

Uma Peculiar Tafocenose Controlada por Ação Biogênica no Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil

CRISTINA BERTONI-MACHADO¹; MARINA BENTO SOARES²;
FELIPE FLACH KISLOWSKI² & PAULA CAMBOIM DENTZIEN-DIAS¹

1. Programa de Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

CEP 91509-900, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: *cristina.bertoni@ufrgs.br*

2. Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

(Recebido em 11/07. Aceito para publicação em 07/08)

Abstract - We present here an outcrop with a peculiar fossil assemblage, including a distinct taphocoenosis in comparison to other fossiliferous outcrops of the Santa Maria Formation (Triassic, Paraná Basin). Fossil concentration in this outcrop is made-up of herbivorous non-mammalian cynodonts (Synapsida, Therapsida) only, tentatively assigned to *Massetognathus*. The taphocoenosis is characterized by the accumulation of bones within a restricted area, with predominance of skull and mandible remains, almost always disarticulated. Bones are mainly disarticulated and chaotically oriented in a massive, red-colored, muddy matrix. Both the nature of rock matrix and the absence of azimuthal orientation of the bones in the taphocoenosis indicated that tractive currents were not the main process responsible by the accumulation of those fossil remains, mainly skull and lower jaws bones. These are considered the less nutritious bone parts of the vertebrate skeleton and according to this, the skulls and lower jaws were left behind by selective scavengers that removed the more nutritious parts. So, this taphonomic model of preservation led us to the hypothesis of a biogenic concentration for this taphocoenosis based upon at the interpretation of this outcrop as a site of concentration of bones by selective scavengers.

Keywords - Vertebrate taphonomy, biogenic concentration, Triassic, Paraná Basin

INTRODUÇÃO

Concentrações de restos de vertebrados são relativamente comuns no registro fóssil, embora, muitas vezes, sejam tendenciadas pelos processos tafonômicos. Eventos como necrofagia, predação, pisoteio ou *trampling* e retrabalhamento dos restos orgânicos, geralmente alteram a assinatura tafonômica de uma determinada assembléia e devem ser reconhecidos para se efetuar uma sólida análise tafonômica (Turnbull & Martill, 1988), contribuindo para uma melhor interpretação de dados

paleoecológicos e taxonômicos.

Diversos trabalhos, referentes à tafonomia de vertebrados triássicos do Rio Grande do Sul (RS), já foram publicados, tal como o pioneiro de Holz & Barberena (1994), sobre os padrões de morte, transporte e soterramento sofridos pela fauna triássica da Formação Santa Maria, e o de Holz & Schultz (1998), sobre a fossildiagnose e as implicações destas nos estudos morfológicos. Cabe citar, também, Holz & Souto-Ribeiro (2000), que relacionaram classes tafonômicas e modos de preservação com o tipo de sistema deposicional

vigente que levou à deposição dos sedimentos característicos das Formações Santa Maria e Sanga do Cabral. Mais recentemente, Bertoni-Machado & Holz (2006) descreveram, para a Formação Santa Maria, uma concentração biogênica, dominada por restos de cinodontes não-mamalianos (Synapsida, Therapsida) herbívoros e carnívoros, em depósitos de planície de inundação, associada às variações do lençol freático.

Durante trabalho de campo no município de Candelária, RS, foi descoberta uma nova localidade fossilífera, localizada num dos ramos do conjunto de ravinas, escavadas pela erosão, denominado “Sanga Pinheiros”, já famoso na literatura paleontológica em virtude da quantidade de fósseis ali encontrados (Huene, 1942; Barberena, 1977), os quais se situam, bioestratigraficamente, na Cenozona de Therapsida.

Desta maneira, o presente trabalho tem como objetivo apresentar a análise dos processos bioestratinômicos que ocorreram durante a gênese desta tafocenose, tais como desarticulação, transporte e soterramento sofridos pelos restos orgânicos depositados nesse local, bem como propor uma hipótese para explicar o modo de acumulação dos mesmos, contribuindo, assim, com novos dados tafonômicos para os depósitos Triássicos do Rio Grande do Sul.

LOCALIZAÇÃO DA ÁREA E CONTEXTO GEOLÓGICO

A Formação Santa Maria (*sensu* Andreis *et al.*, 1980), de idade Mesotriássica, que ocorre na área de estudo, pertence à unidade aloestratigráfica estabelecida para a Bacia do Paraná, de idade Triássica Superseqüência Gondwana II, a qual aflora em um cinturão de afloramentos de aproximadamente 400 km de extensão, na chamada Depressão Central do estado do Rio Grande do Sul. Segundo Zeffass *et al.* (2003), o pacote correspondente ao intervalo Ladiniano-Rético, está dividido, no estado, em três seqüências deposicionais, denominadas, da base para o topo, seqüência Santa Maria 1, 2 e 3. Os espécimes numerados como UFRGS PV-1052T foram coletados em depósitos silticos da Seqüência Santa Maria 2. Nesta seqüência, onde se localiza a região de Pinheiros, descrita por Barberena (1977) como

portadora de um grande número e diversidade de tetrápodes fósseis, aparecem apenas depósitos de litótipo fino, sem a presença de depósitos de arenitos fluviais.

O afloramento estudado (UTM fuso 22 333027 E, 6712114 N), dista aproximadamente 186 km de Porto Alegre e localiza-se na periferia do município de Candelária, a cerca de 15 km de seu centro, na região chamada de Vila Pinheiros, RS (Fig. 1).

O perfil sedimentológico levantado (Fig. 2) mostra uma seqüência de níveis pelíticos maciços com cerca de 8 m de espessura, apresentando, internamente, alguns níveis com concreções e feições de paleossolos. Esta fácies corresponde ao padrão que caracteriza a porção intermediária da Formação Santa Maria (Membro Alemoa) marcada pela presença de siltitos tabulares, maciços ou finamente laminados, de cor vermelha e apresentando, algumas vezes, horizontes com caliches, gretas de contração e paleossolos. Fonseca (1999) vincula estes depósitos a sistemas fluviais anastomosados, onde os siltitos (associados a nódulos de caliche) se depositariam na planície de inundação, enquanto que as lentes arenosas representam depósitos de canal e afirma que, neste tipo de sistema, a presença de corpos d'água efêmeros é bastante comum. Para Da Rosa *et al.* (2004), o registro de corpos d'água efêmeros (os chamados *ponds*) em depósitos de planície de inundação são indicativos de uma posição aflorante do nível freático e que variações abruptas neste último evidenciaram condições favoráveis à carbonatação, portanto, evidências de níveis de paleossolos (presença de rizólitos, nódulos e lentes carbonáticas e outras feições) poderiam ser indicativos de tal oscilação, indicando que a área sofreu com períodos alternados de mais ou menos umidade.

