GUIA ICONOGRÁFICO DE VERTEBRADOS FÓSSEIS: UMA FERRAMENTA EM SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA.

NALBA CYNTHIA GONÇALVES DE ABREU & SÉRGIO DIAS-DA-SILVA

Universidade Federal do Tocantins - UFT

Campus Porto Nacional, rua 3 quadra 17 s/n – Jardim dos Ipês, Caixa Postal 136. CEP 77.500-000 Porto Nacional, TO – Brasil. <u>ncbio@uft.edu.br</u>, <u>sergiosilva@uft.edu.br</u>

RESUMO- Uma base de dados iconográfica unificada em um volume único é apresentada com a intenção de reduzir o tempo gasto na busca dos caracteres úteis aos estudos cladogenéticos, tanto de táxons extintos, quanto atuais. Para tanto, foram reunidas distintas informações, tais como, local de ocorrência, unidade estratigráfica, instituições depositárias, materiais disponíveis, números de catálogo, fotos e desenhos esquemáticos e interpretativos dos diferentes tipos de anfíbios fósseis, compondo um guia que facilitasse a construção das matrizes de dados filogenéticos e a economia de tempo por parte dos pesquisadores. O guia iconográfico aqui apresentado enfoca especialmente os materiais relativos a temnospôndilos, mas pode ser utilizado para qualquer grupo de organismos.

Palavras-chave: Vertebrados fósseis, Sistemática filogenética, Guia iconográfico.

INTRODUÇÃO

Desde a popularização da sistemática filogenética, a partir de meados da década de 1960, a taxonomia sofreu uma grande revolução que alterou de forma significativa o conhecimento acerca das relações de parentesco entre os organismos. Vários nomes clássicos de grupos taxonômicos sofreram modificações em termos de sua definição (como, por exemplo, Reptilia, que ao não incluir as aves, se mostrou parafilético), ou se tornaram artificiais, como o termo Labyrinthodontia.

Os organismos fósseis têm demonstrado ser muito úteis nas abordagens da sistemática filogenética, mesmo quando o objetivo é o enquadramento dos grupos atuais. Contudo, sua inclusão nas análises esbarra no fato de que muitas informações encontram-se dispersas na literatura e nem sempre estão disponíveis

em um primeiro momento. Além disso, seus materiais podem estar depositados em diferentes instituições, dispersas pelo globo, nem sempre acessíveis diretamente ao estudioso. Assim, por motivos logísticos e/ou econômicos, o pesquisador acaba se utilizando de informações oriundas de compilações ou de bases bibliográficas. A elaboração de um guia iconográfico, que reúna as diferentes informações contribuiria certamente para a redução do tempo dispensado às diferentes etapas do método cladista.

A elaboração do presente guia foi realizada no Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Tocantins (UFT), onde uma bibliografia significativa em número e uma base fotográfica referente aos anfíbios temnospôndilos está reunida. Os Temnospôndilos são o grupo de vertebrados fósseis que tem sido apontado como ancestral direto dos Lissamphibia (Bolt, 1969; Panchen & Smithson, 1988; Milner, 1989, 1993; Trueb & Cloutier, 1991). Contudo, alguns autores apontam os Lepospondyli como os prováveis ancestrais dos Lissamphibia (Carroll & Curie, 1975; Carroll & Holmes, 1980; Laurin & Reisz, 1997; Laurin, 1998a e Laurin, 1998b). A falta de consenso que existe entre os pesquisadores mostra que, de fato, a origem dos anfíbios atuais é ainda uma questão em aberto.

Quanto ao guia propriamente dito, este foi reunido em uma base de dados iconográfica de vertebrados fósseis, aqueles referentes a este grupo de anfíbios, posteriormente incluída em um único volume destinado ao uso em estudos filogenéticos. O objetivo é propiciar o fácil e rápido acesso aos dados referentes a cada táxon, especialmente no que se refere à quantidade de materiais disponíveis, instituições depositárias, bibliografia e imagens. Este último item permite a observação direta de caracteres morfológicos, nem sempre disponíveis aos estudiosos.

IMPORTÂNCIA GEOLÓGICA DOS TEMNOSPÔNDILOS

O grupo escolhido para a elaboração deste guia também possui importante significância em termos geológicos, constituindo ferramenta de grande utilidade em estudos de geologia sedimentar. No início do Triássico, os temnospôndilos eram amplamente distribuídos pelo Pangea, o supercontinente que reunia praticamente todas as massas de terra daquela época. Eles são relativamente freqüentes em sedimentos depositados em ambientes continentais, predominantemente em fácies

