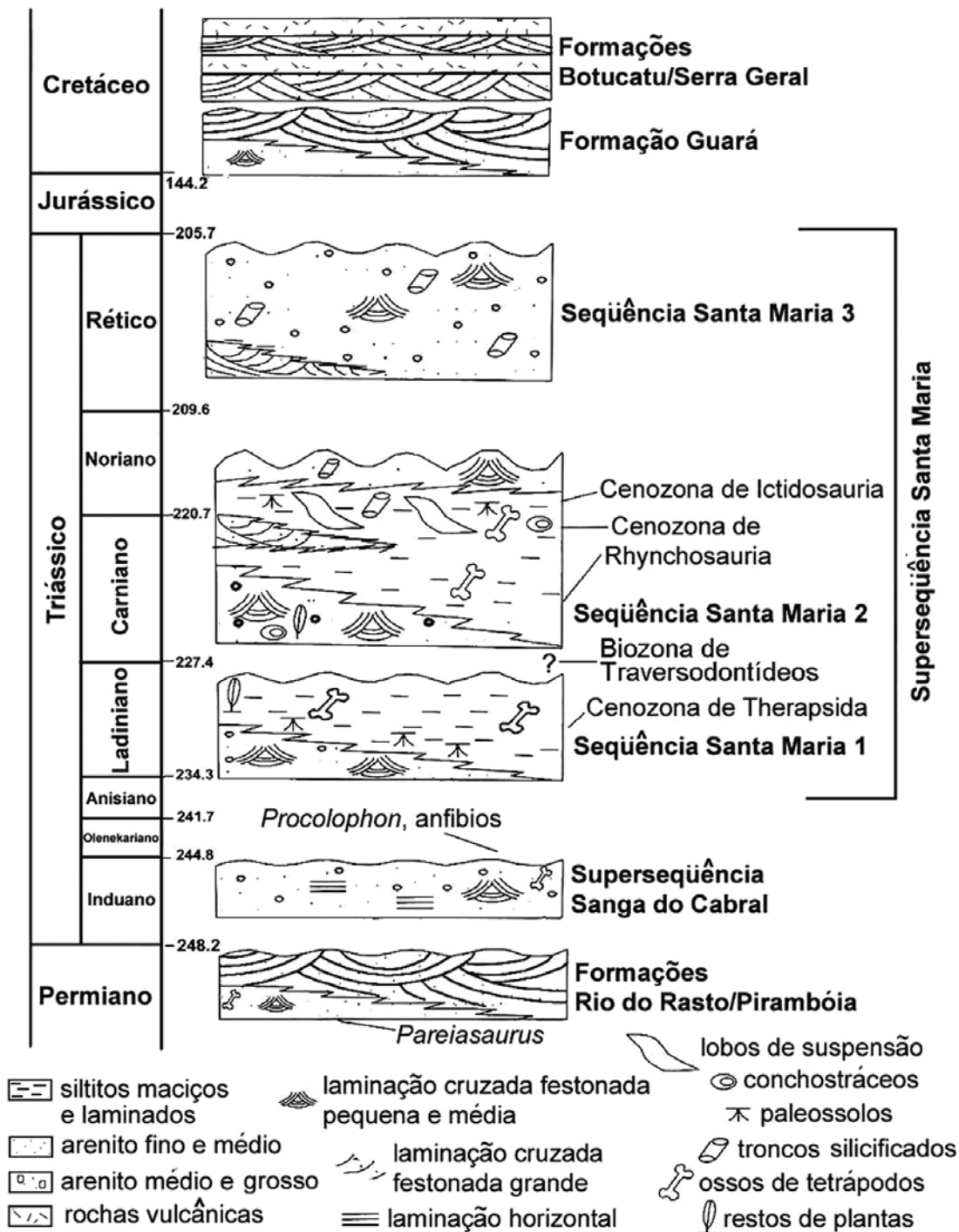


Fig. 8: Seção esquemática do pacote triássico do RS, mostrando a divisão em seqüências deposicionais, com as biozonas incluídas em cada uma delas. Modificado de Zeffass *et al.*, 2003. A Cenozona de Ictidosauria foi redefinida, em função de uma melhor adequação nomenclatural, como Cenozona de Mamaliamorpha (Soares & Schultz, 2006).

