

Proposta de um guia iconográfico para anfíbios fósseis: uma ferramenta em sistemática filogenética

Nalba Cynthia Gonçalves de Abreu e 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.
ncbio@uft.edu.br, sergiosilva@uft.edu.br

RESUMO

É aqui proposta a construção de uma base de dados iconográfica unificada para anfíbios fósseis, bem como a organização e construção de um guia a ser disponibilizado em rede, com vistas a tornar mais ágil e rápida para os pesquisadores da área, a construção das matrizes de dados filogenéticos, tanto para táxons extintos, quanto atuais. Foram reunidas distintas informações, como local de ocorrência, unidade estratigráfica, instituições depositárias, material disponível, números de catálogo, fotos e desenhos esquemáticos e interpretativos. A base de dados enfoca especialmente os materiais relativos a anfíbios temnospôndilos, mas seu uso pode ser ampliado no futuro para qualquer outro grupo de vertebrados fósseis.

Palavras-chave: guia iconográfico, anfíbios temnospôndilos, sistemática filogenética.

ABSTRACT

A PROPOSAL OF AN ICONOGRAPHIC GUIDE TO FOSSIL AMPHIBIANS: AN USEFUL TOOL IN PHYLOGENETIC SYSTEMATICS. This work aimed the assembling of an iconographic data basis to fossil amphibians, gathered in a single volume, in order to optimize the time spent when searching for useful characters in cladogenetic studies and the construction of the phylogenetic data-matrix, on either extinct or extant taxa. Information regarding place of occurrence, stratigraphic unit, housing institutions, available material, catalog numbers, pictures, schematic and interpretative drawings was assembled. The data bank that supports the iconographic guide under construction preliminarily deals with fossil temnospondyls. Such tool has been proven useful by putting together the available data for any group of taxa and could be expanded in the future to other groups of fossil invertebrates.

Key words: iconographic guide, Amphibia Temnospondily, phylogenetic systematic.

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 foram modificados e sua concepção alterada, ou se tornaram artificiais, como o termo Labyrinthodontia.

Os organismos fósseis têm demonstrado sua utilidade 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 disponíveis em um primeiro

momento. Além disso, os holótipos e parátipos estão depositados em diferentes instituições, sendo de difícil acesso ao pesquisador. Diante disto, acabam se utilizando dados oriundos de compilações ou bases bibliográficas. A elaboração de um guia iconográfico, que reúna estas diferentes informações contribui para a redução do tempo e uma mais real consecução das diferentes etapas do método cladista.

Os dados e o material iconográfico que deverão compor a versão final do Guia vem sendo levantados junto ao Laboratório de Paleobiologia (ncbio@uft.edu.br) da Universidade Federal do Tocantins (UFT), que reúne uma bibliografia significativa e uma base fotográfica referente a anfíbios temnospôndilos. O documento que deverá servir de base a construção do site e o banco de dados já

se encontra disponível no sítio www.uft.edu.br/paleobiologia.

O passo inicial para a elaboração do guia foi a reunião de imagens de anfíbios fósseis e sua inclusão em um único documento que deverá embasar a construção do sítio. Sua disponibilização *online* e as informações anexas deverão propiciar o fácil e rápido acesso, bem como o acompanhamento dos caracteres morfológicos de cada táxon.

IMPORTÂNCIA GEOLÓGICA DOS TEMNOSPÔNDILOS

Os Temnospôndilos têm sido apontados como ancestrais diretos dos Lissamphibia por uma parcela significativa de pesquisadores (Bolt, 1969; Panchen e Smithson, 1988; Milner, 1989, 1993; Trueb e

Cloutier, 1991), enquanto outros ainda defendem sua origem entre os Lepospondyli (Carroll e Currie, 1975; Carroll e Holmes, 1980; Laurin e Reisz, 1997; Laurin, 1998a e 1998b). A falta de um consenso mostra que a origem das formas modernas de anfíbios é uma questão em aberto.