fluviais e lacustres. Os temnospôndilos têm sido considerados um grupo muito importante para a geologia e paleontologia devido a vários aspectos. Além de sua possível relação com o surgimento dos Lissamphibia, vários grupos menos inclusivos (e. g. famílias) são considerados excelentes marcadores bioestratigráficos (fósseis-guia), ajudando na datação das rochas sedimentares onde são encontrados. Por exemplo, os Rhytidosteidae são de ocorrência restrita ao Triássico Inferior (Schoch & Milner, 2000) (exceção feita a um único táxon do final do Permiano - Trucheosaurus major Marsicano & Warren, 1998). Assim, ao se deparar com uma nova localidade (unidade ou afloramento), a identificação de um ritidosteídeo no local ajudará na elucidação da idade deste depósito sedimentar. Para saber mais sobre a importância dos temnospôndilos como marcadores bioestratigráficos ver os trabalhos de Neveling et al. 1999; Lucas, 1998, 1999; Lucas & Schoch, 2002, dentre outros. Outro aspecto que faz com que os temnospôndilos mesozóicos sejam considerados importantes é a morfologia de seu corpo. Este é achatado dorsoventralmente, com elementos não ossificados em suas mãos e pés e dentes labirintodontes indicativos de hábito predador piscívoro. Todas essas características apontam para um modo de vida aquático. Assim, esses animais também servem como indicadores da presenca de um ambiente aquático capaz de suportar essas formas de vida, mesmo que sazonalmente, como é o caso da Formação Sanga do Cabral. A interpretação sedimentológica dos depósitos desta unidade aponta para a presença de canais fluviais efêmeros e lagos sazonais (Souto-Ribeiro & Holz, 1998; Holz & Scherer, 1998, Scherer et al. 2000; Zerfass et al. 2003) onde, em determinada época do ano, podiam prosperar animais essencialmente aquáticos. Assim, a ocorrência de temnospôndilos aquáticos nesses depósitos ajuda na corroboração das evidências fornecidas pela geologia sedimentar. A Formação Sanga do Cabral é considerada por diversos autores como tendo sido depositada durante o Eotriássico. Esta unidade é correlacionada com a Subzona de Procolophon sensu Neveling et al. (1999). A presença de formas globalmente restritas ao Triássico Inferior, corrobora estas datações.

Assim, a elaboração de um guia iconográfico específico para este grupo também é de grande utilidade para o pesquisador em geociências, uma vez que tal guia ajuda na identificação de materiais encontrados em campo de maneira rápida e sem deixar maiores dúvidas acerca de sua identidade taxonômica.

MATERIAL E MÉTODOS

Os passos para a análise filogenética incluem a escolha de um grupo interno (grupo de estudo), de um grupo externo (grupo de comparação), a revisão taxonômica, o levantamento de caracteres homólogos e a elaboração da matriz de dados. A partir daí são obtidos os cladogramas, através do uso de softwares específicos, capazes de permitir a análise da(s) árvore(s) de maior parcimônia (Amorin 1997 e Kitching *et al* 2000).

O guia iconográfico aqui elaborado, visando atender às necessidades da análise cladística foi dividido em duas secções: (1) *base de dados de referência* e (2) *base iconográfica*.

Na base de dados de referência foram reunidas as seguintes informações: listagem de táxons, dados da procedência (coleta), idade do material, bioestratigrafia (Figura 1), dados de coleção (instituição, código do Museu, numeração), identificação anatômica e taxonômica, dados bibliográficos e, finalmente, comentários.

A base iconográfica é composta por fotos e desenhos esquemáticos de vertebrados fósseis (e. g. crânios em vista dorsal, ventral, occipital e lateral, além de materiais pós-cranianos – coluna vertebral, cinturas e membros, quando presentes). As imagens dos materiais foram obtidas através da digitalização de fotos e desenhos, obtidos nas publicações específicas onde foram descritos, ou pessoalmente. A seguir foram editadas em programas gráficos e reunidas à base de dados. Neste trabalho apresentamos as informações reunidas para cada um dos táxons que compõe o grupo dos Rhytidosteidae.

Para o presente estudo foram consultados materiais pertencentes às seguintes instituições:

UFRGS	Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS (Brasil)
UNISINOS	Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, RS (Brasil)
MCN	Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do RS, Porto Alegre, RS (Brasil)
MGM	McGregor Museum, Kimberley, Cape Province (South Africa)
UTGD	Department of Geology, University of Tasmania (Australia)
MUZD	Department of Zoology, Monash University, Tasmania (Australia)
BMNH	Natural History Museum, London (England)
BPI	Bernard Price Institute, Johannesburg (South Africa)
PIN	Paleontological Institute, Academy of Sciences, Moscow (Russian
	Federation)
PIU	Palaeontological Institute of the University of Uppsala (Sweeden)
GSI	Geological Survey of India (India)
MNHN	Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (France)
UMZC	University Museum of Zoology, Cambridge (England)
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge,
	Massachussetts (USA)
AMNH	American Museum of Natural History, New York (USA)
AMG	Albany Museum, Grahamstown (South Africa)
QM	Queensland Museum, Brisbane (Australia)
UCMP	Museum of Paleontology, University of California, Berkeley (USA)
WAM	Western Australian Museum, Perth (Australia)
BMR	Bureau of Mineral Resources, Canberra (Australia)
NSWGS	Mining Museum of the New South Wales Geological Survey,
	Sydney (Australia)

DISCUSSÃO E RESULTADOS

Após a análise do material bibliográfico e dos fósseis, quando presentes, foram compilados dados de 19 táxons referentes ao clado Rhytidosteidae (*sensu* Marsicano & Warren, 1998) ou proximamente relacionados. Lista de táxons do presente guia:

Grupo externo

Australerpeton cosgriffi Benthosuchus sushkini Rhineceps nyasaensis Watsonisuchus magnus

Grupo interno

Arcadia miriadens Cabralia lavinai Chomatobatrachus halei Deltasaurus kimberleyensis

Derwentia warreni

Eolydekkerina magna

Indobrachyops panchetensis

Laidleria gracilis

Luzocephalus blomi

Lydekkerina huxleyi

Mahavisaurus dentatus

Nanolania anatopretia

Peltostega erici

Pneumatostega potamia

Rhytidosteus capensis

O presente guia iconográfico sumariza o material fossilífero disponível até o momento para os Rhytidosteidae e grupos relacionados. Apenas as espécies-tipo de cada gênero foram utilizadas. Em caso de sinonímia, o sinônimo sênior aparece em primeiro lugar, seguido pelos sinônimos júniores.

Os táxons são apresentados em ordem alfabética

Grupo externo

• Australerpeton BARBERENA, 1998 (Figuras 1 a 9)

Espécie tipo:

Australerpeton cosgriffi BARBERENA, 1998

Material: Holótipo: IG-UFRGS PV 0227 Crânio parcial.

Horizonte e localidade: Formação Rio dos Ratos, Grupo Passa Dois, Tatariano, Permiano Superior.



Figura 1: *Australerpeton cosgriffi.* Crânios de especimens adultos tentativamente associados . Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 2: *Australerpeton cosgriffi.* Em A, vista dorsal do bloco a (parte anterior); em B, vista ventral do bloco a; em C, vista ventral do bloco b (parte posterior). Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 3: *Australerpeton cosgriffi.* Em A, fragmento do crânio; em B e C, lado direito e esquerdo de alguns blocos; em D, lado esquerdo da região truncal; em E, fêmur direito preservado no lado direito do bloco D; em F, algumas vertebras caudais; e G, H e I, intercentros caudais isolados; em J, fragentos da mandíbula inferior. Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 4: *Australerpeton cosgriffi.* Reconstituição em vista dorsal e ventral. Modificado de Barberena 1998.



Figura 5: *Australerpeton cosgriffi.* Desenho esquemático da cintura escapular direita. Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 6: *Australerpeton cosgriffi.* Desenho esquemático da cintura escapular esquerda. Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 7: *Australerpeton cosgriffi.* Reconstituição das vertebras de um adulto em vista lateral. Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 8: *Australerpeton cosgriffi.* Desenho esquemático da sequência incompleta das costelas de um especimen adulto. Modificado de Dias e Schultz, 2003.



Figura 9: *Australerpeton cosgriffi.* Desenho esquemático do fêmur. Em A, direita em vista anterior; em B, esquerda em vista posterior; em C, esquerda em vista ventral; em D, contornoi da extremida proximal. Modificado de Dias e Schultz, 2003.

• Benthosuchus EFREMOV, 1937 (Figuras 10 a 17)

Espécie tipo:

Benthosuchus sushkini (EFREMOVI, 1929) EFREMOV, 1937

Material: Holótipo: PIN 9 / 2243/1. Crânio.

Horizonte e localidade: Rybinskian Horizon, Vetluga Series, ? Olonekiano, Triássico Inferior..



Figura 10: *Benthosuchus sushkini.* Fotografia do crânio em vista dorsal. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 11: *Benthosuchus sushkini.* Fotografia do crânio em vista dorsal. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no origianl.



Figura 12: *Benthosuchus sushkini.* Fotografia da mandíbula em vista labial. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 13: *Benthosuchus sushkini.* Fotografia da mandíbula em vista lingual. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 14: *Benthosuchus sushkini.* Reconstituição do crânio em vista dorsal e ventral. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 15: *Benthosuchus sushkini.* Reconstituição do crânio em vista lateral. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 16: *Benthosuchus sushkini.* Reconstituição do crânio em vista occipital. Modificado de Efremov, 1937. Sem escala no original.



Figura 17: *Benthosuchus sushkini.* Reconstituição da mandíbula em vista e labial. Modificado de .

• Rhineceps WATSON, 1962 (Figura 18)

Espécie tipo:

Rhineceps nyasaensis (HAUGHTON, 1927).

Material: Holótipo: SAN 7866. Mandibula fragmentada descrita por HAUGHTON (1927). UMZC T.259. Partes de um crânio e mandibulas de acordo com WATSON (1962).

Horizonte e localidade: Chiweta Beds, Permiano Superior.



Figura18: *Rhineceps nyasaensis.* Reconstituição do crânio emm vista dorsal ventral e occipital. Modificado de Schoch e Milner, 2000.

• Watsonisuchus OCHEV, 1966 (Figuras 18 a 21).

Espécie tipo:

Watsonisuchus magnus (WATSON, 1962)

Material: Holótipo: UMZC T.173 (=DMSW B.122). Crânio posterior e mandíbula fragmentada.

Horizonte e localidade: Prince Albert District, Cape Province, Africa do Sul, Triassico Inferior.