Os táxons até o momento identificados para esta unidade estratigráfica são:

- **Anfíbios temnospôndilos:**

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

- **Procolofonídeos:**

- *Procolophon pricei* Lavina, 1983;
- *Procolophon brasiliensis* Cisneros & Schultz, 2002;

- **Dicinodontes:**

- *Lystrosaurus* sp. Schwanke & Kellner, 1999;

- **Cinodontes** não-mamalianos indet. (Abdala *et al.* 2002);

- **Prolacertiformes** indet. (Dias-da-Silva, 1998; Langer & Lavina, 2000);

Sobrejacente à Superseqüência Sanga do Cabral, ocorre a Superseqüência Santa Maria, subdividida em três seqüências estratigráficas de terceira ordem (ver Fig. 8) denominadas, respectivamente, Seqüência Santa Maria 1, 2 e 3, da mais inferior a mais superior. A Seqüência Santa Maria 2 apresenta, em sua porção superior, um aumento da proporção de camadas de areia em relação às camadas de pelitos vermelhos. Esta diferença tem sido usada, por diversos autores, como critério para designar as camadas superiores, onde ocorre uma maior proporção de lentes arenosas, como uma unidade litoestratigráfica distinta, denominada Formação Caturrita (para maiores detalhes acerca dessa discussão estratigráfica, consultar Rubert & Schultz, 2004 e Zerfass *et al.*, 2003; 2004).

O pacote Meso-Neotriássico do RS apresenta uma enorme diversidade faunística de paleotetrápodes, estando presentes tanto formas “anápsidas” (procolofonídeos) quanto, principalmente diápsidos e sinápsidos. Dentro das Seqüências 1 e 2 já foram propostas, formalmente, quatro biozonas, assim caracterizadas, da mais antiga para a mais recente:

- Cenozona de Therapsida (Eoladiniano);
- Biozona de Traversodontídeos (Neoladiniano/Eocarniano(?));
- Cenozona de Rhynchosauria (Carniano);
- Cenozona de Mammalianomorpha (Eonoriano);

A Cenozona de Therapsida é marcadamente dominada pela presença de dicinodontes (especialmente *Dinodontosaurus*) e de cinodontes herbívoros (principalmente *Massetognathus*), que estão associados, em menor proporção, aos grandes arcossauros rauissúquios.

Os táxons até o momento identificados - e considerados válidos (ver discussões nesse sentido em Langer *et al.*, 2007) - para esta unidade estratigráfica são:

- **Procolofonídeo:**

- *Candelaria barbouri* Price, 1947;

- **Dicinodontes:**

- *Stahleckeria potens* Huene, 1938;
- *Dinodontosaurus pedroanum* (Tupí-Caldas, 1933) Romer, 1943;



- **Cinodontes:**

- *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981;
- *Chiniquodon theotonicus* Huene, 1938;
- *Traversodon stahleckeri* Huene, 1938;
- *Luangwa sudamericana* Abdala & Sá-Teixeira, 2004.
- *Protheriodon estudianti* Bonaparte *et al.*, 2006;

- **Rincossauro:**

- “Rincossauro de Mariante” Schultz & Azevedo, 1990;

## - Arcossaumomorfo:

- *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971;

## - Arcossauros:

- *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938;
- *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987;
- *Spondylosoma absconditum* Huene, 1942;

Acima da Cenozona de Therapsida (e abaixo da Cenozona de Rhynchosauria, sobrejacente), era historicamente reconhecido por vários autores [e.g. Barberena *et al.* (1993), Scherer (1994), Schultz *et al.* (1994, 2000)] um hiato temporal que corresponderia à inconformidade existente (ver Fig. 8), entre as Seqüências Santa Maria 1 e 2 (Zerfass *et al.*, 2003; 2004). Entretanto, descobertas de novos afloramentos fossilíferos na região de Santa Cruz do Sul e Venâncio Aires, na segunda metade da década de 1990, contendo uma paleofauna formada quase que exclusivamente por cinodontes traversodontídeos, podem significar o preenchimento parcial desse hiato. A identificação dos componentes desta nova associação faunística e sua correlação com faunas da Argentina (Formação Los Rastros) e de Madagascar (Flynn *et al.*, 2000) permitiram a Abdala *et al.* (2001) a individualização de uma nova biozona para o pacote meso-triássico do Rio Grande do Sul, a **Biozona de Traversodontídeos**, com idade Neoladiniana-Eocarniana. Entretanto, a escassez de afloramentos (apenas dois) e a falta de um detalhamento estratigráfico nas áreas onde estes ocorrem, ainda não permitem afirmar, categoricamente, que se trata de uma biozona diferente ou apenas de uma variação local de conteúdo faunístico da Cenozona de Therapsida (ver discussão em Langer *et al.*, 2007).