Os anfíbios temnospôndilos constituem um grupo de grande importância geológica. No início do Triássico foram amplamente distribuídos pelo Pangea, e seus restos foram relativamente freqüentes em sedimentos depositados em ambientes continentais, em especial, aqueles representativos de fácies fluviais e lacustres.

Possuem igualmente um valor evolutivo. 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 onde são encontrados. Apesar de terem persistido até o final do Mesozóico (Milner, 1989), as formas de Rhytidosteidae, por exemplo, restringe-se ao Triássico Inferior (Schoch e Milner, 2000), com uma única exceção, a forma *Truchosaurus major* Marsicano e Warren, 1998, exclusiva do final do Permiano (Neveling *et al.*, 1999; Lucas, 1998 e 1999; Lucas e Schoch, 2002).

A morfologia do esqueleto é outro aspecto que destaca os temnospôndilos do início do Mesozóico. Neste momento, caracterizam-se pelo corpo achatado dorsoventralmente, com elementos não ossificados nas patas anteriores e posteriores e pela presença de dentes labirintodontes bem desenvolvidos, indicativos de hábito predador piscívoro. Estas características os tornam bons informadores de habitat aquático e, como demonstram os níveis onde foram identificados na Formação Sanga do Cabral, no Rio Grande do Sul, em corpos de água de caráter efêmero.

A interpretação das fácies nesta unidade aponta para a presença de canais fluviais e lagos sazonais. Esta ocorrência auxiliou a confirmar as informações advindas das litologias associadas (Souto-Ribeiro e Holz, 1998; Holz e Scherer, 1998; Scherer *et al.*, 2000; Zerfass *et al.*, 2003).

Além disto, sua presença nesta unidade e seu caráter basal entre os Rhytidosteidae permitiu correlacioná-la a Subzona de *Provo-*

lophon sensu Neveling *et al.* (1999), do Triássico Inferior (Dias-da-Silva *et al.*, 2006).

Estes aspectos, quando estendidos a níveis mais globais, demonstram a utilidade do guia aqui proposto, tanto para os paleontólogos, como aos pesquisadores em geociências, permitindo auxiliar na identificação do material coletado e sua mais rápida inserção taxonômica.

MATERIAL E MÉTODOS EM ANÁLISE FILOGENÉTICA E PARA A ELABORAÇÃO DO GUIA

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, utilizando softwares específicos (Maddison e Maddison, 1989; Sheldock e Okada, 2000; Swofford, 2002), capazes de permitir a determinação e análise da(s) árvore(s) de maior parcimônia (Amorim, 1997; Kitching *et al.*, 2000).

O guia iconográfico aqui proposto visa atender às necessidades da análise cladística e foi dividido em duas seções: (i) base de dados de referência e (ii) base iconográfica.

Na base de dados de referência foram reunidas as seguintes informações: (i) listagem de táxons; (ii) dados da procedência (coleta); (iii) sugestões de idade para o material; (iv) bioestratigrafia (Figura 1); (v) dados de coleção (instituição, código do Museu, numeração); (vi) identificação anatômica; (vii) identificação taxonômica; (viii) dados bibliográficos; e, (ix) 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, vértebras e elementos das cinturas e membros, quando presentes).

As imagens dos materiais foram obtidas através da digitalização de fotos e desenhos, coletados nas publicações específicas onde foram descritos, ou pessoalmente (Figura 2). A seguir, foram editadas em programas gráficos e reunidas à base de dados.