Figura 18: Watsonisuchus magnus. Crânio em vista dorsal. Modificado de. Escala:



Figura 19: Watsonisuchus magnus. Crânio em vista ventral. Modificado de. Escala:



Figura 20: Watsonisuchus magnus. Crânio em vista occipital. Modificado de. Escala:



Figura 21: Watsonisuchus magnus. Modificado de. Escala:

Grupo Interno

• Arcadia WARREN & BLACK, 1985 (Figuras 22 a 25)

Espécie tipo:

Arcadia myriadens WARREN & BLACK, 1985

Material: Holótipo: QM F10121 Crânio parcial, mandíbulas e pequena quantidade de material pós-craniano.

Espécimens referidos: QM F12293 (Crânio Juvenil) Material adicional: QM F35394 Yates (1999)

Horizonte e localidade: Duckworth Creek, Formação Arcadia, Australia



Figura 22: *Arcadia myriadens*. Fotografia do crânio em vista dorsal. Retirado de Warren & Black, 1985. Escala: 50 mm.



Figura 23: *Arcadia myriadens*. Fotografia do crânio em vista ventral. Retirado de Warren & Black, 1985. Escala: 50 mm.



Figura 24: *Arcadia myriadens*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Warren & Black, 1985. Escala: 50 mm.



Figura 25: *Arcadia myriadens*. Fotografia do crânio em vista occipital. Retirado de Warren & Black, 1985. Escala: 50 mm.

• Cabralia Dia-da Silva, Marsicano & Schultz, 2006 (Figura 26)

Espécie tipo:

Cabralia lavinai Dia-da Silva, Marsicano & Schultz, 2006

Material: Holótipo: U 4302. Crânio parcial (praticamente a metade esquerda). Parátipo: U 4303. Palato parcial .

Espécimes referidos: fragmento craniano PV 0497 T; fragmento craniano MCN PV 2606.

Horizonte e localidade: zona 'empobrecida' (Cenozona de Procolophon, *sensu* Neveling, 1999) da Formação Sanga do Cabral, Triássico Inferior da Bacia do Paraná, município de Cachoeira do Sul.



Figura 26: *Cabralia lavinai*. Fotografia do crânio em A, B, e C. Em A, vista dorsal; em B, vista occipital; em C, vista lateral. Fotografia do palato em D, E e F. Em D, vista dorsal; em E, vista ventral; em D, vista lateral. Desenho esquemático crânio em G, H, I. Em G, vista dorsal; em H, vista lateral; em I, vista occipital. Desenho esquemático do palato em J, L, K. Em J, vista dorsal; em L, vista ventral; em K, vista lateral.

• Chomatobatrachus, COSGRIFF, 1974 (Figuras 27 a 30).

Espécie tipo:

Chomatobatrachus halei COSGRIFF, 1974

Material: Holótipo: UTGD 80738, crânio completo.

Parátipo: UTGD 58995, 85709, 85730, 87786 e MUZD 2104 (fragmentos cranianos); UTGD 85704 (ramo mandibular esquerdo completo); UTGD 58986, 85705,85706, 85783, 87803, 87804, 87521, 8722 e MUZD 1962 (fragmentos mandibulares); UTGD 87789, 87790, 87791, 87792, 87793, 87794 e 87795 (crânios incompletos); UTGD 87796 (ramo mandibular direito quase completo); UTGD 87797 (clavícula direita incompleta)

Horizonte e localidade: Formação Knocklofty, Induano-Olenekiano, Triássico Inferior, Australia. Meadowbank Dam, Sudeste da Tasmânia.



Figura27: *Chomatobatrachus halei*. Fotografia do crânio em vista dorsal. Retirado de Cosgriff, 1974. Escala: 20 mm.



Figura28: *Chomatobatrachus halei*. Fotografia do crânio em vista ventral. Retirado de Cosgriff, 1974. Escala: 20 mm.



Figura 29: *Chomatobatrachus halei*. Fotografia do crânio em vista dorasal. Retirado de Cosgriff, 1974.



Figura 30: *Chomatobatrachus halei*. Reconstituição do crânio em vista dorsal, ventral e occipital. Retirado de Cosgriff, 1974. Sem escala no original.

• Deltasaurus COSGRIFF, 1965 (Figuras 31 e 32)

Espécie tipo:

Deltasaurus kimberleyensis COSGRIFF, 1965

Material: Holótipo: WAM 62.1.44, crânio parcial (Figura 47).

Parátipo: UCMP 61062, 61063, 61064 (crânios incompletos); UCMP 61061, 61135, 61142, 61232, 61277, 61306, 61308, 61309, 61310, 61313, 61314, 61380, 61381, 61383, 61384, 61385, 61386, 61387, 61390 e 62156 (fragmentos cranianos); 61098 (mandíbula incompleta articulada); WAM 60.9.16, 64.7.17, UCMP 61068, 61071, 61072, 61073, 61099, 61100, 61101, 61102, 61103, 61104, 61105, 61106, 61107, 61108, 61110, 61111, 61112, 61114, 61116, 61117, 61118, 61119, 61120, 61121, 61122, 61123, 61126, 61127, 62158, 64972, BMR F21794, F21805, F21807, F 21817 (fragmentos mandibulares); UCMP 61080, 61082, 61083, 61084, 61085, 61087, 61137 e 61307 (clavículas e fragmentos claviculares); UCMP 61092 e 61237 (fragmentos claviculares); UCMP 61124, 61130, 61131, 61139, 61319, 61322, 61325, 61326 e 61327 (fragmentos interclaviculares)

Horizonte e localidade: Porção superior da Formação Blina, Olenekiano, Triássico Inferior, Australia



Figura 31: *Deltasaurus kimberleyensis*. Desenho esquemático do crânio. Em A, vista dorsal; em B, vista ventral. Retirado de Cosgriff, 1965. Sem escala no original.