Os táxons já identificados nos afloramentos em questão são:

- **Cinodontes:**

- *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003;
- *Massetognathus* sp. (Schultz, obs. pess.);

- **Dicinodonte:**

- ?*Dinodontosaurus* (Schultz, obs. pess.);

- **Arcossaumomorfo:**

- Radinossuquídeo indet. (Machado & Kischlat, 2003);

Já a Cenozona de Rhynchosauria (Carniano) reflete a importante mudança faunística, ocorrida em escala mundial, registrada na passagem do Meso para o Neotriássico: o início do domínio dos diápsidos em relação aos sinápsidos entre os tetrápodes continentais. Os principais herbívoros nessa Cenozona (e no mundo todo, na mesma época) passam a ser os rincossauros (especialmente *Hyperodapedon*) seguidos pelos cinodontes traversodontídeos (principalmente *Exaeretodon*). Os dicinodontes, por sua vez, estão completamente ausentes nesta Cenozona. Entre os carnívoros, observa-se, em relação à biozona anterior, uma grande diversificação dos arcossauros (incluindo o surgimento dos dinossauros). Em alguns afloramentos, têm-se constatado um predomínio de *Exaeretodon* em relação à *Hyperodapedon*, à semelhança do que ocorre na porção média da Formação Ischigualasto, na Argentina. Isto sugere a possibilidade de uma divisão da Cenozona de Rhynchosauria em duas biozonas distintas [ver proposta nesse sentido em Oliveira & Schultz (2007)].

Até o momento, os táxons considerados válidos (ver discussão em Langer *et al.*, 2007), são:

- **Rincossauros:**

- *Hyperodapedon mariensis* Tupí-Caldas, 1933;
- *H. sanjuanensis* Sill, 1970;
- *H. huenei* Langer & Schultz, 2000;
- “*Scaphonyx*” *sulcognathus* Azevedo & Schultz, 1987;

- **Arcossaumorfos:**

- *Proterochampsa nodosa* Barberena, 1982;
- *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946;
- *Rhadinosuchus gracilis* Huene, 1938;

- Arcossauros:

- *Aetosauroides* sp. (Desojo & Baez, 2005);
- *Rauisuchus tiradentes* Huene, 1938;
- *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970;
- *Saturnalia tupiniquim* Langer, Abdala, Richter & Benton, 1999;

- **Cinodontes:**

- *Therioherpeton carnini* Bonaparte & Barberena, 1975;
- *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena, Bonaparte & Teixeira, 1987) Bonaparte & Barberena, 2001;
- *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene, 1928;
- *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, 2002;
- *Charruodon tetracuspидatus* Abdala & Ribeiro, 2000;

Finalmente, para o topo do pacote triássico do RS, existia, até recentemente, a proposição de uma unidade biostratigráfica informal, denominada Nível de *Jachaleria* (Scherer, 1994; Schultz *et al.*, 1994), acima dos níveis contendo rincossauros, caracterizada pela presença de restos do dicinodonte *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, associados a dentes de arcossauros (Dornelles,

1990). Este mesmo gênero de dicinodonte ocorre nos níveis transicionais da Formação Ischigualasto para a Formação Los Colorados, na Argentina, igualmente acima dos níveis contendo rincossauros. A partir do final da década de 1990, os níveis superiores da Sequência Santa Maria 2 passaram a revelar novos achados, incluindo o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999 e uma fauna de microvertebrados, composta por esfenodontídeos, procolofonídeos e, especialmente, cinodontes não-mamalianos muito proximamente relacionados aos mamíferos. A descoberta de um procolofonídeo avançado e de cinodontes triteledontídeos e brasilodontídeos (atualmente considerados o grupo-irmão dos mamíferos) em vários afloramentos do “Nível de *Jachaleria*” corroborou, para esta paleofauna, uma idade situada, aproximadamente, no intervalo Neocarniano-Eonoriano. Com base nesta nova fauna, agora distribuída por um conjunto significativo de afloramentos, Rubert & Schultz (2004) propuseram a existência formal de uma nova biozona para aquele intervalo estratigráfico, denominada **Cenozona de Ictidosauria** (em referência ao predomínio dos cinodontes “ictidossauros” = triteledontídeos). Mais recentemente, Soares & Schultz (2006) atribuíram uma nova denominação para a referida cenozona, a qual passou então a denominar-se **Cenozona de Mamaliamorpha**, terminologia que reflete mais corretamente (*sensu* Luo, 1994; Luo *et al.*, 2002; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) o posicionamento sistemático dos cinodontes não-mamalianos que caracterizam esta unidade bioestratigráfica.

Os táxons conhecidos, até o momento, para esta biozona, são:

-Procolofonídeo:

- *Soturnia caliodon* Cisneros & Schultz, 2003;

- Esfenodontídeo (Squamata):

- *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006;

- **Dicinodonte:**

- *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980;

- **Cinodontes:**

- *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999;
- *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert, 2005;
- *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003;
- *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003;

- Arcossauro:

- Fitossauro indet. (Kischlat & Lucas, 2003);
- *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999;
- *Unaysaurus tolentinoi* Leal, Azevedo, Kellner & Da Rosa, 2003;
- *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo & Langer, 2006;

