

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

**DINOCEPHALIA (THERAPSIDA): ANATOMIA, RELAÇÕES
FILOGENÉTICAS E CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO E
BIOESTRATIGRÁFICO**

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre, 2022

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

**DINOCEPHALIA (THERAPSIDA): ANATOMIA, RELAÇÕES
FILOGENÉTICAS E CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO E
BIOESTRATIGRÁFICO**

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Marina Bento Soares – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Leonardo Rodrigo Kerber Tumeleiro – CAPPÁ – Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria.

Dr. Tomaz Panceri Melo – Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

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

Porto Alegre, 2022

CIP - Catalogação na Publicação

Costa Santos, Mateus Anilson
DINOCEPHALIA (THERAPSIDA): ANATOMIA, RELAÇÕES
FILOGENÉTICAS E CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO E
BIOESTRATIGRÁFICO / Mateus Anilson Costa Santos. --
2022.
129 f.
Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2022.

1. Anteosauria. 2. Tapinocephalia. 3. Formação Rio
do Rasto. 4. Paleobiologia. 5. Fazenda Boqueirão. I.
Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Título.

Dedicatória

Mãe, dedico este trabalho a você, onde quer que esteja, mesmo que nosso tempo juntos tenha sido curto, nunca vou te esquecer. Eu sei que você deixou todo o seu amor para mim, prometo que cuidarei dele até nos reencontrarmos e eu possa te devolver. Sei que já está orgulhosa de mim, mas eu vou lhe deixar ainda mais. Nada disso seria possível sem a minha avó, Noemia, que assumiu a responsabilidade de cuidar de dois meninos, sei que nada foi fácil para você, mas ainda vou conseguir deixar tudo melhor. Sem você, eu não seria metade do que sou hoje, pois, só fui capaz de estudar até aqui porque você me deu todo o suporte necessário para que esta fosse minha única preocupação, serei eternamente grato por tudo. Ao meu irmão, Leandro, gostaria de agradecer por todo o suporte, ao assumir todas as tarefas da casa que necessitassem de alguma atividade braçal ou algum talento artístico ou de marcenaria, eu nunca teria metade da sua habilidade em consertar coisas, muito menos em construí-las, tudo isso seria impossível sem o seu suporte.

Aos colegas do Laboratório de Paleobiologia da UNIPAMPA, meu muito obrigado pelos anos de amizade, risadas, companheirismo e construção de conhecimento. Gostaria de agradecer especialmente ao João, por compartilhar por esses anos esse mundo chamado Mestrado, além de se tornar um grande amigo. Ao Voltaire, por ser praticamente um terceiro orientador, você me ensinou muito, este trabalho não existiria sem você. À Arielli, pela sua amizade e risadas, além de me ensinar muito sobre biogeografia, por discussões sobre este trabalho e, claro, pelo fornecimento contínuo de laranjas, você foi muito importante para todo este processo.

Agradeço também ao Felipe, por 6 anos de amizade, ensinamentos e por abrir as portas do seu laboratório para mim, espero que você acompanhe todos os meus próximos passos. Ao Schultz, por aceitar me orientar à distância por esses quase 3 anos, seus ensinamentos vão sempre ficar comigo, mesmo que tenhamos nos encontrado apenas poucas vezes pessoalmente, espero que possamos trabalhar juntos no futuro.

Por último, ao Douglas, por 17 anos de amizade, ao Evandro, Gianfrancis, Fabrício e Pablo, por todas as noites de jogos e risadas (que quase causaram o despejo do Evandro), embora elas tenham se tornado menos frequentes. Também agradeço a aqueles que, mesmo longe por algum tempo, sempre estiveram à uma mensagem de distância e em meu pensamento.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao Dr. Christian F. Kammerer, do North Carolina Museum of Natural Sciences pelo constante esclarecimento de dúvidas e discussões construtivas sobre Dinocephalia, além de fornecer uma das imagens que ilustram o texto integrador. Agradeço à Arielli Fabrício Machado, da Universidade Federal do Pampa pela elaboração de uma das imagens como também por discussões no que se refere à biogeografia e por revisões feitas durante a escrita deste texto. Gostaria também de agradecer ao Prof. Dr. Heitor Francischini, do PPGGeo, por gentilmente fornecer as fotos do espécime UFRGS-PV-0249-T que ilustram este texto. Agradeço também à CAPES pelo financiamento desta pesquisa.

Resumo

Dinocephalia é um clado amplamente distribuído na Pangeia durante o Guadalupiano, com ocorrência restrita a essa Época. O grupo compreende formas de médio a grande porte e é dividido em Tapinocephalia (herbívoros), contendo quatro famílias e Anteosauria (carnívoros) possuindo apenas a família Anteosauridae. Esta última, por sua vez, é dividida nas subfamílias Syodontinae e Anteosaurinae. A revisão bibliográfica efetuada demonstrou que, de um lado, Tapinocephalia carece de uma revisão taxonômica, com os trabalhos mais recentes sobre este grupo focando basicamente em aspectos paleobiológicos, como análises histológicas e neuroanatômicas. Já Anteosauria passou por uma ampla revisão taxonômica há aproximadamente uma década, com os trabalhos mais recentes focando também em questões neuroanatômicas e ontogenéticas. Estes artigos, porém, excluem o clado Syodontinae de abordagens diretas, restringindo-se a comparações destes com Anteosaurinae. A filogenia de Dinocephalia tem se alterado pouco nos últimos anos, especialmente em relação a Anteosauria, possivelmente pelo fato de que a matriz utilizada nas análises filogenéticas do grupo pouco tem se alterado. Por ser um grupo de ocorrência restrita ao Guadalupiano, Dinocephalia tem sido utilizado como um dos principais clados para correlacionar bioestratigraficamente os locais onde ocorre, sendo os mais importantes deles a Assembleia de Ishevo, na Rússia, e a Zona de Assembleia de *Tapinocephalus*, na África do Sul. Justamente por esta distribuição biogeográfica peculiar, em pontos tão distantes entre si e sem registros em locais intermediários, as possíveis rotas de dispersão do grupo tem estado no centro das discussões acerca da conformação continental da Pangeia no final do Permiano (Pangeia A X Pangeia B). A descoberta de um novo espécime de *Pampaphoneus biccai* acrescentou informações anatômicas inéditas à descrição desse táxon, mas não alterou, porém, sua posição dentro da filogenia do grupo, permanecendo como um Syodontinae basal. Este aspecto, somado ao fato de que *P.biccai* ocorre em rochas do Guadalupiano da Bacia do Paraná, reforça a existência de uma rota entre o sul do Brasil e o leste da Rússia, mas não fornece novos subsídios a favor de uma ou outra hipótese paleogeográfica.

PALAVRAS-CHAVE: Anteosauria; Tapinocephalia, Formação Rio do Rasto; Paleobiologia; Fazenda Boqueirão.

Abstract

Dinocephalia is a widely distributed clade in Pangea during the Guadalupian, being restricted to that Epoch. This group comprehends medium to large-sized animals, being divided into Tapinocephalia (herbivorous), containing four families and Anteosauria (carnivorous), with only the family Anteosauridae. The latter, by its turn, is divided in the subfamilies Syodontinae and Anteosaurinae. The bibliographic review here carried out evidenced that Tapinocephalia lacks a taxonomic revision, with the most recent papers focusing in palaeobiological aspects, such as histological and neuroanatomical analyses. Anteosauria, by its turn, underwent extensive taxonomic revision approximately a decade ago, with more recent papers focusing on neuroanatomical and ontogenetic issues. These papers, however, exclude the Syodontinae from direct approaches, restricting themselves to comparison of these with Anteosaurinae. The phylogeny of Dinocephalia has changed little in recent years, specially regarding to Anteosauria, possible due to the fact that the matrix used in the phylogenetic analyses of the group has suffered little changes. For being a group of occurrences restricted to the Guadalupian, Dinocephalia has been used as one of the main clades in biostratigraphical correlations, especially for the Ishevo Assamblage in Russia, and the *Tapinocephalus* Assemblage Zone, in South Africa. The singular biogeographic distribution of this clade, occurring in locations far apart from each other and without records in intermediate zones, made the potential dispersion routes of the group the focus of discussions about the continental conformation of Pangea at the end of Permian (Pangea A x Pangea B). The discovery of a new specimen of *Pampaphoneus biccai* added anatomical information to this *taxon*, but it doesn't change their phylogenetic position in the group, remaining as an early divergent Syodontinae. This, along with the fact that *P. biccai* occurs in Guadalupian rocks in Paraná Basin, reinforces the existence of a route between southern Brazil and and the East of Russia, but it doesn't provide new subsidies in favor of one or another paleobiogeographic hypothesis.

Key-words: Anteosauria; Tapinocephalia; Rio do Rasto Formation; Palaeobiology; Boqueirão Farm.

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura 1.</u>	Ilustração representando <i>P. biccai</i> caçando um Pareiassauro. Arte: Voltaire Paes Neto.	<u>Pág. 9</u>
<u>Figura 2.</u>	Morfologias representativas de Dinocephalia	<u>Pág. 11</u>
<u>Figura 3.</u>	Relações filogenéticas de Dinocephalia.	<u>Pág. 12</u>
<u>Figura 4.</u>	Táxons representativos de Tapinocephalidae	<u>Pág. 13</u>
<u>Figura 5.</u>	Crânio de <i>Estemmenosuchus mirabilis</i> em vista lateral esquerda.	<u>Pág. 14</u>
<u>Figura 6.</u>	Crânio de <i>Styracocephalus platyrhynchus</i> em vista lateral direita.	<u>Pág. 15</u>
<u>Figura 7.</u>	Crânio de <i>Jonkeria sp.</i> em vista lateral esquerda	<u>Pág. 16</u>
<u>Figura 8.</u>	Relações filogenéticas entre Anteosauria.	<u>Pág. 18</u>
<u>Figura 9.</u>	Crânios de Anteosauridae não atribuídos a nenhuma subfamília	<u>Pág. 19</u>
<u>Figura 10.</u>	Táxons pertencentes à subfamília Anteosaurinae	<u>Pág. 20</u>
<u>Figura 11.</u>	Táxons pertencentes à subfamília Syodontinae	<u>Pág. 22</u>
<u>Figura 12.</u>	Comparação entre três espécimes atribuídos à <i>Sinophoneus yumenensis</i> em diferentes estágios ontogenéticos.	<u>Pág. 25</u>
<u>Figura 13.</u>	Variações ontogenéticas dentro de <i>A. Magnificus</i> .	<u>Pág. 26</u>
<u>Figura 14.</u>	Localização da Bacia do Paraná em território brasileiro.	<u>Pág. 29</u>
<u>Figura 15.</u>	Mapa correspondente à região Sul e parte da região Sudeste do Brasil, indicando a Formação Rio do Rasto	<u>Pág. 30</u>
<u>Figura 16.</u>	Seção geológica da Serra do Cadeado	<u>Pág. 31</u>
<u>Figura 17.</u>	Reconstrução do crânio de <i>Moschops capensis</i> , indicando em azul as partes preservadas de UFRGS-PV-0487P.	<u>Pág. 31</u>
<u>Figura 18.</u>	Vista lateral do dentário atribuído a um Anteosauridae indet. (UFRGS-PV-0249-P).	<u>Pág. 32</u>
<u>Figura 19.</u>	Vista aérea do afloramento Fazenda Boqueirão.	<u>Pág. 33</u>
<u>Figura 20.</u>	Ocorrências do clado Dinocephalia na Gondwana e Laurásia.	<u>Pág. 34</u>
<u>Figura 21.</u>	Reconstrução do modelo da Pangeia A, no final do Permiano.	<u>Pág. 35</u>
<u>Figura 22.</u>	Reconstrução do modelo da Pangeia B.	<u>Pág. 36</u>
<u>Figura 23.</u>	Correlações bioestratigráficas para a Formação Rio do Rasto.	<u>Pág. 41</u>
<u>Figura 24.</u>	Assembleias Faunísticas de tetrápodes do Permiano no Leste Europeu e suas correlações com a Escala Estratigráfica Internacional.	<u>Pág. 43</u>
<u>Figura 25.</u>	Litoestratigrafia, bioestratigrafia de vertebrados e geocronologia do Supergrupo Karoo	<u>Pág. 44</u>
<u>Figura 26.</u>	Modelos de Elevação Paleodigital por Scotese & Wrihth (2018) com foco na possível rota de dispersão entre Laurásia e Gondwana	<u>Pág. 47</u>

LISTA DE QUADROS

<u>Quadro 1</u>	Lista de táxons pertencentes à Anteosauria e suas respectivas Unidades Estratigráficas e países de origem.	<u>Pág. 8</u>
-----------------	--	---------------

Sumário

1.	INTRODUÇÃO	7
2.	OBJETIVOS.....	10
2.1.	2.1. Objetivos gerais.....	10
2.2.	Objetivos específicos.....	10
3.	DINOCEPHALIA	11
3.2.	Tapinocephalia	12
3.3.	Anteosauridae	16
3.4.	Paleobiologia de Anteosauridae	23
4.	CONTEXTO GEOLÓGICO	27
4.2.	Ocorrências de Dinocephalia na Laurásia	27
4.3.	Ocorrências de Dinocephalia na Gondwana	27
4.3.1.	Ocorrências de Dinocephalia no Brasil – Bacia do Paraná	28
4.4.	Localidades em que ocorrem dinocefálios na Bacia do Paraná	30
4.4.1.	Serra do Cadeado	30
4.4.2.	Posto Queimado: Fazenda Fagundes	31
4.4.3.	Fazenda Boqueirão.....	32
5.	PALEOBIOGEOGRAFIA	34
5.2.	Distribuição geográfica das ocorrências de Dinocephalia	34
6.	CORRELAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS DOS DINOCEFÁLIOS DA BACIA DO PARANÁ	39
6.2.	Os tetrápodes da Formação Rio do Rasto	39
6.3.	<i>Pampaphoneus biccai</i> e a correlação bioestratigráfica do sítio “Fazenda Boqueirão”	42
6.3.1.	Correlações com a Plataforma Russa	42
6.3.2.	Correlações com a África do Sul.....	43
7.	RESULTADOS, INTERPRETAÇÕES e DISCUSSÃO.....	45
8.	CONCLUSÃO	49
9.	REFERÊNCIAS.....	50
10.	ARTIGO SUBMETIDO	62

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação de mestrado está estruturada em um texto integrador e um artigo submetido a um periódico classificado no estrato Qualis-CAPES (A1- *Zoological Journal of the Linnean Society*). A sua organização compreende as seguintes partes principais:

TEXTO INTEGRADOR:

Composto pelos seguintes capítulos: 1) Introdução, com a formulação do problema de investigação; 2) Objetivos da pesquisa; 3) Estado da arte de Dinocephalia; 4) Contexto geológico do objeto de estudo; 5) Paleobiogeografia de Dinocephalia; 6) Correlações Bioestratigráficas dos dinocefálios da Bacia do Paraná; 7) Resumo dos principais resultados obtidos, interpretações e discussão dos resultados; 8) Conclusões; 9) Referências bibliográficas.

De forma a proporcionar um texto fluido e não repetitivo, optamos por explicitar os materiais e métodos envolvidos na presente pesquisa *apenas* no manuscrito submetido, assim como a discussão dos resultados e conclusões referentes ao manuscrito (Capítulo 10).

ARTIGO:

Artigo intitulado “Cranial osteology of the Brazilian dinocephalian *Pampaphoneus biccai* (Anteosauridae: Syodontinae)”, submetido ao periódico *Zoological Journal of the Linnean Society* (Qualis A1) e escrito pelo autor durante o desenvolvimento deste Mestrado.

1. INTRODUÇÃO

Dinocephalia é um clado diverso de grandes terápsidos que incluem os maiores vertebrados terrestres vivos durante o final do Permiano (Guadalupiano) (Rubidge, 1991; Rubidge & Sidor, 2001; Liu, 2013; Fraser-King *et al.*, 2019). Os dinocefálios foram os predadores de topo de sua época, sendo temporalmente restritos ao Guadalupiano (Rubidge, 1991; Day *et al.*, 2015, Angielczyk & Kammerer 2018). O clado é distribuído globalmente, com espécimes reportados tanto para a Laurásia como para a Gondwana, mas sem uma distribuição contínua entre estas regiões. Dinocefálios laurasianos estão presentes na China, Cazaquistão e Rússia (Tchudinov, 1968a; Kammerer, 2011; Liu, 2013), enquanto registros para a Gondwana são reportados para o Brasil (*Pampaphoneus biccai* Cisneros *et al.*, 2012 (Fig. 1), África do Sul, Tanzânia, Zâmbia e Zimbábue (Langer, 2000; Lepper *et al.*, 2000; Simon *et al.*, 2010; Cisneros *et al.*, 2012; Sidor *et al.*, 2014; Boos *et al.*, 2015; Day & Rubidge, 2020; Rubidge & Day, 2020).

Dinocephalia é dividido em dois clados principais: os carnívoros Anteosauria e os herbívoros Tapinocephalia (Rubidge & van den Heever, 1997; Rubidge & Sidor, 2001; Kammerer *et al.*, 2011; Boos *et al.*, 2015). Em termos de taxonomia lineana, Anteosauria compreende uma única família — Anteosauridae — que inclui as subfamílias Anteosaurinae e Syodontinae (Kammerer, 2011) (Quadro 1).

De acordo com a proposta filogenética mais recente, apresentada por Liu (2013), Syodontinae é um clado composto por *Australosyodon nyaphuli* Rubidge, 1994, *Microsyodon orlovi* Ivakhnenko, 1995, *Notosyodon gusevi* Tchudinov, 1968a, *Syodon biarmicum* Kutorga, 1838 e o táxon brasileiro *P. biccai*. Em contraste com os Anteosaurinae, que comumente apresentam um corpo maior e grande paquiostose no crânio — provavelmente permitindo preferência por presas maiores — os Syodontinae eram menores e muitos não apresentavam reforços cranianos, indicando que estes predadores possivelmente tinham uma dieta limitada a animais menores (Kammerer, 2011).

Espécie	Clado	Origem	Unidades Estratigráficas
<i>Sinophoneus yumenensis</i>	Anteosauridae	China	Formação Qingtoushan (Roadiano-Wordiano) (Liu, 2013; Liu 2018)
<i>Archaeosyodon praeventor</i>	Anteosauridae	Rússia	Assembleia de Ocher (Kunguriano – Wordiano) (Golubev, 2015)
<i>Anteosaurus magnificus</i>	Anteosaurinae	África do Sul	Zona de Assembleia de <i>Tapinocephalus</i> (Capitaniano) (Day & Rubidge, 2020)
<i>Titanophoneus adamanteus</i>	Anteosaurinae	Rússia	Assembleia de Isheevo (Wordiano-Capitaniano) (Golubev, 2015)
<i>Titanophoneus potens</i>	Anteosaurinae	Rússia	Assembleia de Isheevo (Wordiano-Capitaniano) (Golubev, 2015)
<i>Pampaphoneus biccai</i>	Syodontinae	Brasil	Formação Rio do Rasto (Capitaniano) (Dias-da-Silva 2012)
<i>Notosyodon gusevi</i>	Syodontinae	Cazaquistão	Assembleia de Isheevo (Wordiano-Capitaniano) (Golubev, 2015)
<i>Syodon biarmicum</i>	Syodontinae	Rússia	Assembleia de Isheevo (Wordiano-Capitaniano) (Golubev, 2015)
<i>Australosyodon nyaphuli</i>	Syodontinae	África do Sul	Zona de Assembleia de <i>Eodicynodon</i> (Wordiano) (Rubidge & Day, 2020)
<i>Microsyodon orlovi</i>	Syodontinae	Rússia	Assembleia de Ocher (Kunguriano – Wordiano) (Golubev, 2015)

Quadro 1: Lista de táxons pertencentes a Anteosauria e suas respectivas Unidades Estratigráficas e país de origem.

