

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

**SOBRE A PRESENÇA DE *MENADON BESAIRIEI* (SYNAPSIDA:  
TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA-ASSOCIAÇÃO DE  
*SANTACRUZODON*, TRIÁSSICO SUPERIOR DA SUPERSEQUÊNCIA  
SANTA MARIA, BRASIL**

**TOMAZ PANCERI MELO**

**ORIENTADORA – Prof. Dra. Marina Bento Soares**

**Porto Alegre – 2014**

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

**SOBRE A PRESENÇA DE *MENADON BESAIRIEI* (SYNAPSIDA:  
TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA-ASSOCIAÇÃO DE  
*SANTACRUZODON*, TRIÁSSICO SUPERIOR DA SUPERSEQUÊNCIA  
SANTA MARIA, BRASIL**

**TOMAZ PANCERI MELO**

ORIENTADORA – Prof. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Ana Maria Ribeiro – Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Téo Veiga Oliveira – Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Feira de Santana

Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

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

Porto Alegre – 2014

### CIP - Catalogação na Publicação

Melo, Tomaz Panceri  
SOBRE A PRESENÇA DE MENADON BESAIRIEI (SYNAPSIDA:  
TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA-ASSOCIAÇÃO DE  
SANTACRUZODON, TRIÁSSICO SUPERIOR DA SUPERSEQUÊNCIA  
SANTA MARIA, BRASIL / Tomaz Panceri Melo. -- 2014.  
113 f.

Orientadora: Marina Bento Soares.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,  
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto  
Alegre, BR-RS, 2014.

1. Menadon besairiei. 2. cinodonte. 3.  
Traversodontidae. 4. Triássico. 5. Therapsida. I.  
Soares, Marina Bento, orient. II. Título.

## Agradecimentos

Esta dissertação nunca teria acontecido se não fossem as pessoas que me acompanharam nos últimos vinte e cinco anos:

Meus pais, Adriana e Luís, que nunca mediram esforços para me proporcionar a melhor educação disponível, nunca deixaram de me apoiar mesmo quando eu mesmo não sabia o que fazer e nunca fraquejaram na confiança depositada em mim.

Minha irmã, Laura, companheira de velha data, sempre presente, que quando precisar, sabe onde me encontrar.

Márcia, obrigado pelo amor e pela compreensão. Tua generosidade e teu talento inato com as referências bibliográficas entrarão para História.

Os meus mestres, sobretudo a professora Marina, foram vítimas das minhas constantes interrupções, dúvidas, confusão, desorganização e incompetência em níveis alarmantes. Não fosse o empenho da Prof. Dra. Marina Bento Soares, não sei como este trabalho poderia ter se concretizado.

Os membros da Banca Examinadora, Ana Maria Ribeiro, Cesar Leandro Schultz e Téo Veiga Oliveira foram instrumentais na minha formação como paleontólogo e tem a minha total admiração.

Agradeço a Ana Maria Ribeiro pela possibilidade de visitar a coleção paleontológica da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.

Fernando Abdala também contribuiu sobremaneira para a melhoria deste texto, eu me senti privilegiado por ter podido trabalhar com uma das autoridades na minha própria área.

Os colegas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados são verdadeiros amigos, que moldaram a idéia que eu tenho sobre o que é fazer Paleontologia.

A Dra. Miréia Sulzbach ajudou de forma significativa a minha organização e motivação nos meses que antecederam a entrega dessa dissertação.

A vaga e a bolsa oferecidas pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências e a CAPES me deram a oportunidade de realizar esse projeto.

Agradeço, em suma, a todas as pessoas, organizações e instituições que fizeram parte dessa jornada, de muito mais de dois anos, que culminou neste curso de pós-graduação.



## RESUMO

Quatro associações faunísticas de tetrápodes são conhecidas para o Triássico Médio/Superior do Rio Grande do Sul, pertencendo à Supersequência Santa Maria. A Cenozona de *Santacruzodon* (Sequência Santa Maria 1; Carniano) é a segunda delas, da base para o topo, reconhecida, inicialmente, no município de Santa Cruz do Sul e contendo quase que exclusivamente cinodontes traversodontídeos (Traversodontidae), com quatro morfótipos preliminarmente descritos, e um cinodonte chiniquodonídeo. Posteriormente, um dos morfótipos foi nomeado como *Santacruzodon hopsoni*, e também foram reconhecidos para esta unidade bioestratigráfica o cinodonte carnívoro cf. *Probainognathus* e o proterocâmpio *Chanaresuchus bonapartei*. Mais recentemente, o morfótipo tipo I foi reconhecido como pertencendo a *Menadon besairiei*, táxon registrado apenas na Formação Isalo II, em Madagascar. Os novos materiais brasileiros de *Menadon*, que são descritos no artigo integrante desta Dissertação de Mestrado, incluem um crânio praticamente completo e diversas mandíbulas, e confirmam o reconhecimento desta espécie de cinodonte traversodontídeo para a Cenozona de *Santacruzodon*. A identificação foi feita baseada na morfologia sincraniana e dentária: crânio alto na região do rosto, presença de quatro incisivos superiores, I1 e I2 procumbentes, três incisivos inferiores, todos procumbentes, baixo número de pós-caninos de formato quadrangular, último pós-canino inferior reduzido, maxila excluída da margem da fenestra sub-orbital pelo jugal, processo angular do dentário projetado posteriormente. A presença de *M. besairiei* na Supersequência Santa Maria além de incrementar o conhecimento da distribuição e riqueza dos traversodontídeos no Gondwana, também acarreta em consequências bioestratigráficas importantes, confirmando a correlação entre a fauna de Isalo II e a da Cenozona de *Santacruzodon*, as quais também compartilham cinodontes proximamente relacionados, como massetognatíneos (*Dadadon isaloi* e *Santacruzodon hopsoni*) e chiniquodontídeos (*Chiniquodon kalanoro* e chiniquodontídeo indeterminado).

Palavras-chave: *Menadon besairiei*; cinodonte; Traversodontidae; Triássico

## ABSTRACT

Four tetrapod fossil assemblages are known in the Middle-Upper Triassic of Rio Grande do Sul state, belonging to the Santa Maria Supersequence. The Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria 1 Sequence, Carnian) is the second from the bottom to top, initially documented in the city of Santa Cruz do Sul, it is composed almost entirely of traversodontid cynodonts (Traversodontidae), from which four morphotypes were preliminarily described, plus one chiniquodontid cynodonts. Further studies described one of the morphotypes as *Santacruzodon hopsoni*, reported the carnivorous cynodont cf. *Probainognathus* and the proterochampsid archosauromorph *Chanaresuchus bonapartei*. More recently, the morphotype I was recognized as belonging to species *Menadon besairiei*, previously known only from the Isalo II beds of Madagascar. The new Brazilian material of *Menadon* are described in the research article included in this Master Thesis, it includes a practically complete skull and several lower jaws, and they confirm the presence of this species of traversodontid cynodonts in the *Santacruzodon* Assemblage Zone. The identification was based on cranial and dental morphology: deep snout; four upper incisors; I1 and I2 procumbent; three lower incisors, all procumbent; low postcanine count; quadrangular-shaped postcanines; last lower postcanine reduced in size; maxilla excluded of the suborbital fenestra by the jugal; posteriorly projected angular process of the dentary. The occurrence of *M. besairiei* in the Santa Maria Supersequence, in addition to incrementing the knowledge of distribution and diversity of the traversodontids in Gondwana, also produces important biostratigraphical consequences, permitting the correlation between the faunas of Isalo II and *Santacruzodon* AZ, which hold closely related cynodonts, both Massetognathinae (*Dadadon isaloi* and *Santacruzodon hopsoni*) and Chiniquodontidae (*Chiniquodon kalanoro* and indeterminate chiniquodontid).

Keywords: *Menadon besairiei*; cynodonts; Traversodontidae; Triassic

## LISTAS

- Figura 1.** Mapa geológico do Rio Grande do Sul na Bacia do Paraná. Área de estudo destacada. Modificado de Soares *et al.* (2011a).....Página 14
- Figura 2.** Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Soares *et al.* (2011b) Abreviações: Fm., formação; Jur, Jurássico; Per, Permiano; s.s., *stricto sensu.* ....Página 15
- Figura 3.** Proposta de sequências deposicionais para o Triássico sul-rio-grandense. Modificado de Zeffass *et al.* (2003), idades de Gradstein *et al.* (2012).....Página 17
- Figura 4.** Proposta de Milani *et al.* (2007) para estratigrafia de sequências da Bacia do Paraná. ....Página 18
- Figura 5.** Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria. ....Página 24
- Figura 6.** Correlações bioestratigráficas das faunas triássicas com outras associações fossilíferas de Gondwana. Modificado de Abdala e Ribeiro (2010).  
.....Página 25
- Figura 7.** Comparação da cronoestratigrafia segundo: A, Gradstein e Ogg (2004) e B) Gradstein *et al.* (2012). Modificado de Soares *et al.* (2011a). ....Página 27
- Figura 8.** A) Perfil estratigráfico do afloramento Schönstatt, em Santa Cruz do Sul. B) Fotografia do afloramento com as camadas evidenciadas. Imagem cedida por Cristina Bertoni-Machado. ....Página 28
- Figura 9.** Cladograma simplificado mostrando as relações de Therapsida. (Chinsamy-Turan, 2012).....Página 32
- Figura 10.** Padrão traversodontídeo de pós-caninos superiores (acima), inferiores (cento) e hipótese da direção da mordida em A) *Scalenodon angustifrons*, B) *Mandagomphodon hirschoni* e C) *Massetognathus pascuali*. Modificado de Crompton (1972).....Página 36
- Figura 11.** Holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis*. Escala 1 cm.....Página 37
- Figura 12.** Holótipo de *Menadon besairiei* (UA 10601). Escala 2 cm. (FLYNN *et al.*, 2000). ....Página 39
- Figura 13.** Hipóteses filogenéticas das relações dos traversodontídeos. A) Abdala e Ribeiro (2003), B) Abdala *et al.* (2006), C) Kammerer *et al.* (2012) e D) Liu e Abdala (2014). ....Página 42
- Figura 14.** Hipóteses alternativas das relações dos cinodontes. A) tritylodontídeos como grupo irmão dos traversodontídeos (HOPSON & KITCHING, 2001), B) Traversodontidae monofilético, tritylodontídeos próximos dos mamíferos (LIU & OLSEN, 2010).....Página 43
- Tabela 1.** Número indivíduos coletados na Zona-Associação de *Santacruzodon*. Modificado de Soares *et al.* (2011a). ....Página 30

## SUMÁRIO

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	2
SOBRE A ESTRUTURA DESTA DISSERTAÇÃO .....	5
1. INTRODUÇÃO .....	6
2. OBJETIVOS .....	8
2.1. Objetivos gerais .....	8
2.2. Objetivos específicos .....	8
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	9
3.1. Material .....	9
3.2. Preparação .....	9
3.3. Ilustração .....	10
3.4. Descrição e comparação .....	10
3.5. Análise cladística .....	11
4. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO .....	12
4.1. Os depósitos triássicos do Sul do Brasil .....	12
4.2. A bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria .....	19
4.3. Cenozona de <i>Santacruzodon</i> .....	27
5. OS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS .....	32
5.1. Aspectos gerais .....	32
5.2. O registro de cinodontes traversodontídeos .....	36
5.3. Relações filogenéticas .....	41
6. DISCUSSÃO INTEGRADORA .....	44
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	46
8. ARTIGO “ <i>The Malagasy cynodont Menadon besairirei (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil</i> ”.....	59
9. ANEXOS	
9.1. Anexo 1 Lista de caracteres da análise filogenética.	
9.2. Resumos publicados durante a duração do mestrado	

## **Sobre a estrutura desta dissertação**

Esta dissertação de mestrado está estruturada em torno de um artigo a ser publicado em periódico científico indexado, conforme a Norma 103 – submissão de teses e dissertações na forma de artigos do PPGGEO-UFRGS. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de mestrado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa.

b) Artigo submetido em periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado.

c) Anexos, compreendendo: artigo(s) nos quais o pós-graduando é co-autor, resumo(s) e artigo(s) publicado(s) em eventos, relacionado(s) ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).

## 1. Introdução

As rochas do interior do estado do Rio Grande do Sul são conhecidas desde o início do século como portadoras de uma rica fauna de tetrápodes do período Triássico (von HUENE, 1942). Esses fósseis, encontrados na região da Depressão Periférica, no centro-sul do Estado, abrangem diversos grupos taxonômicos, desde táxons aparentados aos mamíferos, como dicinodontes e cinodontes não-mammaliaformes, a pararrépteis e répteis arcossauromorfos, incluindo crurotársios de grande porte e alguns dos dinossauros basais (LANGER *et al.*, 2007).

Essas rochas pertencem às chamadas Supersequências Sanga do Cabral e Santa Maria, datando do Eo-Triássico e do Meso ao Neo-Triássico, respectivamente. A Supersequência Santa Maria, divide-se em três sequências de 3ª ordem, as Sequências Santa Maria 1, 2 e 3 (ZERFASS *et al.*, 2003). Nestas três sequências, quatro associações faunísticas distintas são reconhecidas, da base para o topo: Zona-Associação (ou Cenozona) de *Dinodontosaurus*, *Santacruzodon*, *Hyperodapedon* e *Riograndia*, cujos nomes aludem os táxons mais abundantes e/ou frequentes nos afloramentos onde tais associações são reconhecidas.

A denominada Zona-Associação de *Santacruzodon* (ABDALA & RIBEIRO, 2003; SOARES *et al.*, 2011a) refere-se a uma nova fauna de tetrápodes fósseis, descoberta nas últimas décadas, proveniente do município de Santa Cruz do Sul, correspondente ao que hoje se considera o topo da Sequência Santa Maria 1. Mais recentemente, pela presença de traversodontídeos compartilhando semelhanças anatômicas com aqueles de Santa Cruz do Sul, esta biozona foi reconhecida em mais dois municípios do Rio Grande do Sul – Venâncio Aires e Vera Cruz – o que ampliou sua abrangência geográfica (MELO *et al.*, 2010b; SOARES *et al.*, 2011c). A Cenozona de *Santacruzodon* é dominada absolutamente por cinodontes traversodontídeos, com a presença secundária de cinodontes carnívoros (SOARES *et al.*, 2011a) e uma espécie de arcossauriforme proterocâmpsi (RAUGUST *et al.*, 2013).

Dos cinodontes conhecidos nesta fauna, poucas espécies foram formalmente descritas (ABDALA & RIBEIRO, 2003; SOARES *et al.*, 2011a), restando diversas formas pouco estudadas, inclusive materiais cranianos relativamente completos coletados ao longo dos anos.

O trabalho inicial de Abdala *et. al.* (2001) fez conhecer quatro morfótipos (I a IV) de traversodontídeos oriundos da Cenozona de *Santacruzodon* (então denominada “Biozona de Traversodontídeos”), sendo o morfótipo II posteriormente descrito e nomeado *Santacruzodon hopsoni* (ABDALA & RIBEIRO, 2003). No presente estudo, pretendemos descrever com maior detalhe a osteologia craniana e anatomia dentária do “Traversodontídeo Tipo I” de Abdala *et al.*, (2001) , com base em materiais coletados à época e novos materiais. O cinodonte em questão apresenta características semelhantes a formas triássicas da Argentina e Brasil (e.g. *Massetoganthus* spp., *Exaeretodon* spp. e *Gomphodontosuchus brasiliensis*), e estudos preliminares (MELO *et al.*, 2010a) identificaram o animal como *Menadon besairiei* Flynn, Parrish, Rokotosamimanana, Ranivoharimanana e Simpson, 2000, táxon registrado no Triássico de Madagascar.

Como fruto do trabalho desenvolvido, um artigo científico, apresentado na segunda parte desta dissertação, foi submetido para publicação no periódico *Journal of Vertebrate Paleontology*.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivos Gerais**

Realizar um estudo anatômico dos materiais preliminarmente atribuídos a *Menadon besairiei* Flynn, Parrish, Rokotosamimanana, Ranivoharimanana e Simpson, 2000 por Melo *et al.* (2010a) encontrados na Cenozona de *Santacruzodon* da Sequência Santa Maria 1 e testar seu posicionamento filogenético.

### **2.2 Objetivos Específicos**

1. Descrever as anatomias craniana, mandibular e dentária dos espécimes brasileiros;
2. Fazer uma análise comparativa entre os espécimes do Brasil com *M. besairiei*, de Madagascar, e com outros traversodontídeos;
3. Através de uma análise cladística testar a posição filogenética dos espécimes em estudo dentre os cinodontes traversodontídeos, a partir das novas informações anatômicas aportadas.



### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Material

Os materiais estudados, diagnosticados preliminarmente como *M. besairei* por Melo *et al.* (2010a) estão tombados nas coleção científicas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV-T), Brasil. Materiais adicionais assinalados ao táxon fazem parte da coleção científica do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV).

São eles: UFRGS-PV-0269-T, dentários de um indivíduo juvenil; UFRGS-PV-0434-T, dentários; UFRGS-PV-0891-T, dentários incompletos; UFRGS-PV-0903-T, região pré-orbital do crânio; UFRGS-PV-0905-T, dentários; UFRGS-PV-1054-T, dentários (referido como UFRGS-PV432-T em Abdala *et al.*, 2001); UFRGS-PV-1164-T, crânio quase completo; UFRGS-PV-1165-T, dentários edentados, maxilar direito e pré-maxila esquerda; MCN-PV 0505 T, dentários; MCN-PV 10216 T, dentários de um juvenil; MCN-PV 2850 T (referido como MCN-PV 2750 T em Abdala *et al.* 2001), crânio associado a vértebras cervicais, escápula-coracoide direita e outros elementos pós-cranianos.

#### 3.2 Preparação

A coleta dos fósseis da coleção da UFRGS ocorreu no Afloramento Schöenstatt (UTM SAD 69 – 22J – 359794°E, 6709033°N), localizado em Santa Cruz do Sul, durante diversas campanhas de campo entre 1995 e 2008, onde se seguiu o protocolo padrão da coleta de vertebrados fósseis, escavando-se o entorno dos fósseis na rocha sedimentar e envolvendo-os e recobrando-os por folhas de jornal e faixas engessadas, formando blocos. Depois de transportados para as instalações do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Instituto de Geociências e da Fundação Zoobotânica, os blocos foram serrados, abertos, e iniciou-se a preparação mecânica.

A preparação mecânica do material, realizada nos referidos laboratórios, consistiu em desgastar a rocha de natureza pelítica e as concreções carbonáticas nas quais os fósseis estavam inseridos; para tanto, contou-se com o auxílio de

talhadeiras, ponteiros metálicas, agulhas histológicas e marteletes pneumáticos PaleoTools Micro-Jack 2.0, 5.0.

Para estabilizar e proteger os fósseis durante a preparação e, no caso de evitar eventuais fraturas e colar os fragmentos, utilizou-se a resina Paraloid B72 diluída em diferentes concentrações de acetona.

### 3.3 Ilustração

Os fósseis preparados foram fotografados em diversos ângulos e as fotografias selecionadas foram tratadas com o software livre GIMP 2.8. Algumas delas foram escolhidas para serem ilustradas de forma análoga à técnica de Câmara Clara (onde o desenho é traçado em uma folha sobre a foto, com uma luz subjacente) com o software livre Inkscape 0.48.4.

As fotografias foram efetuadas em mais de uma ocasião, utilizando-se câmeras dos modelos: Nikon Coolpix p510, Canon EOS REBEL T3i e Canon PowerShot SX110 IS.

### 3.4 Descrição e Comparação

A escolha dos táxons se deveu à proximidade filogenética aos fósseis estudados e à disponibilidade nas coleções científicas da UFRGS e FZB. Enquanto que *E. riograndensis*, *M. ochagaviae*, *M. pascuali* e *S. hopsoni* foram examinados pessoalmente, as demais espécies foram estudadas com base na bibliografia e fotografias gentilmente cedidas por F. Abdala e C. Kammerer.

Os elementos ósseos sincranianos e dentários foram descritos detalhadamente e comparados aos de outras espécies de traversodontídeos, principalmente:

*Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena e Dornelles 2002 (UFRGS-PV-0715-T; UFRGS-PV-1095-T; UFRGS-PV-1096-T; UFRGS-PV-1160-T; UFRGS-PV-1161-T; UFRGS-PV-1166-T; UFRGS-PV-1177-T);

*Exaeretodon argentinus* Cabrera, 1943;

*Menadon besairiei* Flynn, Parrish, Rokotosamimanana, Ranivoharimanana e Simpson 2000;

*Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (UFRGS-PV-0242-T; UFRGS-PV-0243-T; UFRGS-PV-0245-T; UFRGS-PV-0246-T; UFRGS-PV-1064-T);

*Massetognathus pascuali* Romer, 1967 (UFRGS-PV-0968-T);

*Scalenodontoides macrodentes* Crompton e Ellenberger, 1957;

*Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene 1936;

*Santacruzodon hopsoni* Abdala e Ribeiro, 2003 (MCN PV 2768 (Holótipo); MCN PV 2751; MCN PV 2751; MCN PV 2752; MCN PV 2770; UFRGS-PV-0544-T; UFRGS-PV-0478-T; UFRGS-PV-0932-T);

### 3.5 Análise Cladística

A análise cladística foi realizada no programa TNT 1.1 (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008) utilizando-se uma matriz de dados de 78 caracteres e 30 táxons terminais modificada de Liu e Abdala (2014), à qual se adicionou um novo caráter: a posição do forame palatino (caráter 78), originalmente caráter 48 de Gao *et al.* (2010). Os caracteres 8, 50, e 66 foram codificados pela primeira vez com novas informações advindas dos materiais brasileiros e os estados dos caracteres 30, 31 e 55 foram alterados com base nos mesmos fósseis. Os caracteres 64 e 65 não se aplicam (ver lista de caracteres no Anexo I).

A descrição anatômica detalhada do espécime, bem como as comparações com outros táxons e a análise cladística são apresentadas no artigo “*The Malagasy cynodont Menadon besairei (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil*”, na Parte II desta Dissertação.