A primeira parte deste Guia irá se referir aos Rhytidosteidae e o banco de dados disponível pode ser visualizado em www.ufc.edu.br/paleobiologia, consultando-se documentos e, a seguir, artigos publicados. No texto as abreviações institucionais utilizadas foram AMG, para os materiais procedentes do Albany Museum, em Grahamstown, África do Sul e UMVT, para aqueles procedentes do Museu de

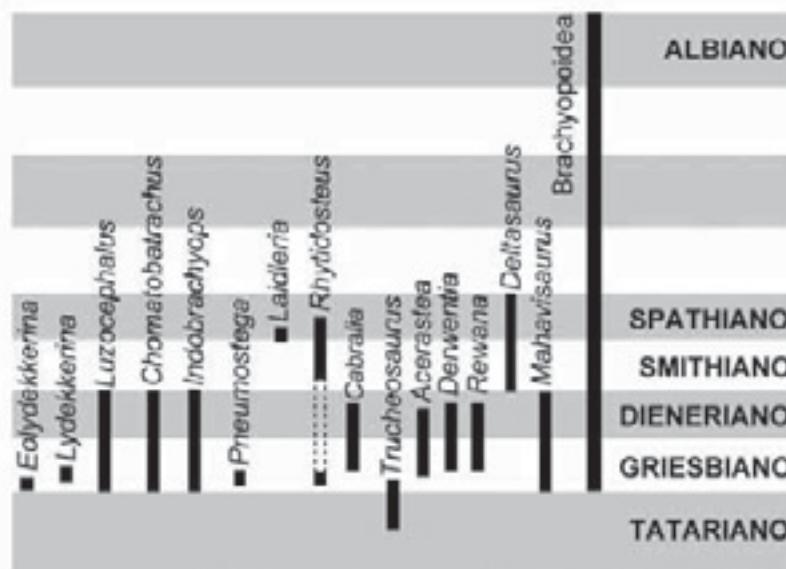


Figura 1. Bioestratigrafia dos Rhytidosteidae e formas filogeneticamente relacionadas (modificada de Schoch e Milner, 2000).

Figure 1. Biostratigraphy of Rhytidosteidae and other phylogenetic related taxa (modified from Schoch and Milner, 2000)

História da Vida e da Terra da Universidade do Vale do Rio dos Sinos – UNISINOS, Av. Unisinos, 950, 93022-000, São Leopoldo, RS, Brasil.

DISCUSSÃO E RESULTADOS

Após a análise do material bibliográfico e dos fósseis, foram compilados dados de 19 táxons referentes ao clado Rhytidosteidae (*sensu* Marsicano e Warren, 1998) ou proximamente relacionados. A título de exemplo são apresentados os dados referentes a

dois destes táxons: (i) *Cabralia lavinai* (Figura 2); e (ii) *Laidleria gracilis* (Figura 3). As informações sobre os outros 17 gêneros de ritidosteídeos compõem o banco de dados iconográfico e de referência.

EXEMPLO DOS DADOS A SER FORNECIDOS

Gênero *Cabralia* (Figura 2)

Espécie tipo. *Cabralia lavinai* Dias-da-Silva, Marsicano e Schultz, 2006.

Horizonte e localidade. Grupo Rosário do Sul, Formação Sanga do Cabral ou Superseqüência Sanga do Cabral (Scherer *et al.*, 2000; Zerfass *et al.*, 2004), dos níveis de canais efêmeros das fácies fluviais. Afloram no Município de Cachoeira do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil.

Idade. Triássico Inferior, a partir da correlação com a Zona ‘empobrecida’ (Subzona de *Procolophon sensu* Neveling *et al.*, 1999).