Na América do Sul, *Pampaphoneus biccai* é o único dinocefálio com identificação a nível de espécie. Filogeneticamente, *P. biccai* é recuperado como um

grupo irmão de todos os outros Syodontinae. Trata-se de um táxon de médio porte, com um crânio moderadamente paquiostótico. Seu holótipo, um crânio bem preservado medindo 320 mm de comprimento, foi descoberto em 2009 em uma localidade atribuída à Formação Rio do Rasto (afloramento Fazenda Boqueirão, São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasil), tendo sido publicado em 2012 (Cisneros *et al.*, 2012). O foco principal daquele artigo, porém, não foi descrever detalhadamente o esqueleto craniano de *P. biccai*, mas sim apresentá-lo preliminarmente, junto a uma discussão paleobiogeográfica. Dessa forma, permaneceu uma lacuna no conhecimento da osteologia da espécie, que já dura dez anos desde a publicação original. Mais recentemente, em 2019, a equipe do Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA) foi bem-sucedida na coleta de um segundo espécime deste táxon, no afloramento conhecido como Fazenda Boqueirão (o mesmo local onde o holótipo foi encontrado), onde ocorrem rochas do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto. Este novo espécime, apresentado no Capítulo 10 do presente trabalho, inclui um crânio quase completo, mandíbula, além dos primeiros elementos pós-cranianos para a espécie.



Fig.1: Ilustração representando *P. biccai* (em primeiro plano) caçando um Pareiasauro. Arte: Voltaire Paes Neto.

2. OBJETIVOS

2.1. 2.1. Objetivos gerais

Apresentar o estado da arte a respeito do grupo Dinocephalia, com enfoque em Anteosauria, a família que inclui o táxon *Pampaphoneus biccai*, objeto principal do artigo que compõe esta Dissertação, além de discutir as implicações bioestratigráficas e paleogeográficas da ocorrência de dinocefálios na região SW da Gondwana.

2.2. Objetivos específicos

- a) Apresentar e discutir o conhecimento atual acerca da paleobiologia de Dinocephalia, especialmente Anteosauria
- b) Apresentar as propostas filogenéticas mais recentes para Dinocephalia;
- c) Expor o contexto geológico no qual os Dinocephalia — e especialmente *P. biccai* — estão inseridos;
- d) Resgatar a discussão acerca dos modelos possíveis para a conformação continental da Pangeia no Guadalupiano, inserindo *P. biccai* nos diferentes contextos.

3. DINOCEPHALIA

O clado Dinocephalia foi primeiramente definido por Seeley (1894), embora os primeiros membros do clado tenham sido descritos por Kutorga (1838) (i.e., “*Brithopus priscus*”, “*Orthopus primaevus*”, e *Syodon biarmicum*), o qual, entretanto, inicialmente os identificou como mamíferos Edentata. Trata-se de um grupo de animais de grande porte, que viveram durante o período Permiano. Com base em uma análise filogenética, Fraser-King *et al.*, (2019) definiram Dinocephalia com base nas seguintes sinapomorfias: interparietal estreito; processo vomerino da pré-maxila ausente em vista ventral; pós-parietal mais alto do que largo em vista occipital; incisivos dos dentários e dos pré-maxilares entrelaçados (intercalados); incisivos apresentando “heels” (Fig. 2); caninos apresentando “heels”. O grupo pode ser dividido em dois subclados, Tapinocephalia (contendo as famílias Styraocephalidae, Tapinocephalidae, Estemmenosuchidae e Titanosuchidae) (Fraser-King *et al.*, 2019), e Anteosauria, restrito à família Anteosauridae, esta última sendo dividida em Anteosaurinae e Syodontinae (Kammerer, 2011) (Fig. 3).

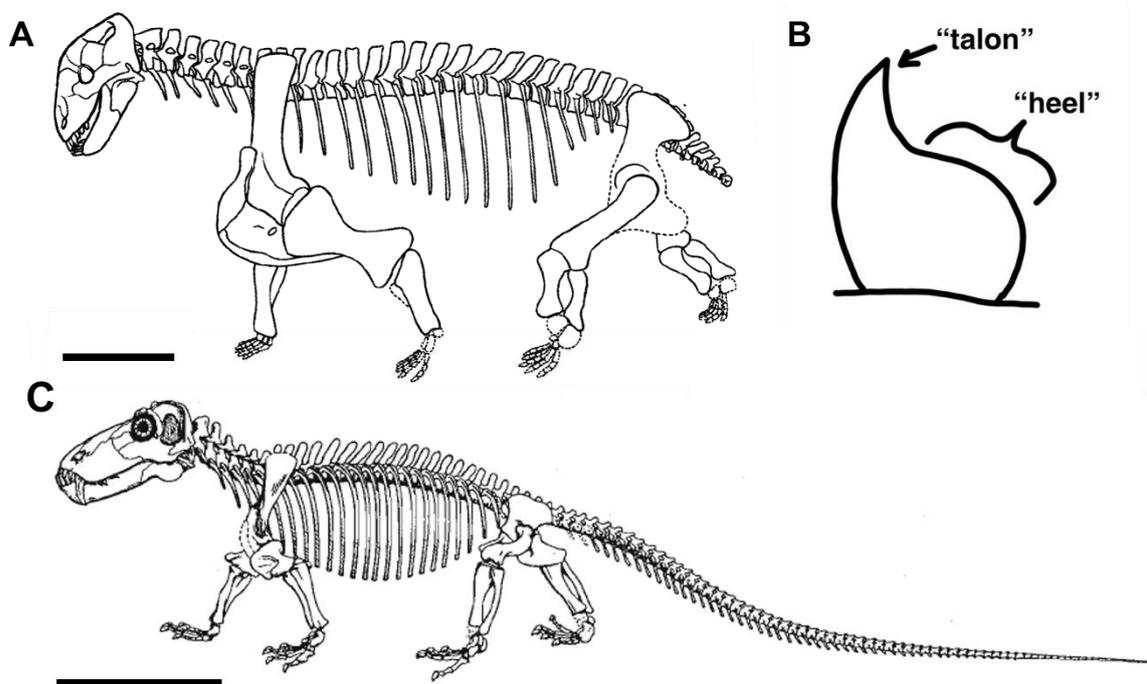


Fig. 2: Morfologias representativas de Dinocephalia. A: O Tapinocephalidae *Tapinocaninus pamela* (modificado de Rubidge *et al.*, 2019), escala de 400mm. B: Representação esquemática da morfologia típica de um incisivo de Dinocephalia, apresentando “talon” e “heel”. A nomenclatura desta morfologia foi baseada na similaridade com a garra de uma ave de rapina (Kammerer, C.F. comunicação pessoal). Desenho por Christian F. Kammerer. C: Esqueleto do Anteosauridae *Titanophoneus potens* em vista

lateral, imagem espelhada para fins comparativos, retirado de Battail & Surkov 2000, p. 99, escala de 500mm.

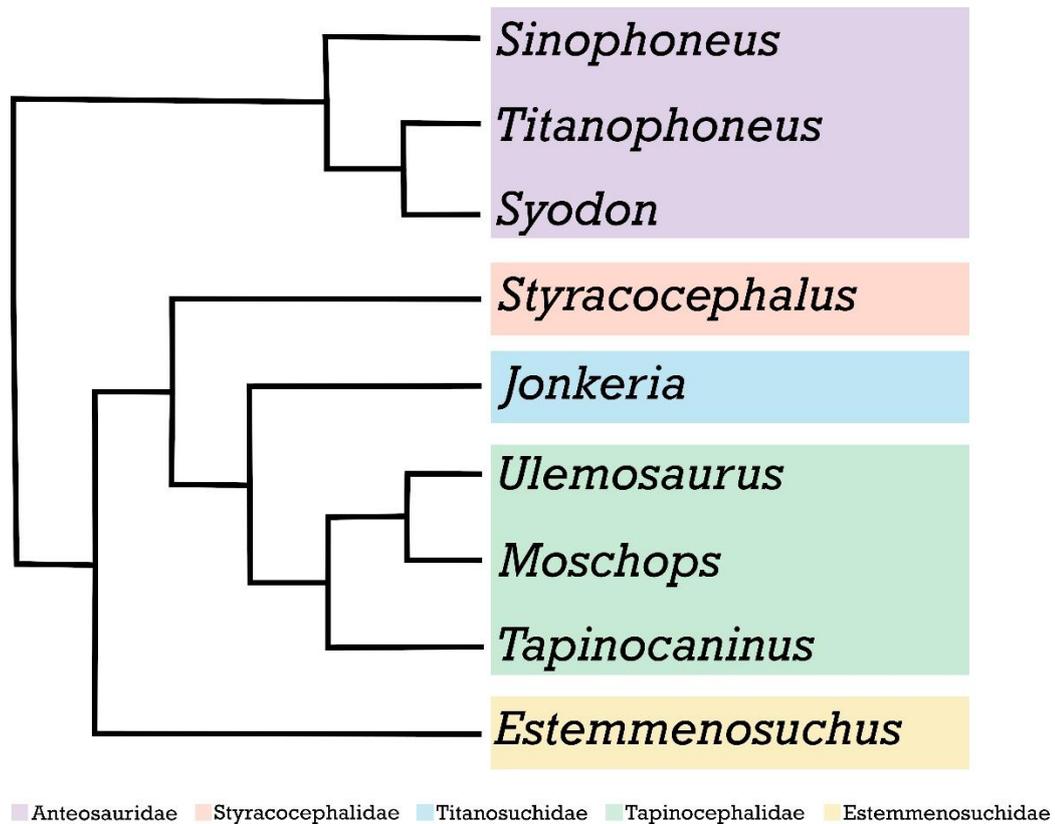


Fig. 3: Relações filogenéticas de Dinocephalia (modificado de Fraser-King *et al.*, 2019)

3.2. Tapinocephalia

Tapinocephalia Broom, 1923 é representado por animais de grande porte, principalmente herbívoros, e é composto por quatro famílias: Tapinocephalidae, Estemmenosuchidae, Styracocephalidae e Titanosuchidae (Rubidge & van den Heever, 1997; Rubidge & Sidor, 2001; Boos *et al.*, 2015). As principais características de Tapinocephalidae, de acordo com Boonstra (1969) são: ausência de caninos; incisivos superiores e inferiores entrelaçados, “*talon*” e “*heel*” com morfologia “durófaga” (*crushing*) em todos os dentes e paquiostose de grau moderado ou elevado. Porém, *Tapinocaninus pamela* Rubidge, 1991 (Fig. 4), do Supergrupo Karoo na África do Sul e *Ulemosaurus svijagensis* Riabinin, 1938, da Assembleia de Ishevo, na Rússia, ambos táxons basais pertencentes à Tapinocephalidae, apresentam caninos (Riabinin, 1938; Efremov, 1940; Rubidge, 1991). Outro táxon bem conhecido para a família Tapinocephalidae é *Moschops capensis* Broom, 1911 (Fig. 4

B). O alto grau de paquiostose neste táxon foi utilizado para inferir um comportamento de combate intraespecífico, semelhante ao apresentado por bodes e ovelhas, para *Dinocephalia* (Barghusen, 1975). Esta é a única família pertencente a *Tapinocephalia* que possui registro no Brasil, mais especificamente na Serra do Cadeado, em rochas da Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná (Boos, 2015).

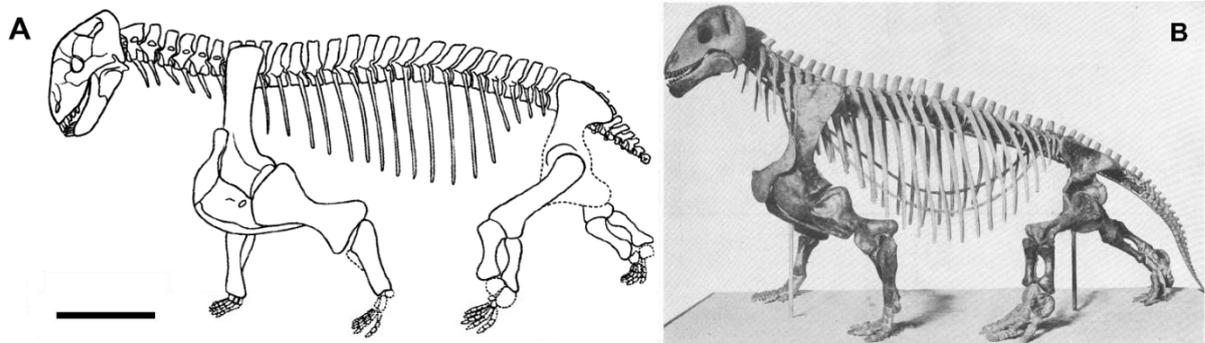


Fig. 4: Táxons representativos de Tapinocephalidae. A: Reconstituição do esqueleto de *Tapinocaninus pamela* em vista lateral esquerda, escala de 400 mm (modificado de Rubidge *et al.*, 2019). B: Esqueleto de *Moschops capensis* (de acordo com Gregory 1926).

Já a família Estemmenosuchidae é representada por diversos táxons provenientes da Assembleia de Ocher, na Rússia. Dentre eles, destacam-se *Estemmenosuchus uralensis* Tchudinov, 1960, *Estemmenosuchus mirabilis* Tchudinov, 1968b (Fig. 5), *Rophalodon wangenheimi* Fischer, 1841 e *Parabradysaurus udmuticus* Efremov, 1954. A diagnose da família Estemmenosuchidae se resume a: Crânio altamente paquiostótico, frequentemente apresentando bossas em forma de chifres; dentes nos vômeres. O mais emblemático membro deste grupo é o gênero *Estemmenosuchus*, caracterizado por protuberâncias laterais nos jugais e um par de protuberâncias dorsais em forma de chifres formadas pelos ossos pós-orbitais e pós-frontais (Battail & Surkov, 2000).

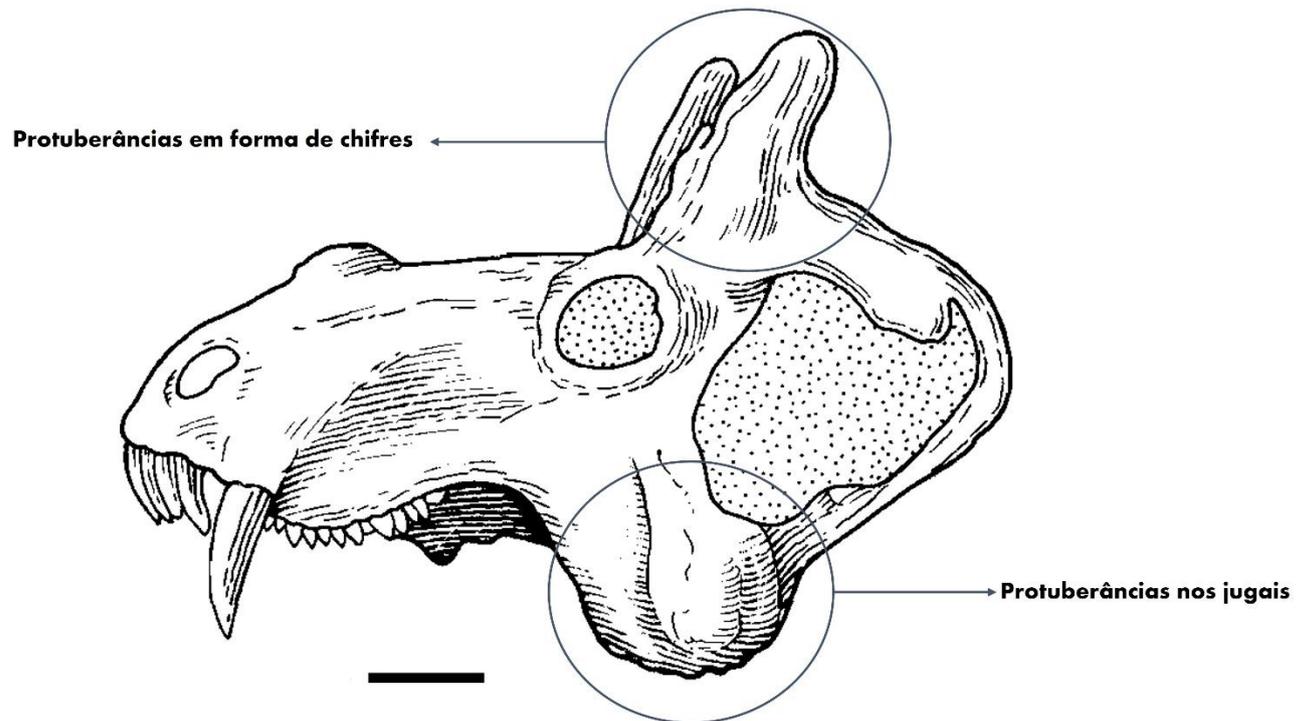


Fig. 5: Crânio de *Estemmenosuchus mirabilis* em vista lateral esquerda (modificado de Battail & Surkov 2000). Escala de 5 cm.

De acordo com Boonstra (1963), a família Styracocephalidae possui incisivos delgados, borda pré-maxilar não inclinada dorsalmente, ou seja, quase horizontal; caninos moderadamente robustos; longa fileira de pós-caninos menores, com “*talon*” e “*heel*”; mandíbula bastante delgada e curta; quadrado posicionado muito anteriormente; fossa temporal reduzida; origem da musculatura adutora localizada principalmente na margem medial do pós-orbital, além de características bossas tabulares direcionadas posteriormente. (Boonstra, 1963, Boonstra, 1969). Posteriormente, Rubidge & van den Heever (1997) confirmaram a presença da maioria destes caracteres em *Styracocephalus platyrhynchus* Haughton, 1929 (Fig. 6), exceto pelo fato de que as bossas não seriam formadas apenas pelo osso tabular, mas também pelo esquamosal e pelo pós-orbital e, como as pré-maxilas do único espécime que as preservou estavam comprimidas e erodidas, os autores não foram capazes de definir se as bordas seriam inclinadas dorsalmente ou horizontalizadas. Mais recentemente, uma revisão filogenética e morfológica foi apresentada por Fraser-King *et al.* (2019), trazendo novas características à espécie, como uma barra pós-orbital e uma bossa nasal mediana espessas. Foi também constatada por Fraser-

King *et al.*, (2019) a participação dos ossos pós-orbital, esquamosal e tabular na composição das bossas proeminentes na forma de “chifres”, que inicialmente se pensava serem formadas pelo tabular. Esta possibilidade já havia sido citada por Rubidge & van den Heever (1997). Filogeneticamente, a família Styraucocephalidae foi recuperada como grupo irmão de *Jonkeria* (Titanosuchidae) e os demais Tapinocephalidae (Fig. 3) (Fraser-King *et al.*, 2019). As análises recuperaram, como sinapomorfias desta família, os seguintes estados de caráter: dentição incisiva e pós-canina tendo “heels” suaves; longa fileira de pós-caninos - com 8 à 10 dentes alinhados com o canino; caninos de tamanho moderado, tanto na mandíbula como na maxila; paquiostose craniana especializada nas regiões supraorbital e pós-orbital; cristas pós-orbitais e esquamosais notavelmente projetadas posteriormente e uma espessa bossa nasal mediana (Fraser-King *et al.*, 2019).