## 4. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

### 4.1. Os Depósitos Triássicos do Sul do Brasil

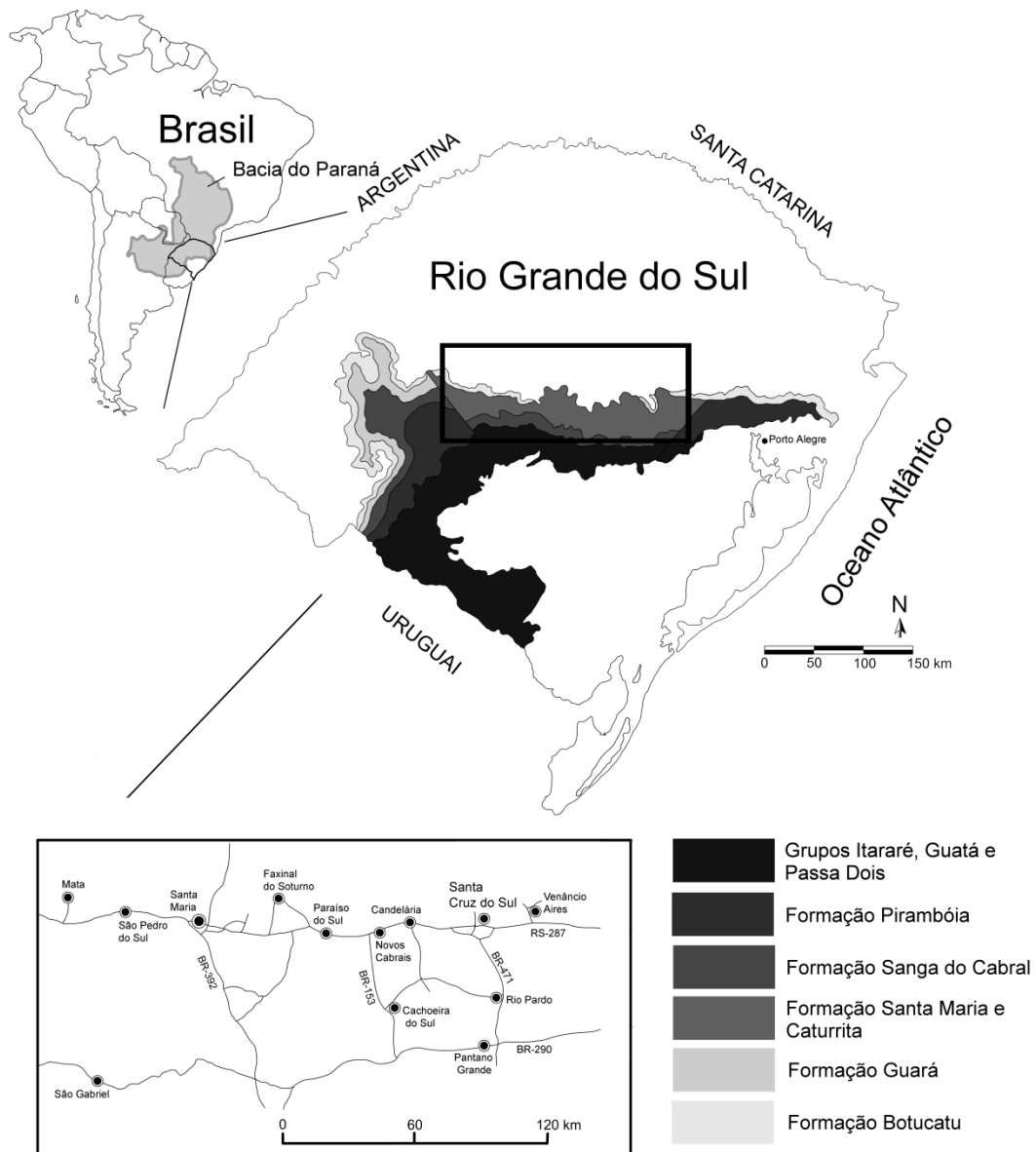
As rochas portadoras de fósseis triássicos do centro do estado do Rio Grande do Sul (FIGURA 1) já são conhecidas desde o relatório de White (1908) para a Comissão do Carvão, onde o autor considerou indistintas as *red beds* permotriássicas dos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul e, baseando-se no fóssil de *Scaphonyx fischeri* descoberto em Santa Maria e descrito por Woodward (1907), extrapolou a idade triássica a todas as “camadas vermelhas do Rio do Rasto” (WHITE, 1908).

Os trabalhos pioneiros de prospecção geológica e paleontológica de Huene e Stahlecker (1931) no estado resultaram na descrição de inúmeras espécies de vertebrados, reforçando a datação para o período Triássico, ainda que tenham mantido a designação de White (op. cit.) de Rio do Rasto para as rochas gaúchas. Os autores notaram que as “camadas do Rio do Rasto” no Rio Grande do Sul eram divididas em dois membros, um inferior, rico em arenitos fluviais e afossilífero, e outro superior, argiloso e com significativa quantidade de “répteis” fósseis e grandes troncos silicificados mais ao topo.

A denominação, consagrada pelo uso, de Formação Santa Maria para as sucessões de depósitos lacustres e fluviais portadoras de fósseis triássicos foi formalizada por Gordon Jr. (1947, *apud* BORTOLUZZI, 1974). A Formação Santa Maria perfaria a base da Série São Bento (subjacente aos arenitos eólicos da Formação Botucatu e aos derrames basálticos da Serra Geral), enquanto que a Formação Rio do Rasto seria permiana e o topo da série Passa Dois, ambas as séries incluídas na Bacia do Paraná.

Gamermann (1973) deu preferência por chamar de Formação Rosário do Sul todas as camadas aflorantes, apenas no Rio Grande do Sul, que se encontravam entre as formações Estrada Nova e Botucatu. Às camadas areníticas de origem fluvial da base, ele referiu-se como “fácies fluvial” e às pelíticas do topo, supostamente lacustres, como “fácies Santa Maria”. Esta última fácies ocorria apenas em uma faixa descontínua ao norte do Escudo Sul-rio-grandense, na região conhecida como Depressão Periférica sul-rio-grandense.

Bortoluzzi (1974) contribuiu para a discussão, argumentando que o termo “Formação Santa Maria” tinha precedência sobre a “Formação Rosário do Sul” de Gamermann (1973), redefinindo a Formação Santa Maria em duas fácies: a inferior, Passo das Tropas, composta de arenitos conglomeráticos com estratificação cruzada e intraclastos de argila, associados a siltitos e folhelhos, dos quais foram descritos restos de vegetais da flora *Dicroidium*, além de peixes, insetos e conchostráceos (Barberena, 1977); e a superior, chamada fácies Alemoa, com seus característicos pelitos vermelhos maciços ou finamente estratificados, a presença ocasional de concreções calcíferas e abundantes ossos de tetrápodes fósseis. A Formação Rosário do Sul *stricto sensu* foi redefinida como: “o conjunto de sedimentos essencialmente arenosos que jazem entre a unidade superior do Grupo Passa Dois no Rio Grande do Sul (Formação Estrada Nova, *apud* FIGUEIREDO F<sup>o</sup>, 1972) e a Formação Santa Maria, no conceito que fizemos desta unidade”. Sobrejacente à Formação Santa Maria, segundo o autor, encontra-se a Formação Botucatu, que foi desmembrada em dois membros geneticamente distintos: o Membro Caturrita, que inclui principalmente arenitos, conglomerados, siltitos arenosos e argilosos, todos de origem fluvio-lacustre; e o Botucatu s.s., arenitos avermelhados e amarelados com estratificação cruzada de grande porte e origem eólica, de distribuição ampla na Bacia do Paraná.



**Figura 1.** Mapa geológico do Rio Grande do Sul na Bacia do Paraná. Área de estudo destacada. Modificado de Soares *et al.* (2011a).

Dentro da estratigrafia clássica, a proposta mais comumente utilizada até os dias de hoje advém do trabalho de Andreis *et al.* (1980). Este reuniu todas as rochas consideradas triássicas do Estado dentro do Grupo Rosário do Sul da Bacia do Paraná. A formação mais antiga, a Formação Rosário do Sul s.s. de Bortoluzzi (1974), foi chamada de Formação Sanga do Cabral; a Formação Santa Maria passou a possuir os Membros Passo das Tropas e Alemoa; e o Membro Caturrita de Bortoluzzi (op. cit.) foi separado da Formação Botucatu e elevado ao status de formação Caturrita. (FIGURA 2)

O primeiro a propor um esquema seguindo o paradigma da estratigrafia de seqüências foi Faccini (1989), que separou o Neopermiano até o Cretáceo em quatro seqüências deposicionais: Seqüência I, Rio do Rasto/Sanga do Cabral, Neopermiano-Eotriássica, visto que ele considerou gradacional o contato entre as formações; Seqüência II, Santa Maria, Triássico Médio-Superior, abrangendo a Formação Santa Maria e base da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS, 1980); Seqüência III, Mata, Triássico Superior, reconhecendo a identidade distinta dos arenitos portadores de grandes troncos de gimnospermas; e Seqüência IV, Botucatu, Jurássico Inferior, afossilífero.

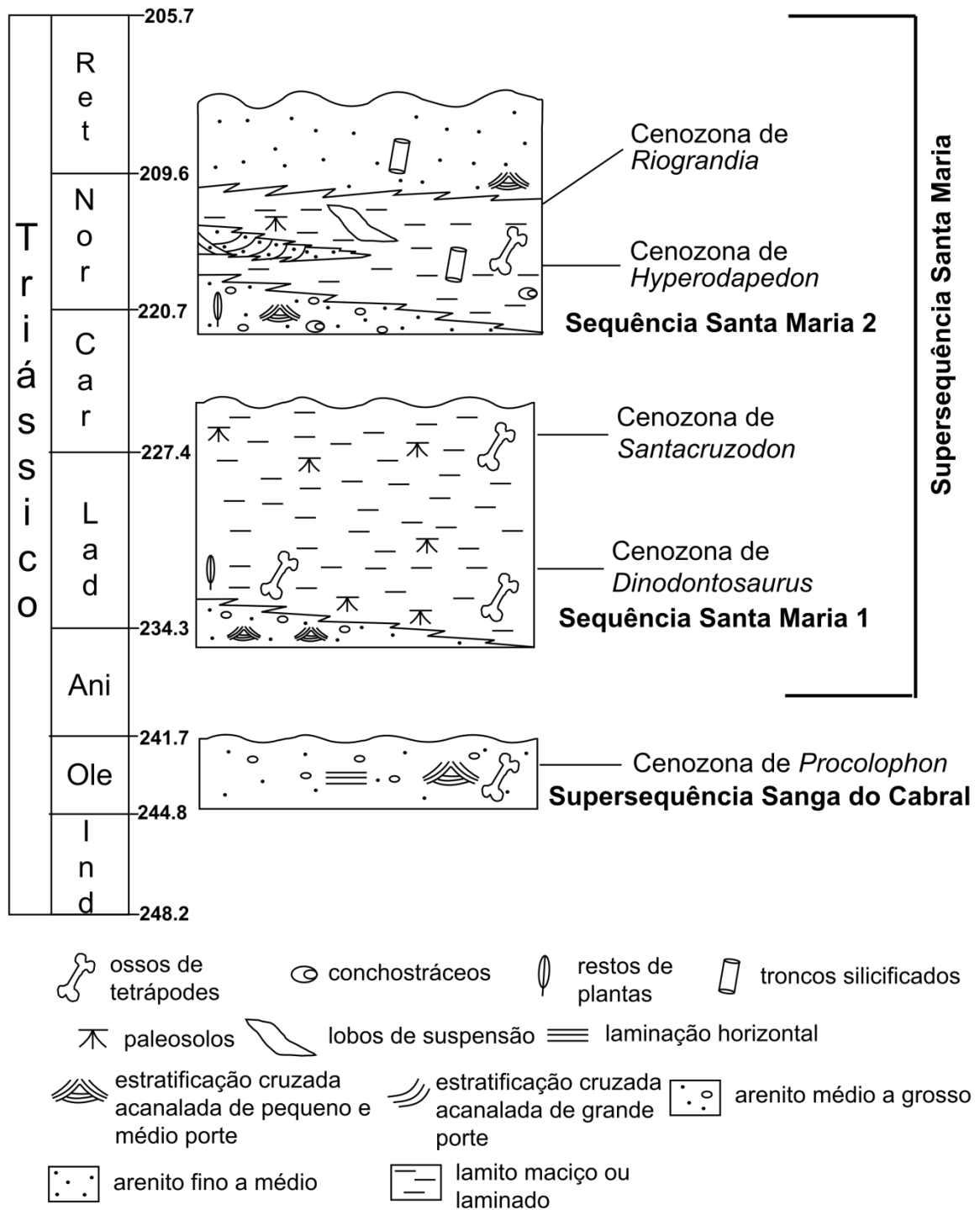
	Gamermann 1973	Schneider <i>et al.</i> 1974	Bortoluzzi 1974	Andreis <i>et al.</i> 1980	Faccini 1989	Zerfass <i>et al.</i> 2003
Jur	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu Botucatu s.s. Mb. Caturrita	Fm. Botucatu	Seqüência IV Botucatu	Fm. Guará
Triássico	Fm. Rosário do Sul Fácies Santa Maria (fossilífera) Fácies Fluvial (afossilífera)	Membro Santa Maria	Fácies Alemoa	Grupo Rosário do Sul Fm. Santa Maria Fácies Alemoa Fácies Passo das Tropas	Seqüência III Mata	Seqüência Santa Maria 3
		Fm. Rosário do Sul	Fácies Passo das Tropas		Seqüência II Santa Maria	Seqüência Santa Maria 2
		Fm. Rosário do Sul s.s.	Fm. Sanga do Cabral			Seqüência Santa Maria 1
Per	Fm. Rio do Rasto		Fm. Rio do Rasto	Seqüência I Rio do Rasto/ Sanga do Cabral	Superseqüência Sanga do Cabral Fm. Rio do Rasto/ Pirambóia	
	Grupo Passa Dois					

**Figura 2.** Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Soares *et al.* (2011b) Abreviações: Fm., formação; Jur, Jurássico; Per, Permiano; s.s., *stricto sensu*.

Uma das mais recentes propostas, sugerida por Zerfass *et al.* (2003), e a qual optamos por seguir, consiste em explicar as deposições durante o Triássico com base nas forças tectônicas geradas pela orogenia Gondwanides (VEEVERS; COLE; COWAN, 1994). A proposta de Zerfass *et al.* (2003; 2004) tenta explicar, através de mecanismos tectônicos em escala continental, a deposição de uma série de bacias *rift* na América do Sul e sul da África, incluindo a Superseqüência Santa Maria, e bacias do tipo retro-arco na Argentina durante o Triássico (FIGURA 3). Algumas dessas bacias possuem correlações bioestratigráficas diretas, o que reforça a hipótese de serem geneticamente relacionadas. Assim, a gênese desses depósitos não seria relacionada à das outras partes da Bacia do Paraná, o que poderia

explicar a falta de correspondência das camadas gaúchas com o resto da bacia. O pacote triássico foi separado em duas sequências de segunda ordem, a Supersequência Sanga do Cabral e a Supersequência Santa Maria. A Supersequência Santa Maria foi, ainda, subdividida em três sequências de terceira ordem: a Sequência Santa Maria 1, correspondente à parte inferior da Formação Santa Maria (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980); a Sequência Santa Maria 2, equivalente ao topo da Formação Santa Maria e à Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980); e Sequência Santa Maria 3, que seria igual à Sequência III, ou Mata, de Faccini, 1989. Na base das Sequências Santa Maria 1 e 2 depositaram-se arenitos conglomeráticos com estratificação cruzada entremeados por arenitos finos e siltitos, sobrepostos por lamitos vermelhos maciços ou incipientemente laminados, correspondendo aos Membros Passo das Tropas e Alemoa (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), respectivamente. No topo da Sequência Santa Maria 2 sobrepõem-se ainda os arenitos da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980). A Sequência 3 carece de informações paleontológicas e geológicas detalhadas, sendo sua idade (Retiano), ainda ponto de debate.

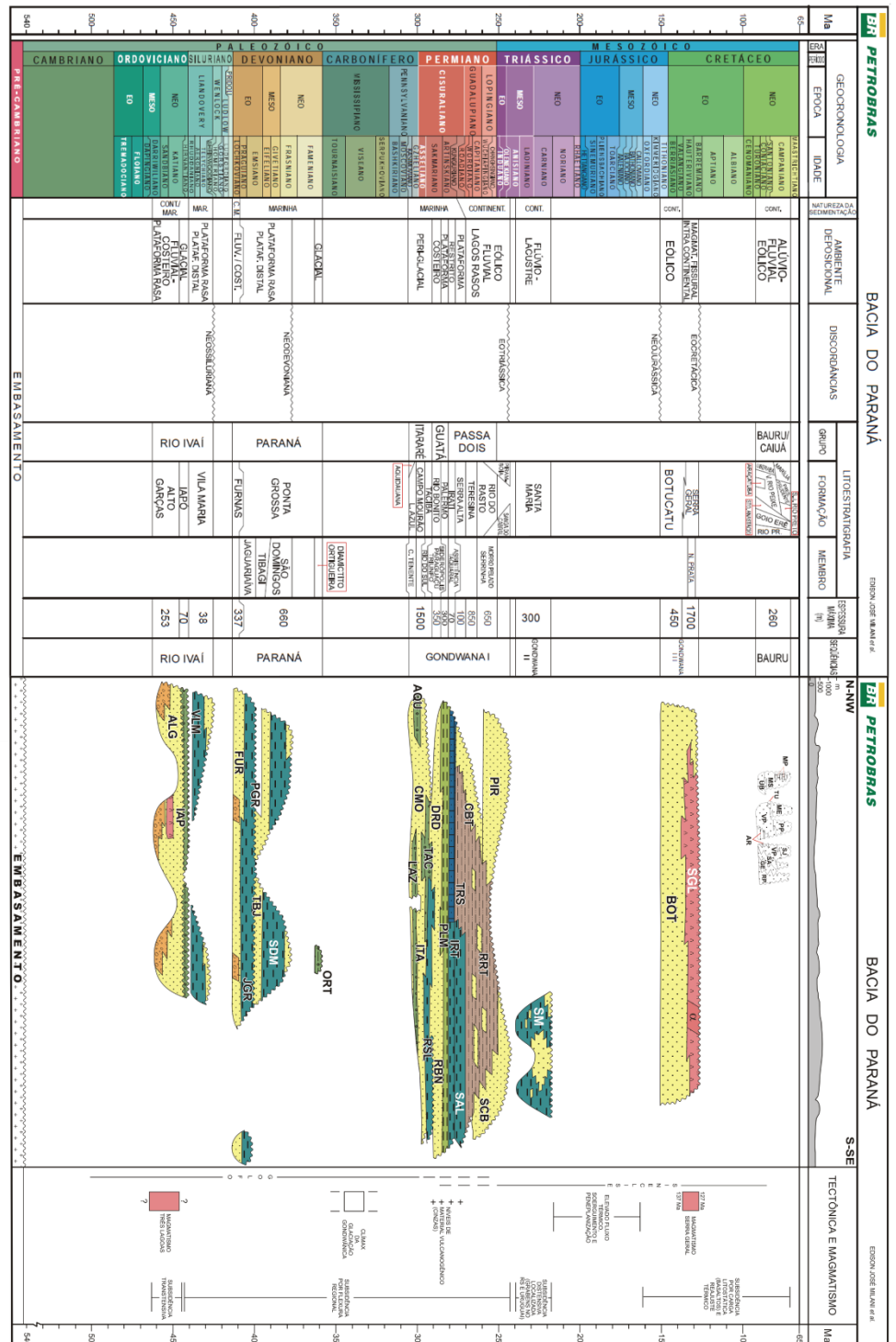




**Figura 3.** Proposta de seqüências deposicionais para o Triássico sul-rio-grandense. Modificado de Zerrfass *et al.* (2003), idades de Gradstein *et al.* (2012).

Uma abordagem semelhante é a de Milani *et al.* (2007), que reúnem as Formações Santa Maria e Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980) na

Supersequência Gondwana II e a Formação Sanga do Cabral na Supersequência Gondwana I. A deposição é explicada como um pulso de sedimentação em falhas do tipo gráben na Bacia do Paraná. (Figura 4)



**Figura 4.** Proposta de Milani *et al.* (2007) para estratigrafia de sequências da Bacia do Paraná.

A pouca variação de fácies, principalmente os lamitos do Membro Alemoa (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), dificulta a identificação litológica das diferentes sequências, assim, o desenvolvimento do arcabouço bioestratigráfico baseado em tetrápodes permanece a fonte mais confiável de datação para a supersequência.

## 4.2. A Bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria

Desde os trabalhos pioneiros de Huene (1928; 1931), já se havia notado diferenças nas composições faunísticas das, então, “camadas do Rio do Rasto” (atual Sequencia Santa Maria 2), entre a região de Santa Maria, “junto de Alemoa e São José”, com faunas dominadas por rincossauros, e a região de Chiniquá, “entre São Pedro e São Lucas”, com muitos terápsidos e rauissúquios.

No entanto, somente em 1977, quando Barberena julgou existirem dados suficientes para este tipo de estudo, se inaugurou o esforço de compreender as relações estratigráficas entre as associações fósseis daquelas localidades e de outras regiões do Triássico sul-brasileiro. Barberena (*op. cit.*) separou a fauna da Formação Santa Maria (*sensu* BORTOLUZZI, 1974) em três Zonas-Associação:

**Zona-Associação Therapsida:** na região de Chiniquá e Pinheiros. Foram as proporções (“percentuais paleofaunísticos”) entre os grupos, mais do que a riqueza e número de espécies idênticas, as motivadoras para a união das duas localidades na mesma zona. As espécies mais expressivas são os terápsidos dicinodontes (*Dinodontosaurus turpior* Huene, 1935; *Stahleckeria potens* Huene, 1935), cinodontes (*Belesodon magnificus* Huene, 1936; *Chiniquodon thetonicus* Huene, 1936; *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1974; *Traversodon stahleckeri* Huene, 1936; *Exaeretodon major* Huene, 1936) e o “tecodonte” *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942.

**Zona-Associação Dicroidium:** também de Santa Maria, mas nas fácies Passo das Tropas (*sensu* Bortoluzzi, 1974; ou Membro Passo das Tropas *sensu* Andreis *et al.*, 1980). Esta associação é rica em fósseis de plantas da Flora *Dicroidium* (GORDON Jr. & BROWN, 1952), insetos (PINTO, 1956), conchostráceos (KATOO, 1971) e escamas e ossos de peixes (BELTRÃO, 1965). Ao contrário das outras duas zonas, ela foi considerada de abrangência apenas local.

**Zona-Associação Rhynchocephalia<sup>1</sup>:** reconhecida na região de Santa Maria. Contando com maioria esmagadora de rincossauros (*Scaphonyx fischeri* Woodward 1907), além de um dinossauro (*Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970), diversos “Thecodontia” e cinodontes (e.g. *Therioherpeton cagnini* Bonaparte e Barberena, 1975; *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene, 1928).

Apesar de algumas identificações errôneas (e.g. *Exaeretodon*), as Zonas-Associação de Therapsida e Rhynchocephalia puderam ser correlacionadas com as faunas das formações argentinas de Chañares (=Ischichuca, Triássico Médio) e Ischigualasto (Triássico Superior), respectivamente (BONAPARTE, 1966a).

A divisão em zonas-associação mostrou-se útil, mas Barberena *et al.* (1985) argumentam que as características dos afloramentos, normalmente ravinas (ou sangas), e a considerável distância uns dos outros dificultavam a definição de bio-horizontes e de continuidade lateral das fácies. Procurando aumentar a resolução geocronológica do Permo-Triássico do sul do Brasil, os autores propuseram o uso do conceito de faunas-locais segundo Simpson (1971). Das sete faunas-locais concebidas, cinco delas se localizavam no Triássico:

**Fauna Local de Catuçaba:** presente na Formação Sanga do Cabral, correlacionável com a Zona de *Lystrosaurus* da Bacia do Karoo sul-africano pela presença compartilhada do procolofonídeo *Procolophonpricei* (LAVINA, 1983) e anfíbios lidekkerinídeos e o ritidosteídeo *Deltasaurus* (BARBERENA, LAVINA & BECKER, 1981). Idade Eo-triássica.

**Fauna Local de Pinheiros:** em Candelária, Rincão do Pinhal e Vila Melo. Nela abundam os gêneros *Dinodontosaurus* e *Massetognathus*, com a presença de *Candelaria barbouri* Price, 1947, *Barysoma lenzii* Romer e Price 1944, cf. *Chiniquodon thetonicus* Huene, 1936, cf. *Belesodon magnificus* Huene, 1936, *Probelesodon kitchingi* Teixeira, 1979, *Chanaria* sp., cf. *Gualosuchus* Romer, 1971, cf. *Chanaresuchus* Romer, 1971. Correlacionada com a Formação Los Chañares. Idade Meso-triássica.

**Fauna Local de Chiniquá:** na localidade de Chiniquá. Presentes: *Stahleckeria potens* Huene, 1935, *Dinodontosaurus* spp. Huene, 1935, *Chiniquodon thetonicus* Huene, 1936, *Belesodon magnificus* Huene, 1936, *Traversodon stahleckeri* Huene, 1936, *Exaeretodon major* Huene, 1936, *Prestosuchus* spp.