Tal afloramento, como citado anteriormente, faz parte da região denominada Sanga Pinheiros, que se situa na Cenozona de Therapsida, de idade Ladiniana, descrita por Barberena (1977) com base, principalmente, nos achados de dicinodontes naquela região. Posteriormente, Abdala *et al.* (2001), Rubert & Schultz (2004) e Schultz & Soares (2006) refinaram a bioestratigrafia do Triássico brasileiro, mantendo a Cenozona de Therapsida como unidade válida (Fig. 3).

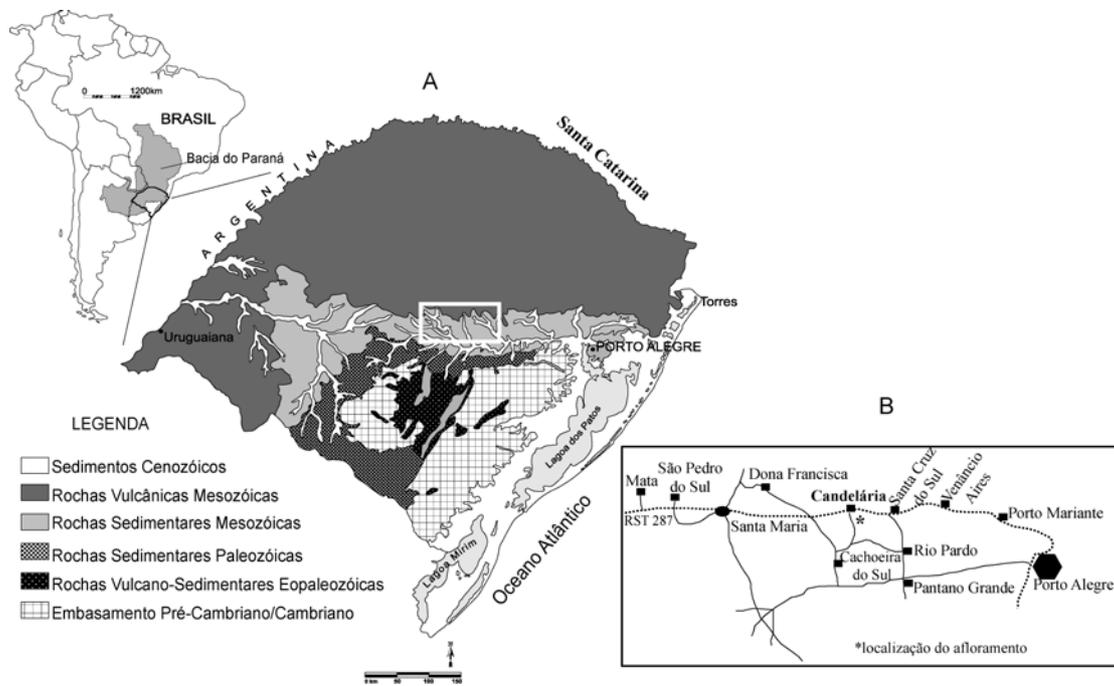


Figura 1 - Localização do afloramento, a 15 km do centro de Candelária, RS.

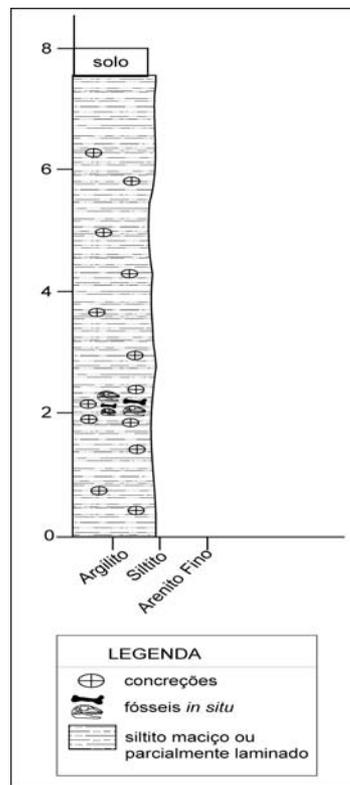


Figura 2 - Perfil sedimentológico da área de estudo. A seta indica o crânio de *Massetognathus* com melhor preservação.