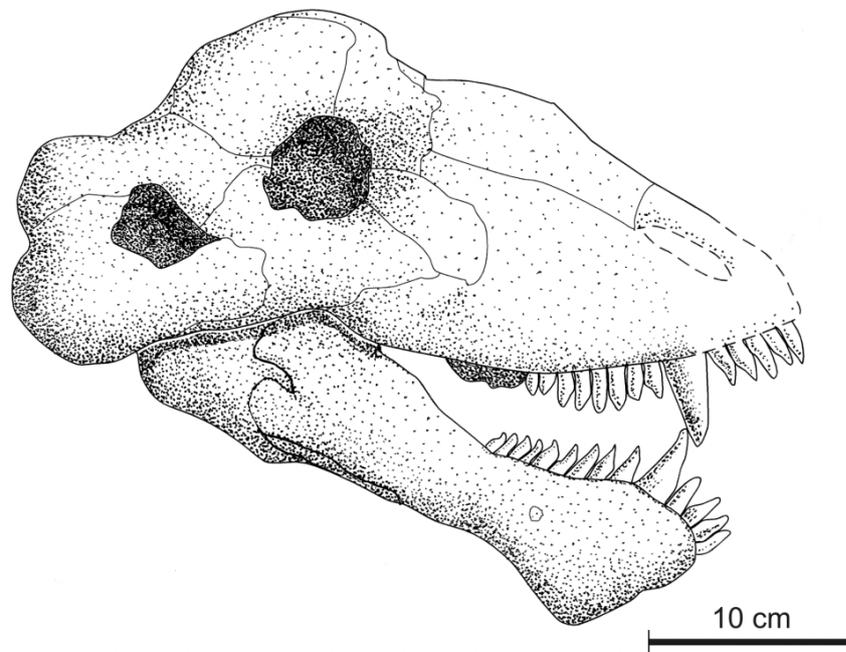


Fig. 6: Crânio de *Styraucocephalus platyrhynchus* em vista lateral direita (retirado de Day & Rubidge, 2020, p. 157.)

A família Titanosuchidae contém animais herbívoros, apresentando baixo grau de paquiostose e caninos ainda presentes, com incisivos robustos que possuem um “talon” agudo e um “heel” capaz de esmagar. Além disso, sua longa série de pós-caninos possui coroas serrilhadas em forma de espátula (Boonstra, 1969). Dois gêneros tradicionalmente representam essa família: como *Titanosuchus*, contendo a espécie *Titanosuchus ferox* Owen, 1879, e diversas espécies atribuídas ao gênero

Jonkeria (Fig. 7), como *J. truculenta* Van Hoepen, 1916, *J. parva* Boonstra, 1955 e *J. ingens* Broom, 1923. O gênero *Titanosuchus* é diferenciado de *Jonkeria* por possuir membros longos, enquanto todas as espécies de *Jonkeria* apresentam membros curtos e abduzidos (Boonstra, 1969, Angielczyk & Kammerer, 2018). Incertezas quanto à variação de características cranianas tornam difícil a atribuição de crânios isolados a um ou outro dos gêneros (Angielczyk & Kammerer, 2018). Esta família foi alvo recente de estudos histológicos, sendo constatada a presença de osteomielite em *Jonkeria parva* (Shelton *et al.*, 2017) e um padrão de rápido crescimento ósseo em jovens e taxas cíclicas em indivíduos mais velhos (Bhat *et al.*, 2021), além de um córtex espesso e uma medula esponjosa altamente desenvolvida, muito similar ao que ocorre com o também graviportal hipopótamo. De acordo com os autores, estes seriam fortes indicativos de um comportamento semiaquático para *Jonkeria*, porém, ainda sendo necessários mais testes para comprovar ou refutar esta hipótese (Bhat *et al.*, 2021)

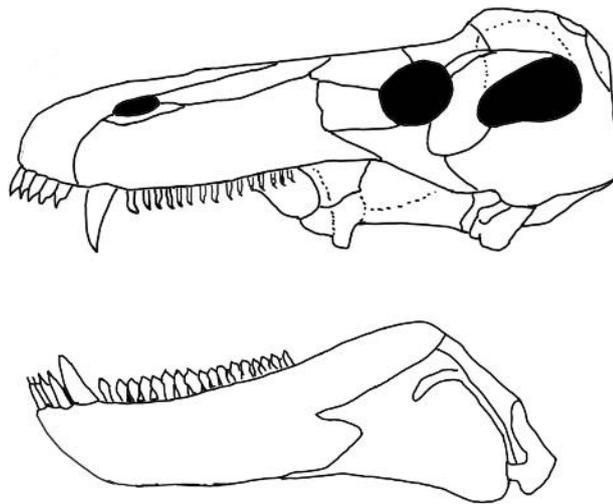


Fig. 7: Crânio de *Jonkeria* sp. em vista lateral esquerda (modificado de Boonstra 1969).

3.3. Anteosauridae

Após mais de um século de controvérsias a respeito das relações filogenéticas envolvendo o clado Anteosauria, Kammerer (2011) apresentou uma ampla revisão taxonômica para a família Anteosauridae, sendo a mesma considerada um grupo monofilético de dinocefálios com base nas seguintes sinapomorfias: pré-maxila

inclinada para cima, com ângulos geralmente em torno de 30° à 35° — com exceção de *Microsyodon orlovi*, que apresenta uma pré-maxila mais horizontal — vômeres apresentando um par de cristas onduladas, ramo quadrado do pterigóide fortemente comprimido, borda maxilar ventral convexa, crista jugal-lacrimar e barra pós-orbital fortemente curvada anteroventralmente. Posteriormente, modificando alguns caracteres da matriz apresentada por Kammerer (2011) e Cisneros *et al.* (2012), Liu (2013) recuperou as seguintes sinapomorfias para Anteosauridae: incisivos com suaves “heels” linguais; margem alveolar da pré-maxila com forte inclinação anterodorsal; pré-maxila formando uma placa palatal larga e triangular que separa o limite anterior dos vômeres da coluna de dentes incisivos; ramo quadrado do pterigóide comprimido; bifurcação na margem anterior do basisfenóide; ornamentações bem desenvolvidas na superfície do lacrimal e maxila; crista se estendendo do forame pineal até a órbita; fenestra temporal estendendo-se ventralmente à órbita.

De acordo com Kammerer (2011), são válidas as seguintes espécies: *Anteosaurus magnificus* Watson, 1921, *Archaeosyodon praeventor* Tchudinov, 1960, *Australosyodon nyaphuli*, *Microsyodon orlovi*, *Notosyodon gusevi*, *Sinophoneus yumenensis* Cheng & Ji, 1996, *Syodon biarmicum*, *Titanophoneus adamanteus* Orlov, 1958, *T. potens* Efremov, 1938, além de *Pampophoneus biccai* (Kammerer 2011; Cisneros *et al.*, 2012). Estes táxons podem ser agrupados em duas subfamílias: Anteosaurinae, caracterizada por uma massiva expansão da porção mais distal do processo transversal do pterigóide; expansão transversal da barra pós orbital; pós-frontais alargados e o dentário com um limite anterior quase vertical (Kammerer, 2011). Essa subfamília é representada por *S. yumenensis* (a posição de *S. yumenensis* varia, a depender da árvore filogenética utilizada – ver Fig. 8), *T. adamanteus*, *T. potens* e *A. magnificus*, consistindo em todos os táxons mais proximamente relacionados a *A. magnificus* do que a *Sy. biarmicum*. Já a subfamília Syodontinae é representada por: *P. biccai*, *N. gusevi*, *Sy. biarmicum* e *Au. nyaphuli* (Fig. 8) (Kammerer, 2011, Cisneros, 2012). Porém, Liu (2013) reavaliou as características descritas por Kammerer (2011) para *S. yumenensis* e, após nova análise filogenética, recuperou uma árvore semelhante à apresentada por Cisneros *et al.* (2012), exceto pelo fato de que *S. yumenensis* seria o Anteosauridae de divergência mais precoce, e não um Anteosaurinae. Acrescenta-se, também, que *M. orlovi* seria táxon-irmão de *Au. nyaphuli*, logo, um Syodontinae (Fig. 8). Portanto, aqui,

M. orlovi é tratado como Syodontinae. O clado Syodontinae é caracterizado por: comprimentos basal-apical/ mesial-distal dos pós-caninos quase equivalentes; bossas palatinas próximas ou interconectadas (com suturas ainda visíveis entre as duas bossas); frontal contribuindo para a bossa pineal; ligação da musculatura adutora na bossa pineal (Kammerer, 2011, Cisneros *et al.*, 2012). Syodontinae compreende todos os táxons mais proximamente relacionados a *Syodon biarmicum* do que a *Anteosaurus magnificus*.

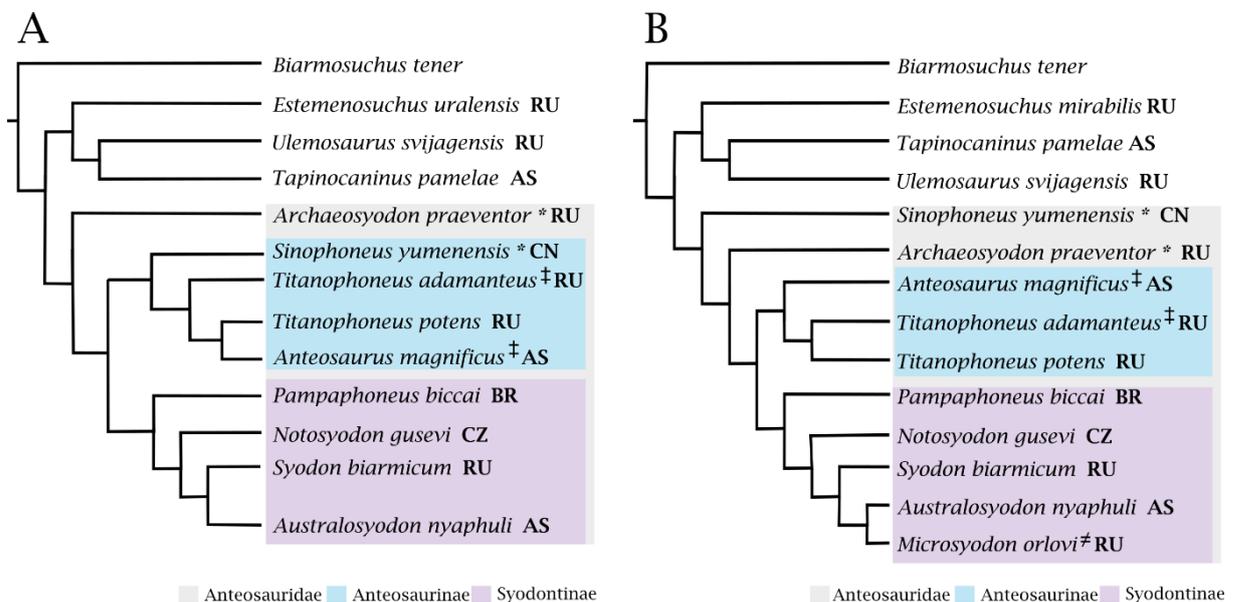


Fig. 8: Relações filogenéticas entre Anteosauria. A: Proposta filogenética de Cisneros *et al.*, 2012. B: Proposta filogenética de Liu, 2013. AS: África do Sul, BR: Brasil, CN: China, CZ: Cazaquistão, RU: Rússia. * e † indicam inversões das relações filogenéticas entre as duas propostas. ‡ Táxon adicional utilizado por Liu, 2013 e não por Cisneros *et al.*, 2012 em sua análise final.

Archaeosyodon praeventor (Fig. 9 A) se distingue de todos os outros anteossauros (exceto *Sinophoneus yumenensis*) por seu focinho robusto. Além disso, possui caninos extremamente largos, curtos e fortemente recurvados e pós-caninos truncados, com um cíngulo lingual proeminente e estrias longitudinais, o que o distingue de todos os outros anteossauros (Kammerer, 2011).

Sinophoneus yumenensis (Fig. 9 B) é um anteossauro com processos pré-maxilares dorsais separados por um nasal relativamente longo. Possui vômeres sem limites elevados e, diferentemente de todos os outros anteossauros (exceto *Archaeosyodon praeventor*), possui distintos processos frontais posterolaterais e uma

larga região intertemporal, que é parcialmente formada por um longo processo posterior dos pós-frontais que se aproximam do limite posterior do teto craniano. A presença de uma crista bem desenvolvida na linha mediana do teto craniano o distingue de *Archaeosyodon praeventor* (Liu, 2013). Kammerer (2011) e Liu (2013) concordam que o táxon *Stenocybus accidentalus* (Cheng & Li, 1997) representa um sinônimo júnior de *Sinophoneus yumenensis* e contribui para o conhecimento da ontogenia da espécie.

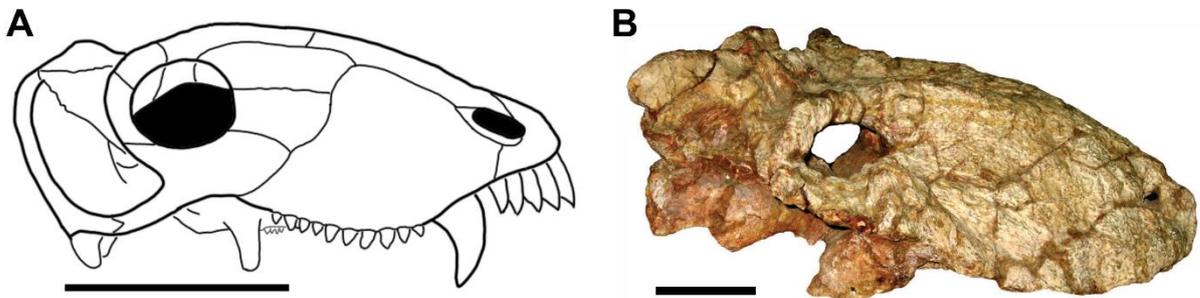


Fig. 9: Crânios de Anteosauridae não atribuídos à uma subfamília. A: Crânio de *A. praeventor* (PIN 1758/95) em vista lateral esquerda, espelhado para fins comparativos (modificado de Kammerer, 2011). B: Crânio de *Sinophoneus yumenensis* em vista lateral direita (retirado de Liu, 2013). Escalas de 100 mm.

De acordo com Kammerer (2011), *Anteosaurus magnificus* (Fig. 10 A) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros (exceto as duas espécies de *Titanophoneus*) com base em uma bossa no angular, teto craniano fortemente paquiostóptico incluindo uma massiva bossa no frontal, margem alveolar côncava da região pré-canina, margem dorsal do rostró côncava, inclinação posterolateral dos pós-caninos mais posteriores e suspensório rotacionado antero-ventralmente. *Anteosaurus* pode ser diferenciado de *Titanophoneus* com base em uma bossa oval no angular e a presença de chifres supra-orbitais, formados por pós-frontais massivamente paquiostópticos.

Titanophoneus adamanteus (Fig. 10 B) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *T. potens* e *A. magnificus* pela presença de uma bossa angular, margem dorsal do rostró côncava, margem alveolar côncava da região pré-canina e massiva paquiosstose na superfície dorsal do crânio. *T. adamanteus* pode ser diferenciado de *Anteosaurus* pela ausência de chifres pós-frontais e pelo formato lenticular da bossa angular. *T. adamanteus* pode ser diferenciado de *T. potens* pelas suas bossas palatinas relativamente maiores e morfologia distinta da bossa angular, com um processo anterior alongado e textura mais suave (Kammerer, 2011).

Titanophoneus potens (Fig. 10 C) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *T. adamanteus* e *A. magnificus* pela presença de uma bossa no angular, margem dorsal do rostro côncava, margem alveolar côncava na região pré-canina e massiva paquiostose na superfície dorsal do crânio. *Titanophoneus potens* pode ser diferenciado de *Anteosaurus* pela ausência de chifres pós-frontais e pelo formato lenticular da bossa angular. *T. potens* pode ser distinguido de *T. adamanteus* pelas suas bossas palatinas relativamente pequenas e bossas angulares mais amplas (Kammerer, 2011).

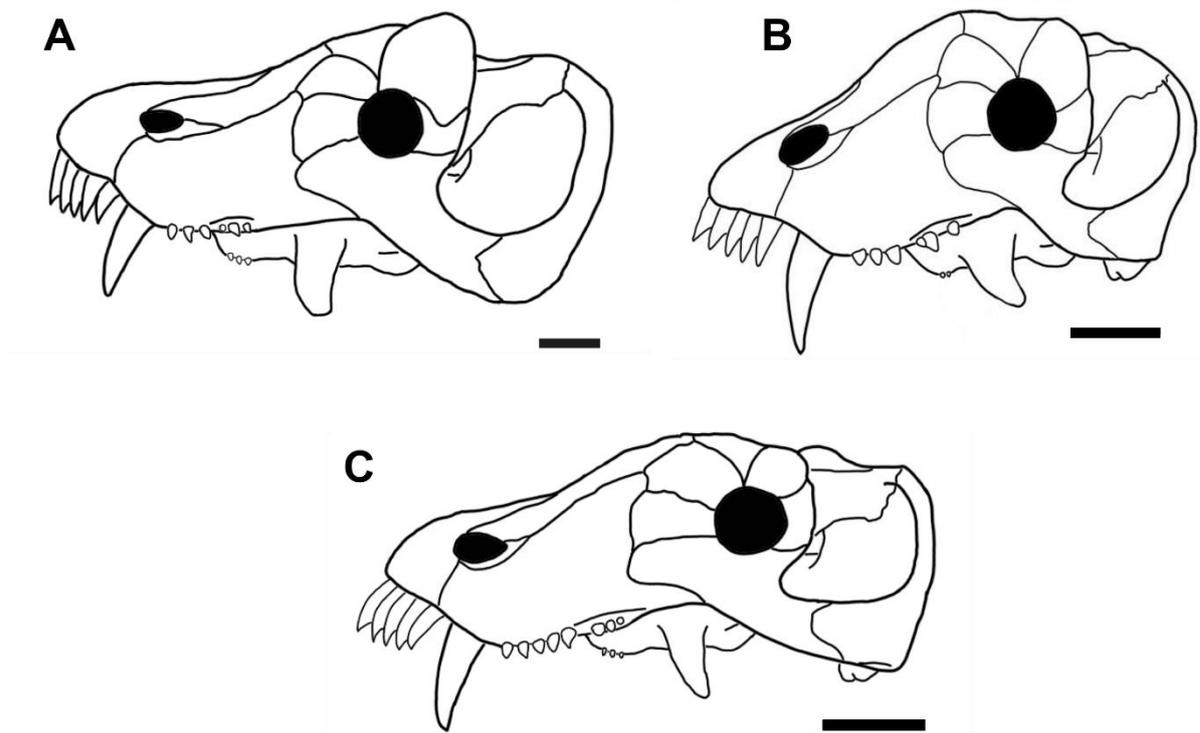


Fig. 10: Táxons pertencentes à subfamília Anteosaurinae. A: Crânio de *Anteosaurus magnificus* em vista lateral esquerda (modificado de Kruger *et al.*, 2018). Escala de 100 mm. B: Crânio de *Titanophoneus adamanteus* (baseado em PIN 520/1) em vista lateral esquerda (modificado de Kammerer, 2011). Escala de 100 mm. C: Crânio em vista lateral esquerda de *Titanophoneus potens* (modificado de Kruger *et al.*, 2018). Escala de 50 mm.