Huene, 1942, *Procerosuchus celer* Huene, 1942 e *Spondylostoma absconditum* Huene, 1942. *Dinodontosaurus* é menos frequente e *Massetoganthus* completamente ausente, quando comparada à Fauna Local de Pinheiros, estimando-se uma idade mais tardia do que a Formação Chañares. Idade Mesotriássica.

**Fauna Local de Alemoa:** arredores de Santa Maria e em Inhamandá. Continua *Scaphonix fischeri* Woodward, 1907, *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene, 1928, *Hoplitosuchus raui* Huene, 1942, *Rauisuchus tiradentes* Huene, 1942, *Rhadinosuchus gracilis* Huene, 1942, *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946, *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970, *Therioherpeton cargini* Bonaparte e Barberena, 1975 e *Aetosauroides inhamandensis* Zacarias, 1981. Nesta fauna-local, os cinodontes são muito menos abundantes e os dicinodontes não estão representados, ao contrário dos comuns rincossauros. É semelhante à Zona-Associação de Rhynchocephalia (*sensu* BARBERENA, 1977), correlacionada à Formação Ischigualasto, mas considerada mais antiga. Idade Meso-Neo-triássica.

**Fauna Local de Botucaraí:** na região de Candelária e Venâncio Aires. Composta de *Jachaleria candelariensis* Araújo e Gonzaga, 1980, *Protherochampsia nodosa* Barberena, 1982, *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo e Schultz, 1987 e *Exaeretodon* sp.. Foi considerada da mesma idade do topo da Formação Ischigualasto, com possibilidade de se estender à base da sobrejacente Formação Los Colorados. Idade Neo-triássica.

Scherer (1994) deu uma importante contribuição, quando ao estudar a Fauna Local de Botucaraí, compreendeu que a *Jachaleria candelariensis* pertencia a um nível distinto do de *Scaphonix* e *Exaeretodon*. O novo intervalo, mais jovem, seria correlacionável com a base da Formação Los Colorados, onde ocorre *Jachaleria colorata* (Bonaparte, 1970); Scherer (1994) propôs a individualização do novo intervalo como “Intervalo de *Jachaleria*”.

Baseado nas concepções anteriores, Schultz (1995) pôde reconhecer oito associações de microfósseis triássicos no Rio Grande do Sul:

**Associação 1:** *Procolophon* + anfíbios (= Fauna local de Catuçaba *sensu* BARBERENA *et al.*, 1985).

**Associação 2:** Rincossauro primitivo, o "Rincossauro de Mariante" + Dicinodonte indeterminado (AZEVEDO *et al.*, 1990);

**Associação 3:** Dicinodontes (*Dinodontosaurus* + outros) + cinodontes (*Massetognathus*, *Chiniquodon*, *Belesodon*, *Probelesodon*, *Traversodon*) + "tecodontes" (rauisuquídeos e cerritosaurídeos), sem rincossauros;

**Associação 4:** Flora *Dicroidium* + restos de peixes (Zona-Associação de *Dicroidium* sensu BARBERENA, 1977);

**Associação 5:** Rincossauros (*Scaphonyx fischeri* + *Hyperodapedon*) + cinodontes (diferentes da associação 3: *Gomphodontosuchus*, *Therioherpeton* e *Prozostrodon*) + "tecodontes" (fragmentos de ?rauisuquídeos) + dinossauro (*Staurikosaurus*), sem dicinodontes;

**Associação 6:** Rincossauro (*Scaphonyx sulcognathus*) + cinodonte (*Exaeretodon*, exclusivo deste intervalo) + "tecodonte" (*Proterochampsa*, exclusivo deste intervalo);

**Associação 7:** Dicinodonte *Jachaleria* (exclusivo deste intervalo) + dentes de dinossauro (indeterminado) (Intervalo de *Jachaleria* sensu SCHERER, 1994);

**Associação 8:** Flora de coníferas (sequência III sensu FACCINI, 1989);

Schultz *et al.* (2000), admitindo que, mesmo com as variações locais de faunas, ainda não havia refinamento suficiente para mais de três subdivisões bioestratigráficas formais das Formações Santa Maria e Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), adotou as Cenozonas de Therapsida (= Associações 2 e 3) e Rhynchosauria (= Associações 5 e 6) no Membro Alemoa da Formação Santa Maria e o "Intervalo de *Jachaleria*" (=Associação 7), mesmo que ainda como uma unidade bioestratigráfica informal da Formação Caturrita.

Em 2001, Abdala *et al.* erigiram a Biozona de Traversodontídeos, composta principalmente por cinodontes traversodontídeos, distintos daqueles das outras Cenozonas, para ocupar o hiato entre as Cenozonas de Therapsida e de Rhynchosauria. A referida biozona foi renomeada por Soares *et al.* 2011a para Zona-Associação *Santacruzodon* (discutida em maior detalhe no próximo item 4.3).

Durante o início dos anos 2000, como consequência de um grande esforço de campo realizado pelo paleontólogo argentino José F. Bonaparte, com apoio da UFRGS e Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, houve um grande influxo de informações paleontológicas sobre as camadas correspondentes à Formação Caturrita (topo da Sequência Santa Maria 2 *sensu* ZERFASS *et al.*, 2003) com a descoberta de novos afloramentos fossilíferos. A nova fauna tomaria o “Intervalo de *Jachaleria*” sob a denominação de Zona-de-Associação de Ictidosauria (RUBERT & SCHULTZ, 2004). A ZA de Ictidosauria passou a incluir a fauna do afloramento próximo ao Cerro Botucaraí, em Candelária, onde foi reconhecido o Intervalo de *Jachaleria*, onde estão presentes o dicinodonte *Jachaleria candelariensis* Araújo e Gonzaga, 1980, dentes isolados de arcossauros e um rostro de fitossauro (LUCAS & KISCHLAT, 2003), e uma série de tetrápodes provenientes de Candelária (afloramentos Sesmaria do Pinhal 1 e 2) e Faxinal do Soturno (afloramento Linha São Luiz). Entre eles, o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte *et al.*, 1999, os “ictidossauros” *Riograndia guaibensis* Bonaparte *et al.*, 2001; *Brasilodon quadrangulares* Bonaparte *et al.*, 2003; *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, o procolofonídeo *Soturnia caliodon* Cisneros e Schultz, 2003; e esfenodontídeos (FERIGOLO, 2000).

A denominação “Ictidosauria” foi substituída por Mammaliamorpha por Schultz e Soares (2006) por esta refletir melhor a posição filogenética dos cinodontes derivados representados nesta unidade bioestratigráfica. Posteriormente, Soares *et al.* (2011a) atualizaram as denominações da Biozona de Traversodontídeos e da ZA de Mammaliamorpha para ZA de *Santacruzodon* e *Riograndia*, respectivamente, em referência aos táxons mais comuns. De acordo com esta abordagem, as outras duas ZAs, antes denominadas de Therapsida e Rhynchosauria, passaram a ser denominadas de *Dinodontosaurus* e *Hyperodapedon*, resgatando a proposta anterior de Lucas (2001). (FIGURA 5)

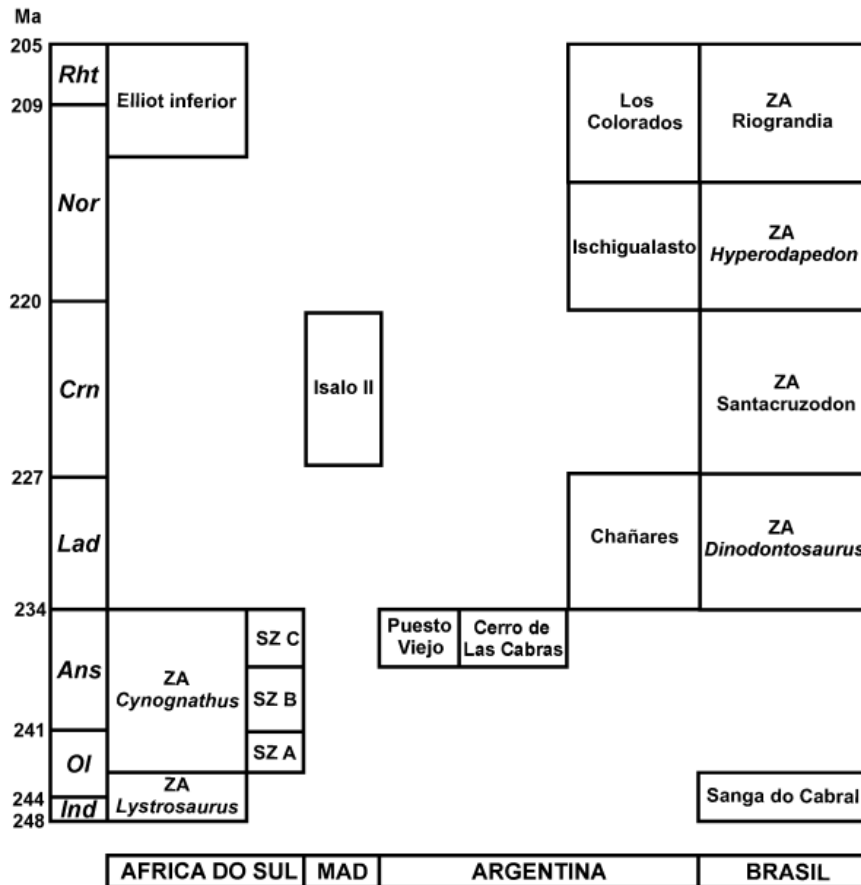
	Litoestratigrafia	Barberena <i>et al.</i> 1977	Barberena <i>et al.</i> 1985	Scherer 1994	Abdala <i>et al.</i> 2001	Soares <i>et al.</i> 2011a
Noriano	Formação Caturrita		Fauna Local de Botucaraí	Nível de <i>Jachaleria</i>	Intervalo de <i>Jachaleria</i>	Zona de Associação de <i>Riograndia</i>
Carniano	Formação Santa Maria	Zona de Associação de <i>Rhynchocephalia</i>		Cenozona de Rhynchosauria	Biozona de Rhynchosauria	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i>
Ladiniano		Zona de Associação de <i>Dicroidium</i>	Fauna Local de Alemoa		Biozona de Traversodontideos	Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>
Ladiniano		Zona de Associação de Therapsida	Fauna Local de Chiniquá	Cenozona de Therapsida	Biozona de Therapsida	Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i>
Anisiano			Fauna Local de Pinheiros			
Anisiano						

**Figura 5.** Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria.

Desde os trabalhos iniciais de bioestratigrafia baseada em tetrápodes (BARBERENA, 1977; BARBERENA *et al.*, 1985; BONAPARTE, 1982), a porção basal (Cenozona de *Dinodontosaurus*) foi correlacionada com a Formação Chañares (Ischichuca) e a superior (Cenozona de *Hyperodapedon*) com a Formação Ischigualasto, mesmo que os autores as tenham considerado mais jovens ou mais antigas em função do “nível evolutivo” de alguns táxons. Bonaparte (1966a) havia situado a Formação Ischichuca no Ladiano e a formação Ischigualasto no Carniano. Esta correlação tem se mantido constante desde então (LANGER *et al.*, 2007).

A Cenozona de *Dinodontosaurus* compartilha com a Formação Chañares os gêneros *Dinodontosaurus*, *Massetognathus*, *Chiniquodon* e *Chanaresuchus*. A presença de *Luangwa* (ABDALA & SÁ-TEIXEIRA, 2004), originalmente da Formação Ntawere da Zâmbia e do topo Formação Omingonde da Namíbia, a descoberta de *Stahleckeria* e *Chiniquodon*, no topo da Formação Omingonde (ABDALA *et al.*, 2013b), além da existência de um rincossauro primitivo (“Rincossauro de Mariante”; SCHULTZ & AZEVEDO, 1990), podem sugerir que ao menos uma porção da ZA de *Dinodontosaurus* pertença ao Anisiano.





**Figura 6.** Correlações bioestratigráficas das faunas triássicas com outras associações fossilíferas de Gondwana. Modificado de Abdala e Ribeiro (2010).

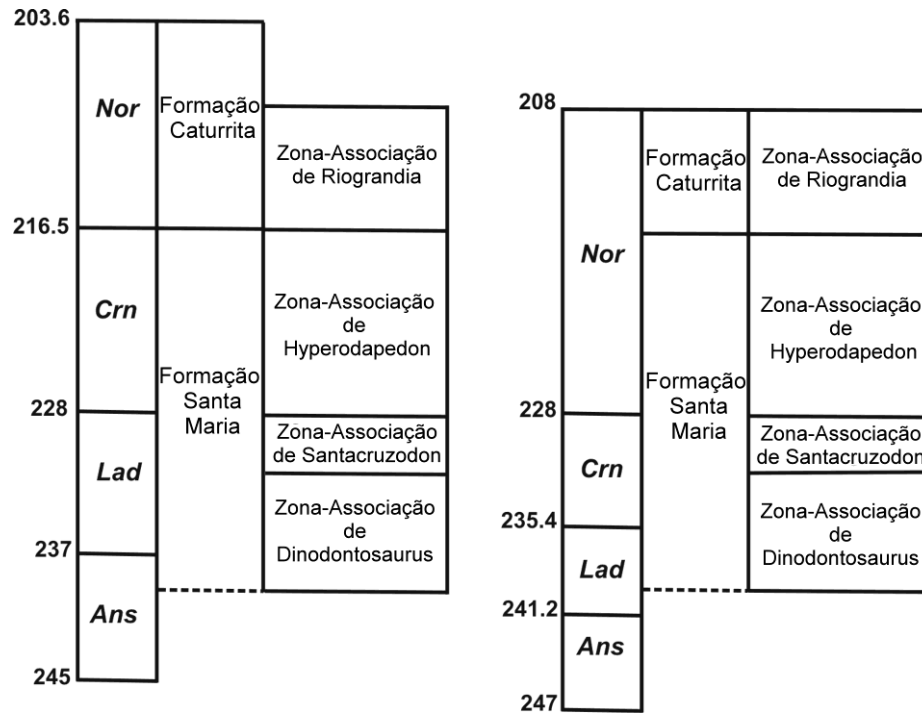
A Formação Ischigualasto e a Cenozona de *Hyperodapedon* têm em comum a presença de *Exaeretodon*, *Hyperodapedon*, *Aetosauroides*, *Proterochampsa*. *Exaeretodon* também foi reportado na Formação Maleri da Índia (CHATTERJEE, 1982). Além disso, os cinodontes probainognathia de Ischigualasto *Ecteninion lunensis* e *Diegocanis elegans* são filogeneticamente próximos de *Trucidocynodon riograndensis* (MARTINEZ *et al.*, 2013). As faunas argentina e brasileira também possuem dinossauros primitivos proximamente relacionados, como *Staurikosaurus* e *Herrerasaurus*, ambos pertencentes à família Herrerasauridae (LANGER & BENTON, 2006). A Formação Ischigualasto é umas das poucas unidades do período e região a ter sido datada radiometricamente em 230.3–231.4 Ma. (ROGERS *et al.*, 1993; FURIN *et al.*, 2006), sendo balizadora das demais formações.

Seguindo um padrão semelhante, a Cenozona de *Riograndia* é normalmente correlacionada com faunas argentinas, justificado pela presença compartilhada de *Jachaleria*, da parte inferior da Formação Los Colorados (Fauna La Chilca),

considerada carniana (e.g. ABDALA *et al.*, 2001) ou, mais habitualmente, noriana e/ou rética (e.g. BONAPARTE, 1966a, ABDALA & RIBEIRO, 2010). Em contrapartida, outros elementos da ZA de *Riograndia* (*Irajatherium hernandezi*, *Riograndia guaibensis*, *Unaysaurus tolentinoi*) são mais semelhantes a formas da Fauna de La Esquina, no topo da Formação Los Colorados (e.g. *Chalimnia musteloides*, *Riojasaurus incertus.*), indicativos de uma idade mais jovem (LANGER *et al.*, 2007). Apesar dessas suposições, ainda não existem subsídios geológicos e paleontológicos que justifiquem separar a ZA de *Riograndia* em mais de uma unidade (SOARES *et al.*, 2011b).

As mudanças recentes na tabela do tempo geológico (GRADSTEIN *et al.*, 2012) sugeridas por Muttoni *et al.* (2004), e baseadas em faunas marinhas, tiveram efeitos gritantes na duração dos estágios do Triássico, ficando o Neo-triássico com aproximadamente dois terços de todo o período (36Ma – 51Ma), devido principalmente a um aumento na duração do Noriano em relação ao Carniano.

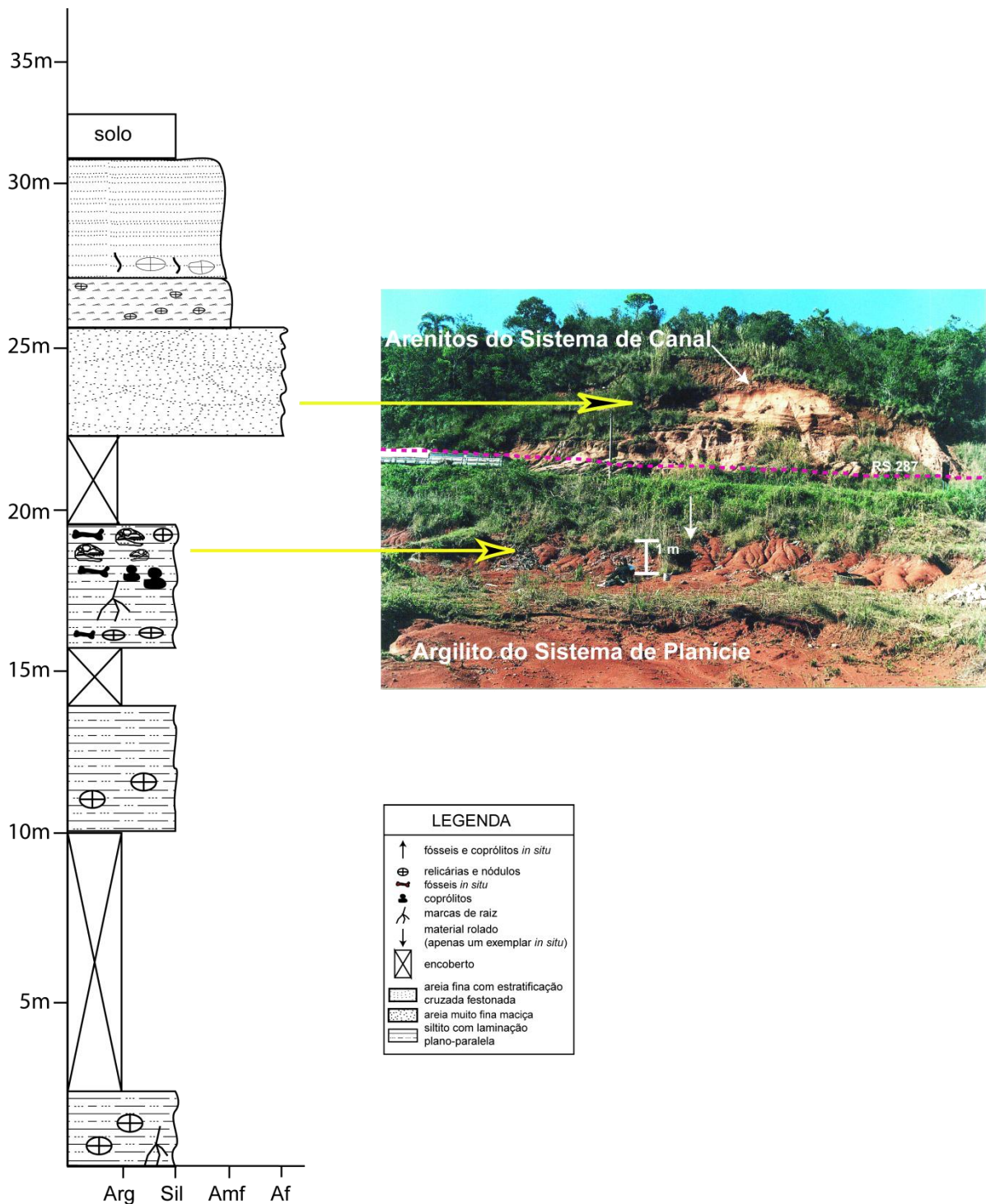
Com essa alteração, o horizonte datado de Ischigualasto passa do início para o final do Carniano, trazendo consigo, até certo ponto, os outros estratos triássicos, de forma que a Formação Chañares (correspondente à Cenozona de *Dinodontosaurus*) pode agora ser eo-ladiniana a meso-carniana; a Cenozona *Santacruzodon*, antes ladiniana/carniana, mais possivelmente carniana; a própria Formação Ischigualasto (e Cenozona de *Hyperodapedon*) provavelmente se estende Noriano adentro; e a Formação Los Colorados (Cenozona de *Riograndia*) certamente é noriana ou mais jovem. (FIGURA 7)



**Figura 7.** Comparação da cronoestratigrafia segundo: A, Gradstein e Ogg (2004) e B) Gradstein *et al.* (2012). Modificado de Soares *et al.* (2011a).

### 4.3. A Cenozona de *Santacruzodon*

Em 1995, o Professor Cesar L. Schultz e o seu então orientando de Mestrado Max Langer, da equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, descobriram um novo afloramento fossilífero no município de Santa Cruz do Sul, na rodovia BR 287, próximo ao Santuário Schönstatt (UTM SAD 69 – 22J – 359794°E, 6709033°N). O afloramento em questão foi descrito mais tarde por Abdala *et al.* (2001) e Bertoni-Machado e Holz (2006), como composto por aproximadamente 20 metros dos pelitos maciços comuns à fácies Alemoa da Formação Santa Maria, dos quais os últimos 5 metros são ricos em concreções carbonáticas, fósseis de vertebrados, coprólitos, e rizólitos, sobrepostos por 15 metros de arenitos finos com estratificação cruzada e laminar, apresentando concreções e rizólitos. (FIGURA 8)



**Figura 8.** A) Perfil estratigráfico do afloramento Schönstatt, em Santa Cruz do Sul. B) Foto do afloramento com as camadas evidenciadas. Fotografia cedida por Cristina Bertoni-Machado.

Viagens de campo de campo em 1997 e 1998 realizadas pela UFRGS, bem como pela Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e Pontífica Universidade Católica do Rio Grande do Sul, resultaram em um número elevado de fósseis, dos quais a grande maioria representa cinodontes herbívoros assinalados à família Traversodontidae, o que levou Abdala *et al.* (2001) a sugerirem tratar-se de uma

nova fauna triássica para o Rio Grande do Sul, com idade diferenciada das faunas das demais biozonas, batizada de Biozona de Traversodontídeos. No mesmo trabalho, os autores identificaram preliminarmente um tipo de cinodonte chiniquodontídeo e quatro traversodontídeos, chamados Tipos I, II, III e IV.

O Tipo I foi considerado como aparentado a *Menadon besairiei* (uma forma malgaxe da Formação Isalo II) e *Exaeretodon* spp.; o Tipo II, a *Dadadon isaloi* (também de Madagascar); o III seria semelhante a *Massetognathus* spp., e o Tipo IV, ao traversodontídeo laurasiano *Boreogomphodon jeffersoni*.

O Traversodontídeo II foi descrito subsequentemente como *Santacruzodon hopsoni* a partir de restos cranianos fragmentários, porém abundantes (ABDALA & RIBEIRO, 2003). A posição filogenética próxima a *Dadadon* foi confirmada e tem se mantido estável em análises recentes (e.g. KAMMERER *et al.*, 2008; 2012).