Figura 32: *Deltasaurus kimberleyensis*. Reconstituição da mandíbula em vista labial e lingual. Retirado de Cosgriff, 1965. Sem escala no original.

• Derwentia COSGRIFF, 1974 Figuras 33 a 35)

Espécie tipo:

Derwentia warreni COSGRIFF, 1974

Material: Holótipo: UTGD 87784, crânio quase completo.

Parátipo: UTGD 87783 (fragmento proveniente da porção anterior da superfície palatal do crânio incluindo porções de ambos os vômeres).

Material referido: UTGD 88066 (porção basal do processo cultriforme do paraesfenóide)

Horizonte e localidade: Formação Knocklofty, Induano-Olenequiano, Triássico Inferior. Old Beach, southeastern Australia.

Comentário: Cosgriff (1974) posicionou Derwentia Rhytidosteidae. em Posteriormente Cosgriff & Zawiskie (1979) deslocaram 0 táxon para Indobrachyopidae. Anos mais tarde, Milner (1990) argumentou que todos os táxons australianos (Derwentia, Arcadia, Acerastea, e Rewana) deveriam ser posicionados em uma nova família, embora na época não tenha formulado nenhuma denominação formal para a mesma. Finalmente, Schoch & Milner (2000) posicionaram Derwentia e os outros táxons australianos na nova família Derwentiidae.



Figura 33: *Derwentia warreni*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Cosgriff, 1974. Sem escala no original.



Figura 34: *Derwentia warreni*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Cosgriff, 1974. Sem escala no original.



Figura 35: *Derwentia warreni*. Reconstituição do crânio em vista occipital. Retirado de Cosgriff, 1974. Sem escala no original.

• *Eolydekkerina* SHISHKIN, RUBIDGE & KITCHING, 1996 (Figuras 36 a 39)

Espécie tipo:

Eolydekkerina magna SHISHKIN, RUBIDGE & KITCHING, 1996

Material: Holótipo: BPI/1/5079, crânio praticamente completo.

Horizonte e localidade: Porção inferior da Cenozona de Lystrosaurus. Bethulie, Orange Free State, África do Sul



Figura 36: *Eolydekkerina magna*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 37: *Eolydekkerina magna*. Reconstituição do crânio em vista ventral. Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 38: *Eolydekkerina magna*. Reconstituição do crânio em vista lateral. Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 39: *Eolydekkerina magna*. Reconstituição do crânio em vista occipital. Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.

• Indobrachyops HUENE & SAHNI, 1958 (Figuras 40 e 41)

Espécie tipo:

Indobrachyops panchetensis HUENE & SAHNI, 1958

Material: Holótipo: GSI 17754, crânio quase completo

Horizonte e localidade: Porção Superior da Formação Panchet, Induano, Triássico Inferior. Dhenua, Raniganj Coalfield, Bengal, India.

Comentários: Huene & Sahni (1958) descreveram este táxon como membro de Brachyopidae. Welles & Estes (1969) e Cosgriff (1969) removeram o táxon dessa família mantendo-o como Temnospondyli *incertae sedis*, pela presença do osso lacrimal, narinas muito próximas uma da outra e padrão de ornamentação dos ossos dérmicos do teto craniano. Cosgriff & Zawiskie (1979) transformaram este táxon no gênero tipo de uma nova família (Indobrachyopidae). Anos mais tarde, Warren & Black (1985) argumentam que a reconstituição do crânio feita por Huene & Sahni era muito larga ('too broad'), as suturas pós-orbitais singulares ('odd') e que o lacrimal estaria provavelmente ausente, posicionando o táxon dentro de Rhytidosteidae, no que foram seguidos por Milner (1990a). Concluindo, Schoch & Milner consideram o táxon problemático, mantendo-o apenas como Rhytidostea *incertae sedis*.



Figura 40: *Indobrachyops panchetensis*. Fotografia do crânio em vista dorsal. Retirado de Schoch & Milner, 2000. Sem Escala no original.



Figura 41: *Indobrachyops panchetensis*. Fotografia do crânio em vista dorsal. Retirado de Huene & Sahni, 1958. Sem Escala no original.

• Laidleria KITCHING, 1957 (Figuras 42 a 46)

Espécie tipo:

Laidleria gracilis KITCHING, 1957

Material: Holótipo: AMG 4313, crânio e parte anterior do esqueleto em vista ventral (Figura 48).

Horizonte e localidade: ?Cenozona de *Cynognathus*, Série Beaulfort, Triássico Inferior. Engcobo District, Eastern Cape Province.