Australosyodon nyaphuli (Fig. 11 A) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *Syodon biarmicum* e *Notosyodon gusevi* com base na contribuição do frontal para a bossa pineal e o contato entre o frontal e o local de inserção da musculatura adutora da mandíbula. *A. nyaphuli* pode ser distinguido de *N. gusevi* pela maior extensão do contato entre o frontal e o local de inserção da musculatura adutora da mandíbula e arco zigomático mais estreito. *A. nyaphuli* pode ser diferenciado de *S. biarmicum* pelo seu canino reto, dentes posterolaterais

alongados na bossa palatina e pós-caninos cônicos de tamanhos e orientações variadas (Kammerer, 2011).

Microsyodon orlovi (Fig. 11 B) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *Archaeosyodon praeventor* e *Syodon biarmicum* pelo seu canino fortemente recurvado em formato de anzol. *M. orlovi* pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros pela presença de um pré-canino maxilar (Kammerer, 2011). Além disto, *M. orlovi* representa o terápsido mais antigo conhecido atualmente, com um registro de um osso maxilar na Subassembleia de Golyusherma, com idade potencial para o Roadiano (o primeiro estágio do Guadalupiano) (Newell *et al.*, 2010; Golubev, 2015; Angielczyk & Kammerer, 2018).

Notosyodon gusevi (Fig. 11 C) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *S. biarmicum* e *Australosyodon nyaphuli* por possuir uma contribuição do frontal para a bossa pineal e uma participação do frontal na área de inserção da musculatura adutora da mandíbula. *Notosyodon gusevi* pode ser diferenciado de *S. biarmicum* com base em seu arco zigomático raso, quase horizontal e por margens posteriores da órbita e fenestra temporal espessas e rugosas. *N. gusevi* pode ser diferenciado tanto de *S. biarmicum* como de *A. nyaphuli* pela menor extensão da participação do frontal na área de inserção da musculatura adutora da mandíbula (Kammerer, 2011).

Syodon biarmicum (Fig. 11 D) pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *Ar. praeventor* e *M. orlovi* pelo seu canino fortemente recurvado em formato de anzol. *S. biarmicum* pode ser diferenciado de todos os outros anteossauros exceto *N. gusevi* e *A. nyaphuli* pelo local de inserção da musculatura adutora da mandíbula, que se estende até a bossa pineal. *S. biarmicum* pode ser diferenciado de *N. gusevi* com base na morfologia zigomática (mais fina e mais curva em *S. biarmicum*, mais paquiostótica em *N. gusevi*) e por um maior contato entre o frontal e o local de inserção da musculatura adutora da mandíbula. *S. biarmicum* pode ser diferenciado de *A. nyaphuli* pela presença de uma bossa interorbital e pela presença de caninos posteriores massivos e de coroa baixa (Kammerer, 2011).

De acordo com Cisneros *et al.* (2012), *Pampaphoneus biccai* (Fig. 11 E) é um anteossauro de médio porte com um crânio moderadamente paquiostótico, que pode ser distinguido de outros anteossauros por uma maxila que apresenta apenas quatro dentes, um processo esquelético jugal que ultrapassa a porção mais anterior da

margem da fenestra temporal e pela presença de uma bossa angular elíptica e pouco desenvolvida. Pode ser diferenciado de todos os anteossauros, exceto *Syodon biarmicum* pela presença de pelo menos oito pós-caninos, estes possuindo serrilhas mesiais e distais. Pode ser diferenciado de *S. biarmicum* pelo seu tamanho maior, focinho mais robusto, pós-orbital que forma uma bossa orbital e cristas bem desenvolvidas que se estendem da bossa pineal até a borda da órbita (para uma revisão anatômica detalhada de *Pampaphoneus biccai*, ver Capítulo 10)

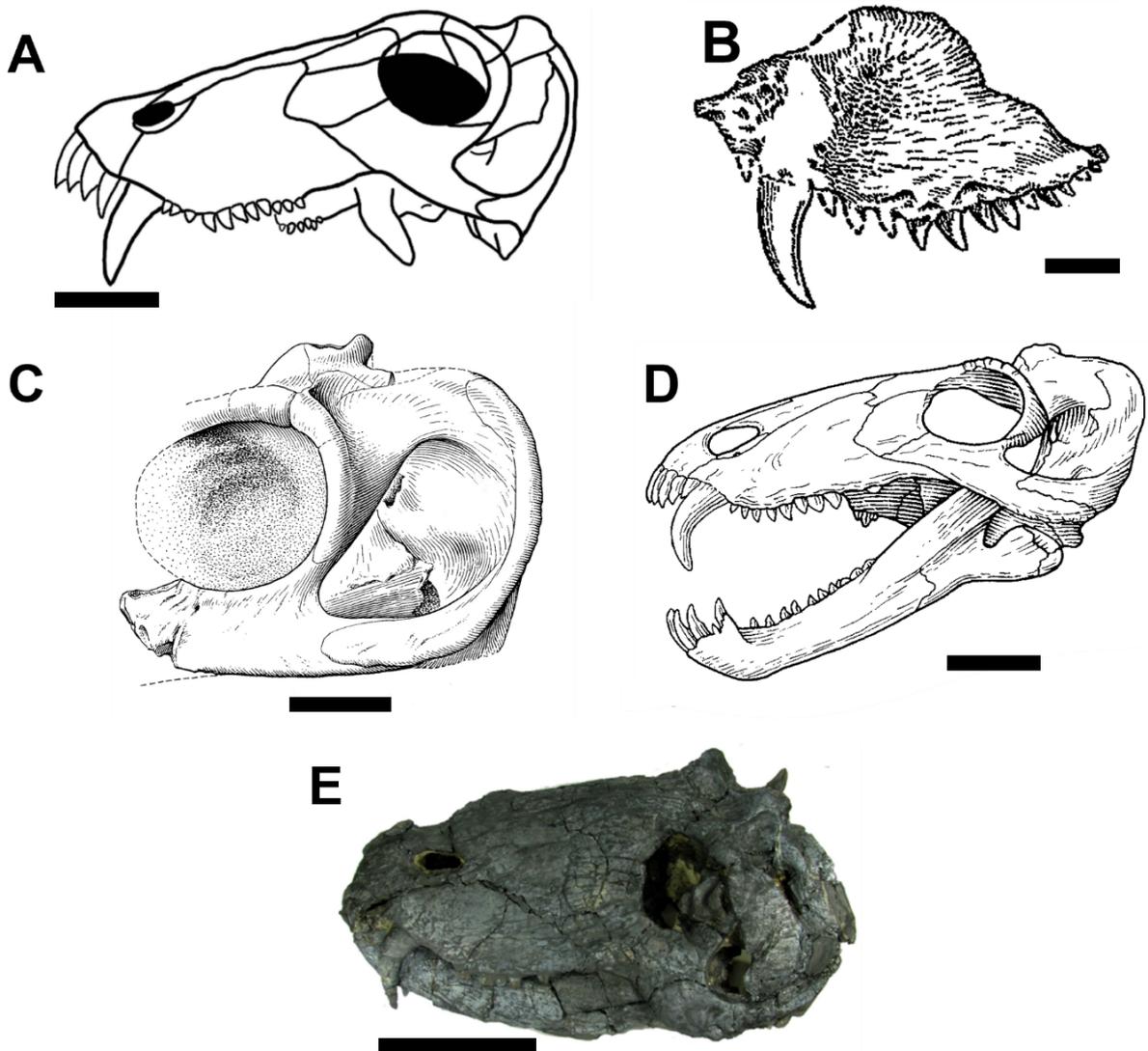


Fig. 11: Táxons pertencentes à subfamília Syodontinae. A: Crânio em vista lateral esquerda de *Australosyodon nyaphuli*. Modificado de Kammerer, 2011 e Kruger *et al.*, 2019. Escala de 50 mm. B: Maxila direita em vista lateral direita do holótipo de *M. orlovi* (PIN 4276/13), espelhado para fins comparativos (retirado de Ivakhnenko *et al.*, 1997, p. 185). Escala de 10 mm. C: Crânio em vista lateral esquerda de *Notosyodon gusevi*, espécime PIN 2505/1 (retirado de Tchudinov, 1968, p. 6). Escala em 30 mm. D: Crânio em vista lateral esquerda de *Syodon biarmicum* (retirado de Battail & Surkov 2000, p. 96). Escala de 50 mm. E: Crânio em vista lateral direita do holótipo de *Pampaphoneus biccai* (UFRGS PV 386P), espelhado para fins comparativos. Escala de 100 mm.

3.4. Paleobiologia de Anteosauridae

Recentemente, Anteosauria foi interpretado como um grupo de predadores que obrigatoriamente se alimentariam de animais aquáticos (semelhantes às atuais lontras) (Ivakhnenko, 2008). Tal interpretação se baseou em semelhanças superficiais entre os planos corporais destes animais. Entretanto, uma série de características parece afastar os anteossauros de um hábito anfíbio, assim como de um predador que se alimentaria de animais aquáticos. Nota-se que vários membros do grupo apresentam caninos grandes, bulbosos e não muito afiados, um crânio massivo, além de membros alongados em comparação aos demais Dinocephalia (Kammerer, 2011). Tais características estariam melhor associadas a um hábito predatório terrestre, visto que dentes de piscívoros tendem a serem alongados, numerosos, fortemente recurvados e pontiagudos, facilitando a captura e morte da presa (Massare, 1987). Além disso, um crânio robusto, especialmente em animais de tamanho considerável como *Anteosaurus* e *Titanophoneus* também atrapalharia a captura de presas aquáticas e não corresponde ao padrão habitualmente apresentado por predadores aquáticos e semiaquáticos, que ostentam um crânio geralmente pequeno (Taylor, 1992). Por último, Ivakhnenko (2008) representa anteossauros com membros curtos em forma de nadadeira, porém, estes animais apresentam membros relativamente grandes para dinocefálios (Boonstra, 1955).

Considerando que Anteosauridae seria composto por predadores terrestres, uma das presas em potencial seriam os dinocefálios herbívoros de grande porte, ao menos na África do Sul (Kammerer, 2011). *Anteosaurus*, por exemplo, possuía um tamanho equiparável ao dos grandes dinocefálios herbívoros (Kammerer, 2011). Além disso, por possuir dentes pós-caninos com uma base alargada, superfície facetada e serrilhas com angulação oblíqua, é possível que apresentasse um hábito de esmagar os ossos de suas presas (Kammerer, 2011).

Estudos da neuroanatomia de *A. magnificus* apontam para a presença de canais semicirculares maiores do que os apresentados por *Moschognathus whaitsi* e *Lycosuchus*, sendo seguro dizer que está acima da média do que é esperado para um terápsido de tamanho similar que viveu em meados do Permiano, indicando que *A. magnificus* seria um animal de velocidade média a rápida, similar ao leão das

montanhas (*Felis concolor*) (Benoit *et al.*, 2021). Finalmente, a presença de uma fossa flocular profunda indicaria uma maior estabilidade da visão ao rastrear presas em movimento, sendo particularmente importante se anteosaurídeos não fossem caçadores diurnos (Benoit *et al.*, 2021), como sugerido para *Titanophoneus potens* (Angielczyk & Schmitz, 2014).

Em anteossauros, uma forma menos intensa de combate intraespecífico de choque cabeça-cabeça não pode ser descartada (Barghusen, 1975), muito embora a paquiostose presente na região circum-orbital possa ter auxiliado na redução do estresse sobre o crânio associado à alimentação (Kammerer, 2011). Se combates intraespecíficos e display sexual ocorriam em anteossauros, provavelmente eles envolveriam mais especificamente a utilização dos grandes caninos presentes nas espécies do grupo (Benoit *et al.*, 2021). Os primeiros anteossauros eram dinocefálios relativamente pequenos (e.g. *Archaeosyodon*), e o aumento do tamanho corpóreo em Anteosaurinae coincide com o surgimento de herbívoros de grande porte (e.g. tapinocefálios e pareiassauros), sendo um indicativo de coevolução (Kammerer, 2011). Já os componentes do clado Syodontinae apresentam um corpo relativamente menor e não possuíam reforços no crânio capazes de aliviar o impacto, e, portanto, deveriam ser limitados a presas menores (Kammerer, 2011). Para esta interpretação, Kammerer (2011) se utiliza das análises realizadas por Young *et al.* (2010), que correlacionam níveis elevados de paquiostose em Thalattosuchia — um grupo de Crocodylomorpha do Mesozóico — com sua preferência alimentar a presas de maior porte, já que a paquiostose aliviaria o estresse craniano durante o hábito de quebra de ossos (“*bone crunching*”).

Quanto à ontogenia de Anteosauria, alguns trabalhos recentes foram realizados com *Sinophoneus yumenensis* e *A. magnificus* (Liu, 2013; Kruger *et al.*, 2018). Para o primeiro, foram identificadas mudanças no grau de paquiostose apresentado por indivíduos juvenis e adultos, com os menores não possuindo paquiostose. O menor espécime de *Sinophoneus yumenensis* possui uma fraca crista média no teto craniano e um par de bossas na linha média da região interorbital (Liu, 2013). Além disso, uma crista se estende da linha média até pouco depois da órbita em indivíduos menores enquanto, em indivíduos maiores, ela se estende além da órbita e é mais distinta. A narina externa e a órbita de *S. yumenensis* crescem muito pouco em tamanho absoluto durante a ontogenia, quando comparadas ao crescimento do rosto, apresentando forte alometria negativa. Por sua vez, a fenestra

temporal apresenta alometria positiva, sendo menor que a órbita em espécimes menores, próximas ao tamanho da órbita em indivíduos de porte médio e maior que a órbita em indivíduos maiores (Liu, 2013) (Fig. 12). Esta expansão alométrica da fenestra temporal se dá, provavelmente, devido ao aumento na capacidade do indivíduo de gerar força na mordida, possivelmente indicando que adultos e juvenis tinham diferentes presas como alvo (Liu, 2013). Há também um aumento na largura da região palatal, enquanto a altura do crânio apresenta alometria negativa, com um crânio estreito e alto em espécimes menores e baixo e largo em espécimes maiores (Liu, 2013).



Fig. 12: Comparação entre três espécimes atribuídos à *Sinophoneus yumenensis* em diferentes estágios ontogenéticos. A: Vista lateral direita do espécime IVPP V18117, espécime pequeno, espelhado para fins comparativos; B: Vista lateral direita do espécime IVPP V18119, indivíduo de médio porte; C: Vista lateral direita do holótipo GMV1601, indivíduo adulto (modificado de Liu, 2013). Escalas A e B = 2cm; C = 10cm.

Já para *Anteosaurus magnificus*, relações alométricas positivas indicam rápido crescimento na região temporal e na barra pós-orbital e sub-orbital, assim como na porção anterior do focinho. Como um todo, o focinho cresce em um padrão isométrico (Kruger, *et al.*, 2018). Já no teto craniano, há um incremento na altura da bossa pineal e a paquiostose ocorre em espécimes maiores. No espécime juvenil de *A. magnificus* (BP/1/7074) há a presença de dentes na bossa do pterigóide, o que não ocorre em adultos. Ademais, este osso se posiciona mais anteriormente em adultos quando comparado com espécimes juvenis (Kruger *et al.*, 2018). Espécimes adultos de *A. magnificus* também apresentam órbitas proporcionalmente menores, um maior ângulo entre o nasal e o frontal e, em adultos, a fenestra temporal parece mais larga, indicando crescimento rápido tanto em comprimento como em largura. Isto resulta em uma placa occipital posicionada relativamente mais atrás das órbitas do que em espécimes juvenis (Kruger, *et al.*, 2018) (Fig. 13). Há uma similaridade entre o crânio do espécime juvenil de *A. magnificus* e *Syodon biarmicum*, provavelmente devido aos seus tamanhos (crânios de *A. magnificus* apresentam variação de 280 mm até 805

mm de comprimento, enquanto *S. biarmicum* apresenta 218 mm de comprimento) e seu menor grau de paquistose (Kruger *et al.*, 2018). O grau de paquistose já foi apontado por Barghusen (1975) como possível componente de dimorfismo sexual no gênero *Anteosaurus*.

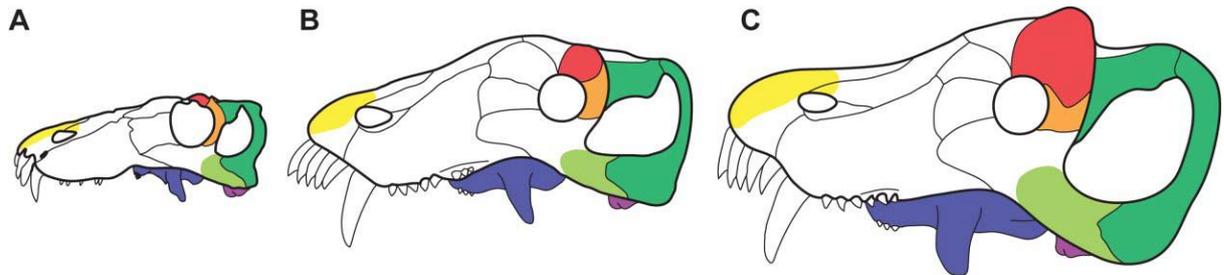


Fig. 13: Variações ontogenéticas dentro de *A. magnificus*. A: juvenil, B: tamanho intermediário, C: Tamanho adulto (retirado de Kruger *et al.*, 2018, p. 156).

Dada a proximidade filogenética entre as duas subfamílias dentro de Anteosauridae, é possível que alguns dos apontamentos feitos para Anteosaurinae estejam presentes em Syodontinae. Porém, estas e outras inferências necessitam de estudos adicionais da anatomia encefálica de espécies do clado.

4. CONTEXTO GEOLÓGICO

4.2. Ocorrências de Dinocephalia na Laurásia

Na Laurásia, os anteossauros são encontrados no Cazaquistão, China e Rússia (Tchudinov, 1968a; Kammerer, 2011; Liu, 2013), ocorrendo em diferentes unidades estratigráficas, sendo elas Isheevo (Rússia e Cazaquistão), Ocher (Rússia) e Qinqtoushan (China). O único registro do Cazaquistão trata-se do Syodontinae *Notosyodon gusevi* que ocorre na Assembleia de Isheevo, com idade aproximada para o Wordiano-Capitaniano (Golubev, 2015).

Quanto às formas provenientes da Rússia, os Anteosaurinae *Titanophoneus adamanteus* e *T. potens* e o Syodontinae *Syodon biarmicum* também são provenientes da Assembleia de Isheevo, mais especificamente, o gênero *Titanophoneus* ocorre apenas na Sub-assembleia de Isheevo, enquanto *S. biarmicum* ocorre tanto na Sub-assembleia de Isheevo como na Sub-assembleia de Malaya Kinel (Golubev, 2000). Além destes, *Archaeosyodon praeventor* e *Microsyodon orlovi* são provenientes da Assembleia de Ocher, com idade aproximada para o Kunguriano-Wordiano (Golubev, 2015). Por último, apenas o Anteosauridae *Sinophoneus yumenensis* é registrado para a China, sendo proveniente da Formação Qingtoushan (Liu, 2013), com idade estimada para o Roadiano-Wordiano (Liu, 2018) (ver Quadro 1 para os táxons e suas respectivas unidades estratigráficas). Uma discussão paleobiogeográfica com relação à distribuição de táxons entre a Gondwana e a Laurásia será apresentada no Capítulo 5.