Em 2006, Bertoni-Machado e Holz, descreveram a tafocenose do afloramento Schöenstatt, notando a desproporção em número entre materiais cranianos e pós-cranianos e a ausência de transporte hidráulico, estipulando se tratar de uma agregação biogênica, onde partes mais nutritivas das presas seriam preferidas pelos predadores e necrófagos em detrimento das menos nutritivas - vértebras e crânios -, que seriam abandonadas. Com base em restos de um arcossauriforme proterocâmpio de hábito semiaquático (MACHADO & KISCHLAT, 2003), dos rizólitos e concreções, os autores sugeriram um ambiente úmido e sazonal, com variação do nível freático, possivelmente um lago efêmero e planície de inundação circundante.

Soares e colaboradores (2011a) reportam a descoberta de um Probainognathia, também no afloramento Schöenstatt, optando, os autores, por chamá-lo de cf. *Probainognathus* devido a sua grande semelhança a juvenis *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 da Formação Chañares, e de cf. *Probainognathus*, da Formação Ischigualasto, ambas da Argentina. Em consonância com a nomenclatura utilizada nas outras biozonas da Supersequência Santa Maria, foi proposta a utilização do termo Cenozona de *Santacruzodon* (ou Zona Associação de *Santacruzodon*) ao invés de Biozona de Traversodontídeos (*sensu* ABDALA *et al.*, 2001).

O único fóssil não pertencente a um cinodonte já encontrado em Santa Cruz do Sul, o proterocâmpio reportado por Machado e Kischlat (2003), foi descrito recentemente como *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971, táxon originalmente da Formação Chañares (RAUGUST *et al.*, 2013).

**Tabela 1.** Número indivíduos coletados na Zona-Associação de *Santacruzodon*. Modificado de Soares *et al.* (2011a)

	Número de indivíduos
<b>Cinodontes indeterminados</b>	72
<b>Cinodontes traversodontídeos</b>	40
<b>Cinodontes chiniquodontídeos</b>	3
<b>cf. <i>Probainognathus</i></b>	1
<b><i>Chanaresuchus bonapartei</i></b>	1
<b>Fósseis indeterminados</b>	40
<b>Total</b>	157

Outros afloramentos na região revelaram uma fauna semelhante de cinodontes traversodontídeos. Nos municípios de Venâncio Aires e Vera Cruz foi coletado um número considerável de fósseis de traversodontídeos, atualmente em fase de preliminar de preparação e descrição no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS. Enquanto que a anatomia destes fósseis tenha sido ainda pouco explorada, Reichel *et al.* (2005), através de lâminas delgadas das rochas e fósseis de Venâncio Aires, notaram que os minerais que permineralizaram os ossos são bastante semelhantes àqueles encontrados nos fósseis do afloramento Schöenstatt, em Santa Cruz do Sul, com presença marcante de sílica, além da calcita comumente encontrada em fósseis das demais cenozonas. Este mesmo padrão fossildiagnóstico foi constatado em materiais provenientes de Vera Cruz (TEIXEIRA *et al.*, 2010). Tanto a similaridade anatômica quanto a composição química dos fósseis das três localidades apontam para uma ampliação da abrangência geográfica da Zona Associação de *Santacruzodon*.

Devido aos cinodontes presentes no afloramento Schöenstatt apresentarem características típicas dos cinodontes do Triássico Médio (e.g. *Massetognathus* da ZA de *Dinodontosaurus*), mas também do Triássico Superior (e.g. *Exaeretodon* da

ZA de *Hyperodapedon*), Abdala *et al.* (2001) seguiram as conclusões de Flynn *et al.* (2000) de assinalar uma idade intermediária, ou seja, Ladiniano-Carniano (*apud* GRADSTEIN e OGG, 2004) para a associação, correlacionando-a à fauna da base de “Isalo II”, em Madagascar. No contexto sul-rio-grandense, a Biozona de Traversodontídeos foi posicionada entre as Zona-Associação de Therapsida e Rhynchosauria (atuais Zonas-Associação de *Dinodontosaurus* e *Hyperodapedon*, respectivamente).

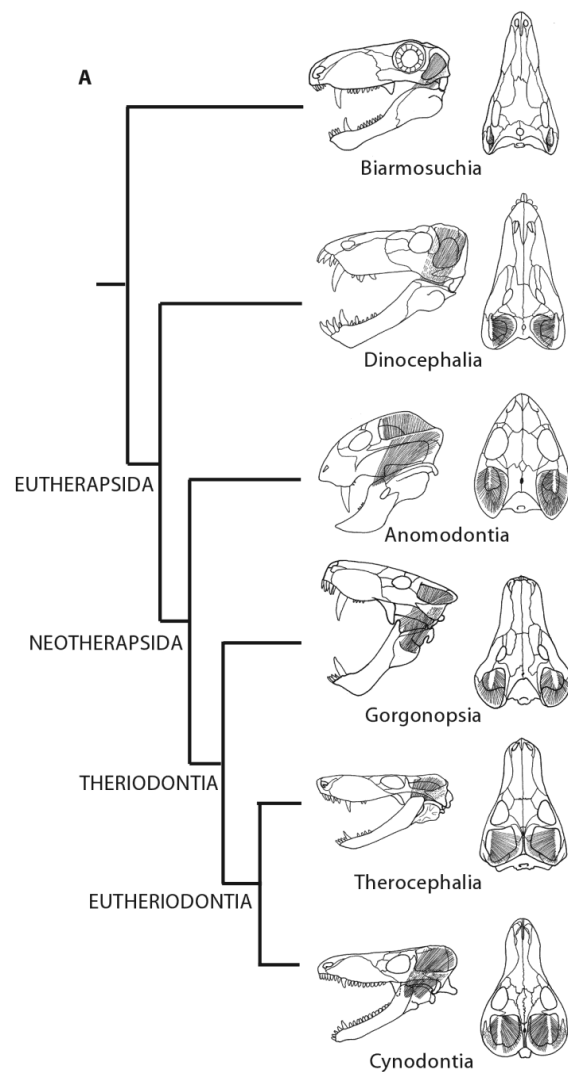
A preferência de Flynn *et al.* (1999; 2000) por uma idade “ladiniana a carniana” se deve à interpretação das amplitudes bioestratigráficas dos grupos fósseis da biota de “Isalo II” (ou Formação Makay *sensu* RAZAFIMBELO, 1987). A mesma unidade rendeu traversodontídeos semelhantes a *Massetognathus* (*D. isaloii*) e a *Exaeretodon* (*M. besairiei*), um cinodonte carnívoro (*Chiniquodon kalanoro*; KAMMERER *et al.*, 2010), um rincossauro hyperodapentontidae (*Isalorhynchus novaeae* BUFFETAUT, 1983), dicinodontes kannemeyeriiformes e um arcossaumomorfo herbívoro (*Azendohsaurus madagaskarensis* FLYNN *et al.*, 2010). Esse padrão de diversidade é típico do Meso-triássico e início do Neo-Triássico da América do Sul.

De fato, apesar da distância, a fauna malgaxe é muito mais semelhante à da Zona-Associação de *Santacruzodon* da Supersequência Santa Maria do que de outras faunas africanas, sendo as afinidades notáveis: *Dadadon* e *Santacruzodon* formam um clado em algumas análises filogenéticas (ABDALA & RIBEIRO, 2003; RANIVOHARIMANANA, 2011; KAMMERER *et al.*, 2012); a ocorrência dos chiniquodontídeos *C. kalanoro* e *Chiniquodon sp.* (ABDALA & RIBEIRO, 2010) e, agora, a co-ocorrência de *Menadon besairiei* (ver artigo).

## 5. Os Cinodontes Traversodontídeos

### 5.1 Aspectos gerais

A linhagem de amniotas a qual os mamíferos pertencem, chamada Synapsida, apresentou grande diversidade no passado. Das características que distinguem os mamíferos de todos os outros vertebrados atuais, uma gama delas surgiu durante o Paleozoico e Mesozoico, antes do aparecimento do clado Mammalia. Durante o Carbonífero, surgiram os sinápsidos basais (“pelicossauros”), alguns deles atingindo grande porte, que sofreram uma irradiação adaptativa durante o Permiano e se tornaram importantes participantes das teias tróficas do período (KEMP, 2005).



**Figura 9.** Cladograma simplificado mostrando as relações de Therapsida. (Retirado de CHINSAMY-TURAN, 2012)



Um subgrupo dos sinápsidos, denominado Therapsida, surgiu no registro fóssil a partir do Meso-Permiano e rapidamente se diversificou, alcançando dominância sobre os ambientes terrestres ao final do Permiano, como atesta o riquíssimo registro permo-triássico da Bacia do Karoo, na África do Sul (CHINSAMY-TURAN, 2012). Os terápsidos foram duramente vitimados pela extinção em massa do Permo-Triássico, sobrevivendo no Eo-triássico apenas os clados Anomodontia (Dicynodontia) e os proximamente relacionados Therocephalia e Cynodontia (HOPSON & BARGHUSEN, 1986).

Cynodontia é o último grupo de Therapsida a surgir no Permiano, primeiro na África do Sul, com *Charassognathus gracilis* e depois *Procynosuchus* spp., reconhecido na África do Sul, Tanzânia, Alemanha e Rússia, e *Dvinia prima*, na Rússia (BOTHÁ *et al.*, 2007). Durante o Triássico o grupo vê uma grande diversificação, com componentes de hábitos carnívoros/insetívoros a herbívoros especializados. De uma das linhagens de pequenos cinodontes insetívoros do Triássico, evoluiu o único clado de sinápsidos vivos atualmente, os mamíferos (Mammalia; KEMP, 2005).

Durante o Meso-triássico, surge um dos grupos mais abundantes de cinodontes não-mamaliaformes, os traversodontídeos, com uma dentição especializada para onivoria/herbivoria, análoga à desenvolvida muito mais tarde pelos mamíferos, apesar de serem distantemente relacionados destes. Os traversodontídeos perduraram do Anisiano-Ladiniano da Argentina e África até o Retiano da África, tendo atingido a Índia, América do Norte e Europa nesse período (ABDALA & RIBEIRO, 2010). A maior diversidade de Traversodontidae se encontra na América do Sul, com 9 gêneros, e na África, com 6.

Normalmente são agrupados com os Gomphodontia (Diademodontidae, Trirachodontidae e Traversodontidae; HOPSON & KITCHING, 1972) que têm dentes expandidos lábio-lingualmente, denominados gonfodontes (alguns também possuem dentes setoriais).

Outro grupo com pós-caninos expandidos, de relações incertas, é Tritylodontidae (Neotriássico ao Eocretáceo), que foram os últimos cinodontes não-mamaliaformes a se extinguirem. Muito bem sucedidos, foram cosmopolitas, talvez devido à grande modificação dentária e craniana, semelhante às sofridas pelos

traversodontídeos. O parentesco dos tritilodontídeos em relação aos demais gonfodontes será discutido mais abaixo.

Os dentes no padrão gonfodonte são de grande interesse para o entendimento da ecologia do Triássico, pela grande representatividade de táxons durante o período, e também para o entendimento de sistemas semelhantes de processamento oral de alimentos que se desenvolveram independentemente, como foi o caso dos mamíferos, terocefálios bauriídeos e dos procolofonídeos, por exemplo (REISZ & SUES, 2000).

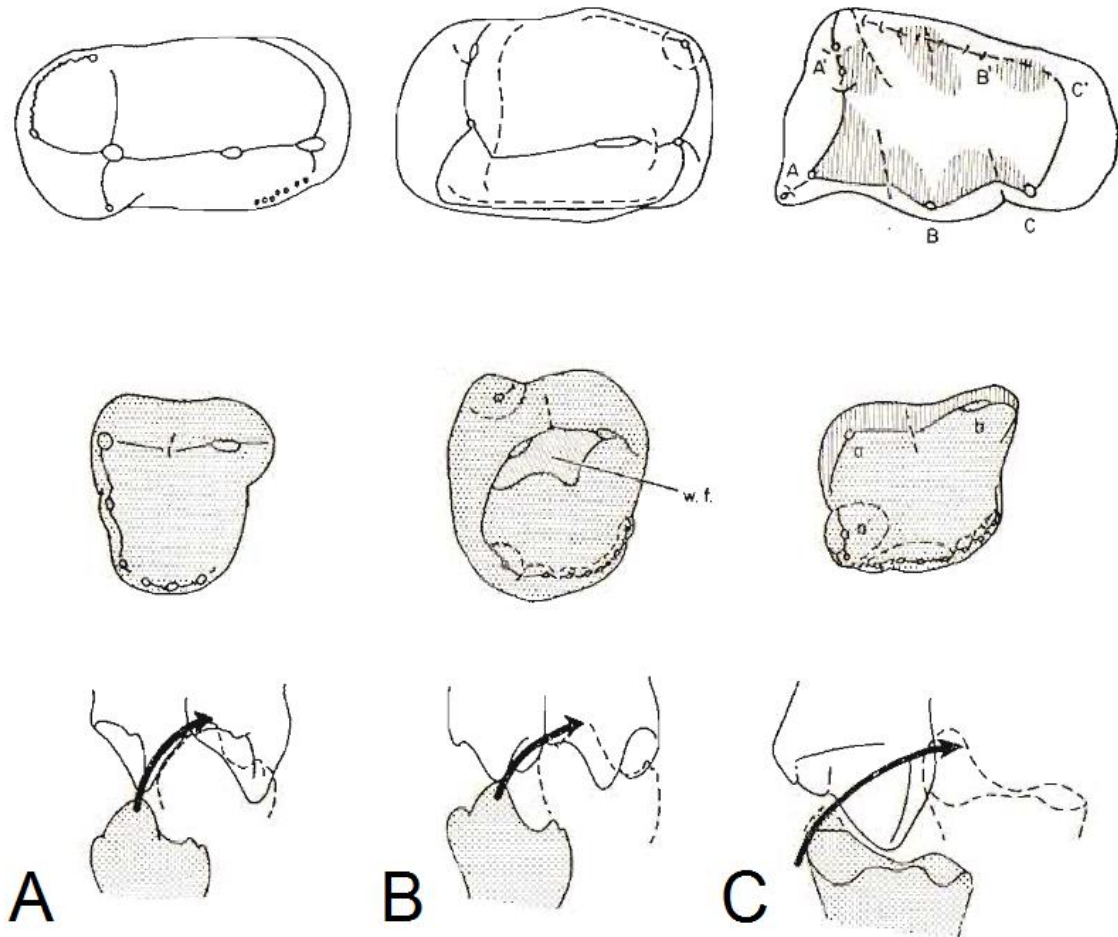
Os gonfodontes basais, *Diademodon tetragonus* e triracodontídeos, já possuem uma heterodontia expressiva, contando com pós-caninos de seção ovoide-elipsoide e setoriais posteriores, no caso de triracodontídeos, e pós-caninos cônicos anteriores, pós-caninos de seção ovóide na parte mediana da arcada dentária, que gradativamente se tornam setoriais na parte posterior, em *Diademodon*, sendo que os dentes não estão em contato uns com os outros (GRINE, 1977; MARTINELLI, 2010). Os traversodontídeos possuem apenas pós-caninos de padrão gonfodonte, mesmo que algumas espécies possuam os mais anteriores de morfologia simplificada (as exceções: *Andescynodon* possui pós-caninos setoriais apenas na fase juvenil enquanto que *Boreogomphodon* os retém na vida adulta).

A questão da homologia entre os dentes dos gonfodontes é controversa, ainda que normalmente se aceite o padrão transversalmente expandido dos pós-caninos e a oclusão como homólogos (HOPSON, 2005); a identidade das diferentes cúspides ainda não é bem conhecida. Em *Diademodon*, a crista setorial labial dos dentes gonfodontes parece ser homóloga aos dentes setoriais, sugerindo que a porção lingual do dente evoluiu através da expansão do cíngulo lingual. A mesma explicação é aceita para os traversodontídeos (ABDALA & RIBEIRO, 2003; MARTINELLI, 2010). Em *Trirachodon*, os pós-caninos gonfodontes parecem surgir através da rotação em 90° dos pós-caninos setoriais (ABDALA & RIBEIRO, 2003), o que é rejeitado por Hopson (2005), para quem as únicas estruturas homólogas entre todos os gonfodontes seriam as cúspides internas e externas.

O padrão de oclusão dos pós-caninos e a biomecânica mastigatória dos traversodontídeos foram estudados em poucas espécies, notoriamente em *Scalenodon* e *Mandagomphodon*, *Massetognathus* (CROMPTON, 1972; HOPSON, 2014), *Luangwa* (KEMP, 1980), *Andescynodon* (GOÑI & ABDALA, 1988), *Exaeretodon* (GOÑI & GOIN, 1990) e *Dadadon* (GOSWAMI *et al.*, 2005). O padrão

primitivo para o grupo parece ser um movimento póstero-dorsal da mandíbula, arrastando a superfície anterior da crista transversa inferior (localizada anteriormente) sobre a superfície posterior da crista transversa superior (localizada posteriormente, exceto em *Andescynodon*) até a bacia oclusal do pós-canino superior (FIGURA 10). É possível que em *Exaeretodon* e os outros Gomphodontosuchinae, e talvez *Massetognathus*, por possuírem a parede anterior (parte mais anterior da bacia oclusal) dos pós-caninos mais desenvolvida, a tração ocorra entre a crista transversa inferior e a parede anterior e bacia oclusal dos dentes superiores (GOÑI & GOIN, 1990). Análise de microdesgaste também revelou um vetor transversal além de propalinal na oclusão de *Exaeretodon* (GOÑI & GOIN, 1990).

Este mecanismo de trituração, e mesmo o mais simples presente em *Diademodon*, com movimento totalmente ortal (GRINE, 1977), requer a oclusão dente-a-dente perfeita entre os pós-caninos superiores e inferiores mesmo sob forte desgaste. Nestas condições, a substituição dentária alternante, plesiomórfica dos amniotas, foi substituída por uma substituição sequencial, onde os dentes são adicionados apenas posteriormente à fileira dentária, de forma sincronizada, nas arcadas superiores e inferiores, sendo reabsorvidos ou descartados anteriormente. A manutenção do desgaste dos pares inferior-superior permite o encaixe preciso entre os pós-caninos (ABDALA *et al.*, 2013a; CROMPTON, 1955; CROMPTON, 1972; GOÑI & ABDALA, 1988; LIU & SUES, 2010).



**Figura 10.** Padrão transversodontídeo de pós-caninos superiores (acima), inferiores (cento) e hipótese da direção da mordida em A) *Scalenodon angustifrons*, B) *Mandagomphodon hirschoni* e C) *Massetognathus pascuali*. Modificado de Crompton (1972)

## 5.2. O registro dos cinodontes transversodontídeos

Os primeiros transversodontídeos a serem descritos foram *Traversodon stahleckeri* e *Gomphodontosuchus brasiliensis* (FIGURA 11), das hoje reconhecidas Zonas-Associação de *Dinodontosaurus* e *Hyperodapedon*, respectivamente, da Supersequência Santa Maria (von HUENE, 1936;1928). Em 1936, von Huene também erigiu a família Traversodontidae para comportar as novas espécies.



**Figura 11.** Holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis*. Escala 1 cm.

Em 1943, Cabrera descreveu novas formas (*Belesodon argentinus*, *Theropsis robustus*, e *Exaeretodon frenguellii*, das quais a única que permanece válida é *Exaeretodon argentinus*) a partir da Formação Ischigualasto, na Argentina. Esta espécie foi mais tarde estudada em detalhe por Bonaparte (1962; 1963a), permanecendo até hoje um dos traversodontídeos melhor conhecidos. Bonaparte, (1963b; 1963c) descreveu *Ischignathus sudamericanus* e *Proexaeretodon vincei*, que foram sinonimizados à *E. argentinus* por Liu, (2007). Outro dos traversodontídeos mais extensivamente estudados (e.g. JENKINS, 1970; LIU *et al.*, 2008) foi reportado por Romer (1967; 1972) depois de expedições de campo à Formação Chañares. Descritas originalmente por Romer como quatro espécies distintas, *Massetognathus pascuali*, *M. terugii*, *M. major* e *Megagomphodon oligodens*, atualmente são consideradas como fases ontogenéticas de *M. pascuali* (HOPSON & KITCHING, 1972; ABDALA & GIANNINI, 2000).

Duas outras faunas argentinas com cinodontes, mais antigas que a de Los Chañares (Anisiano-Ladiniano), foram reportadas por Bonaparte (1966b; 1969), nas quais estão presentes, respectivamente, *Pascualgnathus polanskii* da Formação Rio Seco de La Quebrada e *Andescynodon mendozensis* e *Rusconiiodon mignonei* [= *A. mendozensis* (LIU & POWELL, 2009)] da Formação Cerro de Las Cabras.

Estudando o material descrito por Parrington (1946) como *Trirachodon angustifrons* da Formação Manda, na Tanzânia, Crompton (1955) notou diferenças suficientes para justificar a criação de um novo gênero para a espécie, *Scalenodon angustifrons*. O segundo traversodontídeo da África a ser descrito foi *Scalenodontoides macrodentes* (CROMPTON & ELLENBERGER, 1957) da Formação Elliot Inferior do Lesoto e África do Sul (GOW & HANCOX, 1993; BATTAIL, 2005); a idade neo-triássica (Neo-noriano ou Rético) desta formação torna *S. macrodentes* o traversodontídeo mais jovem de que se tem notícia. Da Formação Ntawere Superior da Zâmbia (Anisiano-Ladiniano), foi descrito *Luangwa drysdalli*, por Brink (1963) e *Luangwa* sp. da Formação Omingonde (Namíbia) por Abdala e Smith (2009). Crompton (1972), analisando a dentição e oclusão dos traversodontídeos e tritilodontídeos, descreveu *Scalenodon attridgei*, *S. charigi* e *S. hirschsoni*, da Formação Manda, os quais não formam um grupo monofilético com *S. angustifrons* (HOPSON & KITCHING, 2001; ABDALA & RIBEIRO, 2003), sendo redescritos como *Mandagomphodon attridgei* (= *S. charigi*) e *M. hirschsoni* (HOPSON, 2014).

Fora da África continental, em Madagascar, dois traversodontídeos foram descritos por Flynn *et al.* (2000): *Menadon besairiei* (FIGURA 12) e *Dadadon isaloi* (Formação Isalo II, provavelmente de idade carniana). Estudos recentes ampliaram as informações sobre esses táxons, com descrição de outros espécimes das duas espécies, com materiais cranianos e pós-cranianos de *M. besairiei* (KAMMERER *et al.*, 2008) e diversos materiais cranianos de *D. isaloi* (RANIVOCHARIMANANA *et al.*, 2011; KAMMERER *et al.*, 2012). Informações adicionais sobre *M. besairiei* são apresentados no artigo integrante desta dissertação.



**Figura 12.** Holótipo de *Menadon besairiei* (UA 10601). Escala 2 cm. (FLYNN *et al.*, 2000).

O único registro de traversodontídeos na Índia é *Exaeretodon statisticae*, da Formação Maleri, Noriano (CHATTERJEE, 1982). Apesar da espécie normalmente ser considerada inválida por falta de caracteres autapomórficos, a identificação genérica é inegável, ilustrando a grande distribuição geográfica do táxon.

No Brasil, depois dos trabalhos iniciais de von Huene, somente em 1974, quando Barberena revisou as espécies conhecidas de traversodontídeos da Formação Santa Maria (*sensu* BORTOLUZZI, 1974), reiniciou-se a descoberta de novos táxons. Descreveu-se novos materiais de *Traversodon stahleckeri* (BARBERENA, 1981a) e a nova espécie *Massetognathus ochagaviae*, que fortaleceu a correlação com a Formação Chañares (BARBERENA, 1981b; TEIXEIRA, 1987; LIU *et al.*, 2008).