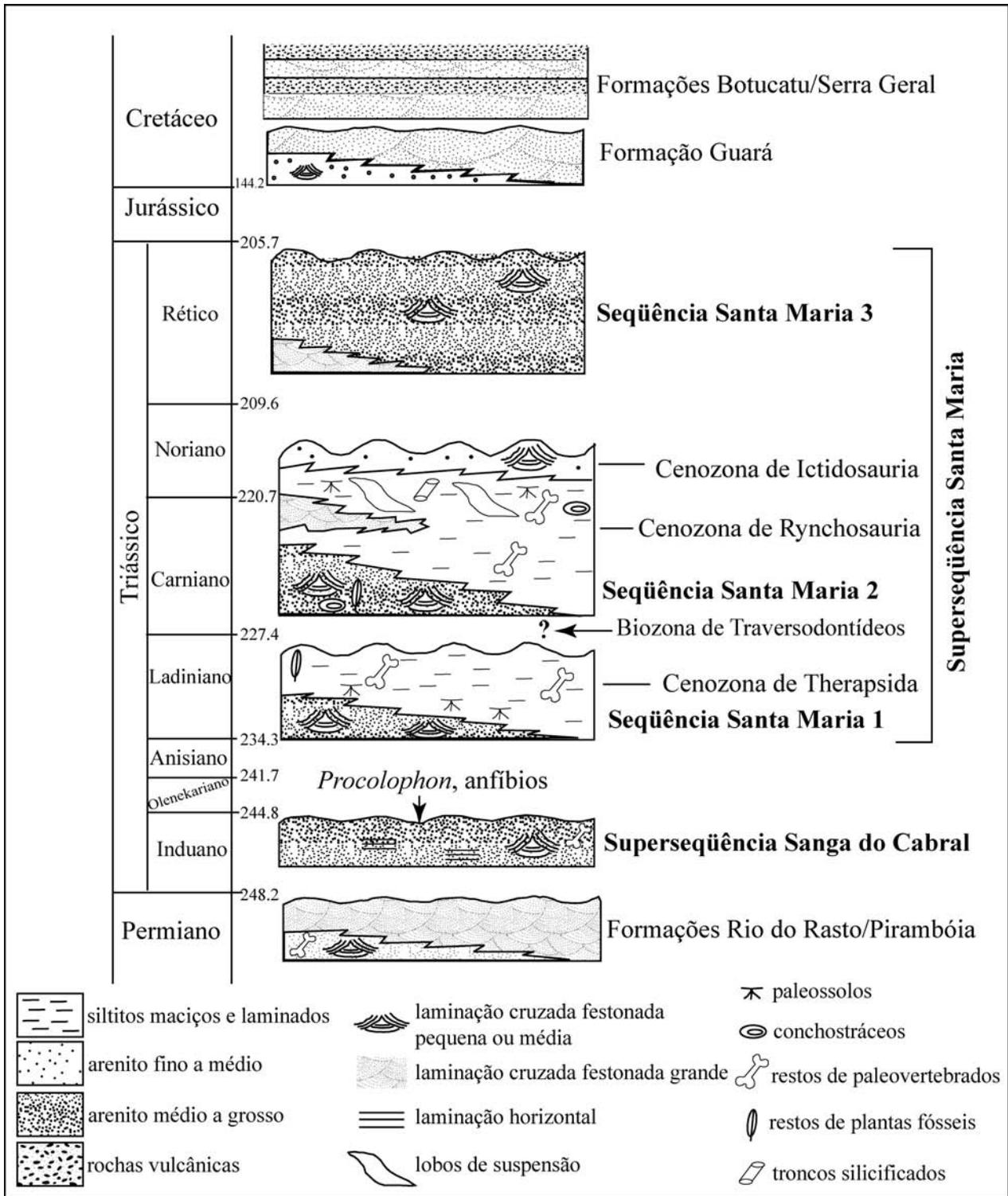


Figura 3 - Posição crono e bioestratigráfica da Cenozona de Therapsida, onde foram encontrados os fósseis aqui descritos, localizados num afloramento do conjunto de ravinas escavadas pela erosão, denominado “Sanga Pinheiros”, no Município de Candelária, RS (modificado de Zerfass *et al.*, 2003).

MATERIAIS E MÉTODOS

A descoberta do afloramento, em 2004, durante um trabalho de campo de prospecção de novos jazigos fossilíferos na região de Candelária (RS), deu início ao trabalho de coleta de dados, que resultou na análise tafonômica aqui apresentada. Os materiais aqui abordados são provenientes de uma ravina de aproximadamente 50 m de extensão e 8 m de perfil vertical, cuja representação geológica em perfil é apresentada na figura 2.

Os métodos de trabalho que precederam a coleta do material consistiram no levantamento geológico da área, na elaboração do perfil estratigráfico e na observação das medidas de posição e orientação dos elementos ósseos aflorantes. A partir daí foi efetuada a retirada de um bloco de rocha, contendo todos os fósseis, os quais se achavam concentrados em uma área de cerca de 1 m². A coleta deste material foi feita de forma que não se perdessem informações tafonomicamente relevantes, obedecendo aos métodos sugeridos por Holz & Barberena (1989) para o trabalho de campo. O material foi tombado no Laboratório de Paleovertebrados do Museu de Paleontologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, sob a sigla UFRGS-PV 1052 T, onde foi submetido à

preparação mecânica, com auxílio de martelos, cinzeis, agulhas e pincéis. A retirada dos fósseis do bloco foi acompanhada com documentação fotográfica para que detalhes como a orientação e os encaixes entre os materiais não fossem perdidos. No período inicial da preparação foi feita uma identificação dos elementos ósseos que estavam visíveis (Fig. 4).

A seguir, iniciou-se a descrição tafonômica do material, levando-se em consideração aspectos como orientação dos fósseis na matriz, grau de articulação, identificação e quantificação dos elementos esqueléticos, além de uma identificação taxonômica preliminar dos espécimes, ainda dentro do bloco. Nessa etapa, os dados obtidos na etapa anterior, foram analisados quanto aos seguintes aspectos:

A) Osteologia: tipo de elemento ósseo e número de elementos;

B) Tafonomia: grau de desarticulação, grau de intemperismo, orientação dos fósseis na matriz, classificação conforme os grupos de Voorhies (1969) e evidências de predação;

C) Identificação taxonômica: medidas dos crânios (côndilo occipital - ponta do focinho) e das mandíbulas e comparações anatômicas.

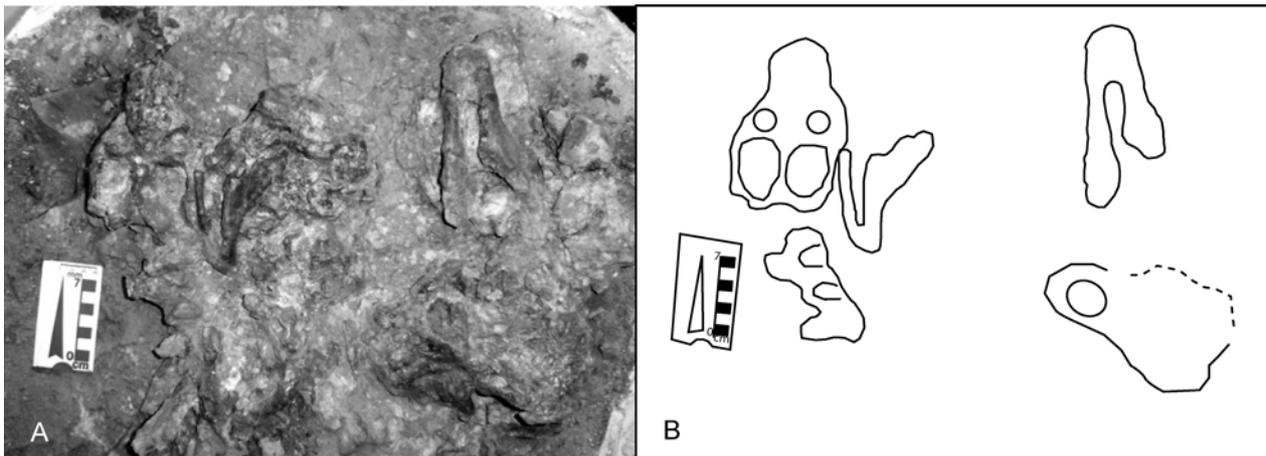


Figura 4 - Detalhe do bloco recém aberto, logo após a coleta (A). Os materiais visíveis foram fotografados em sua posição original antes de serem retirados do bloco, ressaltando (em B) duas mandíbulas, um crânio parcial, um crânio completo e uma seqüência de vértebras.