Comentário: Kitching (1957) descreveu este táxon como possuidor de uma mistura de caracteres trematosauróides e capitosauróides. Nesse trabalho, ele sugeriu a possibilidade de criação de uma nova família com base nesse táxon, porém o mesmo foi descrito como um trematossaurídeo. Autores subsegüentes posicionaram Laidleria na família Laidleridae COSGRIFF, 1965; superfamília Rhytidosteoidea. Posteriormente Cosgriff & Zawiskie (1979) mantiveram o status de família e modificaram sua opinião quanto à superfamília (incertae sedis). Warren & Black (1985) posicionaram a família dentro de Rhitidosteoidea. Carroll (1988) e Milner (1990a) retornaram o táxon para Rhytidosteidae. Warren (1998), revalidou Laidleridae e, finalmente, Shoch & Milner (2000) reposicionaram o táxon dentro de Rhytidosteidae, argumentando que o mesmo possui todos os caracteres dessa família listados em seu levantamento (ver acima sinapomorfias de Rhytidosteidae). Recentemente, (Yates & Warren, 2000; Marsicano, comunicação pessoal) verificaram a presença de um sulco no quadradojugal de Laidleria, lateral aos côndilos quadrados, fazendo com que o quadradojugal se levante em vista occipital ('...the guadratejugal forms an overhang in occipital view...') e consideraram este caráter autapomórfico para o táxon.



Figura 42: *Laidleria gracilis*. Fotogragia do crânio em vista dorsal, ventral e occipital. Retirado de Warren, 1998. Escala: 10 mm.



Figura 43: *Laidleria gracilis*. Desenho esquemático do crânio em vista dorsal. Retirado de Warren, 1998. Escala: 10 mm.



Figura 44: *Laidleria gracilis*. Desenho esquemático do crânio em vista ventral. Retirado de Warren, 1998. Escala: 10 mm.



Figura 45: *Laidleria gracilis*. Desenho esquemático do crânio em vista occipital. Retirado de Warren, 1998. Escala: 10 mm.



Figura 46: *Laidleria gracilis*. Reconstituição das vertebras. Retirado de Warren, 1998. Escala: 10 mm. • Luzocephalus SHISHKIN, 1980 (Figuras 47 a 50)

Espécie tipo:

Luzocephalus blomi SHISHKIN, 1980

Material: Holótipo: PIN 3784/1, crânio parcial bem preservado (Figura 45)

Horizonte e localidade: Formação Wordie Creek, Biozonas *Ophiceras* e *Proptychites*, Plateau Stensiö e Spath na costa sudoeste de Kap Stosch, Hold-with-Hope. Leste da Groenlândia.



Figura 47: *Luzocephalus blomi*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Shishkin, 1980.



Figura 48: *Luzocephalus blomi*. Reconstituição do crânio em vista ventral. Retirado de Shishkin, 1980. Sem escala no original.



Figura 49: *Luzocephalus blomi*. Reconstituição do crânio em vista lateral. Retirado de Shishkin, 1980.



Figura 50: *Luzocephalus blomi*. Reconstituição do crânio em vista occipital. Retirado de Shishkin, 1980.

• Lydekkerina BROOM, 1915 (Figuras 50 a 53)

Espécie tipo:

Lydekkerina huxleyi (LYDEKKER, 1889) BROOM, 1915 Bothriceps huxleyi LYDEKKER, 1889 Putterilia platyceps BROOM, 1930

Material: Holótipo: BMNH R. 507, crânio completo (Figura 46).

Espécimens referidos: AMNH 9799, BMNH R6850, BPI 3223, 4249, 4319, 4336, 4683, NMQR 1428, 1431, 1432, 1435, 3182, SAM 3604, K1121, K1421, TM 183, UMZC T214 (crânios) UMZC T206 & T238 UMZC T110 BMNH R504- 506, R508, R3909, R5482, R6850 BPI 1373

Horizonte e localidade: Cenozona de Lystrosaurus, África do Sul



Figura 50: *Lydekkerina huxleyi*. Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 51: *Lydekkerina huxleyi*. Reconstituição do crânio em vista ventral. Retirado de Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 52: *Lydekkerina huxleyi*. Reconstituição do crânio em vista occipital. Retirado de Retirado Shishkin, Rubidge & Kitching, 1996. Escala: 10 mm.



Figura 53: *Lydekkerina huxleyi*. Mandíbula em vista lingual. Retirado de Retirado Schoch e Milner (2000). Sem escala no original.

• Mahavisaurus LEHMAN, 1966 (Figuras 54 e 55)

Espécie tipo:

Mahavisaurus dentatus, LEHMAN, 1966

Material: Holótipo: MNHN espécimem, número não identificado, figurado em Lehman (1966).

Horizonte e localidade: Parte inferior da série Sakamena, (Middle Sakamena Gp) Madagascar

Comentário: Lehman (1966) descreveu um fragmento de palato como pertencendo a um braquiopóide indeterminado, o qual provavelmente pertence a *M. dentatus* (Schoch & Milner 2000).



Figura 54: *Mahavisaurus dentatus*. Fotografia do crânio em vista dorsal. Retirado de Lehman, 1966. Sem escala no original.



Figura 55: *Mahavisaurus dentatus*. Fotografia do crânio em vista ventral Retirado de Lehman, 1966. Sem escala no original.