A primeira década do novo milênio viu um grande aumento dos achados da família Traversodontidae no Brasil, com a descrição de *Exaeretodon riograndensis* na Zona-Associação de *Hyperodapedon* (ABDALA *et al.*, 2002; OLIVEIRA *et al.*, 2007; LIPARINI *et al.*, 2013), *Santacruzodon hopsoni* da Zona-Associação de *Santacruzodon* (ABDALA & RIBEIRO, 2003) e *Luangwa sudamericana* e



*Protuberum cabralensis* da Zona-Associação de *Dinodontosaurus* (ABDALA & SÁ-TEIXEIRA, 2004; REICHEL *et al.*, 2009).

Na Laurásia, os registros de traversodontídeos são, não apenas mais raros, mas também muitas vezes contestados. Os primeiros achados foram reportados por Tatarinov (1973) para o Triássico Médio da Rússia, porém trabalhos mais recentes (e.g. HOPSON, 1985; SUES & HOPSON 2010; LIU & ABDALA, 2014) consideram os táxons descritos pelo autor, “*Scalenodon*” *boreus* e *Antescosuchus ochevi*, terocefálios bauriídeos.

Em 1990, Sues e Olsen descreveram *Boreogomphodon jeffersoni*, do Neo-triássico dos Estados Unidos, estudado em maior detalhe por Liu e Sues (2010) e por Sues e Hopson (2010). Sues *et al.* (1992), descrevendo um dente pós-canino de um traversodontídeo de grande porte da Formação Wolfville, do Canadá, propõe a criação do gênero *Arctotraversodon* para englobar o referido dente mais a mandíbula descrita por Hopson (1984) como ?*Scalenodontoides plemmyridon*. Outra espécie do Neo-triássico da América do Norte foi descrita em por Sues *et al.* (1999), *Plinthogomphodon herpetairus*, do Supergrupo Newark dos Estados Unidos, a qual não pode ser distinguida de *B. jeffersoni*; a combinação *Boreogomphodon herpetairus* foi sugerida pela ocorrência em camadas de diferentes idades (Carniano, ?Noriano; LIU & ABDALA, 2014).

O registro dos traversodontídeos na Europa é ainda mais duvidoso que na América do Norte, com a totalidade dos fósseis conhecida apenas por dentes isolados. Os táxons *Microscalenodon nanus*, da Bélgica (HAHN *et al.*, 1988), *Maubergia lotharingica* e *Rosiera delsatei*, da França (GODEFROIT & BATTAIL, 1997), *Habayia halbardieri*, da Bélgica (GODEFROIT, 1999) e *Gornogomphodon caffii*, da Itália (RENESTO & LUCAS 2009), talvez não representem traversodontídeos, como se supôs inicialmente (LIU & ABDALA, 2014). A exceção é *Nanogomphodon wildi*, do Keuper Inferior (Ladiniano) da Alemanha (HOPSON & SUES, 2006), baseado em um único dente.



### 5.3. Relações filogenéticas

Desde as primeiras descrições, a definição do grupo mudou da perspectiva linneana (e.g. WATSON & ROMER, 1956; HOPSON & KITCHING, 1972) inicial para o paradigma da sistemática filogenética (e.g. GODEFROIT & BATTAIL, 1997; HOPSON, 1985). Para von Huene (1936), as características mais diagnósticas dos traversodontídeos seriam os “molares” lateralmente expandidos e a raiz do zigoma alto em relação à fileira dentária, o que diferenciaria os componentes do grupo de *Diademodon tetragonus*, por exemplo.

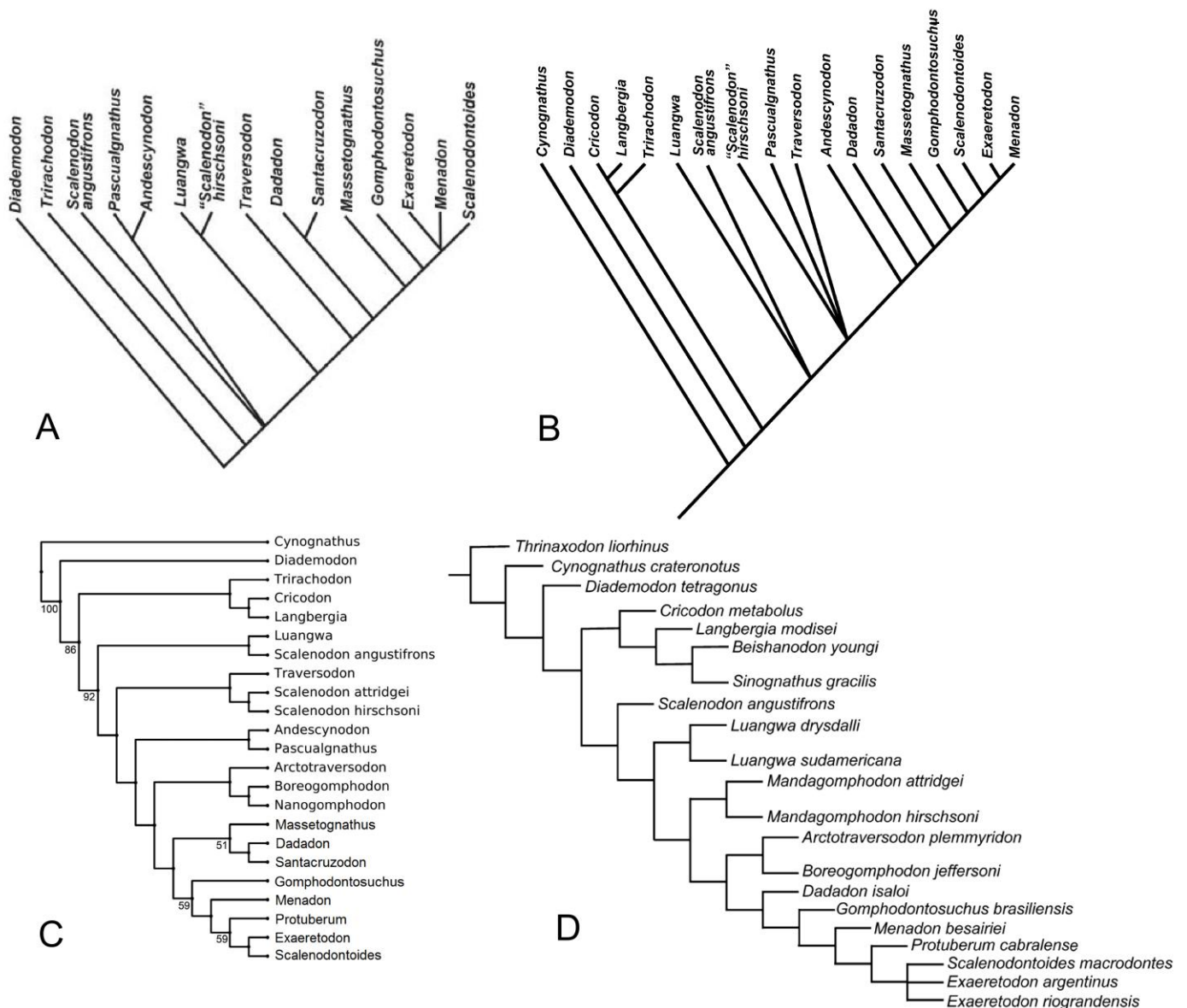
Uma das propostas pré-cladísticas mais aceitas foi a de Hopson e Kitching (1972), que incluía as subfamílias Traversodontinae, Diademodontinae e Trirachodontinae na família Diademodontidae (equivalente a Gomphodontia), e esta mais Tritylodontidae na super-família Tritylodontoidea.

Em 1985, Hopson se faz valer dos princípios cladísticos (inclusive não considerando Traversodontidae um grupo natural) e, reestudando o holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis*, apresenta um cladograma em que esta espécie é considerada táxon-irmão do clado formado por *Exaeretodon* e *Scalenodontoides*.

Depois de Flynn *et al.* (2000) apresentarem uma análise filogenética reduzida de alguns traversodontídeos, com 6 táxons e 11 caracteres, a tendência, nos trabalhos subsequentes dedicados ao grupo, foi o incremento do tamanho das matrizes de dados. A análise de Abdala e Ribeiro (2003) contava com 13 táxons e 21 caracteres, a de Abdala *et al.* (2006), com 18 táxons e 43 caracteres, Gao *et al.* (2010) usaram 20 táxons e 50 caracteres, Sues e Hopson (2010), 20 táxons e 36 caracteres, Ranivoharimanana *et al.* (2011), 18 táxons e 44 caracteres, Kammerer *et al.* (2012), 23 táxons e 57 caracteres e Liu e Abdala (2014), com 30 táxons e 77 caracteres. Estes trabalhos analisam apenas as relações entre os gonfodontes, não se preocupando com o parentesco destes com os outros cinodontes (FIGURA 13).

Dentre estas as análises, a topologia dos táxons basais costuma ser mal resolvida, apesar dos traversodontídeos serem monofiléticos em relação aos demais gonfodontes. O clado que aparece consistentemente é o composto por *Gomphodontosuchus*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*, *Menadon* e *Protuberum* (e.g. REICHEL *et al.*, 2009; KAMMERER *et al.*, 2012; LIU & ABDALA, 2014). Kammerer *et al.* (2008), definiu este grupo como o clado mais inclusivo contendo

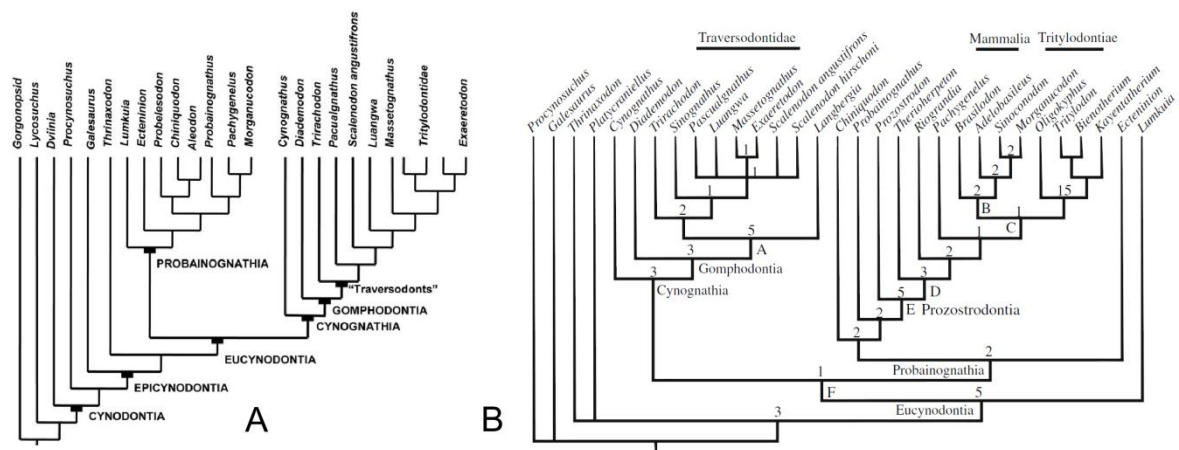
*Gomphodontosuchus brasiliensis* mas não *Massetognathus pascuali*, chamando-o de Gomphodontosuchinae. Algumas análises também recuperam o clado composto por *Dadadon*, *Massetognathus* e *Santacruzodon* (e.g. RANIVOHARIMANA *et al.*, 2011; KAMMERER *et al.*, 2012), chamado Massetognathinae (*sensu* KAMMERER *et al.*, 2012; clado mais inclusivo contendo *Massetognathus pascuali* mas não *Gomphodontosuchus brasiliensis*).



**Figura 13.** Hipóteses filogenéticas das relações dos traversodontídeos. A) Abdala e Ribeiro (2003), B) Abdala *et al.* (2006), C) Kammerer *et al.* (2012) e D) Liu e Abdala (2014).

A posição dos traversodontídeos (e Gomphodontia como um todo) dentre os cinodontes varia relativamente pouco, com duas propostas excludentes sendo mais aceitas. Uma delas, sugerida por Crompton e Ellenberger (1957), é de que os

Tritylodontidae se originaram a partir dos traversodontídeos (FIGURA 14A), o que tornaria o grupo parafilético (normalmente referido como “traversodonte”), outra consequência seria que Tritylodontidae seria mais distantemente relacionado aos mamíferos, mesmo que compartilhando uma série de características de crânio e esqueleto pós-cranial, as quais devem ser interpretadas, nesta ótica, como convergentes (CROMPTON, 1972; HOPSON & BAGHUSEN, 1986; HOPSON & KITCHING, 2001; SUES & HOPSON, 2010). A proposta alternativa (KEMP, 1982) é que os traversodontídeos e tritylodontídeos seriam mais distantes entre si, e as características compartilhadas entre os tritylodontídeos e os mamíferos corresponderiam a sinapomorfias de fato (FIGURA 14B), sendo os dentes alargados transversalmente convergentes com os dos traversodontídeos. De fato, esta hipótese tem recebido suporte nos trabalhos de Abdala (2007); Liu e Olsen (2010); Luo, (1994).



**Figura 14.** Hipóteses alternativas das relações dos cinodonte. A) tritylodontídeos como grupo-irmão dos traversodontídeos (HOPSON & KITCHING, 2001), B) Traversodontidae monofilético, tritylodontídeos próximos dos mamíferos (LIU & OLSEN, 2010).

## 6. Discussão Integradora

O artigo apresentado no corpo dessa dissertação, intitulado “The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil”, que foi submetido à revista científica *Journal of Vertebrate Paleontology*, descreve fósseis de um traversodontídeo encontrado na Zona-Associação de *Santacruzodon*, da Sequência Santa Maria 1, Triássico Superior do Rio Grande do Sul.

A partir da descrição dos materiais cranianos e de sua comparação com outros táxons de traversodontídeos, chegamos às seguintes conclusões:

- Este cinodonte apresenta semelhanças marcantes na dentição e na morfologia do crânio e mandíbula com *Exaeretodon*, *Gomphodontosuchus*, *Scalenodontoides* e principalmente *Menadon*, todos integrantes da sub-família Gomphodontosuchinae (sensu KAMMERER *et al.*, 2008);
- A descrição anátomo-comparativa evidenciou que a única diferença importante entre os espécimes brasileiros e *Menadon besairiei* se resume à ausência de três pós-caninos superiores simples presentes no holótipo da espécie;
- Esta diferença em número de dentes entre a espécie malgaxe e os espécimes brasileiros é facilmente explicada por variação intra-específica ou ontogenética, o que não falseia a conclusão de que pertençam à mesma espécie;
- Nas análises filogenéticas apresentadas no artigo, os clados Traversodontidae e Gomphodontosuchinae foram recuperados consistentemente e com as composições tradicionais. A topologia de Gomphodontosuchinae foi: (*Gomphodontosuchus* (*Menadon* (*Protuberum* (*Scalenodontoides*, *Exaeretodon argentinus*, *Exaeretodon riograndensis*))), corroborando estudos cladísticos anteriores;

- A presença de *Menadon besairiei* na Zona-Associação de *Santacruzodon*, além de incrementar o conhecimento da distribuição e riqueza dos traversodontídeos no Gondwana, também acarreta em consequências bioestratigráficas importantes, confirmando a correlação entre a fauna de Isalo II, portadora de *Menadon*, e a da Zona-Associação de *Santacruzodon*;

## 7. Referências Bibliográficas

- ABDALA, F. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. **Palaeontology**, v. 50, n. 3, p. 591-618, May 2007.
- ABDALA, F.; GIANNINI, N. P. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 3, p. 501-506, 2000.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian), of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. **Zoological Journal of the Linnean Society of London**, v. 139, n. 4, p. 529-545, Dec. 2003.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 286, n. 3-4, p. 202-217, Feb. 2010.
- ABDALA, F.; SÁ-TEIXEIRA, A.M. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 40, p. 11-22, 2004.
- ABDALA, F.; SMITH, R. M. H. A middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 837-851, Sept. 2009.
- ABDALA, F.; BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. F. A New Species of the Traversodontid Cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 2, p. 313-325, June 2002.
- ABDALA, F.; JASINOSKI, S. C.; FERNANDEZ, V. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 6, p. 1408-1431, Nov. 2013a.
- ABDALA, F.; MARSICANO, C. A.; SMITH, R. M.; SWART, R. Strengthening Western Gondwanan correlations: a brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. **Gondwana Research**, v. 23, n. 3, p. 1151-1162, Apr. 2013b.
- ABDALA, F.; NEVELING, J.; WELMAN, J. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationships of Gondwanan gomphodonts. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 147, n. 3, p. 383-413, July 2006.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, v. 2001, n. 11, p. 669–687, Nov. 2001.
- ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31., 1980, Camboriú. **Anais...**, São Paulo, Sociedade Brasileira de Geologia, 1980. v. 2, p. 659-673.

- ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. Uma nova espécie de Jachaleria (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: II CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOSTRATIGRAFÍA & I CONGRESO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGÍA. **Actas...** Buenos Aires, 1980, p. 159-174.
- AZEVEDO, S. A. K.; SCHULTZ, C. L. *Scaphonyx sulcognathus* sp. nov., um novo rincossaurídeo do Neo-triássico do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 10., 1987. **Anais...** Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Geologia, 1987. v. 1, p. 99-113.
- AZEVEDO, S. A. K.; SCHULTZ, C. L.; BARBERENA, M. C. Novas evidências biostratigráficas e paleoecológicas na análise de evolução explosiva dos rincossauros do Triássico. **Paula Coutiana**, Porto Alegre, n. 4, p. 23-33, 1990.
- BARBERENA, M. C. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 7, p. 111-130, fev. 1977.
- BARBERENA, M. C. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 14, p. 149-162, dec. 1981a.
- BARBERENA, M. C. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 14, p. 181-194, dec. 1981b.
- BARBERENA, M. C. Uma nova espécie de *Proterochampsia* (*P. nodosa* sp. nov.) do Triássico do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 54, n. 1, p. 127-141, 1982.
- BARBERENA, M. C.; ARAÚJO, D. C.; LAVINA, E. L.; AZEVEDO, S. A. K. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8., Rio de Janeiro. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, MME/DNPM, Série Geologia, Brasília, 1985., v. 27, n. 2, p. 21-28.
- BARBERENA, M. C.; LAVINA, E. L.; BECKER, M. R. Sobre a presença de Tetrápodes na Formação Sanga do Cabral (Grupo Rosário do Sul), Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2., 1981, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: UFRGS, 1981. p. 295-306.
- BATTAIL, B. Late Triassic traversodontids (Synapsida: Cynodontia) in southern Africa. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 41, p. 67-80, Dec. 2005.
- BELTRÃO, R. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim do Instituto de Ciências Naturais da UFSM**, Santa Maria, n. 2, p. 1-114, 1965.
- BERTONI-MACHADO, C.; HOLZ, M. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, n. 3, p. 273-282, set./dez. 2006.
- BONAPARTE, J. F. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos.

**Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición Mar del Plata**, v. 1, n. 5, p. 135-202, oct. 1962.

- BONAPARTE, J. F. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon* (Cynodontia—Traversodontidae). **Acta Geologica Lilloana**, v. 4, p. 5-52, 1963a.
- BONAPARTE, J. F. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. **Acta Geologica Lilloana**, v. 4, p. 111-118, 1963b.
- BONAPARTE, J. F. Un nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, *Proexaeretodon vincei* n. gen., n. sp. (Cynodontia—Traversodontidae). **Acta Geologica Lilloana**, v. 4, p. 129-133, 1963c.
- BONAPARTE, J. F. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. **Breviora**, Cambridge, n. 251, p. 1–12, Nov. 1966a.
- BONAPARTE, J. F. Una nueva fauna triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia-Dicynodontia) – consideraciones filogenéticas y biogeográficas. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 8, n. 8, p. 243-296, 1966b.
- BONAPARTE, J. F. Dos nuevas "faunas" de reptiles Triasicos de Argentina. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 1., Buenos Aires, 1969. **Proceedings and Papers**, IUGS, 1969. p. 283-306.
- BONAPARTE, J. F. Annotated list of South American Triassic tetrapods. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 2., Pretoria, 1970. **Proceedings and Papers**, IUGS, 1970. p. 665–682.
- BONAPARTE, J. F. Faunal replacement in the Triassic of South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 2, n. 3, p. 362-371, Dec. 1982.
- BONAPARTE, J. F.; BARBERENA, M. C. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). **Journal of Paleontology**, v. 49, n. 5, p. 931-936, Sept. 1975.
- BONAPARTE, J. F.; SUES, H.-D. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 49, n. 4, p. 917-923, July 2006.
- BONAPARTE, J. F.; MARTINELLI, A. G.; SCHULTZ, C. L.; RUBERT, R. The sister group of Mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 5, p. 5-27, jan./jun. 2003.
- BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. **National Sciences Museum Monographs**, v. 15, p. 89-109. 1999.
- BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 44, n. 4, p. 623-635. 2001.



- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B.; MARTINELLI, A. G. La Fauna local de Faxinal do Soturno, Triasico tardio de Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, n. 3, p. 233–246. set./dez. 2010a.
- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In: BANDYOPADHYAY, S. (Ed.). **New Aspects of Mesozoic Biodiversity**: Lecture Notes in Earth Sciences 132. Dordrecht: Springer, 2010b. p. 63-71.
- BOTHA, J.; ABDALA, F.; SMITH, R. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 3, p. 477-492, Mar. 2007.
- BORTOLUZZI, C. A. Contribuição à geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 4, n. 4, p. 7-86, 1974.
- BRINK, A. S. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 8, p. 77–96, 1963.
- BUFFETAUT, E. *Isalorhynchus genovefae*, n. g. n. sp. (Reptilia, Rhyncocephalia), um nouveau Rhyncosaure du Trias de Madagascar. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, v. 1983, n. 8, p. 465-480, 1983.
- CABRERA, A. El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. **Notas del Museo de La Plata: Sección Paleontología**, v. 8, n. 55, p. 317-331, 1943.
- CHATTERJEE, S. A new cynodont reptile from the Triassic of India. **Journal of Paleontology**, v. 56, n. 1, p. 203-214, Jan. 1982.
- CHINSAMY-TURAN, A. (Ed.). **Forerunners of Mammals**. Bloomington: Indiana University Press, 2012. 319 p.
- CISNEROS, J. C.; SCHULTZ, C. L. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a new procolophonid reptile from the Upper Triassic of southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, v. 227, n. 3, p. 365-380, März 2003.
- COLBERT, E. H. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, n. 2405, p. 1-39, Mar. 1970.
- CROMPTON, A. W. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 125, n. 3-4, p. 617-669, Nov. 1955.
- CROMPTON, A. W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology**, v. 21, n. 2, p. 29-71, 1972.
- CROMPTON, A. W.; ELLENBERGER, F. On a new cynodont from the Molteno Beds and the origin of the tritylodontids. **Annals of the South African Museum**, v. 44, p. 1-13, 1957.
- FACCINI, U. F. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul**: uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais. 1989. 212 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.