RESULTADOS

Foram identificados, ao todo, 57 elementos esqueléticos na tafocenose. As comparações anatômicas, feitas com diversos táxons de cinodontes não-mamalianos triássicos da coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS e descritos na literatura, conduziram à

identificação de que todos os crânios e mandíbulas presentes na assembléia pertenciam ao cinodonte transversodontídeo *Massetognathus* (Fig. 5). Os demais elementos pós-craniais, bem como os dentes encontrados são condizentes com esta determinação. O quadro 1, abaixo, lista os tipos ósseos encontrados, bem como a quantidade de cada um deles individualmente.

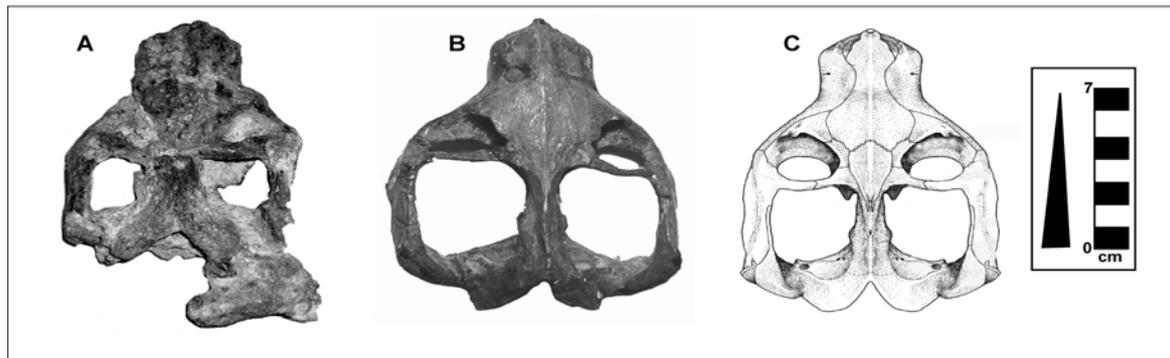


Figura 5 - Crânio de *Massetognathus* coletado no local e comparado ao descrito por Romer (1967), através do qual foi feita a identificação taxonômica. Em A, o crânio coletado no local, em B, *Massetognathus pascuali*, exemplar tombado no Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS (UFRGS PV 0968 T), semelhante ao descrito por Romer (1967) e em C, uma reconstrução apresentada em Reichel *et al.* (2003). Em vista dorsal.

Quadro 1 - Elementos esqueléticos encontrados na tafocenose (um dos crânios articulado; uma das mandíbulas articulada).

Elemento ósseo	Quantidade
Crânios*	6*
Mandíbulas*	5*
Vértebras	25
Dentes	9
Costelas	11
Íleo	1

As medidas tomadas em crânios e mandíbulas revelaram que há espécimes em diferentes etapas de desenvolvimento ontogenético. Como os crânios apresentam-se densamente empacotados, optou-se fazer a representação da série ontogenética através das mandíbulas (Quadro 2 e Fig. 6).

Quadro 2 - Dimensões cranianas, tomadas do côndilo occipital à ponta do focinho (adaptado de Orr, 1986).

Crânio	Comprimento (cm)
A	12,1
B	12,2
C	15,6
D	17,7
E	18
F	23

Em relação aos dados tafonômicos, observou-se que a grande maioria dos fósseis se apresentam desarticulados e com baixo grau de intemperismo. No que se refere ao grau de desarticulação, apenas um crânio e uma mandíbula, bem como uma seqüência com 6 vértebras apresentam-se articulados. Desta forma, dos 57 restos esqueléticos coletados, 14% da amostra apresentam algum tipo de articulação. Os demais materiais, apesar de alguns estarem agrupados (como no caso de alguns crânios “acavalados” sobre outros, ou ainda de uma mandíbula associada à seqüência de vértebras) estão todos desarticulados. Em termos de fragmentação, quase todos os materiais apresentam-se quebrados, mas de tal forma que ainda foi possível fazer a sua identificação. Quanto ao intemperismo, pode-se dizer que as amostras apresentam baixo grau (estágio 1 de Behrensmeyer, 1978) e em relação à divisão nos Grupos de Voorhies, a tafocenose estudada apresenta elementos dos três grupos de Voorhies (Fig. 7), mas com o predomínio de restos esqueléticos pertencentes aos grupos I e III. Por fim, nenhuma orientação preferencial foi identificada (Fig. 8).

Feições diagenéticas, tais como concreções

carbonáticas e lentes carbonatadas estão presentes em distintos níveis do perfil estratigráfico, mas aparecem de forma mais concentrada nos níveis

onde ocorre a tafocenose. Além disto, a grande maioria dos restos coletados é incrustada por uma camada de carbonato de cálcio.



Figura 6 - Diferentes tamanhos de mandíbulas dos cinodontes encontrados no afloramento, indicando distintos estágios ontogenéticos. Em vista dorsal.

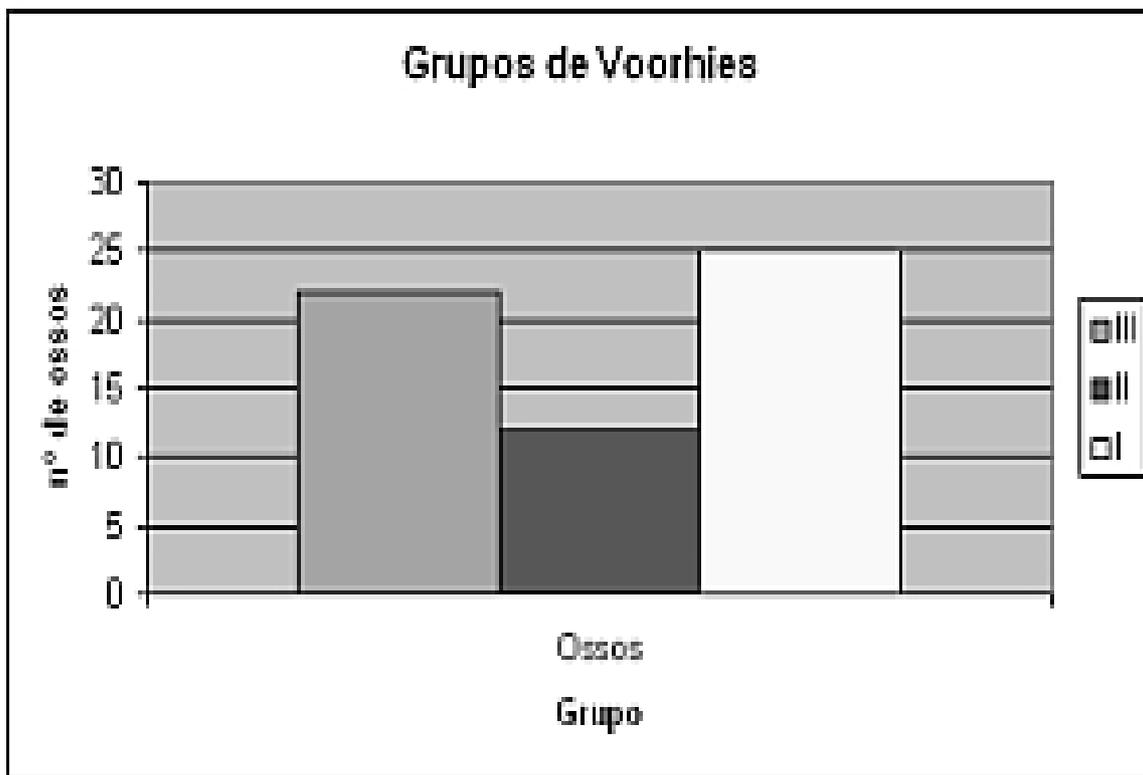


Figura 7 - Número de ossos de cada um dos Grupos de Voorhies identificado na tafocenose de Candelária.