4.3. Ocorrências de Dinocephalia na Gondwana

Registros de anteossauros atribuídos à nível de espécie para a Gondwana são reportados para o Brasil (*Pampaphoneus biccai* Cisneros *et al.*, 2012 (Fig. 1), e África do Sul (Cisneros *et al.*, 2012; Day & Rubidge, 2020; Rubidge & Day, 2020). Os registros da África do Sul vêm da Bacia do Karoo, mais especificamente das Zonas de Assembleia de *Tapinocephalus* e *Eodicynodon*. Para a ZA de *Tapinocephalus* de idade para o Capitaniano (Day & Rubidge, 2020) é registrado o Anteosaurinae

Anteosaurus magnificus, ocorrendo em ambas as Subzonas desta Assembleia (Day & Rubidge, 2020). O ambiente sedimentar para a Subzona *Eosymops-Glanosuhus* é de extensivas planícies aluviais (Rubidge, 2005), com canais fluviais tanto de baixa como de alta sinuosidade e sedimentos depositados entre canais (Smith, 1990). Para a Subzona *Diictodon-Styracocephalus*, o ambiente sedimentar apresentava extensas planícies aluviais, com um sistema fluvial entrelaçado de alta energia, os sedimentos eram depositados entre canais e menos frequentemente em forma de *crevasse splays* (Smith, 1990, Rubidge, 2005, Day & Rubidge, 2020). O clima para ambas as subzonas era semiárido com ocasionais inundações (Smith, 1990, Day & Rubidge, 2020, Rubidge & Day, 2020).

Já o Syodontinae *Australosyodon nyaphuli* é proveniente da ZA de *Eodicynodon*, com idade para o Wordiano. Seu ambiente deposicional é tido como uma planície deltaica subaérea, sendo parte de sistemas de leque de grande escala com drenagem para o Norte e Nordeste do Karoo (Cole & Wipplinger, 2001; Wilson *et al.*, 2014). A base da ZA de *Eodicynodon* corresponde à transição de um ambiente deposicional subaquoso para subaéreo (Rubidge *et al.*, 2000).

Na América do Sul, os únicos registros de anteossauros (assim como dinocerfálios em geral), são provenientes da Bacia do Paraná, no sul do Brasil, e serão tratados com detalhe nos demais itens deste capítulo.

Os dinocerfálios aparentam ter dispersado para a Gondwana vindo da Laurásia, em um momento de plena atividade orogênica nas montanhas Hercinianas, algo que constituiria uma barreira para o deslocamento destes animais (Brocklehurst *et al.*, 2018). Com o objetivo de explicar as possíveis rotas de dispersão, são propostas hipóteses envolvendo a atividade tectônica e paleobiogeografia, estes temas, serão tratados com maior detalhe no Capítulo 5.

4.3.1. Ocorrências de Dinocephalia no Brasil – Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná é uma bacia sedimentar intracratônica que compreende uma área de 1,7 milhão de km², estendendo-se pelo Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai. No Brasil (Fig. 14), contém registros que vão do final do Ordoviciano ao final do Cretáceo (Holz *et al.*, 2010) e pode ser dividida em seis Supersequências: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero – Triássico

Inferior), Gondwana II (Triássico Médio a Triássico Superior), Gondwana III (Jurássico Superior a Cretáceo Inferior) e Bauru (Cretáceo Superior) (Milani *et al.*, 2007). As únicas ocorrências de Dinocephalia para toda a América do Sul provêm de rochas pertencentes à Supersequência Gondwana I, mais especificamente da Formação Rio do Rasto (Fig. 14).

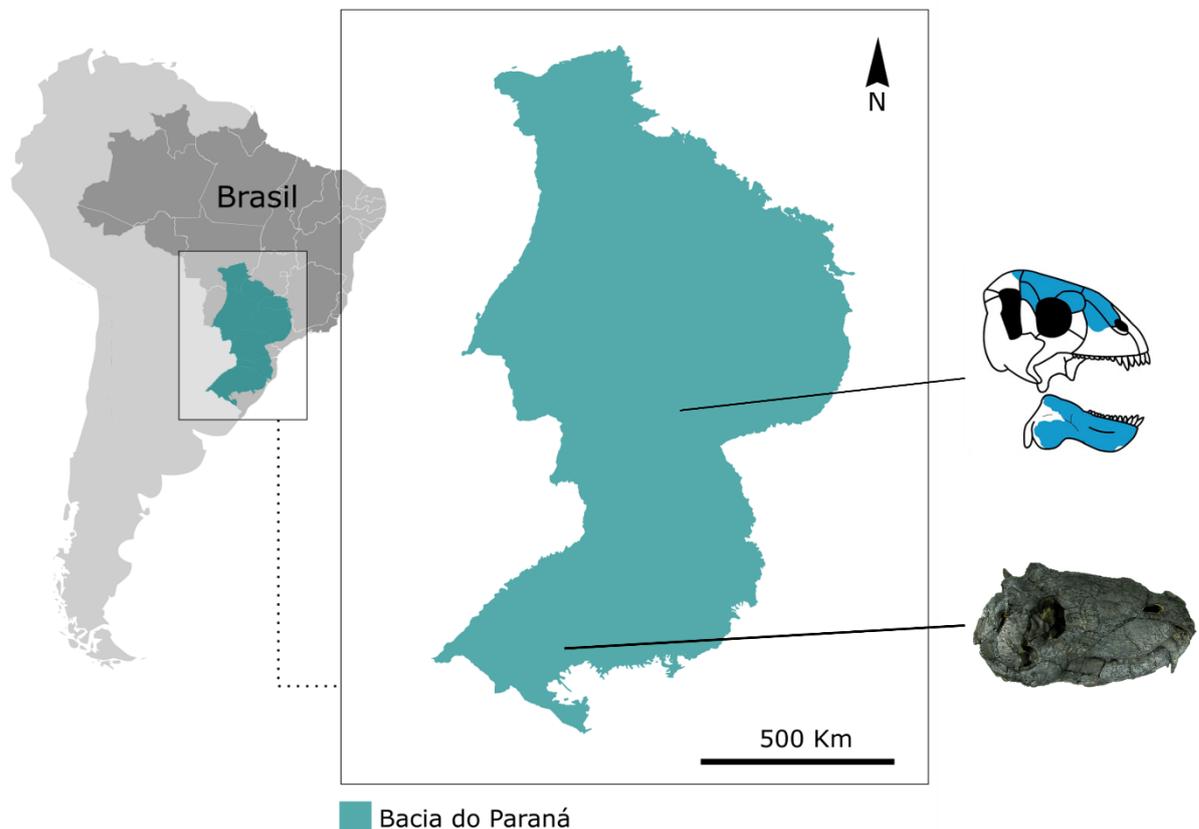


Fig. 14: Localização da Bacia do Paraná em território brasileiro. A localização aproximada dos registros de dinocefálios brasileiros é apontada. (modificado de Strapasson *et al.*, 2015). Acima, à direita, uma figura esquemática representando o Tapinocephalidae encontrado na Serra do Cadeado, no Paraná (retirada de Boos *et al.* 2015). Abaixo, à direita, foto do crânio de *Pampaphoneus biccai* (UFRGS-PV-0386-P) encontrado no município de São Gabriel, no Rio Grande do Sul (Foto de Felipe Lima Pinheiro).

A Formação Rio do Rasto (White, 1908), dentro da Supersequência Gondwana I (conforme Milani *et al.*, 2007), sobrepõe-se à Formação Teresina e apresenta, em sua porção superior, contato com as formações Pirambóia, na porção Norte da Bacia, e Sanga do Cabral, na porção Sul. Compreende um pacote de rochas depositadas entre o Roadiano e o Wuchiapingiano (Dias-da-Silva, 2012) estendendo-se (Fig. 15) pelos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Schneider *et al.*, 1974). Foi dividida por Gordon Jr. (1947) em Membro Serrinha (inferior) e Membro Morro Pelado (superior). O primeiro é caracterizado por arenitos finos esverdeados a arroxeados e siltitos, com intercalações de argilitos, arenitos finos e bancos

carbonáticos (Schneider *et al.*,1974; Holz *et al.*, 2010). Já o Membro Morro Pelado apresenta argilitos e siltitos com coloração vermelha, intercalados por corpos lenticulares de arenitos finos, sendo indicativo de deposição em ambiente continental fluvial, sob condições climáticas altamente oxidantes (Schneider *et al.*,1974; Holz *et al.*, 2010).

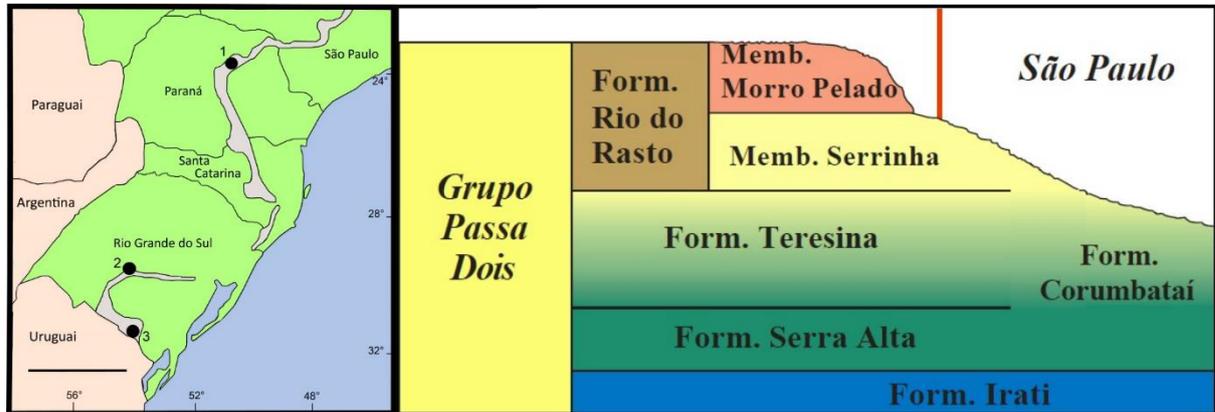


Fig. 15: A) Mapa correspondente à região Sul e parte da região Sudeste do Brasil, indicando a Formação Rio do Rasto. A área em cinza indica o Grupo Passa Dois, ao qual a Formação Rio do Rasto pertence. Os pontos numerados indicam as localidades que contém tetrápodes: 1 = Serra do Cadeado, 2= Posto Queimado, 3= Rodovia Bagé-Aceguá, 4= Serra do Espigão. (Modificado de: Barberena *et al.*, 1985 , Dias-Da-Silva, 2012, Pacheco *et al.* 2017). B) Coluna estratigráfica do Grupo Passa Dois, retirado de Ferreira-Oliveira (2007).

4.4. Localidades em que ocorrem dinocerfálios na Bacia do Paraná

Na Bacia do Paraná, são conhecidas três localidades fossilíferas contendo dinocerfálios: Serra do Cadeado (Paraná), Posto Queimado e Fazenda Boqueirão, as duas últimas distantes poucos quilômetros entre si e localizadas no município de São Gabriel, Rio Grande do Sul.

4.4.1. Serra do Cadeado

No estado do Paraná, entre os municípios de Ortigueira e Mauá da Serra, a localidade conhecida como Serra do Cadeado possui rochas pertencentes ao Membro Morro Pelado (Boos *et al.*, 2015; Dias *et al.*, 2020). Nesta área, afloram rochas pertencentes às Formações Teresina, Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu e Serra Geral, abrangendo, portanto, desde o Permiano até o Cretáceo (Langer *et al.*, 2009) (Fig. 16).

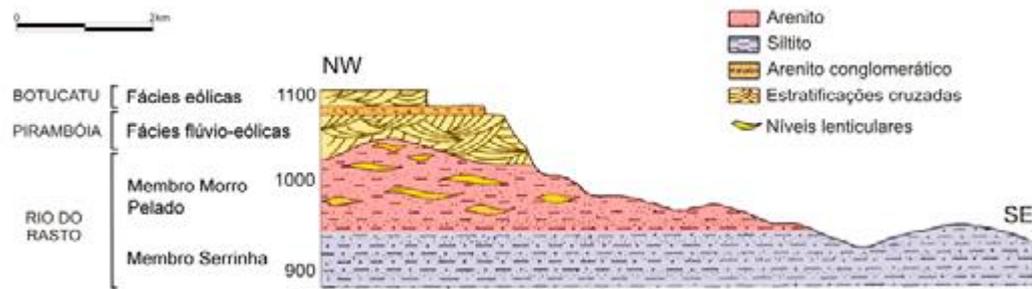


Fig. 16: Seção geológica da Serra do Cadeado. Retirada de Langer *et al.*, 2009.

O único registro de um dinocéfálio para esta localidade vem da porção correspondente ao Membro Morro Pelado (Formação Rio do Rasto), correspondendo a um Tapinocephalidae indeterminado (UFRGS-PV-0487P) (Boos *et al.*, 2015) (Fig. 17). Outros tetrápodes presentes na mesma unidade estratigráfica são: o Temnospondyli Rhinesuchidae *Rastosuchus hammeri* Dias *et al.*, 2020, o Stereospondyli *Australerpeton cosgriffi* Dias & Barberena, 2001 (e.g. Eltink & Langer, 2014; Eltink *et al.*, 2015) e o dicinodonte *Endothiodon c.f. bathystoma* Owen, 1876 (Barberena & Araújo 1975, Boos *et al.*, 2013, Kammerer & Ordoñez 2021).

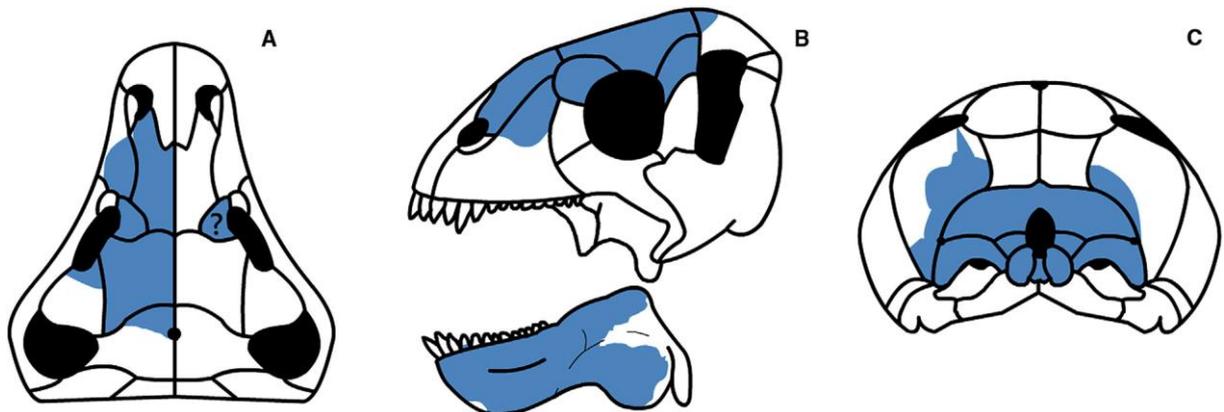


Fig. 17: Reconstrução do crânio de *Moschops capensis*, indicando em azul as partes preservadas de UFRGS-PV-0487P. A: Vista dorsal, B: Vista lateral, C: Vista occipital. Retirado de Boos *et al.*, 2015, pag. 377.

4.4.2. Posto Queimado: Fazenda Fagundes

De acordo com Langer (2000), a localidade Posto Queimado, mais especificamente a Fazenda Fagundes, estaria localizada a aproximadamente 20 km a noroeste do Município de São Gabriel. Entretanto, uma medição mais precisa mostrou que essa localidade se situa a 40 km a nordeste do município de São Gabriel, sob as coordenadas 30° 01' S, 54° 09' O. A área de afloramentos cobre uma área de aproximadamente um quilômetro quadrado. Na localidade, rochas da Formação Rio

do Rasto estão expostas em ravinas com cerca de 300 metros de comprimento. A presença de lamitos vermelhos laminados indica um ambiente de baixa energia, altamente oxidante, podendo ser relacionado a lagos efêmeros. Por sua vez, os conglomerados (com muitos intraclastos) que ocorrem associados designam fluxos de alta energia que se propagavam por esses lagos (Langer, 2000). A fauna presente neste afloramento inclui um fragmento de dentário com alguns dentes, atribuído a *Dinocephalia* (Fig. 18), um espinho de nadadeira atribuído a *Hybodontoides*, uma mandíbula de *Temnospondyli* e um crânio parcialmente preservado atribuído ao pareiasaurídeo *Provelosaurus americanus* Araújo, 1985 (Langer, 2000; Malabarba *et al.*, 2003; Cisneros *et al.*, 2005).



Fig. 18: Vista lateral do dentário atribuído a *Anteosauridae* indet. (UFRGS-PV-0249-P). Foto por Heitor Francischini.

4.4.3. Fazenda Boqueirão

Localizada no Distrito de Catuçaba, no interior do município de São Gabriel, Rio Grande do Sul, o afloramento “Fazenda Boqueirão” (Fig. 19), foi descoberto no ano de 2008 e localiza-se a apenas 6 km Oeste do afloramento Fazenda Fagundes (Dias-da-Silva, 2012). Este afloramento é dividido por um açude em partes Oeste e Leste (*contra* Boos *et al.*, 2016). Enquanto a porção Oeste possui apenas registros de coprólitos, a porção Leste documenta restos de tetrápodes. Os tetrápodes já descritos

para esta porção do afloramento são: o dinocefálio carnívoro *Pampaphoneus biccai* (Cisneros *et al.*, 2012) (Fig. 11 E), o Temnospondyli Konzhukoviidae *Konzhukovia sangabrielensis* Pacheco *et al.*, 2017 e o dicinodonte *Rastodon procurvidens* Boos *et al.*, 2016. A presença destes táxons e a proximidade filogenética com seus correspondentes na África do Sul e a Plataforma Russa apontam uma idade Guadalupiana para a localidade. (Cisneros *et al.*, 2012; Dias-da-Silva, 2012; Boos *et al.*, 2016; Pacheco *et al.*, 2017). Uma contextualização bioestratigráfica destas ocorrências será apresentada no Capítulo 6.

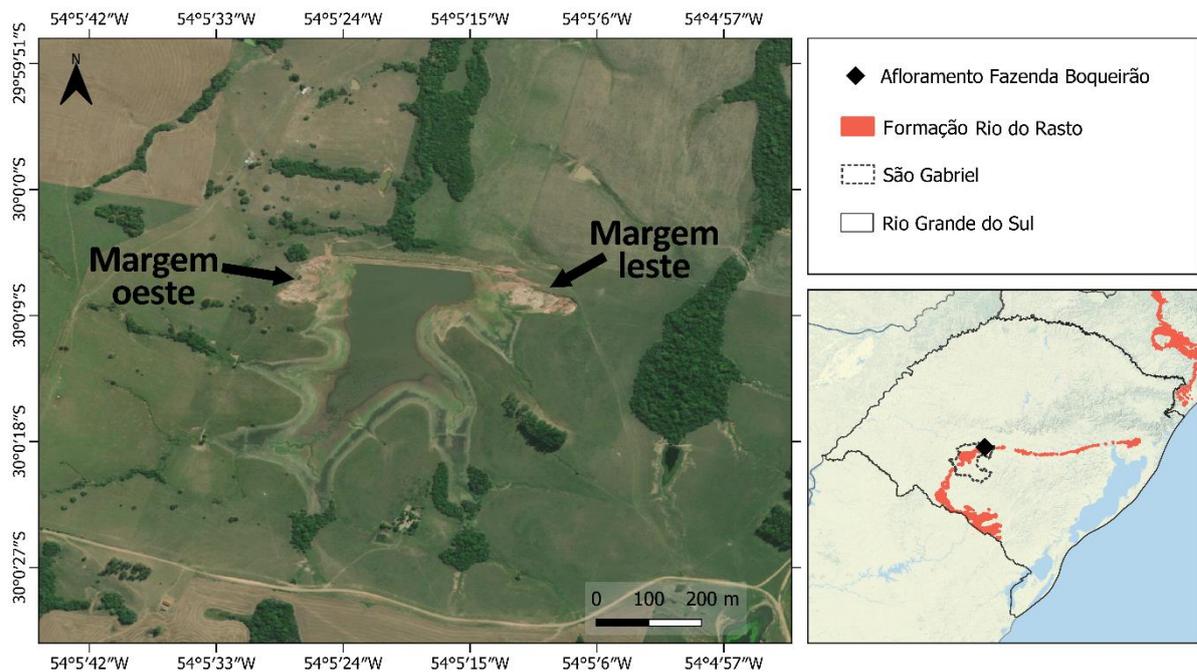


Fig. 19: Vista aérea do afloramento Fazenda Boqueirão. Distrito de Catuçaba, São Gabriel, Rio Grande do Sul. Imagem por: Arielli Fabrício Machado. Imagem produzida no programa QGIS 2021.