- FERIGOLO, J. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul. In: HOLZ, M.; DE ROS, L. F. (Ed.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2010. p. 236-245.
- FIGUEIREDO FILHO, P. M. A faciologia do Grupo Passa Dois no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 2, n. 4, p. 216-235, 1972.
- FLYNN, J. J.; NESBITT, S. J.; PARRISH, J. M.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. R. A new species of *Azendohsaurus* (Diapsida: Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. **Palaeontology**, v. 53, n. 3, p. 669–688, May 2010.
- FLYNN, J. J.; PARRISH, J. M.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; SIMPSON, W. F.; WHATLEY, R. L.; WYSS, A. R. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. **Science**, v. 286, n. 5440, p. 763-765, Oct. 1999.
- FLYNN, J. J.; PARRISH, J. M.; RANIVOHARIMANANA, L.; SIMPSON, W. F.; WYSS, A. R. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 3, p. 422-427, Sept. 2000.
- FURIN, S.; PRETO, N.; RIGO, M.; ROGHI, G.; GIANOLLA, P.; CROWLEY, J. L.; BOWRING, S. A. High-precision U–Pb zircon age from the Triassic of Italy: implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nannoplankton and dinosaurs. **Geology**, v. 34, n. 12, p. 1009–1012, Dec. 2006.
- GAMERMANN, N. Formação Rosário do Sul. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 2, n. 1, p. 5-35, dez. 1973.
- GAO, K.-Q.; FOX, R. C.; ZHOU, C.-F.; LI, D.-Q. A new nonmammalian eucynodont (Synapsida, Therapsida) from the Triassic of northern Gansu Province, China, and its biostratigraphic and biogeographic implications. **American Museum Novitates**, n. 3685, p. 1-25, June 2010.
- GODEFROIT, P. New traversodontid (Therapsida: Cynodontia) teeth from the Upper Triassic of Habay-la-Vieille (southern Belgium). **Palaeontologische Zeitschrift**, v. 73, n. 3/4, p. 385-394, Dec. 1999.
- GODEFROIT, P.; BATTAIL, B. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). **Geodiversitas**, v. 19, n. 3, p. 567-631, 1997.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, Oct. 2008.
- GOÑI, R.; ABDALA, F. Consideraciones sobre la morfología craneodentaria de *Rusconiodon mignonei* Bonaparte (Cynodontia: Traversodontidae): diagnosis, afinidades y variaciones ontogenéticas. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 25, n. 3, p. 237-244, 1988.
- GOÑI, R.; GOIN, F. J. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triasico argentino; II, *Exaeretodon frenguelli* Cabrera; Traversodontidae. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 27, n. 3-4, p. 327-336, 1990.

- GORDON Jr., M. Classification of the Gondwanic rocks of Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul. **Notas Preliminares e Estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM**, Rio de Janeiro, n. 38, p. 1-19, 1947.
- GORDON Jr., M.; BROWN, R. Plantas triássicas do Rio Grande do Sul. **Notas preliminares e Estudos da Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM**, Rio de Janeiro, n. 54, p. 1-7, 1952.
- GOSWAMI, A.; FLYNN, J. J.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. Dental microwear in Triassic amniotes: implications for paleoecology and masticatory mechanics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 2, p. 320-329, June 2005.
- GOW, C. E.; HANCOX, P. J. First complete skull of the Late Triassic Scalenodontoides (Reptilia, Cynodontia) from southern Africa. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, n. 3, p. 161-168, 1993.
- GRADSTEIN, F. M.; OGG, J. G. Geologic Time Scale 2004 – why, how and where next! **Lethaia**, Oslo, v. 37, p. 175-181, 2004.
- GRADSTEIN, F. M.; OGG, J. G.; SCHMITZ, M. D.; OGG, G. M. **The Geologic Time Scale 2012**. Oxford: Elsevier, 2012. 1176 p.
- GRINE, F. E. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 20, p. 123-135, 1977.
- HAHN, G.; LEPAGE, C.; WOUTERS, G. Traversodontiden-Zähne (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). **Bulletin de l'Institute Royal des Science Naturelles de Belgique: Sciences de la Terre**, v. 58, p. 177-186, 1988.
- HOPSON, J. A. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 25, p. 181-201, 1984.
- HOPSON, J. A. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, v. 1985, n. 5, p. 285-299, 1985.
- HOPSON, J. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus* Assemblage Zone of South Africa, implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 41, p. 53-66, 2005.
- HOPSON, J. A. The Traversodontid Cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Ed.). **Early Evolutionary History of the Synapsida**. Dordrecht: Springer, 2014. cap. 14, p. 233-253.
- HOPSON, J. A.; BARGHUSEN, H. R. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON III, N.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (Ed.). **The Ecology and Biology of the Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p. 83-106.
- HOPSON, J. A.; KITCHING, J. W. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 14, p. 71-85, 1972.

- HOPSON, J. A.; KITCHING, J. W. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 156, n. 1, p. 5-35, Oct. 2001.
- HOPSON, J. A.; SUES, H.-D. A traversodont cynodont from the Middle Triassic (Ladinian) of Baden-Württemberg (Germany). **Paläontologische Zeitschrift**, v. 80, n. 2, p. 124-129, June 2006.
- von HUENE, F. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. **Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, Abt. B, Stuttgart, v. 1928, p. 250-270, 1928.
- von HUENE, F. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. In: **Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–1929. Lieferung 2**. Tübingen: Verlag Franz F. Heine, 1936. p. 93–159.
- von HUENE, F. **Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes**. Munich: C. H. Beck, 1942. 332 p.
- von HUENE, F.; STAHLCKER, R. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, Stuttgart, v. 65, n. 1, p. 1-82, 1931.
- JENKINS Jr., F. A. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). **Breviora**, Cambridge, n. 352, p. 1–28, July 1970.
- KAMMERER, C. F.; FLYNN, J. J.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. R. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 445-462, June 2008.
- KAMMERER, C. F.; FLYNN, J. J.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. R. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 6, p 1889-1894, Nov. 2010.
- KAMMERER, C. F.; FLYNN, J. J.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. R. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its phylogenetic relationships. **Fieldiana: Life and Earth Sciences**, n. 5, p. 112-125, Oct. 2012.
- KATOO, Y. **Conchostráceos mesozóicos do Sul do Brasil: contribuição à estratigrafia das formações Santa Maria e Botucatu**. 1971. 87 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1971.
- KEMP, T. S. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. **Journal of Zoology**, v. 191, n. 2, p. 193-239, June 1980.
- KEMP, T. S. **Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals**. London: Academic Press Inc., 1982. 363 p.
- KEMP, T. S. **The Origin and Evolution of Mammals**. Oxford: Oxford University Press, 2005. 331 p.

- LANGER, M. C.; BENTON, M. J. Early dinosaurs: a phylogenetic study. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, n. 4, p. 309-358, Dec. 2006.
- LANGER, M. C.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, n. 41, p. 201-218, 2007.
- LAVINA, E. L. *Procolophon pricei*, sp. nov., um novo réptil procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. **Iheringia**, Porto Alegre, n. 9, p. 51-78, 1983. Série Geológica.
- LIPARINI, A.; OLIVEIRA, T. V.; PRETTO, F. A.; SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone). **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 3, p. 2-7, 2013.
- LIU, J. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 2, p. 133-136, maio/ago. 2007.
- LIU, J.; ABDALA, F. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Ed.). **Early Evolutionary History of the Synapsida**. Dordrecht: Springer, 2014. cap. 15, p. 255-279.
- LIU, J.; OLSEN, P. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 3, p. 151-176, Sept. 2010.
- LIU, J.; POWELL, J. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. **American Museum Novitates**, n. 3674, p. 1-19, Nov. 2009.
- LIU, J.; SUES, H.-D. Dentition and tooth replacement of *Boreogomphodon* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA. **Vertebrata Palasiatica**, v. 48, n. 3, p. 169-184, 2010.
- LIU, J.; SOARES, M. B.; REICHEL, M. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 11, n. 1, p. 27-36, jan./abr. 2008.
- LUCAS, S. G. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, v. 26, p. 30-38, Dec. 2001.
- LUCAS, S. G.; KISCHLAT, E.-E. A Phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23; n. 2; p. 464–467, junho. 2013.
- LUO, Z. X. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: FRASER, N. C.; SUES, H.-D. (Ed.). **In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. p. 98-128.
- MACHADO, C. B.; KISCHLAT, E.-E. 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. **Paleontologia em Destaque: Resumos da PALEO 2003**, n. 44, p. 48, [2003].

- MARTINELLI, A. G. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. **Geobios**, v. 43, n. 6, p. 629-638, Nov./Dec. 2010.
- MARTINELLI, A. G.; BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; RUBERT, R. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**, v. 42, n. 2, p. 191-208, jan./mar. 2005.
- MARTÍNEZ, R. N.; FERNANDEZ, E.; ALCOBER, O. A. A new non-mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 16, n. 1, p. 61-76, jan./abr. 2013.
- MELO, T. P.; SOARES, M. B.; OLIVEIRA, T. V. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn et al. 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. In: **Paleontologia em Destaque: Resumos da PALEO 2009**, ano 25, n. 63, p. 62-63, mar. 2010a.
- MELO, T. P.; SOARES, M. B.; HORN, B. L. D. Horn. The traversodontid biozone of the Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), Paraná Basin, Southern Brazil: geographic distribution and biostratigraphic refinement. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 25., San Luis. **Libro de Resúmenes**, San Luis, 2010b. p. 24.
- MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 265-287, maio/nov. 2007.
- MUTTONI, G.; KENT, D. V.; OLSEN, P. E.; DI STEFANO, P.; LOWRIE, W.; BERNASCONI, S. M.; HERNÁNDEZ, F. M. Tethyan magnetostratigraphy from Pizzo Mondello (Sicily) and correlation to the Late Triassic Newark astrochronological polarity time scale. **Geological Society of America Bulletin**, v. 116, n. 9/10, p. 1043-1058, Sept./Oct. 2004.
- OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 2, p. 79-94, maio/ago. 2007.
- PARRINGTON, F. R. On the cranial anatomy of cynodonts. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 116, n. 2, p. 181-197, Nov. 1946.
- PINTO, I. D. Artrópodos da Formação Santa Maria, Triássico Superior do Rio Grande do Sul, com notícias sobre alguns restos vegetais. **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, São Paulo, v. 5, n. 1, p. 75-87, 1956.
- PRICE, L. I. Sôbre um novo pseudosuquio do Triássico superior do Rio Grande do Sul. **Boletim da Divisão de Geologia e Paleontologia**, DNPM, Rio de Janeiro, v. 120, p. 1-39, 1946.
- PRICE, L. I. Um procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. **Boletim da Divisão de Geologia e Paleontologia**, DNPM, Rio de Janeiro, v. 122, p. 7-27, 1947.

- RANIVO HARIMANANA, L.; KAMMERER, C. F.; FLYNN, J. J.; WYSS, A. R. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31; n. 6; p. 1292–1302, Nov. 2011.
- RAUGUST, T.; LACERDA, M.; SCHULTZ, C. L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (archosauriformes, proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). **Geological Society**, Special Publications, London, v. 379, 2013.
- RAZAFIMBELO, E. **Le bassin de Morondava (Madagascar): Synthèse géologique et structurale**. 1987. Tese (Doutorado) – University Louis Pasteur, Strasbourg, France, 1987.
- REICHEL, M.; SCHULTZ, C. L.; PEREIRA, V. P. Diagenetic pattern of vertebrate fossils from the Traversodontidae Biozone, Santa Maria Formation (Triassic) Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n. 3, p. 173-180, set./dez. 2005.
- REICHEL, M.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 52, n. 1, p. 229-250, Jan. 2009.
- REISZ, R.; SUES, H.-D. Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates. In: SUES, H.-D. (Ed.). **Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the fossil record**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 9-41.
- RENESTO, S.; LUCAS, S. G. Cynodont teeth from the Carnian (Late Triassic) of northern Italy. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 54, n. 2, p. 357-360, 2009.
- ROGERS, R. R.; SWISCHER III, C. C.; SERENO, P. C.; MONETTA, A. M.; FORSTER, C. A.; MARTÍNEZ, R. N. The Ischigualasto Tetrapod assemblage, Late Triassic, Argentina and  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating of dinosaurs origins. **Science**, Washington, v. 260, n. 5109, p. 794-797, May 1993.
- ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, Cambridge, n. 264, p. 1–25, Apr. 1967.
- ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. **Breviora**, Cambridge, n. 344, p. 1–18, Feb. 1970.
- ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new longsnouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. **Breviora**, Cambridge, n. 379, p. 1-22, June 1971.
- ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. **Breviora**, Cambridge, n. 396, p. 1–9, Nov. 1972.
- ROMER, A. S.; PRICE, L. L. *Stahleckeria lenzii*, a giant Triassic Brazilian Dicynodont. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 93, n. 4, p. 463-491, Mar. 1944.

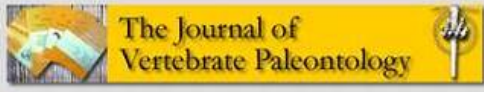
- RUBERT, R. R.; SCHULTZ, C. L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 31, n. 1, p. 71-88, jan./jun. 2004.
- SCHERER, C. M. S. Análise faciológica e bioestratigráficoado Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária/RS. 1994. 100 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.
- SCHULTZ, C. L. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia**, UBEA/PUCRS, Porto Alegre, v. 1, p. 25-32, 1995. Série Ciências da Terra.
- SCHULTZ, C. L.; AZEVEDO, S. A. K. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. **Paula Coutiana**, Porto Alegre, n. 4, p. 35-44, 1990.
- SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria do Triássico Superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 5., **Ciência & Natura**, Santa Maria: UFSM, 2006. p. 41.
- SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle–Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 491–494, set. 2000.
- SIMPSON, G. G. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, Buenos Aires, v. 26, n. 3, p. 281-297, 1971.
- SOARES, M. B.; ABDALA, F.; BERTONI-MACHADO, C. A sectorial toothed cynodont from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. **Geodiversitas**, v. 33, n. 2, p. 265–278, 2001a.
- SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 329-354, 2011b.
- SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; OLIVEIRA, T. V.; MELO, T. P. Os cinodontes não-mamaliaformes e sua contribuição para o refinamento bioestratigráfico do Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 22., Natal, 2011c. **Boletim de resumos**, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2011c. p. 731.
- SUES, H.-D.; HOPSON, J. A. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia, Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 4, p.1202-1220, July 2010.
- SUES, H.-D.; OLSEN, P. E. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. **Science**, Washington, v. 249, n. 4972, p. 1020-1023, Aug. 1990.




- SUES, H.-D.; HOPSON, J. A.; SHUBIN, N. H. Affinities of ?*Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova Scotia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12, n. 2, p. 168-171, June 1992.
- SUES, H.-D.; OLSEN, P. E.; CARTER, J. G. A late Triassic traversodont cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 2, p. 351-354, June 1999.
- TATARINOV, L. P. Cynodonts of Gondwanan habit in the Middle Triassic of the USSR. *Paleontological Journal*, n. 2, p. 200-205, 1973.
- TEIXEIRA, A. M. S. **Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1979. 71 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1979.
- TEIXEIRA, A. M. S. Novas observações osteológicas e taxonômicas sobre *Massetoganthus ochagaviae* Barberena, 1981 (Reptilia, Cynodontia). **Paula Coutiana**, Porto Alegre, n. 1, p. 39-49, 1987.
- TEIXEIRA, G. V.; HORN, B. L. D.; SOARES, M. B. Comparação entre padrões fossildiagnéticos de três localidades da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul, e sua contribuição na ampliação geográfica da Biozona de Traversodontídeos. In: SALÃO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 22., Porto Alegre, 2010. **CD de resumos**, Porto Alegre, UFRGS, 2010. p. 9.
- VEEVERS, J. J.; COLE, D. I.; COWAN, E. J. Southern Africa: Karoo Basin and Cape Fold Belt. In: VEEVERS, J. J.; POWELL, C. McA. (Ed.). **Permian –Triassic Pangean Basins and Foldbelts Along the Panthalassan Margin of Gondwanaland**. Boulder: The Geological Society of America, 1994, p. 223–279. 1994. Memoir 184.
- WATSON, D. M. S.; ROMER, A. S. A classification of therapsid reptiles. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 114, n. 2, p. 37–89, Jan. 1956.
- WOODWARD, A. S. On some Fossil Reptilian Bones from the State of Rio Grande do Sul, Brazil. **Revista do Museu Paulista**, n. 7, p. 46-57, 1907.
- WHITE, I. C. Relatório sobre as coal measures e rochas associadas ao sul do Brasil. In: **Relatório Final da Comissão das Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, parte 1. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, 1908. 300 p.
- ZACARIAS, J. D. Uma nova espécie de tecodonte aetossáurio *Aetosauroides subsulcatus* sp. nov. de Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. 1982. 69 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1982.
- ZERFASS, H.; LAVINA, E. L.; SCHULTZ, C. L.; GARCIA, A. J. V.; FACCINI, U. F.; CHEMALE Jr., F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, n. 1, p. 85-105, Sept. 2003.

ZERFASS, H.; CHEMALE Jr., F.; SCHULTZ, C. L.; LAVINA, E. L. Tectonics and sedimentation in southern South America during Triassic. **Sedimentary Geology**, v. 166, n. 3-4, p. 265-292, Apr. 2004.

**8. Artigo “*The Malagasy cynodont Menadon besairiei (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil*” submetido ao *Journal of Vertebrate Paleontology*.**


[Edit Account](#) | [Instructions & Forms](#) | [Log Out](#) | [Get Help Now](#)



[Main Menu](#) → [Submitting Author Dashboard](#) → Submission Confirmation

You are logged in as Tomaz Melo

## Submission Confirmation

Thank you for submitting your manuscript to *Journal of Vertebrate Paleontology*.

Manuscript ID: JVP-2014-0005

Title: The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil

Authors: Melo, Tomaz  
Abdala, Fernando  
Soares, Marina

Date Submitted: 09-Jan-2014

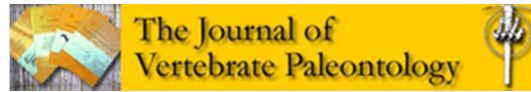
 Print
  Return to Dashboard

ScholarOne Manuscripts™ v4.14 (patent #7,257,767 and #7,263,655). © ScholarOne, Inc., 2013. All Rights Reserved. ScholarOne Manuscripts is a trademark of ScholarOne, Inc. ScholarOne is a registered trademark of ScholarOne, Inc.



Follow ScholarOne on Twitter

[Terms and Conditions of Use](#) - [ScholarOne Privacy Policy](#) - [Get Help Now](#)



**The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil**

Journal:	<i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Melo, Tomaz; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia Abdala, Fernando; University of the Witwatersrand, Evolutionary Studies Institute Soares, Marina; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Key Words:	Cynodont, Menadon, Traversodontidae, Triassic, Brazil, Madagascar

SCHOLARONE™  
Manuscripts

1  
2  
3 The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the  
4  
5 Upper Triassic of Brazil  
6  
7  
8  
9

10  
11 TOMAZ PANCERI MELO,\*<sup>1</sup> FERNANDO ABDALA,<sup>2</sup> and MARINA BENTO  
12  
13 SOARES<sup>1</sup>  
14  
15

16 <sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de  
17  
18 Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves, 9500, prédio 43127, Caixa Postal  
19  
20 15001, CEP 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.  
21  
22

23 tomaz.melo@gmail.com; marina.soares@ufrgs.br;  
24  
25

26 <sup>2</sup>Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, WITS  
27  
28 2050, Johannesburg, South Africa. nestor.abdala@wits.ac.za  
29  
30

31 \*Corresponding author.  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

**MELO ET AL.—CYNODONT *MENADON BESAIRIEI* IN BRAZIL**

ABSTRACT- The traversodontid cynodont *Menadon besairiei*, recorded in the ‘Isalo II’ group from Madagascar, is reported for the first time from the Triassic of southern Brazil. The fossils were collected in the Schoenstatt outcrop (Santa Cruz do Sul municipality), which belongs to the *Santacruzodon* Assemblage Zone (Carnian) in the Santa Maria Supersequence. Their attribution to the Malagasy taxon is due to the presence of a deep snout; four upper incisors, with I1 and I2 being procumbent, and three lower procumbent incisors; five upper postcanines, the first one ‘peg-like’; six lower postcanines, the two anterior and the posterior being reduced; the quadrangular format of the postcanines; a pterygoid reaching the jugal and excluding the maxilla from the suborbital fenestra; a mandible with a deep coronoid process covering the last lower postcanine laterally; and a posteriorly projected angular process. A cladistic analysis of traversodontid cynodonts was performed based on a matrix composed of 30 taxa and 78 characters. In the resulting trees, *M. besairiei* stayed nested within the clade Gomphodontosuchinae, which was the only clade recovered consistently. Thus, the presence of *M. besairiei* is established in the Santa Cruz do Sul fauna, constituting the first record for South America and confirming the previously proposed biostratigraphic correlation between ‘Isalo II’ and the *Santacruzodon* Assemblage Zone.

## INTRODUCTION

Traversodontids are one of the most diverse groups of nonmammaliaform cynodonts. They appeared in the fossil record during the Anisian of South America and Africa, becoming cosmopolitan at the end of the Middle Triassic and in the Late Triassic (Abdala and Ribeiro, 2010; Abdala et al., 2001; Battail and Surkov, 2000; Bonaparte, 1962; Chatterjee, 1982; Gow and Hancox, 1993; Kammerer et al., 2008; Kemp, 2005; Sues et al., 1999). The success of the group is usually interpreted as being related to adaptations for oral processing of food (Goswami et al., 2005; Hopson, 1984), including labiolingually expanded postcanines showing a rudimentary occlusal pattern (Crompton, 1972; Goñi and Goin, 1990; Kemp, 1980).