• Nanolania WARREN & HUTCHINSON, 1990 (Figuras 56 a 58)

Espécie tipo:

Nanolania anatopretia WARREN & HUTCHINSON, 1990.

Material: Holótipo: QMF 12293 . Parte posterior do crânio com fragmentos de mandíbulas associadas.

Material: Parátipo: QMF 14480, crânio completo compressado associado com mandíbulas; QMF 35247, crânio compressado lateralmente, com ramo mandibular direito articulados, pobremente preservados; QMF 35393 (Fig. 3), crânio dorsoventralmente conpressado; QM F39666, seção posterior de crânio associado a uma mandíbula fragmentada.

Horizonte e localidade: Headwaters of Duckworth Creek, Bluff, south central Queensland (Queensland Museum locality L215), Australia. Formação Arcadia do Grupo Rewan, Triássico Inferior.



Figura 56: *Nanolania anatopretia.* Fotografia e desenho esquemático do crânio. Em A, vista dorsal; em B, vista ventral; em C, vista lateral; em D, vista occipital. Retirado de Yates, 2000. Escala: 10mm.



Figura 57: *Nanolania anatopretia.* Fotografia e desenho esquemático do crânio. Em A, vista dorsal; em B, vista lateral. Retirado de Yates, 2000. Escala: 10mm.



Figura 58: *Nanolania anatopretia.* Fotografia e desenho esquemático do crânio. Em A, vista dorsal; em B, vista ventral. Retirado de Yates, 2000. Escala: 10mm

• Peltostega WIMAN, 1916 (Figuras 59 a 61)

Espécie tipo:

Peltostega erici WIMAN, 1916 Peltostega wimani NILSSON, 1946

Material: Holótipo: PIU U.24 (porção posterior de um crânio bem preservado, quebrado aproximadamente ao nível orbital. Grande parte da face esquerda e maior parte da região ventral da face direita faltando. Ossos dérmicos do teto craniano, palato e região occipital bem aparentes. Crânio comprimido dorsoventralmente, fazendo com que os ossos dérmicos do teto craniano fiquem quase em contato com o processo cultriforme).

Espécimen referido: PIU U 39 (previamente descrito como holótipo do sinônimo júnior) porção posterior do crânio fraturada atrás das órbitas. Teto craniano, occiput e metade esquerda do fragmento intactos, não comprimidos. Ossos da metade direita separados e mais ou menos fragmentários. Palato não preservado.

Horizonte e localidade: Membro Sticky Keep, Formação Kongressfjellet, Olenequiano, Triássico Inferior. Mt Andersson, Vale Sassen, Spitzbergen, Svalbard.

Comentário: Säve-Söderbergh (1935) criou a família Peltostegidae para abrigar *Peltostega erici* e *P. wimani*. Nilsson (1946) criou a superfamília Peltostegoidea para abrigar esta família. Romer (1947) incluiu ambas as espécies em Trematosauridae. Cosgriff (1965) criou a superfamília Rhytidosteoidea para abrigar *Deltasaurus*, *Peltostega* e *Rhytidosteus* (Rhytidosteidae HUENE, 1920), no que foi seguido por Schoch & Milner (2000).



Figura 59: *Peltostega erici.* Crânio em vista dorsal. Retirado de Wiman, 1916. Sem escala no origina.



Figura 60: *Peltostega erici.* Crânio em vista ventral. Retirado de Wiman, 1916. Sem escala no origina.



Figura 61: *Peltostega erici.* Crânio em vista occipital. Retirado de Wiman, 1916. Sem escala no origina.

• Pneumatostega COSGRIF & ZAWISK, 1979 (Figuras 62 a 67)

Espécie tipo:

Pneumatostega potamica COSGRIF & ZAWISK, 1979.

Material: Holótipo: BPI F. 981. Molde de um crânio parcial.

Horizonte e localidade: Zona Lystrossaurus Assemblage, Série Beaufort, triássico Inferior.



Figura 62: *Pneumatostega potamica.* Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.



Figura 63: *Pneumatostega potamica.* Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.



Figura 64: *Pneumatostega potamica*. Reconstituição da mandíbula em vista labial, ventral e lingual. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.



Figura 65: *Pneumatostega potamica.* Reconstituição da clavícula esquerda em vista ventral e lateral. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.



Figura 66: *Pneumatostega potamica*. Reconstituição das vertebras em vista anterior e lateral. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.



Figura 67: *Pneumatostega potamica.* Desenho esquemático da interclavícula. Retirado de Cosgrif & Zawisk, 1979.

• *Rhytidosteus* OWEN, 1884 (Figuras 68 e 69)

Espécie tipo:

Rhytidosteus capensis OWEN, 1884 Rhytidosteus uralensis, SHISHKIN, 1994

Material: Holótipo: BMNH R. 455, crânio parcial e partes de mandíbulas associadas.

Espécimens referidos: BMNH R. 503, quatro fragmentos cranianos e uma clavícula; PIN 2394/17 (*R. uralensis*), mandíbula parcial.

Horizonte e localidade: *R. capensis* - Cenozona de Lystrosaurus, Série Beaulfort, Triássico Inferior. África do Sul. *R. uralensis* – Horizonte Yarensquiano, Spathiano, Tr. Inferior.