Material. Holótipo, UMVT 4302, metade esquerda de um teto crania-

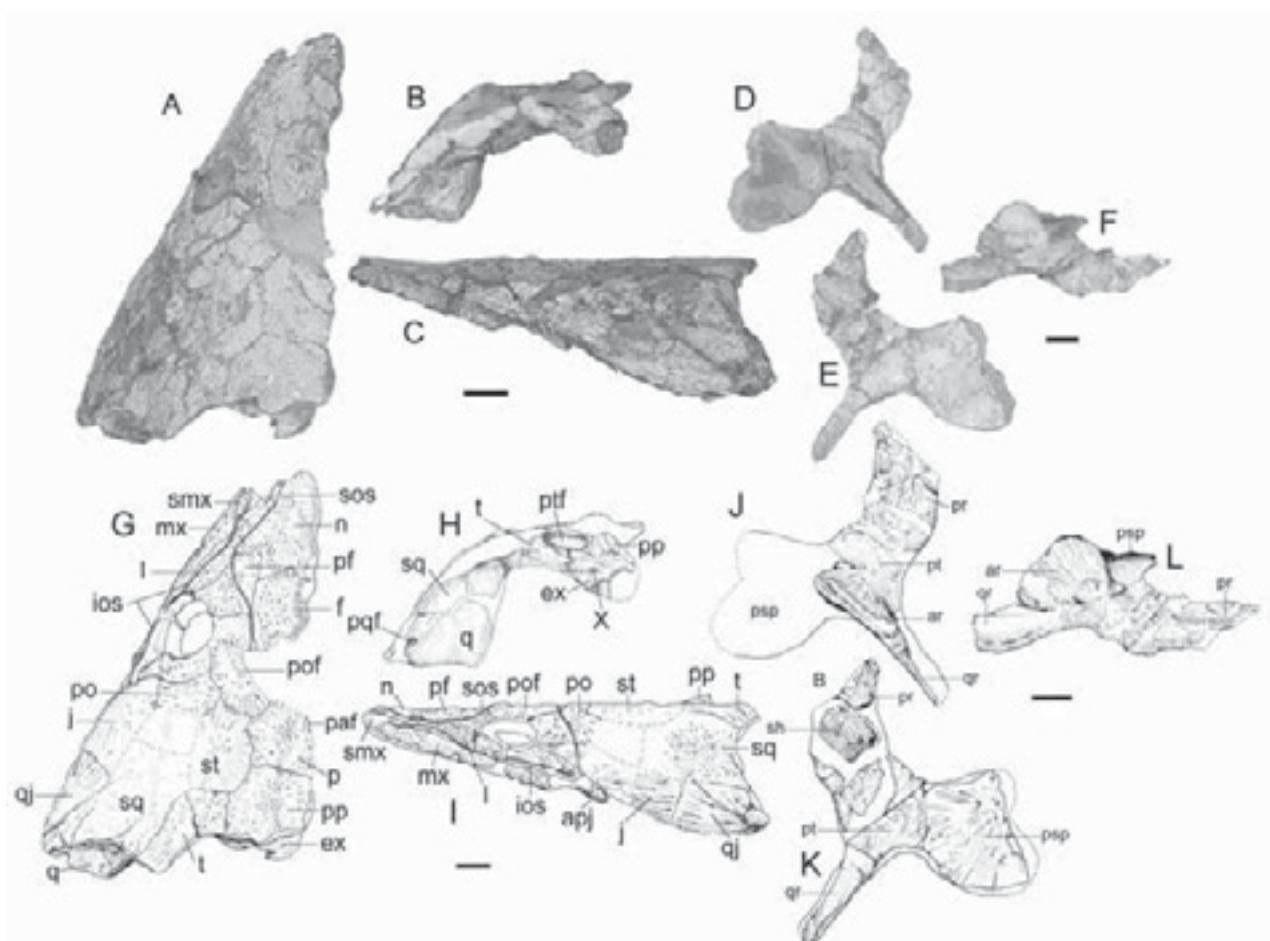


Figura 2. *Cabralia lavinai* (Rhytidosteidae). A. Fotografia do holótipo UMVT 4302 em vista dorsal; B. Fotografia do holótipo UMVT 4302 em vista occipital; C. Fotografia do holótipo UMVT 4302 em vista lateral; D. Fotografia do parátipo UMVT 4303 em vista dorsal; E. Fotografia do parátipo UMVT 4303 em vista ventral; F. Fotografia do parátipo UMVT 4303 em vista lateral; G. Desenho do holótipo em vista dorsal; H. Desenho do holótipo em vista occipital; I. Desenho do holótipo em vista lateral; J. Desenho do parátipo em vista dorsal; K. Desenho interpretativo do parátipo em vista ventral; L. Desenho do parátipo em vista lateral. Modificado de Dias-da-Silva et al. (2006). Escala: 20 mm