Knowledge about these herbivorous cynodonts has grown considerably since the first contributions by Huene (1928, 1936), who described the first traversodontids from the Santa Maria Supersequence of Brazil (that are equally the first report of the group in the world). Thus, at least four new species of this group have been recognized during the last ten years in the Triassic Brazilian faunas (Abdala et al., 2002; Abdala and Ribeiro, 2003; Abdala and Sa-Teixeira, 2004; Reichel et al., 2009). Therefore, the diversity of traversodontid cynodonts in the fossil assemblages recognized from the Santa Maria Supersequence is indeed of prime importance (Abdala and Ribeiro, 2010; Abdala et al., 2001; Langer et al., 2007; Liu and Abdala, 2014)

The base of the Santa Maria 1 Sequence of Zerfass et al. (2003) (base of the Santa Maria Formation sensu Andreis et al., 1980) is represented by the *Dinodontosaurus Assemblage Zone* (Schultz et al., 2000), including the following traversodontids: *Luangwa sudamericana*, *Massetognathus ochagaviae*, *Protuberum*

1  
2  
3 *cabralensis* and *Traversodon stahleckeri* (Abdala and Sa-Teixeira, 2004; Barberena,  
4 1981a;1981b; Liu et al., 2008; Reichel et al., 2009; von Huene, 1936). In the younger  
5  
6 *Hyperodapedon* Assemblage Zone (base of the Santa Maria 2 Sequence of Zerfass et  
7 al., 2003) there are two traversodontids: the abundant *Exaeretodon riograndensis* and  
8  
9 the extremely rare *Gomphodontosuchus brasiliensis* only known by the type specimen  
10  
11 (Abdala et al., 2002; Hopson, 1985; Schultz et al. 2000; von Huene, 1928). In the more  
12  
13 recently proposed *Santacruzodon* Assemblage Zone (Soares et al., 2011a; originally  
14  
15 defined as the ‘Traversodontid Biozone’ by Abdala et al., 2001), which is stated as  
16  
17 being temporally intermediate between the two previous assemblage zones, there is a  
18  
19 remarkable dominance of traversodontid cynodonts that represent an extensive  
20  
21 percentage of the recognized taxa (Abdala et al., 2001; Raugust et al., 2013; Soares et  
22  
23 al., 2011a). From this faunal association were identified *Santacruzodon hopsoni*  
24  
25 (Abdala and Ribeiro, 2003), *Menadon* sp. (Melo et al., 2009) and forms defined as  
26  
27 *Massetognathus*-like, which have not been formally described yet.  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34

35 We present in this contribution a detailed description of recently discovered  
36  
37 specimens of traversodontids from the *Santacruzodon* Assemblage Zone, including a  
38  
39 nearly complete cranium and several partial lower jaws. The characters indicate that  
40  
41 they belong to the Malagasy species *Menadon besairiei*.  
42  
43

44 **Institutional Abbreviations**—**FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago,  
45  
46 Illinois, USA; **UA**, Université d’Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; **GPIT**,  
47  
48 Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen,  
49  
50 Tübingen, Germany; **UFRGS-PV**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto  
51  
52 Alegre, Brazil.  
53  
54  
55

#### 56 STUDY AREA AND BIOSTRATIGRAPHY 57 58 59 60



1  
2  
3 A new faunal association with a marked predominance of traversodontid cynodonts was  
4  
5 discovered in 1998 on the outskirts of Santa Cruz do Sul city, southern Brazil. This  
6  
7 fauna was originally recorded only from the Schoenstatt outcrop, located at the side of  
8  
9 the road RS 287 (Fig. 1A).  
10

11  
12 The Schoenstatt outcrop (UTM (22) 359767 E, 6709062 N) is represented by  
13  
14 approximately 20 m of massive mudstones interpreted as floodplains, followed by 15 m  
15  
16 of afossiliferous sandstones, representing channel facies (Bertoni-Machado and Holz,  
17  
18 2006).  
19

20  
21  
22 Abdala et al. (2001) recognized four traversodontids in the Santa Cruz do Sul  
23  
24 fauna (termed type I to type IV). Type I traversodontids were interpreted as closely  
25  
26 related to *Gomphodontosuchus* (Hopson, 1985), *Menadon* (Flynn et al., 2000),  
27  
28 *Scalenodontoides* (Gow and Hancox, 1993) and *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962). Type  
29  
30 II was considered similar to *Dadadon* (Flynn et al., 2000; Kammerer et al., 2012;  
31  
32 Ranivoharimanana et al., 2011); type III was similar to *Massetognathus* (Romer, 1967)  
33  
34 and type IV was represented by a small fragment of maxilla with postcanines, closely  
35  
36 related to the Laurasian traversodontid *Boreogomphodon* (Liu and Sues, 2010; Sues and  
37  
38 Hopson, 2010; Sues and Olsen, 1990).  
39  
40  
41  
42

43 Besides traversodontid cynodonts, there are also records of chiniquodontid  
44  
45 cynodonts (Abdala et al., 2001), cf. *Probainognathus* (Soares et al., 2011a) and the  
46  
47 proterochampsid archosauromorph *Chanaresuchus bonapartei* (Raugust et al., 2013).  
48  
49

50  
51 Bertoni-Machado and Holz (2006) interpreted the fossil accumulation as being  
52  
53 produced by biogenic action. This assemblage is predominantly composed of skulls and  
54  
55 lower jaws without preferential orientation. The authors have interpreted these remains  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 as the less nutritional portions of the skeleton that are generally discarded by  
4  
5 necrophagous organisms or predators.  
6  
7

8           The co-occurrence of some South American Ladinian forms (e.g.,  
9  
10 *Massetognathus*-like) and forms also found in the Ladinian–Carnian ‘Isalo II’ beds from  
11  
12 Madagascar (e.g., *Menadon besairiei* and *Dadadon isaloi*; Flynn et al., 2000) was  
13  
14 considered to suggest the fossiliferous deposits of Santa Cruz do Sul represent a distinct  
15  
16 Neoladinian–Eocarnian biostratigraphic unit. Abdala et al. (2001) defined it as the  
17  
18 Traversodontid Biozone (Abdala et al., 2001). This unit would be temporally  
19  
20 intermediate between the *Dinodontosaurus* and the *Hyperodapedon* assemblage zones  
21  
22 (Abdala et al., 2001; Schultz et al., 2000). Modifications in the geological time scale  
23  
24 (Gradstein et al., 2012) indicate that the age of the Ischigualasto Formation (Furin et al.,  
25  
26 2006; Rogers et al., 1993) and, by correlation, the *Hyperodapedon* Assemblage Zone,  
27  
28 lie in the Norian. Thus, the Santacruzodon AZ and the Chañares  
29  
30 Formation/Dinodontosaurus AZ could possibly be Late Carnian and Ladinian–Early  
31  
32 Carnian (Liu and Abdala, 2014).  
33  
34  
35  
36

37           From the four originally differentiated types of traversodontids for the Santa  
38  
39 Cruz do Sul fauna (Abdala et al., 2001), only type II was formally described and  
40  
41 nominated as *Santacruzodon hopsoni* (Abdala and Ribeiro, 2002), which is only  
42  
43 represented in this Brazilian fauna. The only specimen representing type IV was  
44  
45 recently also reinterpreted as a member of *S. hopsoni* (Soares et al., 2011a). Considering  
46  
47 the representation of this traversodontid only in this fauna, Soares et al. (2011a)  
48  
49 proposed to name this unit the *Santacruzodon* Assemblage Zone, replacing the  
50  
51 Traversodontid Biozone originally proposed by Abdala et al. (2001). (Fig. 1B)  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 More recently, traversodontids with similarities to those of Santa Cruz do Sul  
4 were discovered in two other outcrops in the Venâncio Aires and Vera Cruz  
5 municipalities in Rio Grande do Sul (Melo et al., 2010; Reichel et al., 2005; Soares et  
6 al., 2011b). Besides the similarities in the morphology of the traversodontids, fossils  
7 from these three localities show the same diagenetic pattern, with a predominance of  
8 quartz permineralization, differing from the diagenetic patterns of other Triassic  
9 localities (*Dinodontosaurus* and *Hyperodapedon* assemblage zones) where there is a  
10 predominance of calcitic permineralization (Reichel et al., 2005; Teixeira et al., 2010).  
11 This new set of information allowed the geographic expansion of the *Santacruzodon*  
12 Assemblage Zone.  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28

## 29 SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

30  
31  
32 THERAPSIDA Broom, 1905

33  
34 CYNODONTIA Owen, 1861

35  
36 EUCYNODONTIA Kemp, 1982

37  
38 TRAVERSODONTIDAE von Huene, 1936 (*sensu* Kammerer, Flynn,

39  
40 Ranivoharimanana and Wyss, 2008)

41  
42  
43 *MENADON BESAIRIEI* Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana,

44  
45 Simpson and Wyss, 2000

46  
47  
48 **Holotype**—UA 10601, partial skull.

49  
50  
51 **Additional specimens**—FMNH PR 2444, partial skull and postcranial material; FMNH

52  
53 PR 2104, isolated lower jaw; UFRGS-PV-0269-T, dentaries of a juvenile; UFRGS-PV-

54  
55 0434-T, dentaries; UFRGS-PV-0891-T, incomplete lower jaw; UFRGS-PV-0903-T,

56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 snout; UFRGS-PV-0905-T, lower jaw; UFRGS-PV-1054-T, dentaries (432 in Abdala et  
4 al., 2001); UFRGS-PV-1164-T, nearly complete skull; UFRGS-PV-1165-T, dentaries,  
5 right maxilla and left premaxilla; MCN-PV 0505 T, dentaries; MCN-PV 2850 T (2750  
6 in Abdala et al., 2001), skull associated with vertebrae, a scapula-coracoid and other  
7 postcranial bones.  
8  
9

10  
11  
12  
13  
14 **Geographic provenance and age**—basal ‘Isalo II’ [= Formação Makay (*sensu*  
15 Razafimbelo, 1987)], Morondava Basin, Madagascar; *Santacruzodon* Assemblage  
16 Zone, Santa Cruz do Sul, Parana Basin, Brazil. Late Triassic (Abdala *et al.*, 2001; Flynn  
17 *et al.*, 1999; Gradstein et al., 2012).  
18  
19  
20  
21  
22  
23

24 **Emended diagnosis**—Traversodontid with four large recurved and serrated upper  
25 incisors, the I1 and I2 being procumbent and the I3 and I4 caniniform; recurved and  
26 serrated I4; upper canine similar size to incisors; canine anteriorly tilted and with the  
27 alveolus labiolingually narrower than those of the incisors; absence of diastema between  
28 last upper incisor and canine; eight upper postcanines; i1 to i3 procumbent; six to seven  
29 lower postcanines, quadrangular to trapezoidal in occlusal view; last lower postcanine  
30 reduced; suborbital process of the jugal absent; ventral process of the squamosal in the  
31 zygoma laterally covering the quadrate-quadratejugal complex.  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45

## 46 COMPARATIVE DESCRIPTION

47  
48  
49

### 50 **General morphology of the skull**

51  
52 The most complete skull, UFRGS-PV-1164-T, is laterally compressed, but  
53 shows a marked similarity to the skull of *Menadon besairiei* (FMNH PR 2444),  
54 described by Kammerer et al. (2008). UFRGS-PV-1164-T is more complete than  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 FMNH PR 2444, having preserved the whole postorbital region, except the quadrate  
4  
5 and quadratojugal. In addition, nearly the complete dentition is preserved in the  
6  
7 specimen from Santa Cruz do Sul. In relation to *Exaeretodon*, the skull of UFRGS-PV-  
8  
9 1164-T is remarkably high, with the preorbital region shorter than the postorbital. The  
10  
11 lateral platform of the maxilla is less pronounced than in other traversodontids such as  
12  
13 *Massetognathus* and *Santacruzodon*. (Figs. 2-3)  
14  
15  
16  
17

### 18 **Snout**

19  
20 The snout of UFRGS-PV-1164-T is indistinguishable from that of FMNH PR  
21  
22 2444 of *Menadon* (Kammerer et al., 2008). Like in the Malagasy taxon, it is quite high,  
23  
24 a trait that is also present in *Gomphodontosuchus* (Hopson, 1985) and in juveniles of  
25  
26 *Exaeretodon* (Abdala et al., 2002). The snout morphology remains high and robust even  
27  
28 after correcting for the taphonomic deformation present in the specimen from Santa  
29  
30 Cruz do Sul.  
31  
32

33  
34 In palatal view, the anterior margin of the premaxilla is semicircular, with a more  
35  
36 marked convexity than in FMNH PR 2444.  
37

38  
39 In lateral view, the narial opening is bordered anterodorsally by the premaxilla  
40  
41 and posterodorsally by the septomaxilla. The contact between the premaxilla and  
42  
43 maxilla is observed in the posterodorsal margin of the former, at the level of the  
44  
45 septomaxillary foramen.  
46

47  
48 The internarial process of the premaxilla is well developed and nearly complete,  
49  
50 limiting anteriorly the external naris. This opening is bordered anteroventrally by the  
51  
52 premaxilla, posteroventrally by the maxilla and dorsally by the nasal.  
53

54  
55 Sutures of most of the elements in the snout are not clear because of the  
56  
57 fracturing in the different bones of the region. In general the configuration of the  
58  
59  
60

1  
2  
3 maxilla, nasal and lacrimal seems to be similar to that of *Menadon* (Kammerer et al.,  
4  
5 2008) and also similar to the condition of other traversodontids (Barberena, 1974).  
6

7 The maxilla has a constriction behind the canines, and the postcanine teeth are  
8  
9 located medially in relation to the canines. The maxilla–jugal suture is observed  
10  
11 anteroventrally to the orbit.  
12  
13

### 14 15 16 17 **Orbit and zygoma**

18  
19 The orbits are semicircular, high and located laterally. The postorbitals form the  
20  
21 posterodorsal margin of the orbit and cover the prefrontals anteriorly and extend over  
22  
23 one third of the sagittal crest. The lacrimal and prefrontals form the anterodorsal portion  
24  
25 of the orbit. The prefrontal seems to be a rectangular bone; however, fragmentation of  
26  
27 the bone on both sides of the skull makes interpretation of the sutures difficult.  
28  
29

30 The jugal borders the posteroventral half of the orbit and contacts with the  
31  
32 postorbital. The anterior portion of the jugal contacts the lacrimal dorsally, the maxilla  
33  
34 anteroventrally and the pterygoid ventrally. As is observed in traversodontids (with the  
35  
36 exception of *Exaeretodon*), a laterodorsal projection of the pterygoid excludes the  
37  
38 participation of the maxilla on the margin of the suborbital fenestra (Kammerer et al.,  
39  
40 2008).  
41  
42

43 The zygoma is high, very similar to that of *Exaeretodon* and *Menadon*  
44  
45 (Bonaparte, 1962; Kammerer et al., 2008). The dorsal margin of the zygoma does not  
46  
47 surpass the dorsal margin of the orbit, being located at a level in the middle of the  
48  
49 orbital height as in *Menadon* (Flynn et al., 2000). Similar to *Menadon* and  
50  
51 *Massetognathus* (Kammerer et al., 2008; Liu et al., 2008; Romer, 1967), there is no  
52  
53 suborbital process of the zygoma (also termed the descending process of the jugal). On  
54  
55 the contrary, this process is more developed in *Exaeretodon* (Abdala et al., 2002).  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3                   Posteriorly to the orbit, the jugal is divided by the anterior projection of the  
4 squamosal into a short dorsal process and a long and robust ventral one. This condition  
5 is similar to that in *Exaeretodon* (Abdala et al., 2002; Bonaparte, 1962), but with the  
6 dorsal projection proportionally smaller and the ventral one less robust and less directed  
7 ventrally. The ventral projection of the jugal extends until the sulcus of the squamosal  
8 that lodges the quadrate and quadratojugal.  
9  
10

11                   The squamosal shows the zygomatic and cranial portions are separated by a deep  
12 ‘v’-shaped incision. The zygomatic portion of the squamosal represents the  
13 posterodorsal half of the zygomatic arch.  
14  
15

### 26 **Skull roof**

27  
28                   The sutures are difficult to interpret. The frontal is short, of similar  
29 anteroposterior length to the prefrontal. It is possible to recognize the sutures between  
30 the frontals and between the left prefrontal and frontal of UFRGS-PV-1164-T, which  
31 are jagged lines, running parallel to the sagittal plane of the skull.  
32  
33

34                   The anterior margin of the frontal seems to be located at the level of the anterior  
35 border of the orbit, as is the case in *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962). As reported by  
36 Kammerer et al. (2008) for the Malagasy taxon, a prominent interorbital depression is  
37 observed in the entire region in which the frontals are placed. The posterior portions of  
38 both frontals form a wedge interposed between the anterior portions of the parietals. At  
39 the limit between the frontal, parietal and postorbital the low sagittal crest starts to  
40 ascend. The crest is slightly higher than the skull at the level of the parietal–frontal  
41 suture. Only a fragment of the skull of *Menadon* described by Kammerer et al. (2008)  
42 conserves part of the sagittal crest, which looks similar to the crest represented in  
43 UFRGS-PV-1164-T.  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 In the first third of the parietals, there is a cleft between these elements, at the  
4 place where the parietal foramen is usually located in other traversodontids (e.g.,  
5 *Protuberum*, *Traversodon*, *Luangwa*), but there is no a defined foramen.  
6  
7  
8  
9  
10

### 11 12 13 **Occiput** 14

15  
16 The occiput of UFRGS-PV-1164-T is laterally compressed showing the form of  
17 an isosceles triangle with the angle of divergence of the lambdoid crests being  
18 approximately 60 degrees. The foramen magnum is high and ovoid, albeit being also  
19 deformed. The condition of the occipital plate in the Brazilian specimen is different  
20 from that of the holotype in which the foramen magnum is more circular. The occipital  
21 condyles are well developed and separated by a sulcus formed by the basioccipital. A  
22 short paroccipital process of the opisthotic in contact laterally with the base of the  
23 zygomatic process of the squamosal is present at the side of the occipital condyle.  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33

34  
35 The narrow lambdoidal crests are posteriorly projected and follow the posterior  
36 margin of the cranial process of the squamosal until the base, where they form a 'v'-  
37 shaped angle with the zygomatic process of the squamosal.  
38  
39  
40  
41

42 An elongated supraoccipital is located above the foramen magnum and is in  
43 contact with the tabulars laterally. Dorsally to the supraoccipital there seems to be a  
44 suture that indicates the presence of the interparietal, which resembles the condition  
45 described for *Exaeretodon argentinus* by Bonaparte (1962). There is no reference to this  
46 bone in the occiput of the Malagasy specimen of *Menadon* (Flynn et al., 2000;  
47 Kammerer et al., 2008). The post-temporal canal appears to lie on the border between  
48 the tabular and the opisthotic.  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



## Palate

Poor preservation of the osseous secondary palate in UFRGS-PV-1164-T impedes the recognition of sutures and foramina. The secondary palate shows a major lateral extension at the level of the canines, presenting a constriction in the region posterior to these teeth. Paracanine fossae are located medially to the canines as in *Gomphodontosuchus* and *Menadon* (Hopson, 1985; Kammerer et al., 2008). Bone cracking in the palate impedes determining if the incisive foramina, which seem to be confluent, are completely enclosed by the premaxillae or if the maxillae also participate in their posterior margin. (Fig. 2B)

A longitudinal crest formed by the medial portion of the palatine extends from the level corresponding to the first preserved postcanine to that of the fourth postcanine and diverges posterolaterally along the internal choanas, forming the posterior margin of the palatal plate. The crest is remarkably high, reaching the level of the postcanine crowns, but it is more likely a preservation artefact produced by the lateral compression of the skull. The posterior margin of the secondary palate extends until the level of the anterior margin of the fourth postcanine as in the Malagasy *Menadon* (Abdala, pers. obs.).

The primary palate is poorly preserved with numerous fractures and the only visible sutures are those medial between the palatines and pterygoids. There is a pair of palatine crests converging posteriorly towards the cultriform process of the parasphenoid. The transverse process of the pterygoid is located laterally to the palatine crest and projected posteroventrally as in *Exaeretodon* (Abdala et al., 2002). The

1  
2  
3 quadrate ramus of the pterygoid extends until the level of the anterior margin of the  
4  
5 cavum epiptericum.  
6  
7  
8  
9

### 10 **Basicranium**

11  
12  
13  
14 Poor preservation of the region impedes the recognition of sutures and foramina  
15  
16 in UFRGS-PV-1164-T. The basicranium morphology is represented by a short  
17  
18 basioccipital and a triangular basisphenoid. The paroccipital process seems to be  
19  
20 comparatively narrower than in *Exaeretodon*, resulting in a narrower occiput. In the  
21  
22 squamosal portion observed in ventral view it is possible to recognize the notch for the  
23  
24 articulation of the quadrate and quadratojugal. This notch is delimited laterally by the  
25  
26 ventral portion of the jugal. (Fig. 4)  
27  
28  
29  
30  
31  
32

### 33 **Lateral wall of the skull**

34  
35  
36 The ascendant lamina of the epipterygoid and the anterior lamina of the prootic  
37  
38 are located medially to the ventral margin of the parietal. The anterior lamina of the  
39  
40 prootic is less expanded anteroposteriorly than the epipterygoid. The trigeminal  
41  
42 opening, delimited between the prootic and epipterygoid, is observed on the left side of  
43  
44 UFRGS-PV-1164-T. The posterior margin of the prootic is in contact with the cranial  
45  
46 portion of the squamosal. As in *Exaeretodon*, the lateral projection of the prootic is well  
47  
48 defined, having its lateral margin in contact with the squamosal and its anterior one with  
49  
50 the quadrate ramus of the epipterygoid.  
51  
52  
53  
54  
55  
56

### 57 **Mandible**

1  
2  
3 The dentary is anteroposteriorly short and dorsoventrally high, presenting three  
4  
5 procumbent incisors, one canine and six postcanines. The symphysis between the  
6  
7 dentaries is fused and robust, extending posteroventrally until the level of the third  
8  
9 postcanine. A medial depression, along the sagittal plane, is observed in this region,  
10  
11 although not so developed as in *Gomphodontosuchus* but clearly more than in  
12  
13 *Exaeretodon* (Abdala et al., 2002; Hopson, 1985). The horizontal ramus is robust and  
14  
15 transversally expanded. A very high coronoid process is well projected posterodorsally,  
16  
17 hiding in lateral view the alveolus of the last postcanine. The angle of the dentary is  
18  
19 well developed and projected posteriorly as in *Exaeretodon* and *Menadon* (Bonaparte,  
20  
21 1962; Flynn et al., 2000). There is a deep concavity in the posterior portion of the  
22  
23 dentary, dorsal to the angle, similar than in *Exaeretodon*. The anterior margin of the  
24  
25 wide masseteric fossa is located at the level of the second postcanine, as in  
26  
27 *Gomphodontosuchus*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides* and *Menadon* (Bonaparte, 1962;  
28  
29 Flynn et al., 2000; Hopson, 1985). At the same level is located the mental foramen.  
30  
31 (Fig. 6A)  
32  
33  
34  
35  
36

37 There is no preservation of postdentary bones, but a narrow postdentary sulcus  
38  
39 suggests they were reduced as in *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962; Liparini et al., 2013).  
40  
41  
42  
43  
44

#### 45 **Dentition**

46  
47

48 The upper dentition (Fig. 5) in UFRGS-PV-1164-T is represented by four  
49  
50 incisors, one canine and five postcanines. The first and second incisors are procumbent  
51  
52 as in *Menadon besairiei* (Kammerer et al., 2008). Incisor alveoli are ovoid,  
53  
54 labiolingually wider but anteroposteriorly shorter than those of the canines. There is no  
55  
56 diastema between the incisors and canine, whereas a long diastema separates the latter  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 from the first postcanine. The region including this diastema is poorly preserved and it  
4  
5 is possible that some anterior postcanines not preserved would imply a less developed  
6  
7 diastema.  
8  
9

10 The maxillary tooth-row is anteriorly parallel and slightly divergent posteriorly.  
11  
12 The first postcanine is remarkably smaller than the remaining elements, with its crown  
13  
14 showing sign of intense wear and having a rounded-triangular outline, with the apex  
15  
16 directed anteriorly. This condition strongly resembles that of *Gomphodontosuchus*  
17  
18 (Hopson, 1985). The next four postcanines are successively larger with labiolingually  
19  
20 enlarged crowns of quadrangular occlusal outline and implanted slightly obliquely on  
21  
22 the maxilla.  
23  
24

25  
26 Strong diagenesis impedes appreciation of the details of the postcanines, but it is  
27  
28 clear a large posterior buccal main cusp was joined by a crest, which forms a sectorial  
29  
30 border, to an anterior buccal accessory cusp. The deepest portion of the occlusal basin is  
31  
32 located anterolingually, medial to the sectorial buccal crest. There is a main posterior  
33  
34 lingual cusp and an anterior lingual accessory cusp, both connected by a crest too. In  
35  
36 addition, an anterior crest connects the anterior lingual and anterior buccal cusps. The  
37  
38 posterior transverse crest ascends from the base of the posterior buccal cusp to the  
39  
40 posterior lingual cusp without evidence of a central cusp. The posterior crest is slightly  
41  
42 concave allowing only a small imbrication (shouldering sensu Hopson, 1985) between  
43  
44 successive postcanines, a condition closer to that of *Gomphodontosuchus* (Hopson,  
45  
46 1985).  
47  
48  
49  
50

51 The three lower incisors are large, strongly procumbent and have chisel-like,  
52  
53 self-sharpening tips, much like *Exaeretodon* and specially *Menadon* (Bonaparte, 1962;  
54  
55 Flynn et al., 2000). While i1 and i2 are of equivalent size, i3 is smaller, the three  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 forming an almost continuous shearing surface. The canine is curved posteriorly,  
4  
5 ellipsoid in cross-section and somewhat procumbent; it varies slightly in size in  
6  
7 different individuals, but is never markedly longer than the incisors. There is a very  
8  
9 short diastema (~2 mm) between the canine and the first postcanine. (Fig. 6D)  
10