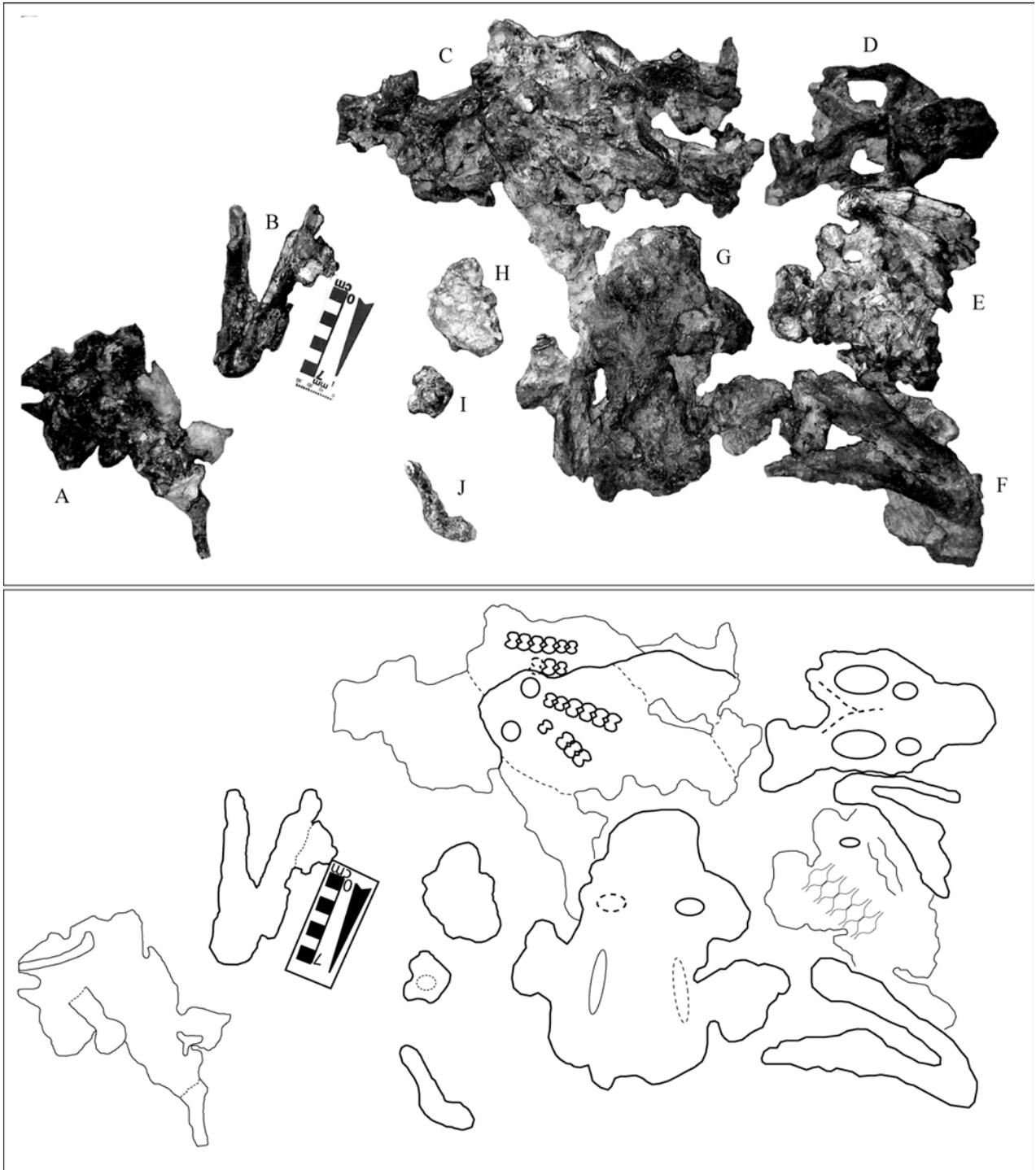


Figura 8 - Remontagem dos elementos esqueléticos coletados na mesma posição em que foram encontrados.

DISCUSSÃO

Confrontando hipóteses: seleção hidráulica ou biogênica?

Tafocenoses de restos de vertebrados desarticulados e/ou fragmentados podem ser resultantes de transporte hidráulico ou biogênico. Com base nisso, para tentar explicar o modo de acumulação da tafocenose aqui estudada, foram confrontadas duas hipóteses de trabalho: concentração sedimentológica x concentração biogênica.

Voorhies (1969) estudou o comportamento hidrodinâmico dos ossos em ambientes fluviais e observou que estes se comportam de acordo com a sua morfologia e o seu tamanho, sendo geralmente afetados por correntes hidráulicas. O movimento dos ossos, na corrente, pode se dar por saltação ou flutuação (incluindo-se aí os ossos do grupo I), por tração (grupo II), enquanto que os elementos ósseos que resistem ao transporte originam depósitos residuais (grupo III - ver Quadro 3).

A tafocenose estudada apresenta elementos dos três Grupos de Voorhies (veja Fig. 6), mas com o predomínio de restos esqueléticos pertencentes aos grupos I e III. Como discutido por Voorhies, estes dois grupos representam os extremos de transportabilidade, sendo os do Grupo I os elementos mais facilmente transportáveis e os do Grupo III constituindo o chamado “depósito residual”. Além disso, como citado anteriormente e facilmente observável nas figuras, alguns fósseis apresentam-se mais empacotados.