Figure 2. *Cabralia lavinai* (Rhytidosteidae). A. Photograph of the holotype UMVT 4302 in dorsal view; B. Photograph of the holotype UMVT 4302 in occipital view; C. Photograph of the holotype UMVT 4302 in lateral views; D. Photograph of the paratype UMVT 4303 in dorsal view; E. Photograph of the paratype UMVT 4303 in ventral view; F. Photograph of the paratype UMVT 4303 in lateral view; G. Drawing of the holotype in dorsal view; H. Drawing of the holotype in occipital view; I. Drawing of the holotype in lateral view; J. Drawing of the paratype in dorsal view; K. Drawing of the paratype in ventral view; L. Drawing of the paratype in lateral view. Modified from Dias-da-Silva et al. (2006). Scale bar: 20 mm.

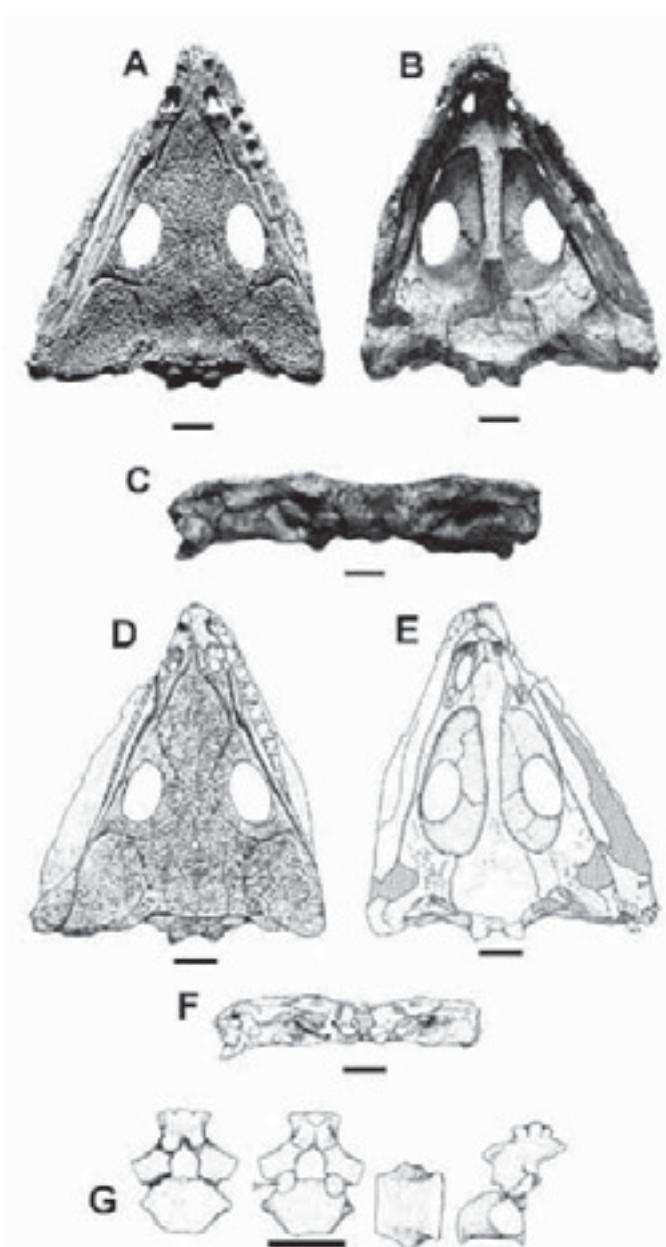


Figura 3. *Laidleria gracilis* (Rhytidosteidae). A. Fotografia do crânio do holótipo AMG 4313 em vista dorsal; B. Fotografia do crânio do holótipo AMG 4313 em vista ventral; C. Fotografia do crânio do holótipo AMG 4313 em vista occipital; D. Desenho do crânio do holótipo AMG 4313 em vista dorsal; E. Desenho do crânio do holótipo AMG 4313 em vista ventral; F. Desenho interpretativo do crânio do holótipo AMG 4313 em vista occipital; G. Desenhos das vértebras do holótipo, respectivamente em vista cranial, caudal, ventral e lateral. Modificado de Warren (1998). Escala: 10 mm.

Figure 3. *Laidleria gracilis* (Rhytidosteidae). A. Photograph from the skull of the holotype (MG 4313) in dorsal view; B. Photograph from the skull of the holotype (AMG 4313) in ventral view; C. Photograph from the skull of the holotype skull (AMG 4313) in occipital view; D. Drawing from the skull of the holotype in dorsal view; E. Drawing from the skull of the holotype in ventral view; F. Drawing from the skull of the holotype in occipital view; G. Drawings from the vertebra of the holotype (AMG 4313) in anterior, posterior, ventral and lateral views, respectively. Modified from Warren (1998). Scale bar: 10 mm.

no, mais occipúcio parcial; parátipo, UMVT 4303, palato parcial composto por parte do paraesfenóide e pterigóide.