5. PALEOBIOGEOGRAFIA

5.2. Distribuição geográfica das ocorrências de Dinocephalia

O clado Dinocephalia possui uma distribuição geográfica que compreende tanto formas laurásicas como gondwânicas (Fig. 20). As primeiras apresentam registros para o Cazaquistão (Tchudinov, 1968a), China (e.g. Liu, 2013), e Rússia e.g. (Kammerer, 2011), Já para a Gondwana, dinocefálios são registrados no Brasil e.g. (Langer, 2000; Cisneros *et al.*, 2012; Boos *et al.*, 2015), África do Sul e.g. (Day & Rubidge, 2020; Rubidge & Day, 2020), Zâmbia e.g. (Sidor *et al.*, 2014), Zimbábue e.g. (Lepper *et al.*, 2000) e Tanzânia e.g. (Simon *et al.*, 2010). De acordo com Kammerer (2011), os Anteosauridae que divergiram mais prematuramente na filogenia são restritos à Rússia (i.e., *Archaeosyodon* e *Microsyodon*), porém, até o momento, não é possível afirmar que o grupo se originou naquela região.

A posição de *Pampaphoneus biccai* dentro de Syodontinae, como grupo irmão dos demais, indica que o clado Anteosauridae já possuía uma distribuição em ambos os continentes da Pangeia desde seus primeiros estágios evolutivos, pois ambos os subclados compreendem formas tanto provenientes da Laurásia como da Gondwana (Figs. 8, 20) (Cisneros *et al.*, 2012), indicando a existência de rotas de dispersão entre estas duas regiões.

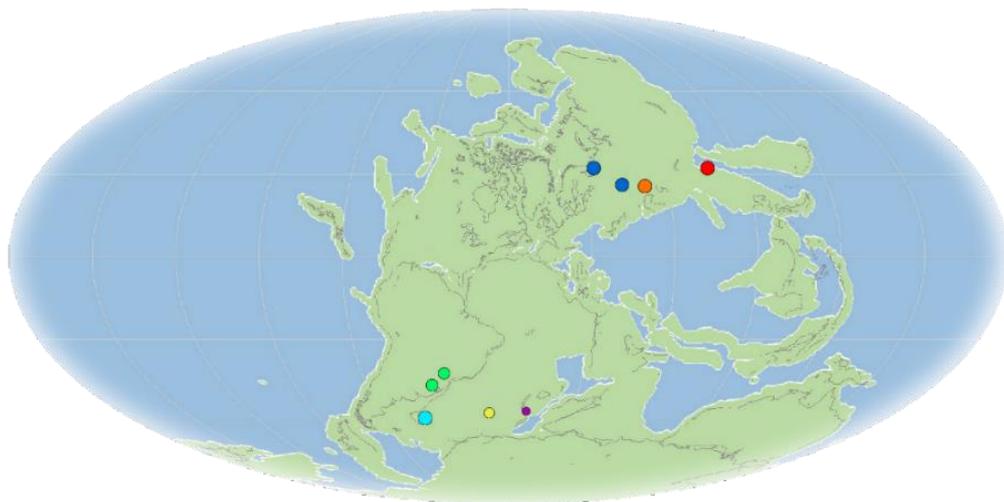
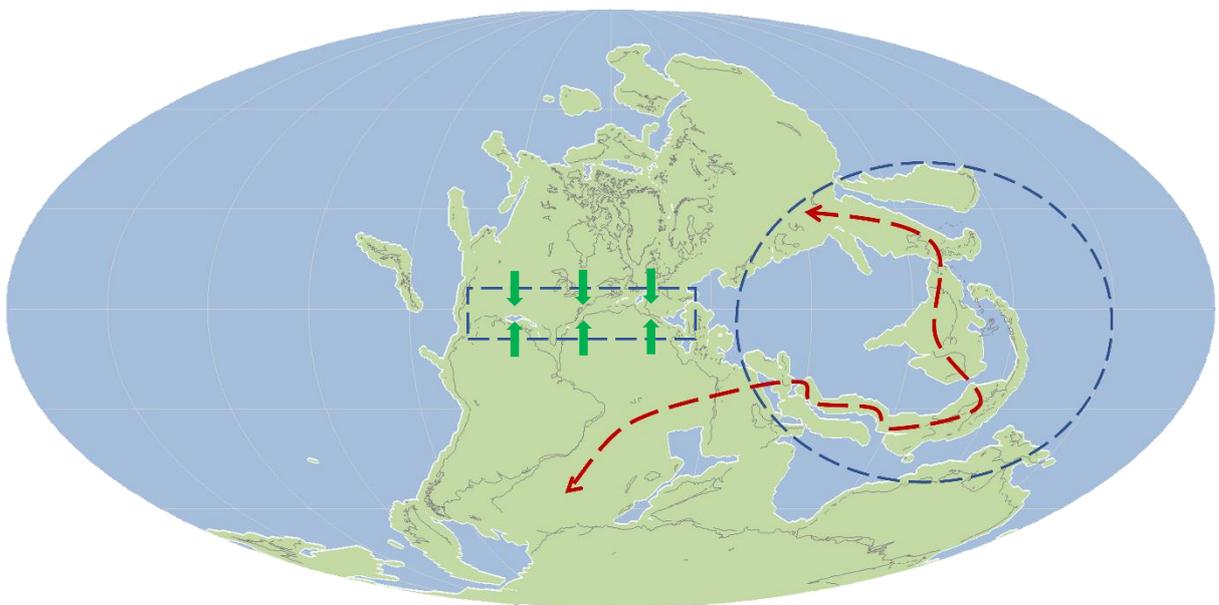


Fig. 20: Ocorrências do clado Dinocephalia na Gondwana e Laurásia. Azul: Rússia; Laranja: Cazaquistão; Vermelho: China; Verde Brasil; Azul claro: África do Sul; Amarelo: Zâmbia e Zimbábue; Roxo: Tanzânia. Mapa retirado de: Fossilworks; Dados com base em Paleobiology Database.

Nesse contexto, Cisneros *et al.* (2012), no artigo onde *P. biccai* for descrito pela primeira vez, apresentaram uma discussão acerca das possibilidades de localização desta passagem continental. Segundo aqueles autores, duas possíveis rotas de dispersão de tetrápodes pela Pangeia já foram levantadas. A primeira teria, como rota, a ponte Cathaysiana, a partir da Europa Oriental (Şengör & Atayman, 2009) (Fig. 21). Essa possibilidade é levantada a partir do modelo tradicional da Pangeia (Pangeia A), apresentado pela primeira vez no início do século XX (Wegener, 1912). Contra esta hipótese, porém, pesa o fato de não haver registros de tetrápodes na região do antigo arquipélago Cathaysiano. Nesse contexto, uma alternativa seria a dispersão através das montanhas da Europa Ocidental, na região central da Pangeia. Para esse segundo modelo, se faz necessária a adoção de uma conformação continental diferente para a Pangeia (conhecida como Pangeia B), proposta por Irving (1977) e por Morel & Irving (1981) com base em dados paleomagnéticos (Fig. 21).



plating software 2002-2004 J. Fábry

Fig. 21: Reconstrução do modelo da Pangeia A, no final do Permiano. O círculo pontilhado marca a região da Ponte Cathaysiana. A seta pontilhada mostra a possível rota de dispersão entre a Gondwana e a Laurásia. O retângulo pontilhado marca a localização aproximada da barreira formada pelos Apalaches e pelo Variscano, decorrente do choque entre as placas continentais, na direção indicada pelas setas verdes. (Modificado de Fossilworks).

De acordo com este modelo, algumas discrepâncias observadas em relação ao deslocamento do polo norte magnético e a distribuição dos continentes no Carbonífero, Permiano e Triássico Inferior poderiam ser corrigidas ao rotacionar a Gondwana 35° no sentido anti-horário em relação à Laurásia (Morel & Irving, 1981).

Nesta configuração, o Noroeste do continente sul-americano estaria contraposto ao sudeste dos Apalaches até algum momento no Triássico Inferior, enquanto o Noroeste da África estaria abaixo do cinturão Hercíniano no continente europeu (Fig. 22) (Morel & Irving, 1981; Cisneros *et al.*, 2012). Neste modelo, admite-se que a configuração da Pangeia de Wegener (também chamada de Pangeia A) efetivamente ocorreu em um determinado momento, mas teria durado apenas algumas dezenas de milhões de anos e teria representado apenas um momento dentro de um grande intervalo de intenso movimento lateral entre a Gondwana e a Laurásia, muito maior do que o antes previsto por outros autores (Morel & Irving, 1981).

Neste modelo de formação da Pangeia B, o deslocamento lateral das placas ao longo de grandes falhas transtensionais, no sentido Leste-Oeste (Fig. 22) (Cisneros *et al.*, 2012) teria ocasionado, localmente, rebaixamentos em alguns pontos das montanhas Hercínianas, sendo que, em alguns lugares como na Bacia da Alemanha, aquela região poderia ter chegado ao nível do mar, permitindo assim a dispersão de táxons continentais (Cisneros *et al.*, 2012).

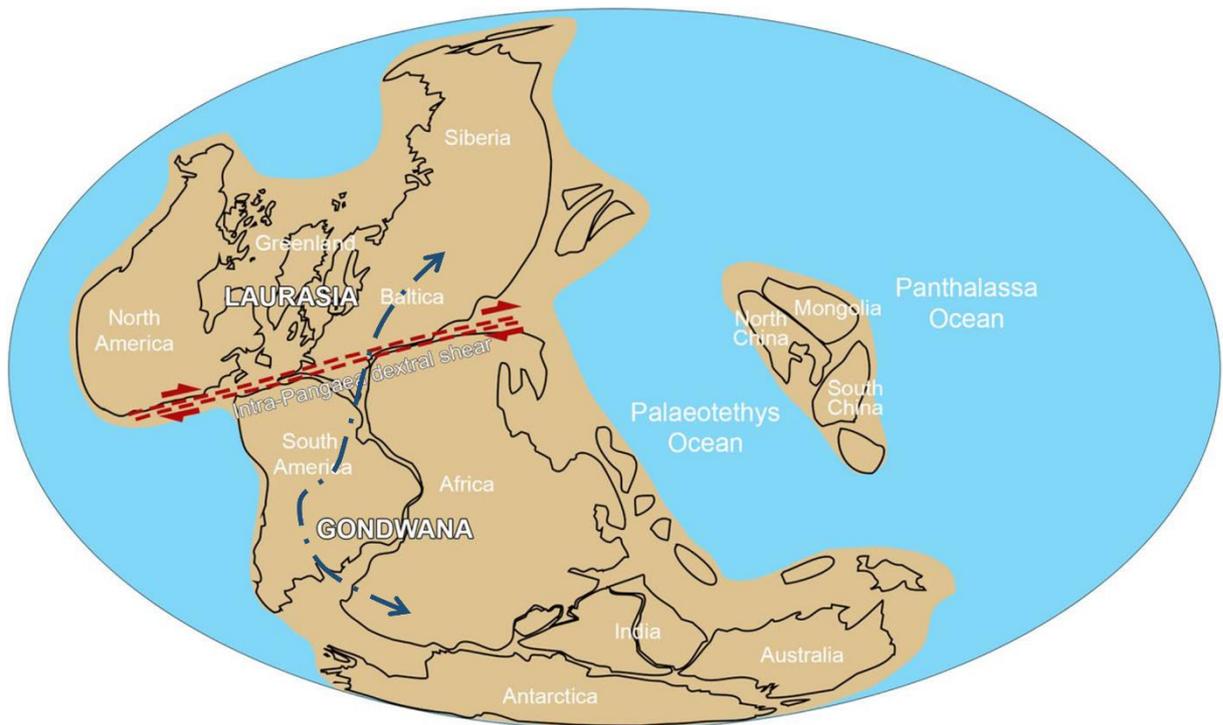


Fig. 22: Reconstrução do modelo da Pangeia B. As linhas vermelhas indicam o deslocamento lateral ao longo das falhas transtensionais. A linha azul mostra uma possível rota de dispersão neste cenário (Modificado de: Correia & Murphy, 2020, p. 2).

Entretanto, posteriormente ao artigo publicado por Cisneros *et al.* (2012), outros autores apresentaram novos dados e interpretações em relação a esta questão. A

validade dos dados paleomagnéticos utilizados para a elaboração do modelo da Pangeia B, por exemplo, foi contestada por Domeier *et al.*, (2012). Além disso, recentemente, um estudo biogeográfico sobre taxas de dispersão e vicariância em tetrápodes (Brocklehurst *et al.*, 2018) apontou para a existência de barreiras impeditivas à dispersão terrestre através do centro da Pangeia, mais especificamente no final do Carbonífero. Esse estudo sugere que uma considerável atividade orogênica gerou uma grande barreira física, restringindo não apenas o movimento das espécies entre a Europa e a América do Norte, mas também entre a Gondwana e a Laurásia (Fig. 21) indo, portanto, também contra o modelo da Pangeia B. No mesmo sentido, os cladogramas de área produzidos por Brocklehurst *et al.* (2018) para o Mississippiano, Pennsylvaniano, Cisuraliano, Guadalupiano e Lopingiano vão contra a hipótese da Pangeia B, pois em nenhum dos resultados a Europa é agrupada com a América do Sul, não havendo evidência de uma conexão entre essas faunas. Além disso, em todos esses cladogramas, com exceção do Lopingiano, o Leste asiático é encontrado mais próximo às faunas Sul-Africanas do que das do Leste europeu. Logo, a ponte Cathaysiana ainda seria a alternativa mais viável para uma rota de dispersão frequente entre a Laurásia e a Gondwana, indo contra o que foi argumentado por Cisneros *et al.*, (2012) (Brocklehurst *et al.*, 2018). Por último, dados paleobotânicos apontam para uma conexão entre a Península Ibérica e os Apalaches no Carbonífero, negando, assim, o modelo da Pangeia B já naquele período (Correia & Murphy, 2020).

Os dinocéfálios apresentam registros para o leste da Laurásia (plataforma russa) e para o sudoeste da Gondwana (África do Sul e sul do Brasil) o que, de acordo com Cisneros *et al.*, (2012), implicaria na existência de uma rota livre de barreiras entre estas regiões. Isto é, entretanto, contestado pelos dados apontados por Brocklehurst *et al.*, (2018) e Correia & Murphy (2020), que indicam a existência de uma barreira limitando o movimento entre os continentes, exceto pela Ponte Cathaysiana. Nesse contexto, o registro dos dinocéfálios, por si só, não é capaz de descartar ou confirmar nenhuma das alternativas apresentadas. Porém, se a filogenia apresentada por Liu (2013) (ver Fig. 8) estiver correta em relação à posição de *Pampaphoneus biccai* em Syodontinae (táxon-irmão dos demais membros do clado), isto indicaria a existência de um caminho de retorno entre a Gondwana e a Laurásia.

Em síntese, as evidências mais recentes apontam para uma conformação tradicional da Pangeia, com uma possível rota de dispersão pela ponte Cathaysiana ou através da região central do supercontinente, através da qual os dinocéfálios

inicialmente ingressaram na Gondwana, em algum momento entre o Roadiano e o Wordiano.

6. CORRELAÇÕES BIOESTRATIGRÁFICAS DOS DINOCEFÁLIOS DA BACIA DO PARANÁ

6.2. Os tetrápodes da Formação Rio do Rasto

Ao longo das últimas décadas, as correlações bioestratigráficas da Formação Rio do Rasto com outras unidades estratigráficas se alteraram algumas vezes (e.g. Barberena *et al.*, 1985; Langer 2000; Malabarba *et al.*, 2003; Cisneros *et al.*, 2005; Dias-da-Silva 2012) (ver as diferentes propostas na Fig. 23). Inicialmente, as 'faunas locais' propostas para a região sul do Brasil eram correlacionadas com assembleias datadas para o Lopingiano. Porém, com a publicação de novos dados, apenas uma parte da fauna da Serra do Cadeado continua sustentando esta hipótese, enquanto as faunas de Aceguá, Posto Queimado e as da base da Serra do Cadeado estão consistentemente correlacionadas com estratos datados para o Guadalupiano, sugerindo que a fauna de tetrápodes do membro Morro Pelado abarca um intervalo de tempo mais amplo do que se imaginava.

Nesse cenário, os dinocefálios, incluindo *Pampaphoneus biccai*, da Fazenda Boqueirão, os dentes atribuídos à Dinocephalia da Fazenda Fagundes e o Tapinocephalidae indeterminado da Serra do Cadeado, tiveram um papel importante na correlação bioestratigráfica destes afloramentos com ZAs da Bacia do Karoo, especialmente as ZAs de *Tapinocephalus* e *Eodicynodon* e com as assembleias de Ocher, Isheevov e Sundyr, da Rússia (Fig. 23).

Embora seja possível correlacionar globalmente as localidades contendo tetrápodes da Formação Rio do Rasto, uma correlação local entre estas ainda se faz necessária, já que, para Boos *et al.*, (2015) existem problemas relacionados ao controle estratigráfico na Serra do Cadeado e para os três afloramentos contendo tetrápodes da localidade de Posto Queimado (Fazenda Boqueirão, Fazenda Fagundes e Capão Alto), enquanto a região de Aceguá apresenta afloramentos muito distantes entre si. Tais problemas fazem com que os autores recomendem a interrupção do uso do termo 'Fauna Local' para estas ocorrências da Formação Rio do Rasto, uma vez que, apesar de ocorrerem em área restrita, os táxons de cada um destes locais não apresentam uma perfeita contemporaneidade.

Em relação às faunas contendo dinocefálios, o argumento de que parte da fauna da Serra do Cadeado teria deposição guadalupiana, devido à presença de um Tapinocephalidae (Boos *et al.*, (2015) se torna consistente quando somado ao fato de que, até hoje, nenhum Dinocephalia foi encontrado em estratos Lopingianos (Angielczyk & Kammerer 2018). Além disso, existe, na África do Sul, um intervalo entre a última ocorrência de um Dinocephalia e o primeiro registro do dicinodonte *Endothiodon*, estes nunca sendo encontrados em co-ocorrência. Mesmo que isto acontecesse na Serra do Cadeado, não seria possível afirmar se seria um dinocefálio sobrevivente à extinção do Guadalupiano ou um registro mais antigo de *Endothiodon* (Boos *et al.*, 2015). Logo, o mais provável é de que essas espécies estejam em níveis estratigráficos diferentes.