Figura 68: *Rhytidosteus capensis.* Reconstituição do crânio em vista dorsal. Retirado de Owen 1884. Sem escala no original.



Figura 69: *Rhytidosteus capensis.* Reconstituição do crânio em vista ventral. Retirado de Owen 1884. Sem escala no original.

- Amorin, D. S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. 2. ed. rev. amp. Sociedade Brasileira de Entomologia, Holos Editora, p. 1-276.
- Broom, R. 1915. On the Triassic Stegocephalians, *Brachyops, Bothriceps and Lydekkerina*, gen. nov. *Proceedings of de Zoological Society of London*. **26**:363-368.
- Cosgriff, J. W. 1965. A new genus of Temnospondyli from the Triassic of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, **48**(3):65-90.
- Cosgriff, J. L. 1969. *Blinasaurus*, a brachyopid genus from Western Australia and New South Wales. *Journal of the Royal Society of Western Australia*. **52**(3):65-88.
- Cosgriff, J. W. & Zawiskie, J. M. 1979. A new species of the Rhytidosteidae from the Lystrosaurus Zone and a review of the Rhytidosteoidea. *Palaeontologia Africana*. **22**:1-27.
- Cosgriff, J. W. 1974. Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania. Special Paper Geological Society of America, **149**:1-134.
- Damiani, R. J., 2001. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **133**:379-482.
- Huene, F. von & Sahni, M. R. 1958. On *Indobrachiops panchetensis* gen. et sp. nov. from the upper Panchets (Lower Trias) of the Raniganj coalfield. Monograph of the Palaeontological Society of India. *Monograph* 2:1-14.
- Jupp, R. & Warren, A. A. 1986. The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. *Alcheringa*, **10**:99-124.

- Kitching, J. W. 1957. A new small Stereospondylous labyrinthodont from the Triassic beds of South Africa. *Palaeontologia Africana* **5**:67-82.
- Lehman, J. P. 1966. Nouveaux Stégocéphales de Madagascar. Annales de Paléontologie, **52**(2):117-147.
- Lydekker, R. 1889. Note on the ocurrence of a species of *Bothriceps* in the Karroo System o0f South Africa. *Annals Magna Natural History*, **6**(4):475-476.
- Marsicano, C. A. & Warren, A. A. 1998. The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trucheosaurus major* (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli). *Bulletin Natural History Museum of London* (Geology) **54**(2):147-154.
- Milner, A. R. 1990a. The radiations of temnospondyl amphibians. In: Major evolutionary radiations. Taylor-Paul-David (editor); Larwood-Gilbert-Powell (editor). Systematics Association Special Volume. 42:321-349.
- Neveling J.; Rubidge, B. S.; Hancox, P. J. 1999. A lower Cynognathus Assemblage Zone fossil from the Katberg Formation (Beaufort Group, South Africa). South African Journal of Science, **95**:555-556
- Owen, R. 1884. On a labyrinthodont amphibian (*Rhytidosteus capensis*) from the Trias of the Orange Free State, Cape of Good Hope. *Quart. Journal Geol. Soc. London* **40**, 333-339.
- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. Handbuch der Paläoherpetologie, Encyclopedia of Paleoherpetology – Stereospondyli, Part 3B. Wellnhofer, P., München (Ed). Verlag Dr. Friedrich Pfeil – München, Germany, 203 pp + 16 plates.
- Shishkin, M. A. 1980. The Luzocephalidae, a new Triassic labyrinthodont family. *Paleontological Journal.* **14**(1): 88-101. Scripta Publishing. Silver Spring, MD, United States.

- Shishkin M.A.; Rubidge B.S.; Kitching J.W. 1996. A new lydekkerinid (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa: implications for evolution of early capitosauroid cranial pattern. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **351**:1635-1659.
- Warren, A. A. 1998. Laidleria uncovered: a redescription of Laidleira gracilis Kitching (1957), a temnospondyl from the Cynognathus zone of South Africa. Zoological Journal of the Linnean Society. **122**:167-185.
- Warren, A. A. & Black, T. 1985. A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and the relationships of Triassic Temnospondyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5(4):303-327.
- Warren, A. A. & Marsicano, C. A. 2000. A Phylogeny of the Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3):462-483.
- Watson, D. M. S. 1962. The evolution of the labyrinthodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **245**:219-265.
- Welles, S. P. & Estes, R. 1969. Hadrokkosaurus Bradyi from the Uppper Moenkopi Formation of Arizona With a review of the Brachyopid Labyrintodonts. University California Publications in Geological Sciences. University of California Press Berkeley and Los Angeles, 84:1-61.
- Wiman, C. 1916. Neue Stegocephalenfunde aus dem posidonomyaschiefer Spitzbergens. *Bulletin of Geological Institute University of Upsalla*, **13**: 209-222.
- Yates, A. M. 2000. A new tiny rhytidosteid (Temnospondyli: Stereospondyli) from the Early Triassic of Australia and the possibility of hidden temnospondyl diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 484–489.

Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyls. *Zoological Journal of the Linnean society*. **128**:77-121.