Comentários. Táxon considerado de posicionamento basal dentro do clado Rhytidosteidae, pela presença de um proeminente lacrimal. Este caráter é compartilhado com a forma india *Indobrachyops*, tendo sido perdido nos demais membros do clado. Um outro caráter que posiciona este táxon na base do cladograma é a participação do esquamoso no “chifre” tabular, compartilhado apenas com *Mabaviasaurus*, de Madagascar (Dias-da-Silva *et al.*, 2006).

Gênero *Laidleria* (Figura 3)

Espécie tipo. *Laidleria gracilis* Kitching, 1957

Material. Holótipo: AMG 4313, crânio e parte anterior do esqueleto.

Horizonte e localidade. Supergrupo Karoo, Série Beaufort, Formação Burgersdorp, nas fácies fluviais (canais meandrantes) e lacustres (autor). Afloaram no Distrito de Engcobo, parte Este da Província do Cabo, África do Sul (Neveling *et al.*, 1999).

Idade. Triássico Inferior, Cenozona de *Cynognathus* (Warren, 1998; Neveling *et al.*, 1999).

Comentários. Kitching (1957), embora inclua *Laidleria gracilis* entre os trematossauróideos, descreveu-a como reunindo caracteres deste grupo e dos capitossauroídeos e sugeriu, a partir daí, a possibilidade de criação de uma nova família. Autores subsequentes posicionaram *Laidleria* na Família Laidleridae Cosgriff, 1965, Superfamília Rhytidosteidea Cosgriff e Zawiskie (1979) ou mantiveram o *status* de família e modificaram sua opinião quanto à superfamília (*incertae sedis*). Warren e Black (1985) posicionaram a família dentro de Rhytidosteidea. Carroll (1988) e Milner (1990) reinseriram o táxon entre os Rhytidosteidae. Warren (1998) revalidou Laidleridae e, finalmente, Schoch e Milner (2000) novamente posicionaram o táxon den-

tro de Rhytidosteidae, argumentando que em seu levantamento, esta forma possui todos os caracteres listados para esta família. Recentemente, Yates e Warren (2000) e Marsicano (com. pes.), a partir da constatação da presença de um sulco no quadradojugal, lateral aos côndilos quadrados e que provoca a elevação do referido osso quando em vista occipital (...*the quadratejugal forms an overhang in occipital view...*), consideraram este caráter autapomórfico para *Laidleria*.