Associando-se tais características ao tipo de rocha (pelitos maciços), que não apresenta evidências de paleocorrentes, o que seria indicativo de deposição do sedimento por suspensão, pode-se abandonar a hipótese de transporte hidráulico. Apesar do predomínio de elementos do Grupo I (altamente transportáveis), não há nenhum indicativo de presença de corrente hidráulica que tivesse trazido os ossos de outro lugar, juntando-os aos crânios, mandíbulas e dentes existentes no local. Além disso, as proporções entre os ossos contidos na tafocenose são compatíveis com a hipótese de que todas as peças do Grupo I pertençam aos mesmos espécimes correspondentes ao Grupo III.

Por outro lado, autores como Wood *et al.* (1988), Dominguez-Rodrigo (1998), Hungerbühler (1998) e Sanders *et al.* (2003) observam que sedimentos de planície de inundação com tafocenoses extremamente tendenciadas (grande número de elementos cranianos em detrimento de pós-cranianos, fósseis densamente empacotados) são característicos de concentrações alteradas por ação de predadores/necrófagos. Behrensmeyer (1991) salienta que crânios e mandíbulas são os elementos esqueléticos menos nutritivos e são usualmente descartados pelos predadores.

Confrontando-se as duas hipóteses - concentração sedimentológica x concentração biogênica - verifica-se que a formação de um depósito residual implicaria na presença de evidências sedimentares da passagem de uma corrente capaz de selecionar os elementos ósseos, tais como sedimentos de grão tamanho areia ou superior, contato erosivo e estratificações cruzadas indicando paleocorrente, a qual deveria coincidir com a orientação preferencial dos elementos ósseos. Nenhuma destas evidências é encontrada na tafocenose em questão. Os elementos ósseos estão totalmente imersos numa matriz siltico-argilosa e não possuem qualquer indicio de orientação preferencial. Além disso, existem crânios, mandíbulas e ossos pós-cranianos de tamanhos bastante diferentes, que certamente responderiam de maneira distinta a uma eventual seleção hidráulica. Desse modo, torna-se mais provável que esta acumulação peculiar tenha sido gerada por fatores biogênicos, por ação de predadores ou necrófagos.

Martill (1991) fornece sustentação a esta idéia, constatando que a remoção biológica de elementos esqueléticos do ciclo sedimentar é bastante comum, haja vista que o fosfato de cálcio é um nutriente essencial, mas muitas vezes raro em determinados ambientes. Neste caso, os ossos seriam importante fonte de obtenção deste mineral por parte de predadores/necrófagos, resultando na destruição de partes do esqueleto das presas/carcaças.

A origem da concentração biogênica

No sentido de trazer consistência à hipótese de concentração biogênica aqui defendida, buscou-se apresentar alguns estudos-de-caso acerca de

outras tafocenoses controladas biogenicamente e reunir algumas informações sobre comportamento de predadores em ecossistemas atuais.

Smith (1980) descreve para os depósitos de planície da Formação Beaufort, do Permiano da Bacia do Karoo (África do Sul), uma tafocenose cuja predominância de crânios e mandíbulas é tão evidente que ganhou o nome de “*head only beds*”. Tal assembléia fóssil é composta por restos esqueléticos parcialmente ou totalmente permineralizados por concreções de carbonato de cálcio, onde a ocorrência de crânios e mandíbulas (associados ou não) é de elementos ósseos depositados próximos ao sítio de morte.

Hotton (1967) e Boonstra (1969) também reconhecem associações “*head only*” para a assembléia fossilífera de *Endothiodon* e *Tapinocephalus* para a Formação Beaufort, tendo o primeiro autor atribuído esta assinatura tafonômica à preferência de carnívoros pelo pós-crânio. Para os predadores/necrófagos é muito mais interessante alimentar-se dos elementos pós-cranianos. Além de serem mais fáceis de quebrar e mastigar, apresentam maior valor nutricional - a medula óssea - do que o crânio e a mandíbula, os quais, via de regra, são descartados pelos coletores (Behrensmeyer, 1991).

Ainda que Smith (1993) afirme que a predominância de crânios e mandíbulas, na tafocenose da Formação Teekloof, também do Permiano da Bacia de Karoo, não possa ser atribuída a carnívoros, já que não há para aquela formação registro de animais com dentição capaz de quebrar ossos longos, o autor afirma que, como ocorre com modernos predadores atuais, o pescoço geralmente é a área escolhida para o ataque. Dessa forma, a desarticulação do sínocrânio ocorre quase que imediatamente à morte do organismo.

Smith & Swart (2002) descrevem uma concentração de restos de vertebrados da Formação Omingonde (Triássico do Supergrupo Karoo, da Namíbia) bastante similar à tafocenose de Candelária, onde crânios e mandíbulas isolados e poucos restos pós-cranianos de cinodontes não-mamalianos são encontrados. Tais autores concluem que esse tipo de tafocenose é resultante de uma mortalidade não-seletiva em sedimentos de planície, com período de residência de 2 a 5 anos (de acordo com o grau de intemperismo, proposto por Behrensmeyer, 1978) em superfície, antes de serem

soterrados por depósitos finos (no caso desta formação, depósitos de *loess*).

Em se tratando de ecossistemas atuais, é comum que predadores/necrófagos desmembre a presa ou a carcaça para levar partes da mesma para seus filhotes ou para se alimentar com mais calma em outro lugar, como observado em representantes de Canidae, por exemplo (Stains, 1984; Vaughan *et al.*, 2000). O mesmo tipo de estratégia poderia ser esperado também para os carnívoros de ecossistemas pretéritos. Nesse contexto, o predador/necrófago precisa decidir quais partes irá carregar consigo. Tal decisão dependerá de questões como o valor nutricional de cada parte da presa, a dificuldade em desarticular uma parte da outra e a dificuldade em transportar cada parte consigo (para mais detalhes nesse sentido, veja Lyman, 1994). Como resultado, os caçadores/necrófagos podem ser classificados como mais ou menos seletivos no momento de decidir quais partes da presa devem transportar para seu local de moradia ou sítio de alimentação. Os *menos seletivos* são aqueles que transportam para seu ambiente de moradia qualquer carcaça, enquanto que os *mais seletivos* abandonam as partes menos nutritivas no sítio de predação e carregam consigo apenas as partes mais importantes em termos nutricionais (Rogers & Broughton, 2001).

Bertoni-Machado & Holz (2006) observaram características semelhantes também para o afloramento Schoenstatt, em Santa Cruz do Sul, RS. Neste, apesar de haver uma maior diversidade taxonômica (4 taxons de cinodontes não-mamalianos - Abdala *et al.*, 2001 e 1 de arcossauro - Machado & Kischlat, 2003), o modo tafonômico e o registro sedimentar são bastante parecidos (falta de orientação preferencial e um modo caótico de preservação dos restos, associados a uma litologia pelítica maciça, que levaram à interpretação de uma concentração biogênica para tal tafocenose). Talvez a maior diversidade encontrada no afloramento Schoenstatt seja resultante do ambiente da época. As evidências geológicas, tais como presença de níveis carbonáticos, variação entre concreções carbonáticas (ambientes úmidos) e quartzosas (ambientes secos), associadas à rizólitos, indicam um pequeno lago efêmero, que suportaria uma maior diversidade ecológica.