#### 4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, F.; Ribeiro, A.M & Schultz, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation, Middle-Late Triassic, Southern Brazil: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2001:669-687.
- Abdala, F., Dias-da-Silva, S. & Cisneros, J.C. 2002. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil: *Palaeontologia Africana*, 38:93-98.
- Barberena, M.C.; Faccini, U.F. & Scherer, C.M.S. 1993. Situação atual e perspectiva da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. In: Simpósio Sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná, 1, 1993, Rio Claro, *Boletim de Resumos*, p.100-101.
- Bonaparte, J. F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil: *Palaeontology*, 44:623-635.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2003. The sister group of Mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5:5-27.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G. & Schultz, C.L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasiliherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic, southern Brazil: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8: 25-46.
- Bonaparte, J.F.; Brea, G.; Schultz, C.L. & Martinelli, A.G. 2006. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, 19:1-10.
- Colbert, E. H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, 2405:1-39.
- Desojo, J.B. & Báez, A.M. 2005. Phylogenetic relationships of South American eotosaus (Archosauria: Cruritarii), in: Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, *Boletim de Resumos*:95-96.
- Dias-da-Silva, S. 1998, Novos achados de vertebrados fósseis na Formação Sanga do Cabral (Eotriássico da Bacia do Paraná): *Acta Geologica Leopoldensia*, 21:101-108.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano & C.; Schultz, C.L. 2005. Early Triassic Temnospondyl Skull Fragments from Southern South America (Paraná Basin, Brazil): *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8:165-172.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano & C.; Schultz, C.L. 2005. Rhytidosteidtemnospondyls in Gondwana: a new taxon from the lower Triassic of Brazil. *Palaeontology*, 49(2):381-390.
- Dias-da-Silva, S. & Marsicano, C. 2006. *Sangaia*, a replacement generic name for the rhytidosteid temnospondyl *Cabralia*, a preoccupied name: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26:1004-1005.

- Dornelles, J.E.F. 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcossáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande do Sul: *Ciência & Natura*, 12:99-101.
- Flynn, J. J.; Parrish, M.J.; Rakotosamimanana, B.; Ranivoharimanana, L.; Simpson, W. F. & Wyss, A. R. 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3):422-427.
- Kielan-Jaworowska, Z.; Cifelli, R. & Luo, Z. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure*. New York. Columbia University Press, 630p.
- Kischlat, E.-E. & Lucas, S. G., 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Northbrook, 23(2):464-467.
- Langer, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil: *Journal of South American Earth Sciences*, 19: 205-218.
- Langer, M.C. & Lavina, E.L. 2000. Os amniotas do Neopermiano e Eotriássico da Bacia do Paraná - répteis e répteis-mamaliformes, in: Holz, M. & de Ros, L.F., eds, *Paleontologia do Rio Grande do Sul*: Porto Alegre, CIGO/UFRGS, p. 210-235.
- Langer, M.C., Ribeiro, A.M. & Schultz, C.L., 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 41:201-218.
- Luo, Z., 1994. Sister-group relationships of mammals and transformation of diagnostic mammalian characters. In: N.C. FRASER; H.D. SUES (eds.). *In the shadow of the dinosaurs*, 98-128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Luo, Z.; Kielan-Jaworowska, Z. & Cifelli, R. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals, *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(1):1-78.
- Machado, C. B & Kischlat E.-E., 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, Porto Alegre, 18(44):47.
- Martinelli, A.G.; Bonaparte, J.F.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2005. A new tritheledontid, Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil), and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts: *Ameghiniana*, 42:191-208.
- Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2007. La predominancia de *Exaeretodon* Cabrera 1943 en una sección Triásica de Brasil y su probable correlación con el mismo evento en la porción superior de la Formación Ischigualasto (Triásico de Argentina). Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, *Boletín de Resúmenes*, Trelew, 2007.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul: *Pesquisas*, 31:71-88.
- Scherer, C.M.S. 1994. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (Topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária - RS, [Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Geociências]: Porto Alegre, UFRGS.

- Schwanke, C. & Kellner, A.W.A. 1999. Sobre o primeiro registro de Synapsida no Triássico basal do Brasil. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Boletim de resumos*, p.101.
- Schultz, C.L. & Azevedo, S.A.K., 1990. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul. *Paula-Coutiana*, Porto Alegre, **1**:23-33.
- Schultz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Barberena, M.C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior Sul-Rio-Grandense. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, 38, Camboriú - SC, 1994. *Boletim de Resumos*, p. 107-108.
- Schultz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Barberena, M.C. 2000. Biostratigraphy of the southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3):491-494.
- Soares, M.B. & Schultz, C.L., 2006. Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria, do Triássico Superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, *Boletim de Resumos*, p. 41, Santa Maria, RS, 2006.
- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. & Chemale Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161:85-105.
- Zerfass, H.; Chemale Jr., F.; Schultz, C.L. & Lavina, E.L., 2004. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentary Geology*, 166: 265–292.