CONCLUSÃO

A existência de uma base de dados de referência e iconográfica contendo caracteres morfológicos discretos e contínuos, constitui-se em ferramenta útil em estudos filogenéticos.

Dias-da-Silva e Marsicano (em preparação), quando da elaboração de um estudo filogenético dos Temnospôndilos, clado Rhytidosteidae, utilizaram estes dados para a elaboração dos cladogramas propostos. As informações a partir daí compiladas constituem a base da proposta aqui feita, de elaboração de um Guia Iconográfico e de dados de referência, capaz de permitir a fácil localização e o acesso às informações necessárias neste tipo de atividade.

Quando disponibilizado em versão digital poderá ser utilizado por aqueles que se dedicam ao estudo de anfíbios fósseis, nos moldes de algumas propostas já existentes para outros grupos, tais como o *Morphobank* de Hill (2005) e o banco de dados *TaxonSearch* (Sereno, 2005; Sereno et al., 2005). O objetivo é fornecer aos sistematas, uma ferramenta de localização e de intercâmbio de informações e viabilizar definições filogenéticas, otimizando o tempo de busca e agilizando os estudos cladísticos.

O banco de dados que embasará este trabalho já conta com imagens scanning ou diretamente fotografadas, reconstruções e desenhos interpretativos de 22 diferentes gêneros de ritidosteídeos, bem como dados estratigráficos, geográficos, paleoecológicos e taxonômicos, no momento reunidos em um documento

já disponível aos interessados no estudo deste grupo de vertebrados fósseis. Esta iniciativa pode ser estendida no futuro a outros grupos.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Universidade Federal do Tocantins pela infraestrutura. Agradecemos também aos seguintes pesquisadores e instituições pela permissão para fotografar e estudar os materiais fossilíferos: Jorge Ferigolo (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul), Tânia Lindner Dutra (Universidade Vale do Rio dos Sinos, Brasil), Cesar Leandro Schultz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), Anne Warren (La Trobe University, Australia), Roger Smith (South African Museum, Cape Town), Angela Milner (Natural History Museum, London), Andrew Milner (Birkbeck College, London), Jennifer Clack (Museum of Zoology, Cambridge, U.K.), Eugene Gaffney (American Museum of Natural History, New York), Farish Jenkins and Chuck Schaff (Museum of Comparative Zoology, Harvard, Cambridge, U.S.A.).

REFERÊNCIAS

- AMORIM, D.S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. 2ª ed., Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Entomologia, Editora Holos, 276 p.
- BOLT, J.R. 1969. Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science*, **166**:888-891.
- CARROLL, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W.H. Freeman and Company, 698 p.
- CARROLL, R.L. e CURRIE, P.J. 1975. Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **57**:229-247.
- CARROLL, R.L. e HOLMES, R. 1980. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **68**:1-40.
- 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.W. e ZAWISKIE, J.M. 1979. A new species of the Rhytidosteidae from the Lystrosaurus Zone and a review of the Rhytidosteidae. *Palaeontologia Africana*, **22**:1-27.
- DIAS-DA-SILVA, S.; MARSICANO, C. e SCHULTZ, C.L. 2006. Rhytidosteid temnospondyls in Gondwana: a new taxon from the Lower Triassic of Brazil. *Palaeontology*, **49**(2):1-10.
- HILL, R.V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, **54**:530-547. [http://morphobank.com, consultado em 18/06/2006]
- HOLZ, M. e SCHERER, C. 1998. Palaeoclimate of the South Brazilian Triassic Succession: Sedimentological and Paleontological Evidence. In: *Epicontinental Triassic International Symposium Halle. Abstracts*, p. 76-77.
- KITCHING, J.W. 1957. A new small sternospondylous labyrinthodont from the Triassic beds of South Africa. *Palaeontologia Africana*, **5**:67-82.
- KITCHING, I.J.; FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J. e WILLIAMS, D.M. 2000. Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis. The Systematics Association Publication. 2ª ed., *Special Publication*, **11**:1-228.
- LAURIN, M. 1998a. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I-systematics, middle ear evolution, and jaw suspension. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, 13ème Série*, **19**(1):1-42.
- LAURIN, M. 1998b. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II-vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, 13ème Série*, **19**(2):99-114.
- LAURIN, M. e REISZ, R.R., 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. In: S. SUMIDA, K. MARTIN (eds), *Amniote origins – completing the transition to land*. London, Academic Press, p. 9-59.
- LUCAS, S.G., 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**:345-382.
- LUCAS, S.G. 1999. A tetrapod-based Triassic timescale. *Albertiana*, **21**(3):27-31.
- LUCAS, S.G. e SCHOCH, R.R. 2002. Triassic temnospondyl biostratigraphy, biochronology and correlation of German Buntsandstein and North American Moenkopi Formation. *Lethaia*, **35**:97-106.
- MADDISON, W.P. e MADDISON, D.R. 1989. Interactive analysis of phylogeny and character evolution using the computer program MacClade. *Folia Primatologica (Basel)*, **53**(1-4):190-202.
- MARSICANO, C.A. e WARREN, A.A. 1998. The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trichosaurus 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. 1989. Late extinctions of amphibians. *Nature*, **338**:117.