No que diz respeito aos afloramentos Fazenda Fagundes, Fazenda Boqueirão e Capão Alto (que juntas, formam a Fauna de Posto Queimado), é possível que as faunas da Fazenda Fagundes e da Fazenda Boqueirão sejam ao menos grosseiramente correlatas, devido à presença em ambas de dinocefálios, separadas por uma distância de apenas 6 km (Dias-da-Silva, 2012). Quanto à região de Capão Alto, esta apresenta como único registro de tetrápode o amonodonte *Tiarajudens eccentricus* (Cisneros *et al.*, 2011, 2015; Boos *et al.*, 2015), o que impossibilita uma correlação com os demais afloramentos da chamada “Fauna de Posto Queimado”. Ainda assim, na Bacia do Karoo, o táxon correlato a *T. eccentricus*, *Anomocephalus africanus*, é recuperado nos níveis inferiores da ZA *Tapinocephalus* (Guadalupiano, Bacia do Karoo).

Com base no exposto, uma correlação mais precisa dos afloramentos permianos contendo tetrápodes do Sul do Brasil depende ainda de novos achados, seja no Brasil ou nas unidades correlatas de outros países.

6.3. *Pampaphoneus biccai* e a correlação bioestratigráfica do sítio “Fazenda Boqueirão”

As biozonas mais proximamente correlatas com a fauna da localidade Fazenda Boqueirão, local onde foram coletados os dois únicos espécimes até hoje conhecidos de *Pampaphoneus biccai*, são a Assembleia de Isheevo, da Plataforma Russa e a ZA de *Tapinocephalus* da Bacia do Karoo, na África do Sul, ambas pertencentes ao Guadalupiano, mais especificamente ao Wordiano/Capitaniano (Dias-da-Silva, 2012). Tal correlação tem como base a presença de *P. biccai*, *Konzhukovia sangabrielensis* e *Rastodon procurvidens* neste afloramento (Cisneros *et al.*, 2012; Boos *et al.*, 2016; Pacheco *et al.*, 2017).

6.3.1. Correlações com a Plataforma Russa

A Assembleia de Isheevo está contida na Superassembleia de Dinocefálios, datada para o final do Ufimiano ao Tatariano Inicial. Isheevo é dividida em duas Subassembleias: Isheevo e Malaya Kinel, ambas datadas para o Urzhumiano/Severodviniano (Golubev, 2005. Golubev, 2015) e, de acordo com Golubev (2015), a porção correspondente a essa assembleia na Carta Estratigráfica Internacional pertence ao Guadalupiano, já que ela não ultrapassa o Capitaniano. Isto se deve ao fato de que Isheevo, não corresponde à totalidade do intervalo temporal Severodviniano (Fig. 24).

Destaca-se a co-ocorrência de Konzhukoviidae do gênero *Konzhukovia* com Syodontinae, mais especificamente o gênero *Syodon* na Subassembleia de Isheevo (Golubev, 2000), assim podendo ser correlacionada com o afloramento Fazenda Boqueirão, que também apresenta a co-ocorrência do gênero *Konzhukovia* com um Syodontinae, mais especificamente as espécies *Konzhukovia sangabrielensis* e *Pampaphoneus biccai*. O gênero *Syodon* está presente tanto na Sub-assembleia de Malaya Kinel como na Sub-assembleia de Isheevo. Porém, não há registros de *Konzhukoviidae* em Malaya Kinel, este sendo restrito apenas à Sub-assembleia de Isheevo (Golubev, 2000). Por conta da co-ocorrência de *Konzhukovia* com um Syodontinae, é mais seguro correlacionar diretamente a Fazenda Boqueirão e a Sub-

assembleia de Isheevo, e consequentemente Malaia Kinel, visto que ambas correspondem a partes distintas de uma mesma fauna (Golubev, 2000).

ISC		RSC				Regional stage	Magnetozone	Faunal assemblage		
System	Series	System	Series	Stage	Substage					
Triassic	Lower	Triassic	Lower	Induan		Vetlugian Vokhmian Lower	N ₁ T	Proterosuchian superassemblage, Spasskoe assemblage		
Permian	Lopingian	Wuchiapingian	Tatarian	Vyatkian	Upper	Zhukovian	R ₃ P	Theriodontian superassemblage	Vyazniki assemblage	
						Nefyodovian	N ₂ P		Sokolki assemblage	Sokolki subassemblage
					L	Bykovian				Ilyinskoe subassemblage
	Upper	Puryatinian	R ₂ P	Kotelnich subassemblage						
	Guadalupian	Wordian	Biarmanian	Severodvinian	Upper				Dinocephalian superassemblage	Sundyr assemblage
					Lower	Sukhonian	N ₁ P	Isheevo assemblage		
						Urzhumian		Ocher assemblage		Ocher subassemblage
				Mezen assemblage						
	Cisuralian	Roadian	Kazanian	Ufimian	L			R ₁ P	Eryopoidean superassemblage, Inta assemblage	Golyusherma subassemblage
					U	Sheshmian				
	Kungurian					Solikamskian				

Fig. 24: Assembleias Faunísticas de tetrápodes do Permiano no Leste Europeu e suas correlações com a Escala Estratigráfica Internacional. ISC: Carta Estratigráfica Internacional, RSC: Carta Estratigráfica Russa. (Retirado de Golubev, 2015).

6.3.2. Correlações com a África do Sul

Na Bacia do Karoo (África do Sul), a ZA de *Tapinocephalus* é principalmente limitada à Formação Abrahamskraal e trata-se da primeira ZA acima da ZA de *Eodicynodon* e abaixo da subzona *Lycosuchus – Eunosaurus* da ZA de *Endothiodon* (ver Fig. 25) (Day & Rubidge, 2020). A ZA de *Tapinocephalus* é subdividida em duas subzonas, sendo elas: a subzona de *Eosimops – Glanosuchus* e a subzona de

Diictodon – *Styracocephalus*. Temporalmente, a subzona de *Eosimops* - *Glanosuchus* é capitânica, com seu limite inferior se aproximando do limite Wordiano-Capitaniano (Day & Rubidge, 2020) possuindo idade aproximada entre 265 Ma. e 262 Ma. (Lanci *et al.*, 2013), enquanto *Diictodon* – *Styracocephalus* pertence ao Capitaniano (Day & Rubidge, 2020) e compreende um período entre 262 Ma. e 260 Ma. (Lanci *et al.*, 2013; Day *et al.*, 2015) (Fig. 25). Ambas as subzonas não podem ser correlacionadas sozinhas. Portanto, apenas a ZA de *Tapinocephalus* como um todo pode ser atualmente correlacionada à outras faunas (Day & Rubidge, 2020), incluindo o afloramento Fazenda Boqueirão.

A correlação do afloramento Fazenda Boqueirão com a ZA de *Tapinocephalus* se deve à presença de *Pampaphoneus biccai* neste local, visto que ambas as subzonas de *Tapinocephalus* apresentam o anteossauro *Anteosaurus magnificus*. Esta correlação também é reforçada pela presença de *Rastodon procurvidens*, que sugere uma idade capitânica (Olroyd & Sidor, 2017). Sendo assim, a co-ocorrência de *P. biccai* e *R. procurvidens* na Fazenda Boqueirão é chave para correlação faunística entre a ZA de *Tapinocephalus*, na Bacia do Karoo, e a Fazenda Boqueirão, da Formação Rio do Rasto.

Age	Gp	West of 24° E	East of 24° E	Free State / KwaZulu-Natal	Vertebrate Assemblage Zones	Vertebrate Subzones	Radiometric dates			
JURASSIC	STORMBERG		Drakensberg Gp	Drakensberg Gp	<i>Massospondylus</i>		← 183.0 Ma (A)			
			Clarens Fm	Clarens Fm			← 187.5 Ma (B)			
			upper Elliot Fm	upper Elliot Fm			← 191.9 Ma (B)			
TRIASSIC	Tarkastad Subgp		lower Elliot Fm	lower Elliot Fm	<i>Scalenodontoides</i>		← 199.9 Ma (B)			
			Molteno Fm	Molteno Fm			← 204 Ma (B)			
			Burgersdorp Fm	Driekoppen Fm	<i>Cynognathus</i>	<i>Cricodon-Ufudocyclops</i> <i>Trirachodon-Kannemeyeria</i> <i>Langbergia-Gargainia</i>	← 219 Ma (B)			
			Katberg Fm	Verkykerskop Fm			<i>Lystrosaurus declivis</i>			
			BEAUFORT	Adelaide Subgp		Palingkloof M.			Harrismith M.	<i>Daptocephalus</i>
							Elandsberg M.	Schoondraai M.		
Ripplemead M.	Rooinekke M.	<i>Dicynodon-Theriongnathus</i>				← 253.02 Ma (D)				
Daggaboersnek M.						Frankfort M.	<i>Cistecephalus</i>			
Steenkampsvlakte M.	Oudeberg M.	Middleton Fm				← 255.2 Ma (E)				
Oukloof M.						Abrahamskraal Fm			Koonap Fm	
Hoedemaker M.	Volksrust Fm	<i>Endothiodon</i>					<i>Tropidostoma-Gorgonops</i> <i>Lycosuchus-Eunotosaurus</i>	← 259.262 Ma (E)		
Poortjie M.			<i>Tapinocephalus</i>	<i>Diictodon-Styracocephalus</i> <i>Eosimops-Glanosuchus</i>	← 260.259 Ma (F)					
PERMIAN	ECCA				Waterford Fm	Waterford Fm	<i>Eodicynodon</i>		← 260.407 Ma (E)	
			Tierberg/Fort Brown	Fort Brown					← 261.241 Ma (E)	

Fig. 25: Litoestratigrafia, bioestratigrafia de vertebrados e geocronologia do Supergrupo Karoo. Retirado de Smith *et al.*, (2020) p. 132.

7. RESULTADOS, INTERPRETAÇÕES e DISCUSSÃO

Embora, nos últimos anos, Anteosauria (Kammerer, 2011) tenha passado por uma revisão taxonômica, não se pode dizer o mesmo de Tapinocephalia, que carece de uma reavaliação adequada, visto que muitas espécies e famílias possuem diagnoses apresentadas em trabalhos com mais de 50 anos (e.g. Boonstra, 1963, 1969). Ainda, tais trabalhos não se utilizam de técnicas mais recentes, que poderiam ser capazes de avaliar adequadamente se uma característica é, de fato, diagnóstica para um grupo ou seria fruto, por exemplo, de diferentes estágios ontogenéticos.

Por outro lado, Anteosauria passou por uma revisão recente (i.e., Kammerer, 2011), responsável por sinonimizar diversas espécies de anteossauros. Nos últimos anos, anteossauros, mais especificamente aqueles pertencentes ao clado Anteosaurinae, tem sido alvo de diversos estudos paleobiológicos, em especial, ontogenéticos e neuroanatômicos (Liu, 2013; Kruger, 2018; Benoit, 2021). Tais estudos foram frutíferos na compreensão de diversos aspectos biológicos destes animais. Estas pesquisas não incluem táxons atribuídos a Syodontinae, limitando o grupo a inferências indiretas, e conseqüentemente, menos precisas. Ainda assim, Syodontinae apresenta espécimes com crânios bem preservados, tais como *Syodon biarmicum*, *Australosyodon nyaphuli* e *Pampaphoneus biccai*, que provavelmente seriam informativos em análises paleobiológicas.

Atualmente, a filogenia mais recente de Dinocephalia (i.e., Fraser-King *et al.*, 2019) possui enfoque na elucidação das relações de Tapinocephalia, mais especificamente de *Styracocephalus*, com amplo número de caracteres morfológicos (67) e diversos táxons inclusos (26), o que traz maior confiabilidade aos resultados obtidos. Neste trabalho, Anteosauria é recuperado como grupo irmão de Tapinocephalia, algo já proposto em estudos anteriores (Kammerer, 2011; Cisneros *et al.*, 2012; Liu, 2013). Porém, as relações internas de Anteosauria não podem ser acessadas na análise de Fraser-King *et al.* (2019), visto que ela inclui apenas três gêneros do clado: *Sinophoneus* (Anteosauridae), *Titanophoneus* (Anteosaurinae) e *Syodon* (Syodontinae).

Assim, a proposta filogenética mais recente que trata das relações internas de Anteosauria é a apresentada por Liu (2013), que aprimora as matrizes apresentadas por Cisneros *et al.* (2012) e por Kammerer (2011). Esta matriz apresenta um menor número de caracteres (40) e menor número de táxons envolvidos (14). Embora seus

resultados possam ser confiáveis até o momento, a matriz poderia ser aprimorada com a adição de novos caracteres e mais táxons, como as demais espécies de Tapinocephalia, visto que apenas três táxons deste clado são utilizados como terminais. Nesta análise, apenas as posições de *Sinophoneus yumenensis* e *Archaeosydon praevector* são alteradas em relação às propostas anteriores (Kammerer, 2011; Cisneros *et al.*, 2012), enquanto *Pampaphoneus biccai* é recuperado como um Syodontinae igualmente aparentado a todos os demais, com alguns caracteres não passíveis de codificação, além de alguns codificados imprecisamente (Ver Capítulo 10 para nova codificação de caracteres filogenéticos de *P. biccai*).

Dinocephalia é um grupo com formas distribuídas tanto na Laurásia como na Gondwana. A descoberta de *P. biccai*, que reforça a similaridade entre faunas gondwânicas e laurásicas (especialmente brasileiras e russas), levou Cisneros *et al.* (2012) a discutir uma conformação continental alternativa para o supercontinente Pangeia (Pangeia B), visto que uma rota através das montanhas centrais da Pangeia forneceria melhor explicação para a dispersão do clado, já que a Ponte Cathaysiana não estaria completa no Guadalupiano. Entretanto, artigos mais recentes, Brocklehurst *et al.* (2018) e Correia & Murphy (2020), forneceram evidências consistentes a favor da hipótese da Pangeia A. Com relação a Brocklehurst *et al.* (2018), o caminho pelo Leste do continente (ponte Cathaysiana) explica satisfatoriamente as posições filogenéticas e rotas de dispersão (ou vicariância) de vários táxons. Entretanto, por se tratar de um panorama geral, o trabalho não aborda algumas exceções à regra, falhando em explicar a similaridade entre alguns táxons provenientes de faunas da Rússia e do Brasil no modelo tradicional da Pangeia (como o caso dos Dinocefálios). Desta forma, uma terceira possibilidade, capaz de conciliar ambas propostas emerge: embora os artigos mais recentes apontem para uma conformação tradicional da Pangeia, estes (e.g. Brocklehurst *et al.*, 2018) não são capazes de descartar uma rota de dispersão secundária através das montanhas da região central da Pangeia, visto que a formação da barreira de montanhas pode não ter sido uniforme, o que permitiria uma conexão alternativa entre os continentes, mesmo que de caráter eventual (Scotese & Wrighth, 2018) (ver Figura 26).

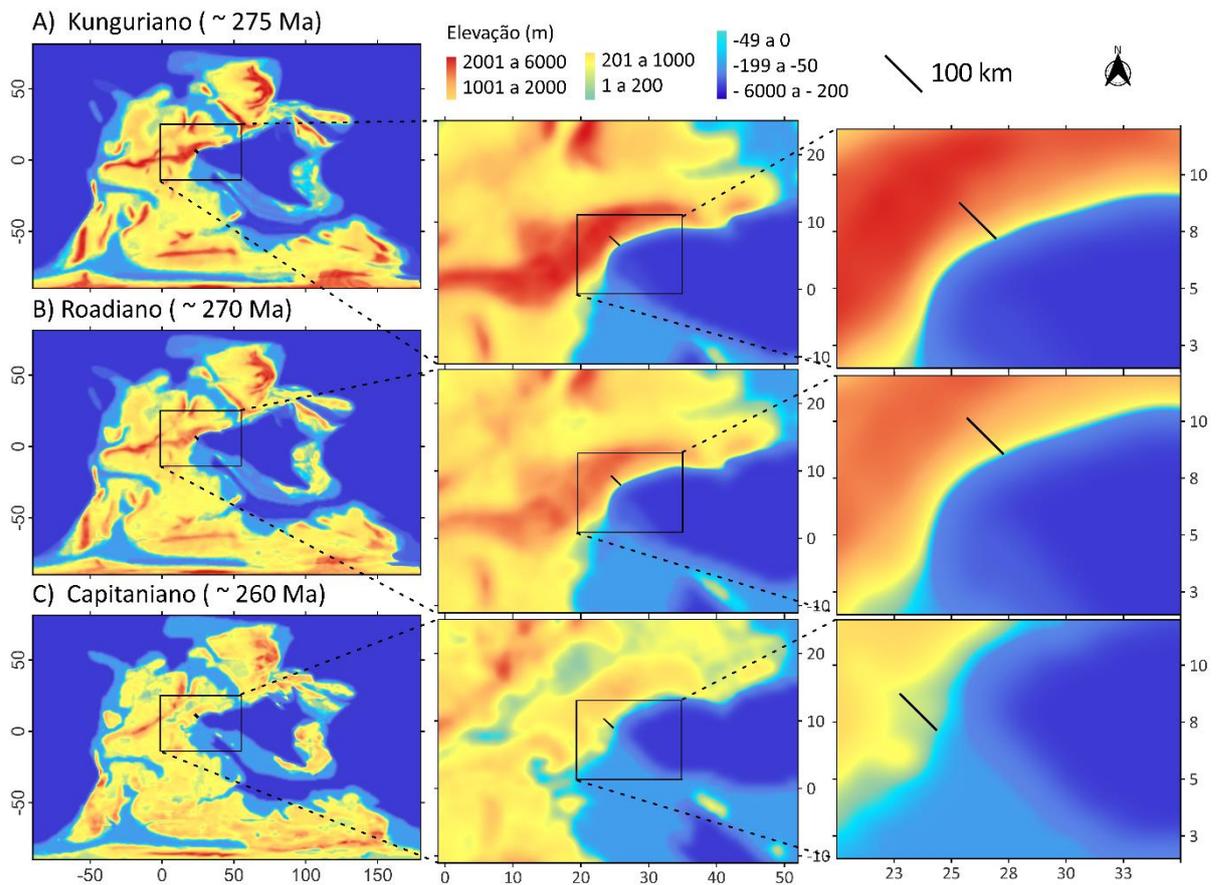


Figura 26: Modelos de Elevação Paleodigital por Scotese & Wriighth (2018) com foco na possível rota de dispersão entre Laurásia e Gondwana. Imagem por Arielli F. Machado, produzida no software QGIS 2021.

Por muitos anos, a bioestratigrafia da Formação Rio do Rasto foi tratada sob a ótica das ‘Faunas Locais’, algo que Boos *et al.* (2015) afirmou ser problemático, reconhecendo diversos problemas de controle estratigráfico nos afloramentos da formação, com as correlações internas ainda carecendo de um consenso. Portanto, uma abordagem mais precisa parece ser tratar os afloramentos da antiga ‘Fauna Local’ de Posto Queimado de forma isolada até que tais problemas sejam corrigidos. Não é possível, até o momento, afirmar se Fazenda Boqueirão e Fazenda Fagundes (estas duas ao menos parcialmente correlatas, devido à presença compartilhada de *Dinocephalia*), Capão Alto e Distrito Tiarajú representam localidades coevas.

A presença de *Pampaphoneus biccai* no afloramento Fazenda Boqueirão permite a correlação deste local com a Zona de Assembleia de *Tapinocephalus* — não sendo possível tratar separadamente de suas subzonas (Day & Rubidge, 2020) — na África do sul e a Assembleia de Isheevoo, na Rússia, visto que este grupo

apresenta ocorrência restrita ao Guadalupiano. Com relação a Isheevo, a Fazenda Boqueirão e a Subassembleia de Isheevo compartilham um *Konzhukoviidae* e um *Syodontinae* (Golubev, 2000; Cisneros *et al.*, 2012; Pacheco *et al.*, 2017), o que traz maior confiabilidade para esta correlação, enquanto a Sub-assembleia Malaia Kinel apresenta *Syodon biarmicum* e não *Konzhukovia*. Como Malaia Kinel e Isheevo parecem ser duas Sub-assembleias correlatas lateralmente, não é possível correlacionar a Fazenda Boqueirão com partes separadas da Assembleia de Isheevo, apenas com sua totalidade.