Na tafocenose de Pinheiros, a presença de concreções é bastante acentuada, ocorrendo

dispersas em todo o perfil (vide Fig. 2). No nível contendo os fósseis, elas estão mais concentradas. Os fósseis também se apresentam bastante concrecionados por carbonato de cálcio. Sabe-se que as inclusões de calcita acarretam um aumento de volume do fóssil e, conseqüentemente, má preservação, por deformações morfológicas, ao reagir o carbonato de cálcio com a apatita, substituindo os radicais de fosfato, ou simplesmente quando precipitam no interior das porosidades ósseas. No caso dos fósseis de Pinheiros devido à incipiente calcificação, não houve uma deformação volumétrica tão grande se comparado com outros fósseis encontrados em outros afloramentos da Formação Santa Maria (Holz & Schultz, 1998), o que possibilitou a identificação taxonômica.

No afloramento da Sanga Pinheiros, não há evidências de variação do nível freático como as que ocorrem no afloramento Schoenstatt, mas as características tafonômicas (grande número de elementos cranianos, num modo caótico de preservação, e semelhanças quanto à diagênese) indicam que os processos ocorridos em ambas as localidades são bastante semelhantes, reforçando a idéia de que a ação biogênica é o principal fator responsável por este tipo de ocorrência.

Baseando-se nesta classificação quanto à predação/necrofagia, presume-se que a tafocenose de Pinheiros, aqui em discussão, foi gerada por agentes **mais seletivos**, uma vez que foram encontrados preferencialmente, crânios, mandíbulas e vértebras, todos considerados elementos de menor valor nutricional. Tais agentes atuaram sobre uma concentração de carcaças que morreram num evento de morte não-seletiva, haja vista que não há preferência por nenhuma faixa etária. O evento gerador desta mortandade em massa, infelizmente não pode ser identificado, mas especula-se que esteja relacionado aos constantes períodos de seca que assolavam o Triássico.

Apesar de não se encontrar evidências diretas da ação de necrófagos/carniceiros, como marcas de dentes (talvez devido ao fato de os ossos estarem permineralizados, o que impede uma boa visualização da superfície óssea), existiam para a época predadores com capacidade suficiente para quebrarem ossos dos cinodontes traversodontídeos aqui descritos. Neste sentido, é provável que cinodontes carnívoros (e.g. *Chiniquodon*) ou

arcossauros (e.g. *Prestosuchus*), que, apesar de não serem encontrados neste afloramento, já foram coletados em depósitos geograficamente próximos da mesma Cenozona de Therapsida, tenham sido os agentes alteradores desta concentração fossilífera.

CONCLUSÕES

A análise tafonômica aqui apresentada buscou integrar os aspectos sedimentológicos e paleontológicos para explicar a formação e preservação de tão peculiar tafocenose. Baseando-se na discussão acima, conclui-se que:

- uma associação de nove espécimes de tetrápodes, incluindo exclusivamente cinodontes não-mamalianos herbívoros, todos atribuídos preliminarmente a *Massetognathus*, constitui-se no primeiro caso de uma concentração monotípica para o Triássico brasileiro;

- a presença do gênero *Massetognathus*, confirma a inclusão desta tafocenose na Cenozona de Therapsida, concordando com os demais achados anteriormente descritos para a região;

- os esqueletos estão predominantemente representados por elementos dos Grupos I e III de Voorhies (1969), apresentando ossos desarticulados e sem orientação na matriz, muitas vezes amontoados. Tal característica, associada à litologia, é indicativa da inexistência de transporte hidráulico deste material;

- a ausência de indicadores de seleção hidráulica e a predominância de ossos dos Grupos I e III de Voorhies (1969) conduzem à conclusão de que a concentração foi gerada pela ação de predadores/necrófagos seletivos, que levaram para fora do local os elementos de maior valor nutricional (ossos pós-cranianos), deixando para trás os restos encontrados na tafocenose (crânios e mandíbulas);

O modelo tafonômico aqui proposto, caracterizado por uma assembléia monotípica gerada pela ação de predadores/necrófagos, é semelhante ao encontrado em comunidades de mamíferos atuais da Ordem Carnívora (e.g. Canidae), que elegem locais preferenciais para alimentação ou para o estoque de alimentos, muitas vezes constituídos por uma única espécie de presa, comportamento este não observado em arcossauros viventes.

Com base em tal constatação e

considerando-se a fauna do Mesotriássico do Rio Grande do Sul, postula-se como mais provável que o suposto predador tenha sido um cinodonte carnívoro como *Chiniquodon*, e não um arcossauro como *Prestosuchus*, devido às mais estreitas relações filogenéticas entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos. De fato, os chiniquodontídeos do Mesotriássico, com dimensões cranianas semelhantes às das hienas atuais, já apresentavam robustos dentes caninos e uma musculatura adutora mandibular que evidencia um funcionamento biomecânico semelhante ao dos modernos carnívoros (Van Valkenburgh & Jenkins, 2002). Tal dado sugere que, a exemplo de vários outros aspectos evolutivos já estudados da biologia dos mamíferos (e.g. Maier *et al.*, 1996; Maier, 1999), estratégias comportamentais “mamalianas”, como as de predação, poderiam já estar estabelecidas em um nível mais inclusivo dentro do Clado Synapsida.

Agradecimentos - Ao CNPq, pelas bolsas de doutorado (CB-M), mestrado (PD-D) e iniciação científica (FK) concedidas. Ao técnico do Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS, Paulo Macedo, pela ajuda na coleta e preparação dos materiais. Ao candelariense Carlos Rodrigues, entusiasta em paleontologia, por todo o apoio na expedição de campo que originou este trabalho e ao Dr. Cesar L. Schultz, pela orientação recebida. Especial agradecimento aos revisores deste artigo, Dr. Marcello Simões (UNESP) e Dr. Ernesto Lavina (UNISINOS) pelas valiosas contribuições ao trabalho original.