- MILNER, A.R. 1990. The radiations of temnospondyl amphibians. In: P.D. TAYLOR e G.P. LARWOOD (eds.), Major evolutionary radiations. *Systematics Association Special Publication*, **42**:321-349.
- MILNER, A.R. 1993. The Paleozoic relatives of lissamphibians. *Herpetological Monographs*, **7**:8-27.
- NEVELING J.; RUBIDGE, B.S. e 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.
- PANCHEN, A.L. e SMITHSON, T.R. 1988. The relationships of the earliest tetrapods. In: M.J. BENTON (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Vol. 1. Amphibians, Reptiles, Birds. Gloucestershire, Clarendon Press, p. 1-32.
- SCHERER, C.M.; FACCINI, U.F. e LAVINA, E.L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozoico da Bacia do Paraná. In: M. HOLTZ e L.F. DE ROS (eds), *Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, CIGO/UFRGS, p. 335-354.
- SCHOCH, R.R. e MILNER, A.R. 2000. *Stempspondyli*. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 3B. Verlag Dr. Friedrich Pfeil - München, 203 p. + 16 plates.
- SERENO, P.C. 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, **54**:595-619.
- SERENO, P.C., MCALLISTER, S. e BRUSATTE, S.L. 2005. *TaxonSearch*: a relational database for suprageneric taxa and phylogenetic definitions. *Phyloinformatics*, **8**:1-21.
- SHEDLOCK, A.M., OKADA, N. 2000. SINE insertions: Powerful tools for molecular systematics. *Bioessays*, **22**:148-160.
- SWOFFORD, D.L. 2002. *PAUP**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. (Version 4.0b8). Sunderland, Sinauer Associates.
- SOUTO-RIBEIRO, A.W. e HOLZ, M. 1998. The Early Triassic Sanga do Cabral (Paraná Basin, Brazil) and Katberg Sandstone (Karoo Basin, South Africa) Formations: A possible 'taphocorrelation'. *Journal of African Earth Sciences* (Gondwana 10: event stratigraphy of Gondwana), **27**(1):189.
- TRUEB, L. e CLOUTIER, R. 1991. A phylogenetic investigation of the Inter- and Intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: H.-P. SCHULTZE e L. TRUEB (eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Sage House, Comstock Publishing Associates, p. 223-313.
- WARREN, A.A. e 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. 1998. *Laidleira* 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.
- YATES, A.M. e WARREN, A.A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **128**:77-121.
- ZERFASS H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.J.V.; FACCINI, U.F. e CHE-MALE, F. Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**:85-105.

Submetido em 10/04/2006

Aceito em 25/04/2006