8. CONCLUSÃO

Nos últimos anos, Anteosauria passou por uma ampla revisão taxonômica, o que ainda pode ser considerado como uma lacuna para Tapinocephalia, visto que muitas de suas descrições datam de mais de 5 décadas. Por outro lado, recentes trabalhos, com foco em Tapinocephalia e Anteosauriane tem lançado luz a aspectos paleobiológicos do grupo. Tais trabalhos, porém, excluem Syodontinae de abordagens diretas, o que traria maior confiabilidade às inferências.

A filogenia de Anteosauria tem sofrido poucas alterações nos últimos trabalhos publicados, possivelmente sendo fruto das poucas alterações nas matrizes filogenéticas. Além disso, o número reduzido de caracteres e táxons reduz a confiabilidade dos resultados, embora a posição de *Pampaphoneus biccai* aparente ser confiável.

Por Dinocephalia ser um clado de ocorrência tanto na Laurásia como na Gondwana, ele foi utilizado em discussões que envolvem a conformação continental da Pangeia. Com as evidências atuais, é seguro afirmar que a hipótese da Pangeia A é a mais plausível, explicando satisfatoriamente o panorama geral de dispersão. Ainda assim, este modelo não resolve adequadamente algumas exceções, como a similaridade das faunas de tetrápodes da Rússia e do Brasil.

A biogeografia da Formação Rio do Rasto ainda não pode ser correlacionada localmente com precisão adequada, e um maior controle estratigráfico ainda se faz necessário. Uma maior resolução também poderá ser adquirida a partir da descoberta de táxons compartilhados. Porém, é seguro correlacionar isoladamente o afloramento Fazenda Boqueirão com a Assembleia de Isheevo e a Zona de Assembleia de *Tapinocephalus*, além de, ao menos parcialmente, com o afloramento Fazenda Fagundes

Em síntese, *Pampaphoneus biccai* é uma relevante fonte de dados sobre Dinocephalia, também favorecendo correlações bioestratigráficas e inferências biogeográficas. Tais dados, porém, necessitam análises mais críticas e rigorosas, favorecendo uma maior segurança nos resultados e interpretações obtidos.

9. REFERÊNCIAS

- Angielczyk, K.D., Kammerer, C.F. 2018. Non-Mammalian synapsids: the deep roots of the mammalian family tree. *In: Zachos, F.E., Asher, R.J. (Eds.) Mammalian evolution, diversity and systematics*. Berlin; Boston, De Gruyter, p. 117-198.
- Angielczyk, K.D., Schmitz, L. 2014. Nocturnality in synapsids predates the origin of mammals by over 100 million Years. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 281(1793), 20141642.
- Araújo, D.C.F. 1985. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nv., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnose específica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57, 63-66.
- Barberena, M. C. & Araújo, D. C. 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y Deriva Continental. *Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 1, 497-504.
- Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, E.L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1(1), 5-20.
- Barghusen, H.R. 1975. A review of fighting adaptations in dinocephalians (Reptilia, Therapsida). *Paleobiology*, 1, 295-311.
- Battail, B. & Surkov, M.V. 2000. Mammal-like reptiles from Russia. *In: Benton, M.J., Shishkin, M. A., Unwin, D.M., Kurochkin, E.N. (Eds.) The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 86-119.
- Bhat, M. S., Shleton, C. D., Chinsamy, A. 2021. Bone histology of the graviportal dinocephalian therapsid *Jonkeria* from the middle Permian *Tapinocephalus* Assemblage Zone of the Karoo Basin of South Africa. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 66(4), 705-721.

Benoit, J., Kruger, A., Jirah, S., Fernandez, V., Rubidge, B. 2021. Palaeoneurology and Palaeobiology of the dinocephalian therapsid *Anteosaurus magnificus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 66 (1) 29-39.

Boonstra, L. D. 1955. The girdles and limb bones of the South African Deinocephalia. *South African Journal of Science*. 42, 185-326.

Boonstra, L.D. 1963. Diversity within the South African Dinocephalia. *South African Journal of Science*. 59(5), 196-206.

Boonstra, L.D. 1969. The Fauna of *Tapinocephalus* Zone (Beaufort Beds of the Karoo). *Annals of the South African Museum*. 56, 1-73.

Boos, A. D. S. 2012. *Descrição Osteológica de um Exemplar de Endothiodon (Synapsida, Dicynodontia) Proveniente da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior) e suas Implicações Bioestratigráficas e Paleobiogeográficas*. Porto Alegre. 153p. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Boos, A.D.S. Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Neto, V.D.P. 2015. A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): Taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 375-384.

Boos, A.D.S. Kammerer, C.F., Schultz, C.L., Soares, M.B., Ilha, A.L.R. 2016. A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and its implications for bidentalians origins. *PLoS One*, 11(5) e0155000.

Boos, A.D.S., Schultz, C.L., Veja, C.S., Aumond, J.J. 2013. On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology*, 56(4), 837-848.

Broom, R. 1911. On some new South African Permian reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1911, 1073–1082.

- Broom, R., 1923. On the structure of the skull in the carnivorous dinocephalian reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 661 – 684.
- Brocklehurst, N., Dunne, E.M., Cashmore, D.D., Fröbisch, J. 2018. Physical and environmental drivers of Paleozoic tetrapod dispersal across Pangaea. *Nature Communications*, 9(1), 1-12.
- Cheng, Z.W. & Ji, S. 1996. First record of a primitive anteosaurid dinocephalian from the Upper Permian of Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 34, 123-134.
- Cheng, Z. & Li, J. 1997. A new genus of primitive dinocephalian – the third report on Late Permian Dashankou lower tetrapod fauna. *Vertebrata Palasiatica*, 35, 35-43.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B.S., Şengör, A.M.C., Schultz, C.L. 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Late Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *PNAS*, 109(5), 1584-1588.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.O. 2011. Dental occlusion in a 260-Million-Year-Old Therapsid with Saber Canines from the Permian of Brazil. *Science*, 331 (1603), 1603-1605.
- Cisneros J.C. Abdala, F., Jashashvili, T., Bueno, A.O., Dentzien-Dias, P. 2015. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. *Royal Society Open Science*. 2 (150090), 1-27.
- 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.
- Cole, D.I. & Wipplinger, P.E. 2001. Sedimentology and molybdenumpotential of the Beaufort in the main Karoo Basin, South Africa. *Memoir, Council for Geoscience*, 80, 1-225.

Correia, P. & Murphy, J.B. 2020. Iberian-Appalachian connection is the missing link between Gondwana and Laurasia that confirms a Wegenerian Pangaea configuration. *Scientific Reports*, 10(1), 1-7.

Day, M.O., Ramezani, J., Bowring, A.S., Sadler, P.M., Erwin, D.H., Abdala, F., Rubidge, B.S. 2015. When and how did the terrestrial mid - Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa. *Proceedings of the Royal Society B*, 282: 20150834.

Day, M.O. & Rubidge, B.S. 2020. Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology*, 123(2), 149-164.

Day, M.O. & Smith, R. M. H. 2020. Biostratigraphy of the *Endothiodon* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology*, 123(2), 165-180.

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., Schultz, C.L. 2020. A new short-snouted rhinesuchid from the Permian of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 23(2), 98-122.

Dias-da-Silva, S. 2012. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. *Lethaia*, 45, 109-120.

Domeier, M., Van der Voo, R., Torsvik, T.H. 2012. Paleomagnetism and Pangea: The road to reconciliation. *Tectonophysics*, 514, 14-43.

Efremov, I.A. 1938. Some new Permian reptiles of the USSR. *Comptes Rendus (Doklady) de l' Académie des Sciences de l' URSS*, 19, 771-776.

Efremov, I. A. 1940. Ulemosaurus svijagensis Riab.—ein Dincephale aus den Ablagerungen des Perm der UdSSR. *Nove Acta Leopold*, 9, 155–205.

Efremov, J.A. 1954. The fauna of terrestrial vertebrates in the Permian copper sandstones of the western Cis-Urals. *Transactions of the Paleontological Institute, Akademii Nauk SSSR*, 56, 1-146.

Eltink, E., Dias, E.V., Dias-da-Silva, S., Schultz, C.L., Langer, M.C. 2015. The cranial morphology of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* (Tetrapoda: Stereospondyli) from the Middle-Late Permian of Paraná Basin and the phylogenetic relationships of Rhinesuchidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176(4), 835-860.

Eltink, E., Langer, M.C. 2014. A new specimen of the temnospondyl *Australerpeton cosgriffi* from the Late Permian of Brazil (Rio do Rasto Formation, Paraná Basin): Comparative Anatomy and phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 524-538.

Ferreira-Oliveira, L.G. 2007. *Conchostráceos Permianos da Bacia do Paraná: Taxonomia, Evolução, Bioestratigrafia e Paleobiogeografia*. Rio Claro, 241p. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geologia – Área de Concentração em Geologia Regional, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.

Fischer von Waldheim, G. 1841. Notice sur le *Rhopalodon*, nouveau genre de sauriens fossils du versant occidental de l'Oural. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 14, 460-464.

Fraser-King, S.W., Benoit, J., Day, M.O., Rubidge, B.S. 2019. Cranial morphology and phylogenetic relationship of the enigmatic dinocephalian *Styracocephalus platyrhynchus* from the Karoo Supergroup, South Africa. *Paleontologia africana*. 54, 14-29.

Golubev, V.K. 2000. The Faunal Assemblages of Permian Terrestrial Vertebrates from Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 34(2), 211-224.

Golubev, V.K. 2005. Permian Tetrapod Stratigraphy. *In*: Lucas, S.G. & Zeigler, K. E. (Eds.) *The Nonmarine Permian*. Albuquerque, NM Mus Nat Hist Sci Bull, p. 95-99.

Golubev, V.K. 2015. Dinocephalian Stage in the History of the Permian Tetrapode Fauna of Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 49(12), 1346-1352.

Gordon Jr. M. 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM*. 38, 1-20.

Haughton, S.H. 1929. On some new therapsid genera. *Annals of the South African Museum*. 28, 55-78.

Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Rohn, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*. 29, 381-399.

Ivakhnenko, M. F. 1995. Primitive Late Permian dinocephalian – titanosuchids of Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 29, 120-129.

Ivakhnenko, M. F., Golubev, V. K., Gubin, Y. M., Kalandadze, N. N., Novikov, I. V., Sennikov, A. G., Rautian, A. S. 1997. Permian and Triassic tetrapods of Eastern Europe. GEOS, Moscow. [Em Russo]

Ivakhnenko, M. F. 2008. Cranial Morphology and Evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 42(9), 859-995.

Irving, E. 1977. Drift of the major continental blocks since the Devonian. *Nature*, 270(24), 304-309.

Kammerer, C.F. 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(2), 261-304.

Kammerer, C. F. & Ordoñez, M. A. 2021. Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108(2021), 103171.

Kruger, A., Rubidge, B. S., Abdala, F. 2018. A juvenile specimen of *Anteosaurus magnificus* Watson, 1921 (Therapsida: Dinocephalia) from the South African Karoo, and its implications for understanding dinocephalian ontogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2), 139-158.

Kutorga, S.S. 1838. *Beitrag zur Kenntniss der organischen Überreste der Kupfersandsteins am Westlichen Abhange des Urals*. St. Petersburg, N. Gretsck, 53p.

Lanci, L., Tohver, E., Wilson, A., Flint, S. 2013. Upper Permian magnetic stratigraphy of the lower Beaufort Group, Karoo Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, 375, 123-134.

Langer, M.C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. *N Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 215, 69-95.

Langer, M. C. Eltink, E., Bittencour, J. S., Rohn, R. 2009. Serra do Cadeado, PR – Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. p. 433-450. *In*: Winge, M.; Schobbenhaus, C., Souza, C. R. G., Fernandes, A. C. S., Berbert-Born, M., Queroz, E.T. (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM-Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, 515p.

Lee, M.S.Y. 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology. *Modern Geology*, 21, 231-298.

Lepper, J., Raath, M.A., Rubidge, B.S. 2000. A diverse dinocephalian fauna from Zimbabwe. *South African Journal of Earth Science*, 96, 403-405.

Liu, J. 2013. Osteology, ontogeny, and phylogenetic position of *Sinophoneus yumenensis* (Therapsida, Dinocephalia) from the Middle Permian Dashankou fauna of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(6), 1394-1407.

Liu J. 2018. New progress on the correlation of Chinese terrestrial Permo-Triassic strata. *Vertebrata Palasiatica*, 56(4), 327–342

Malabarba, M.C., Abdala, F., Weiss, F.E., Perez, P.A. 2003. New data on the Late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6, 49-54.

Massare, J. A. 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic Marine Reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(2), 121-137.

Milani, E.D., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 15 (2), 265-287.

Morel, P. & Irving, E. 1981. Paleomagnetism and the Evolution of Pangea. *Journal of Geophysical Research*, 86(B3), 1858-1872.

Newell, A.J., Sennikov, A. G., Benton, M. J., Molostovskaya, I. I., Golubev, V. K., Minikh, A. V., Minikh, M. G. 2010. Disruption of playa-lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovts on the Russian Platform. *Journal of the Geological Society*, 167(4), 695-716.

Orlov, J. A. 1958. [Predatory dinocephalians from the Isheevo Fauna (titanosuchians)] *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR*, 72, 1-114. [Em Russo].

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

Owen, R. 1879. Description of fragmentary indications of a huge kind of theriodont reptile (*Titanosuchus ferox*, Ow.) from Beaufort West, Gough tract, Cape of Good Hope. *Q. J. geol. Soc. Lond.* 35, 189-199.

Pacheco, C.P., Eltink, E., Müller, R.T., Dias-da-Silva, S. 2017. A new Permian temnospondyl with Russian affinities from South America, the new familyn

Konzhukoviidae, and the phylogenetic status of Archegosauroida. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15 (3), 241-256.

QGIS Development Team. (2021). QGIS geographic information system. QGIS Association. <https://www.qgis.org>

Riabinin, A. N. 1938. Vertebrate fauna from the Upper Permian deposits of the Sviaga basin. I. A new dinocephalian *Ulemosaurus svijagenesis* n.g.n.sp. *Annals of the Central Geological and Prospecting Scientific Research Museum (Tschernyschew Museum)*, 1, 1–75.

Rubidge, B.S., 1991. A new primitive dinocephalian mammal-like reptile from the Permian of Southern Africa. *Palaeontology*, 34, 547-559

Rubidge, B.S. 1994. *Australosyodon*, the first primitive anteosaurid dinocephalian from the Upper Permian of Gondwana. *Palaeontology*, 37, 579-594.

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

Rubidge, B.S. & Day, M.O. 2020. Biostratigraphy of the *Eodicynodon* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology*, 123(2), 141-148.

Rubidge, B.S., Govender, R., Romano, M., 2019. The postcranial skeleton of the basal tapinocephalid dinocephalian *Tapinocaninus pamela* (Synapsida: Therapsida) from the South African Karoo Supergroup. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17 (20), 1767-1789.

Rubidge, B.S., Hancoz, P. J., Catuneanu, O. 2000. Sequence analysis of the Ecca-Beaufort contact in the southern Karoo of South Africa. *South African Journal of Geology*, 103, 81-96.

Rubidge, B.S. & Sidor, C.A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. 2001. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 449-480.

Rubidge, B.S. & van den Heever, J. A., 1997. Morphology and systematic position of the dinocephalian *Styracocephalus platyrhynchus*. *Lethaia*, 30, 157-168.

Scotese, C.R., & Wright, N., 2018. PALEOMAP Paleodigital Elevation Models (PaleoDEMS) for the Phanerozoic PALEOMAP Project, <https://www.earthbyte.org/paleodem-resourcescotese-and-wright-2018/>

Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F. & Nogueira, A.A. 1974. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 28., 1974, Porto Alegre. *Anais...* Porto Alegre, SBG, v. 1, p. 41-66.

Seeley, H.G. XI. 1894. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil reptilia. - Part IX., Section 1. On the therosuchia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.(B.)*, v. 185, p. 987-1018.

Şengör, C.A.M., Atayman, S. 2009. The Permian extinction and the Thethys: an exercise in global geology. *The Geological Society of America*, Special Paper, 448.

Shelton, C. D., Chinsamy, A., Rothschild, B. M. 2017. Osteomyelitis in a 265-million-year-old titanosuchid (Dinocephalia, Therapsida). *Historical Biology*, 1-4.

Sidor, C.A., Agielczyk, K.D., Smith, R.M.H., Goulding, A.K., Nesbitt, S.J., Peacock, B.R., Steyer, J.S. 2014. Tapinocephalids (Therapsida, Dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of Southern Zambia. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 34(4), 980-986.

Simon, R.V., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H. 2010. First record of a Tapinocephalid (Therapsida: Dinocephalia) from the Ruhuhu Formation (Songea Group) of Southern Tanzania. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 30(4), 1289-1293.

Smith, R.M.H., 1990. A review of stratigraphy and sedimentary environments of the Karoo Basin of South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 10, 117-137.

Smith, R. M. H., Rubidge, B. S., Day, M. O., Botha, J. 2020. Introduction to the tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup. *South African Journal of Geology*, 123(2), 131-140.

Strapasson, A., Pinheiro, F. L., Soares, M. B. 2015. On a new stereospondylomorph temnospondyl from the Middle-Late Permian of Southern Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60 (4), 843-855.

Taylor, M.A. 1992. Functional anatomy of the head of the large aquatic predator *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of Yorkshire, England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 335, 247-280.

Tchudinov, P.K. 1960. Upper Permian therapsids of the Ezhovo locality. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 4, 81-94. [Em Russo].

Tchudinov, P.K. 1968a. A new dinocephalian from the Cisuralian region (Reptilia, Therapsida; Upper Permian). *Postilla*, 121, 1-20.

Tchudinov, P.K. 1968b. New dinocephalians from Ocher Locality. *In: Upper Paleozoic and Mesozoic Amphibians and Reptiles of the USSR* Moscou, Nauka, p. 16-31.

Van Hoepen, E.C. N. 1916. A new Karroo reptile. *Annals of the Transvaal Museum*, 5 (3, supl 3).

Viglietti, P. A., Smith, R. M. H., Angielczyk, K. D., Kammerer, C. F., Fröbisch, J., Rubidge, B. S. The *Daptocephalus* Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: A proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges. *Journal of African Earth Sciences*, 113 (2016), 153-164.

Watson, D. M. S. 1921. The bases of classification of the Theriodontia. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 91(1), 35-98.

Wegener, A. 1912. Die Entstehung der Kontinente. *Geologische Rundschau*, 3(4), 276-292.

Wilson, A., Flint, S., Payenberg, T., Tohver, E.; Lanci, L., 2014. Architectural styles and sedimentology of the fluvial lower Beaufort Group, Karoo Basin, South Africa. *Journal of Sedimentary Research*, 84, 326-348.

White, I.C. 1908. Relatório sobre as Coal Measures e rochas associadas do sul do Brasil. *Relatório final da Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil*, Rio de Janeiro, 300p.

Young, M. T., Brusatte, S. L. Ruta, M. & Andrade, M. B. 2010. The evolution of Metriorhyncoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of Linnean Society*, 158, 801-859.