REFERÊNCIAS

- Abdala, F.; Ribeiro, A.M. & Schultz, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (middle-late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, **11**: 669-687.
- Andreis, R.R.; Bossi, G.E. & Montardo, D.K. 1980. O grupo Rosário do Sul (triássico) no Rio Grande do Sul - Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31. Balneário de Camboriú. **Anais...**, **2**: 659-673.
- Barberena, M.C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. **Pesquisas**, **7**: 111-129.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. **Paleobiology**, **4**: 150 – 162.
- Behrensmeyer, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E. **Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record**. Topics in Geobiology, 9: 291-235.
- Bertoni-Machado, C. & Holz, M. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the middle triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, **9**(3): 273-282.
- Boonstra, L.D. 1969. The fauna of the *Tapinocephalus* zone (Beaufort beds of the Karroo). **Annals of South African Museum**, **56**: 1-75.
- Da Rosa, A.A.; Pimentel, N.L.V. & Faccini U.F. 2004. Paleoalterações e carbonatos em depósitos aluviais na região de Santa Maria, Triássico médio a superior do sul do Brasil. **Pesquisas em Geociências**, **31**(1): 3-16.
- Dominguez-Rodrigo, M. 1998. Flesh availability and bone modifications in carcasses consumed by lions: palaeoecological relevance in hominid foraging patterns. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **149**: 373-388.
- Fonseca, M.M. 1999. **Caracterização faciológica das formações Santa Maria (membro alemoa) e Caturrita: interpretação da tipologia dos sistemas fluviais**. Porto Alegre. 132p Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Holz, M. & Barberena, M.C. 1989. A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. **Acta Geológica Leopoldensia**, **29**: 77-92.
- Holz, M. & Barberena, M.C. 1994. Taphonomy of south Brazilian Triassic paleoherpetofauna: pattern of death, transport and burial. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **107**: 179-197.
- Holz, M. & Schultz, C.L. 1998. Taphonomy of the Brazilian Triassic paleoherpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. **Lethaia**, **31**: 335-345.
- Holz, M. & Souto-Ribeiro, A. 2000. Taphonomy of the south Brazilian Triassic vertebrates. **Revista Brasileira de Geociências**, **30**(3): 491-494.
- Hotton, N., 1967. Stratigraphy and sedimentation in the Beaufort Series (Permian-Triassic), South Africa. In: Teichert, C. & Yochelson, E.L. (eds.). **R.C. Moore Commemorative Volume**, University of Kansas Press, Kansas, pp. 390-429.
- Huene, F. von. 1935-1942. **Die Fossilien Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalands**. 351pp + 38 il.
- Hungerbühler, A. 1998. Taphonomy of the prosauropod *Sellurosaurus*, and its implications for carnivore faunas and feeding habits in the Late Triassic. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **143**: 1-29.
- Lyman, R.L. 1994. **Vertebrate Taphonomy**. Cambridge University Press, 550 pp.

- Machado, C.B & Kischlat, E.E. 2003. Novo registro de Rhadinosaurs (Archosauriformes: Proterochampsia) para o mesotriássico do Brasil. **Boletim Paleontologia em Destaque**, **18**(44): 47.
- Martill, D.M. 1991. Bone as stones: the contribution of vertebrate remains to the lithologic record. In: Donovan, S.K. (ed.). **The Processes of Fossilization**. Belhaven Press: Londres, p. 270-292.
- Maier, W. 1999. On the evolutionary biology of early mammals - with methodological remarks on the interaction between ontogenetic adaptation and phylogenetic transformation. **Zoologischer Anzeiger**, **328**:55-74.
- Maier, W.; Heever, J.V.D.; Durant, F. 1996. New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, **34**: 9-19.
- Milani, E.J. 2000. Geodinâmica Fanerozoica do Gondwana Sul-Occidental e a Evolução Geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M. & De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Editora UFRGS. p. 275-302.
- Orr, R.T. 1986. **Biologia dos Vertebrados** (5ª ed.). São Paulo: Roca. 200 pp.
- Reichel, M.; Bonaparte, J.F. & Schultz, C.L. 2003. Revisão osteológica de *Massetognathus pascuali*. In: XV SALÃO E XII FEIRA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UFRGS, **Boletim de Resumos**, pp. 134-135.
- Rogers, A. R. & Broughton, J.M. 2001. Selective transport of animal parts by ancient hunters: a new statistical method and an application to the Emeryville Shellmound Fauna. **Journal of Archaeological Science**, **28**: 763-773.
- Romer, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna: III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, **264**: 1 - 25.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, **31**(1): 71-88.
- Sanders, W.J.; Trapani, J. & Mitani, J.C. 2003. Taphonomic aspects of crowned hawk-eagle predation on monkeys. **Journal of Human Evolution**, **44**: 87 - 105.
- Schultz, C.L. & Soares, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictiosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. **Ciência e Natura**, edição especial do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. p. 41
- Smith, R.M.H., 1980. The lithology, sedimentology and taphonomy of floodplain deposits of the Lower Beaufort (Adelaide Subgroup) strata near Beaufort West. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, **83**(3): 399-413.
- Smith, R. M. H. 1993. Vertebrate taphonomy of late Permian floodplain deposits in the southwestern Karoo Basin of South Africa. **Palaios**, **8**: 45-67.
- Smith, R.M.H & Swart, R. 2002. Changing Fluvial Environments and Vertebrate Taphonomy in Response to Climatic Drying in a Mid-Triassic Rift Valley Fill: The Omingonde Formation (Karoo Supergroup) of Central Namibia. **Palaios**, **17**(3): 249-267.
- Stains, H. 1984. Carnivores. In: S. Anderson, J. K. & Jones Jr. (eds). **Orders and Families of Recent Mammals of the World**. New York: John Wiley and Sons. pp 491-521.
- Turnbull, W.D. & Martill, D.M. 1988. Taphonomy and preservation of monoespecific titanotheres assemblage from the Washakie Formation (late Eocene), Southern Wyoming. An ecological accident in the fossil record. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **63**: 91 - 108.
- Van Valkenburgh; & Jenkins, I. 2002. Evolutionary Patterns in the History of Permo-Triassic and Cenozoic Synapsid Predators. In: Michael Kowaleswski and Patricia H. Kelley (eds.), **The fossil record of predation**. The Paleontological Society papers, vol. 8, p. 267-288.
- Vaughan, T. J.; Ryan, N. & Czaplewski, H. 2000. **Mammalogy**, 4th Edition. Toronto: Brooks Cole. 565 pp.
- Voorhies, M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. **Contributions to Geology. Special Paper**, **1**: 69.
- Wood, J.M.; Thomas, R.G. & Visser, J. 1988. Fluvial processes and vertebrate taphonomy: the upper cretaceous Judith River formation, south-central dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **66**: 127 - 143.
- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. & Chemale Jr, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, **161**(1/2) p. 85-105.

Editor responsável pelo artigo: Paulo Alves de Souza