11  
12 The first lower postcanine is peg-like and reduced, without an occlusal basin.  
13  
14 The second has the same crown height as the successive postcanines and shows an  
15  
16 incipient basin. The morphology of the third to fifth postcanine is similar to other  
17  
18 traversodonts, quadrangular in occlusal view, with an anterior transverse crest and a  
19  
20 shallow occlusal basin, although its cusps are not clearly recognizable due to wear. The  
21  
22 last sixth postcanine is much reduced, comparable to the first lower postcanine, as  
23  
24 occurs in *Menadon besairiei* (Flynn et al., 2000). In all specimens, the lower  
25  
26 postcanines are canted posteriorly, while the upper ones are anteriorly. (Fig. 6B,C,E)  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33

### 34 Discussion

35  
36  
37 Following the description of the Brazilian material, it is clear that the anatomical  
38  
39 details indicate a high degree of similarity to the Malagasy traversodontid *Menadon*  
40  
41 *besairiei*. The major difference is the absence of the three first simple upper postcanines  
42  
43 found in the holotype of *M. besairiei* (Flynn et al., 2000). However, these simple  
44  
45 anterior postcanines are also not present in specimen FMNH PR 2444 of *M. besairiei*.  
46  
47 Discussing this difference, Kammerer et al. (2008) alluded to preservational causes but  
48  
49 another possibility suggested by these authors is ontogeny, meaning that the three  
50  
51 single-crowned, anterior postcanines were lost in FMNH PR 2444 because of growth.  
52  
53 *Exaeretodon* is known to reduce the number of postcanines during ontogeny (Abdala et  
54  
55 al., 2002), so it is possible that other Gomphodontosuchinae, such as *Menadon*,  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 displayed the same pattern. This condition is the opposite to that of *Massetognathus* and  
4  
5 early diverging traversodonts, which tend to increase the number of postcanines with  
6  
7 growth (Abdala and Giannini, 2000; Kammerer et al., 2012). Preservation in the  
8  
9 specimens from Brazil is in fact quite poor, and therefore comparison in detail with the  
10  
11 better-preserved specimens from Madagascar (especially the holotype) is hampered. We  
12  
13 believe, however, that the close similarity in morphology and size of the lower  
14  
15 postcanines (comparing for example the lower jaws of UA-10601 and UFRGS-PV-  
16  
17 1165-T), the general morphology of the mandible (robust horizontal ramus and well-  
18  
19 projected angle), the short and quite high snout and, especially, the presence of a high  
20  
21 crest in the anterior portion of the upper postcanines warrant the taxonomic assignation  
22  
23 of the Brazilian material to *Menadon besairiei*.  
24  
25  
26  
27

28 From our morphological study and phylogeny (see below), it can be seen that *M.*  
29  
30 *besairiei* has clear similarities in particular with *Gomphodontosuchus brasiliensis* (Fig.  
31  
32 7). This enigmatic taxon is represented by only the holotype, a poorly preserved partial  
33  
34 skull and lower jaw discovered in an outcrop in the neighbourhood of Santa Maria city,  
35  
36 corresponding to the *Hyperodapedon* Assemblage Zone of the Santa Maria 2 Sequence  
37  
38 and is the first traversodontid ever described (Huene, 1928). We find several features  
39  
40 similar in *M. besairiei* and *G. brasiliensis*, such as: high skull, paracanine fossa medial  
41  
42 to canine, simple anterior upper postcanines and incipient shouldering.  
43  
44  
45

46 Even when there are some similarities between these forms, there are also  
47  
48 prominent differences. Among these, the labiolingually wide posterior upper  
49  
50 postcanines appear to be somewhat more expanded (i.e., look more rectangular) in *G.*  
51  
52 *brasiliensis* differing from the almost perfectly quadrangular crowns of *M. besairiei*.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 Furthermore, *G. brasiliensis* was collected in the well-established association in  
4 both Argentina (Ischigualasto Formation) and Brazil that configures younger  
5 stratigraphic unities, with no species in common with the *Santacruzodon* Assemblage  
6 Zone or Isalo II.  
7  
8  
9  
10

11  
12 Moreover, the presence of *M. besairiei* in the *Santacruzodon* Assemblage Zone  
13 is consistent with other similarities between this fauna and the Isalo II assemblage, both  
14 of which possess closely related Massetognathinae (sensu Kammerer et al., 2012) and  
15 Chiniquodontidae cynodonts: *S. hopsoni* (Abdala and Ribeiro, 2003) and *D. isaloi*  
16 (Flynn et al., 2000); and Chiniquodontidae indet. (Abdala et al., 2001) and *Chiniquodon*  
17 *kalanoro* (Kammerer et al., 2010), respectively.  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29

### 30 **Phylogenetic analysis**

31  
32 We present a cladistic analysis of traversodontid cynodonts with the aim of  
33 exploring if additional scores for characters present in the Brazilian material of  
34 *Menadon* have any significant result on its placement among traversodontids. For this  
35 analysis we used the data matrix of 78 characters and 30 taxa compiled by Liu and  
36 Abdala (2014) with an additional character (character 78 in the present analysis;  
37 originally character 48 of Gao et al., 2010). We also updated the scoring of *Dadadon*  
38 after Kammerer et al. (2012). The characters 8, 50 and 66 were coded according to the  
39 new Brazilian material. Characters 30, 31 and 55 were coded differently from previous  
40 matrices and 64 and 65 were considered not applicable to *Menadon*. . The software TNT  
41 (Tree analysis using New Technology) was used for the phylogenetic analyses  
42 (Goloboff et al., 2008).  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 Figure 8a shows the majority rule consensus tree of an analysis in which  
4 multistate characters 2, 10, 25, 31, 32, 48 and 73, which show adjacency of states, were  
5 scored as additives (Lipscomb, 1992). The placement of *Menadon* is in the clade  
6  
7 Gomphodontosuchinae, as recovered from previous phylogenetic analyses (Kammerer  
8 et al., 2008, 2012; Liu and Abdala, 2014). Several points are interesting from the result  
9  
10 of this analysis. The most basal traversodontid is represented by the European  
11  
12 *Nanogomphodon* from the Ladinian, a taxon known by an isolated lower postcanine.  
13  
14 This is followed by a polytomy including *Scalenodon angustifrons*, a clade formed by  
15  
16 *Pascualgnathus* and *Andescynodon*, and a second clade including remaining  
17  
18 traversodontids. This analysis does not recover the group Massetognathinae as recently  
19  
20 defined by Kammerer et al. (2012), as *Santacruzodon* forms a monophyletic clade with  
21  
22 Laurasian traversodontids, whereas *Massetognathus* species and *Dadadon* form  
23  
24 successive outgroups of Gomphodontosuchinae. Another unexpected result is that the  
25  
26 two species of *Massetognathus* do not form a monophyletic group.  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34

35 A second analysis was performed excluding *Nanogomphodon* from the data  
36  
37 matrix, because the basal position of this form was, in our understanding, a result of the  
38  
39 lack of information represented in this form (or else the presence of three cusps in the  
40  
41 lower postcanines). The cladogram illustrated in figure 8b also considers the multistate  
42  
43 characters with adjacency of states as additives. The result of this analysis does not have  
44  
45 any consequence for traversodontids; the main difference is restricted to trirachodontids,  
46  
47 which are recovered as monophyletic (with a large polytomy), whereas in the previous  
48  
49 analysis the trirachodontid basal polytomy included a monophyletic group formed by  
50  
51 *Langbergia*, *Sinognathus* and *Beishanodon*, JSM100 (Hopson, 2005), *Trirachodon* and  
52  
53 *Cricodon*. Measurements of support were high for traversodontids (Bremer support-Bs  
54  
55 4/relative Bremer support-rBs 38), *Protuberum* (*Scalenodontoides*, *Exaeretodon*  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3 *argentinus*, *Exaeretodon riograndensis*) (Bs 5/rBs 53) and Gomphodontosuchinae (Bs  
4  
5 3/rBs 39). The clade formed by *Pascualgnathus* and *Andescynodon* has support of Bs  
6  
7 2/rBs 23 and the group formed by two species of *Mandagomphodon* has Bs 2/rBs 22.  
8  
9

10 We also performed sensitivity analyses by considering all multistate characters  
11 as non-additives and by implementing implied weighting (with values of K coefficients  
12 set in 3, see Goloboff, 1993). These analyses are referred to below with the following  
13 abbreviations: o, ordered; uo, unordered (non-additives); iw, implied weight; wN,  
14 without *Nanogomphodon*. The major modifications obtained from the comparison of the  
15 majority rule consensus resulting from this experimentation are as follows: a) The  
16 monophyletic clade formed by *Pascualgnathus* and *Andescynodon* are the most basal  
17 traversodontids (uo wN; uo iw); b) *Pascualgnathus* and *Andescynodon* form a  
18 monophyletic group with Laurasian traversodontids (uo wN; uo); c) *Pascualgnathus*  
19 and *Andescynodon* do not form a monophyletic group and are placed between *S.*  
20 *angustifrons* (the most basal traversodontid in the tree) and remaining traversodontids  
21 (uo iw; uo wN iw); d) *Scalenodon angustifrons* is the most basal traversodontid (all  
22 resolutions with uo); e) *Traversodon* forms a monophyletic group with the two species  
23 of *Luangwa* (uo iw; uo iw wN).  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41

42 As a summary of these analyses, the only consistent clade recovered in  
43 Traversodontidae is Gomphodontosuchinae (which include among others, *Menadon*),  
44 while remaining groups stay extremely variable. Species of *Mandagomphodon*,  
45 *Luangwa* and, to some degree, *Exaeretodon* appear as sister taxa, whereas the species of  
46 *Massetognathus* are recovered as paraphyletics. The basalmost traversodontid continues  
47 to be undefined with resolutions suggesting it is the monophyletic group formed by  
48 *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, whereas others suggest *Scalenodon angustifrons* as the  
49 most basal form.  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

## ACKNOWLEDGMENTS

We are indebted to C. L. Schultz, A. M. Ribeiro and T. V. Oliveira for contributing on an earlier draft of this paper, to A. Liparini, T. Raugust and T. V. Oliveira for field support, L. F. Lopes for the photographs and M. C. Pinheiro for helpful suggestions concerning the manuscript. Research was funded by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazil (TPM), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processo 304143/2012-0), Brazil (MBS) and the National Research Foundation, South Africa (FA). We acknowledge the Willi Henning Society for the use of the software TNT.

## LITERATURE CITED

- Abdala, F., and N. P. Giannini. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation, the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:501-506.
- Abdala, F., and A. M. Ribeiro. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139:529-545.
- Abdala, F., and A. M. Ribeiro. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286:202–217.

- 1  
2  
3 Abdala, F., and A. M. Sa-Teixeira. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity  
4  
5 in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana* 40:11-22.  
6  
7
- 8 Abdala, F., A. M. Ribeiro, and C. L. Schultz. 2001. A rich cynodont fauna of Santa  
9  
10 Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), in southern  
11  
12 Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2001:669–  
13  
14 687.  
15  
16
- 17  
18 Abdala, F., M. C. Barberena, and J. Dornelles. 2002. A new species of the  
19  
20 traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation  
21  
22 (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*  
23  
24 22:313–325.  
25  
26
- 27  
28 Andreis, R.R., G. E. Bossi, and D. K. Montardo. 1980. O Grupo Rosário do Sul  
29  
30 (Triássico) no Rio Grande do Sul; pp. 659-673 in XXXI Congresso Brasileiro de  
31  
32 Geologia, Anais, vol. 2, Camboriú, Santa Catarina.  
33  
34
- 35 Barberena, M. C. 1974. Contribuição ao Conhecimento dos Cinodontes Gonfodontes  
36  
37 (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil. Ministério de Educação e Cultura,  
38  
39 Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese Livre Docente, 194 pp.  
40  
41
- 42 Barberena, M. C. 1981a. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação  
43  
44 Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas* 14:149-162.  
45  
46
- 47  
48 Barberena, M. C. 1981b. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus*  
49  
50 *ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do  
51  
52 Sul. *Pesquisas* 14:181-195.  
53  
54
- 55  
56 Battail, B., and M. V. Surkov. 2000. Mammal-like Reptiles from Russia; pp. 86-119 in  
57  
58 M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, and E. N. Kurochkin (eds.), *The*  
59  
60

1  
2  
3 Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge University Press,  
4  
5 Cambridge.  
6  
7

8 Bertoni-Machado, C., and M. Holz. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial  
9  
10 settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of  
11  
12 southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9:273-282.  
13  
14

15 Bonaparte, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*  
16  
17 Cabrera, y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los  
18  
19 cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias*  
20  
21 Naturales y Tradicional de Mar del Plata 1:135-202.  
22  
23  
24

25 Chatterjee, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of*  
26  
27 *Paleontology* 56:203-214.  
28  
29

30 Crompton, A.W. 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. *Bulletin of*  
31  
32 *the British Museum (Natural History), Geology* 21(2):29-71.  
33  
34

35 Flynn, J. J., J. M Parrish, B. Rakotosamimanana, W. F. Simpson, R. L. Whatley, and A.  
36  
37 R. Wyss. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs.  
38  
39 *Science* 286:763-765.  
40  
41  
42

43 Flynn, J. J., J. M. Parrish, B. Rakotosamimanana, L. R. R. Ranivoharimanana, W. F. Simpson,  
44  
45 and A. R. Wyss. 2000. New traversodontids (Synapsida, Eucynodontia) from the  
46  
47 Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:422-427.  
48  
49

50 Gao, K.-Q., R. C. Fox, C.-F. Zhou, and D.-Q. Li. 2010. A new nonmammalian  
51  
52 eucynodont (Synapsida, Therapsida) from the Triassic of northern Gansu  
53  
54 Province, China, and its biostratigraphic and biogeographic implications.  
55  
56 *American Museum Novitates* 3685:1-25.  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-  
4  
5 91.  
6  
7  
8 Goloboff, P. A., J. S. Farris, and K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for  
9  
10 phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.  
11  
12  
13 Goñi, R., and F. J. Goin. 1990. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los  
14  
15 cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triasico argentino; II, *Exaeretodon*  
16  
17 *frenguelli* Cabrera; Traversodontidae. *Ameghiniana* 27:327-336.  
18  
19  
20  
21 Goswami, A., J. J. Flynn, L. Ranihoharimanana, and A. Wyss. 2005. Dental microwear  
22  
23 in Triassic amniotes: implications for paleoecology and masticatory mechanics.  
24  
25 *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:320–329.  
26  
27  
28  
29 Gow, C. E., and P. J. Hancox. 1993. First complete skull of the Late Triassic  
30  
31 *Scalenodontoides* (Reptilia, Cynodontia) from southern Africa. *New Mexico*  
32  
33 *Museum of Natural History and Science Bulletin* 3:161-168.  
34  
35  
36  
37 Gradstein, F. M., J. G. Ogg, M. D. Schmitz, and G. M. Ogg. 2012. *The Geologic Time*  
38  
39 *Scale 2012*. Elsevier, Oxford, 1176 pp.  
40  
41  
42 Hopson, J. A. 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and  
43  
44 southern Africa. *Palaeontologia Africana* 25:181-201.  
45  
46  
47 Hopson, J. A. 1985. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis*  
48  
49 von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of  
50  
51 Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*  
52  
53 1985(5):285-299.  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Hopson, J. A. 2005. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus*  
4  
5 Assemblage Zone of South Africa, implications for the origin of gomphodont  
6  
7 postcanine morphology. *Palaeontologia Africana* 41:53-66.  
8  
9
- 10 Huene, F. von. 1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. *Centralblatt für*  
11  
12 *Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abt. B* 1928:251-270.  
13  
14
- 15 Huene, F. von. 1936. Lieferung 2 (Cynodontia); pp. 93–159 in *Die fossilen Reptilien*  
16  
17 *des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in*  
18  
19 *Südbrasilien 1928/1929.* Franz F. Heine, Tübingen.  
20  
21  
22
- 23 Kammerer, C. F., J. J. Flynn, L. Ranivoharimanana, and A. R. Wyss. 2010. The first  
24  
25 record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic  
26  
27 of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1889–1894.  
28  
29
- 30 Kammerer, C. F., J. J. Flynn, L. Ranivoharimanana, and A. R. Wyss. 2012. Ontogeny in  
31  
32 the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its  
33  
34 phylogenetic relationships. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5:112-125.  
35  
36  
37
- 38 Kammerer, C. F., J. J. Flynn, L. Ranivoharimanana, and A. R. Wyss. 2008. New  
39  
40 material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic  
41  
42 of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:445-462.  
43  
44
- 45 Kemp, T. S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle  
46  
47 Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology* 191:193-239.  
48  
49
- 50 Kemp, T. S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals.* Oxford University Press,  
51  
52 Oxford, 331 pp.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Langer, M. C., A. M. Ribeiro, C. L. Schultz, and J. Ferigolo. 2007. The continental  
4 tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum*  
5 of Natural History and Science 41:201–218.  
6  
7  
8  
9  
10 Liparini, A., T. V. Oliveira, F. A. Pretto, M. B. Soares, and C. L. Schultz. 2013. The  
11 lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala,  
12 Barberena and Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence,  
13 Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa: An Australasian Journal of*  
14 *Palaeontology* 37:331-337.  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22 Lipscomb, D. L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters.  
23 *Cladistics* 8:45–65.  
24  
25  
26  
27  
28 Liu, J., and F. Abdala. 2013. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae; pp.  
29 255-279 in C. F. Kammerer, K. D. Angielczyk, and J. Fröbisch (Eds.), *Early*  
30 *Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, Dordrecht.  
31  
32  
33  
34  
35 Liu, J., and H.-D. Sues. 2010. Dentition and tooth replacement of *Boreogomphodon*  
36 (Cynodontia, Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina,  
37 USA. *Vertebrata Palasiatica* 48:169-184.  
38  
39  
40  
41  
42 Liu, J., M. B. Soares, and M. Reichel. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia,  
43 Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista Brasileira*  
44 *de Paleontologia* 11:27-36.  
45  
46  
47  
48  
49  
50 Melo, T. P., M. B. Soares, and T. V. Oliveira. 2009. Primeiro registro do  
51 traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn et al., 2000) na Biozona de  
52 Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Sul, Brasil; p. 16 in PALEO 2009, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de  
4  
5 Paleontologia, Livro de Resumos, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul.  
6  
7
- 8 Melo, T. P., M. B. Soares, and B. L. D. Horn. 2010. The traversodontid biozone of the  
9  
10 Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), Paraná Basin, Southern Brazil:  
11  
12 geographic distribution and biostratigraphic refinement; p. 24 in XXV Jornadas  
13  
14 Argentinas de Paleontologia de Vertebrados, Libro de Resúmenes, San Luis, San  
15  
16 Luis.  
17  
18  
19
- 20 Ranivoharimanana, L., C. F. Kammerer, J. J. Flynn, and A. R. Wyss. 2011. New  
21  
22 material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of  
23  
24 Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:1292–1302.  
25  
26
- 27 Razafimbelo, E. 1987. Le bassin de Morondava (Madagascar). Synthèse géologique et  
28  
29 structurale. Ph.D. dissertation, University Louis Pasteur, Strasbourg.  
30  
31
- 32 Reichel, M., C. L. Schultz, and V. P. Pereira. 2005. Diagenetic pattern of vertebrate  
33  
34 fossils from the Traversodontidae Biozone, Santa Maria Formation (Triassic)  
35  
36 Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8(3):173-180.  
37  
38  
39
- 40 Reichel, M., C. Schultz, and M. B. Soares. 2009. A new traversodontid cynodont  
41  
42 (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of  
43  
44 Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 52:229-250.  
45  
46
- 47 Romer, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new  
48  
49 gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. terugii*. *Breviora* 264:1-25.  
50  
51  
52
- 53 Schultz, C. L., C. M. Scherer, and M. C. Barberena. 2000. Biostratigraphy of southern  
54  
55 Brazilian Middle–Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* 30:491–494.  
56  
57  
58  
59  
60



- 1  
2  
3 Soares, M. B., F. Abdala, and C. M. Bertoni-Machado. 2011a. A sectorial toothed  
4  
5 cynodont from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation,  
6  
7 Southern Brazil. *Geodiversitas* 33:265–278.  
8  
9
- 10 Soares, M. B., C. L. Schultz, T. V. Oliveira, and T. P. Melo. 2011b. Os cinodontes não-  
11  
12 mamaliaformes e sua contribuição para o refinamento bioestratigráfico do  
13  
14 Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil; p 731 in XXII  
15  
16 Congresso Brasileiro de Paleontologia, Boletim de resumos, Natal, Rio Grande  
17  
18 do Norte.  
19  
20
- 21  
22 Sues, H.-D., and J. A. Hopson. 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of  
23  
24 *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia, Gomphodontia) from the Upper  
25  
26 Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1202-1220.  
27  
28
- 29  
30 Sues, H.-D., and P. E. Olsen. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the  
31  
32 Richmond Basin of Virginia. *Science* 249:1020-1023.  
33  
34
- 35 Sues, H.-D., P. E. Olsen, and J. G. Carter. 1999. A late Triassic traversodont cynodont  
36  
37 from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate*  
38  
39 *Paleontology* 19:351-354.  
40  
41
- 42 Teixeira, G. V., B. L. D. Horn, and M. B. Soares. 2010. Comparação entre padrões  
43  
44 fossildiagnósticos de três localidades da Formação Santa Maria, Triássico do Rio  
45  
46 Grande do Sul, e sua contribuição na ampliação geográfica da Biozona de  
47  
48 Traversodontídeos; p 9 in XXII Salão de Iniciação Científica da UFRGS, CD de  
49  
50 resumos, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.  
51  
52  
53
- 54 Zerfass, H., E. L. Lavina, C. L. Schultz, A. J. V. Garcia, U. F. Faccini, and F. Chemale  
55  
56 Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and  
4  
5 paleoclimate. *Sedimentary Geology* 161:85-105.  
6  
7  
8  
9

10  
11 Submitted January 9, 2014; accepted Month DD, YYYY.  
12  
13

14  
15  
16  
17 **FIGURE CAPTIONS**  
18

19  
20 **FIGURE 1. A**, Map of the Parana Basin within South America and lithostratigraphy of  
21  
22 the area of study (modified from Soares et al., 2011a). **B**, Chronostratigraphy of the  
23  
24 Southern Brazilian Triassic and depositional sequences (modified from Zerfass et al.,  
25  
26 2003), biostratigraphy after Schultz et al (2000) and Soares et al. (2011a), ages after  
27  
28 Gradstein et al. (2012.). [planned for page width]  
29

30  
31  
32 **FIGURE 2.** Skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T. **A**, Right lateral view. **B**,  
33  
34 Ventral view. **C**, Dorsal view. Scale bar equals 1 cm. [planned for page width]  
35  
36

37  
38 **FIGURE 3.** Interpretative drawing of the skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-  
39  
40 T. **A**, Right lateral view. **B**, Ventral view. **C**, Dorsal view. **Abbreviations:** **Bo**,  
41  
42 basioccipital; **Bsf**, basisphenoid; **caep**, cavum epiptericum; **Dt**, dentary; **Ept**,  
43  
44 epipterygoid; **F**, frontal; **Ju**, jugal; **La**, lacrimal; **Mx**, maxilla; **Na**, nasal; **occ**, occipital  
45  
46 condyles; **Op**, opisthotic; **P**, parietal; **Pa**, palatine; **Pf**, pré-frontal; **Pmx**, premaxilla; **Po**,  
47  
48 postorbital; **pp**, paroccipital process of the basioccipital; **prfs**, paracanine fossa; **Pro**,  
49  
50 prootic; **Pt**, pterygoid; **smf**, septomaxillar foramen; **Smx**, septomaxilla; **Sq**, squamosal;  
51  
52 **tf**, trigeminal foramen; **tp**, transverse process of the pterygoid. Scale bar equals 1 cm.  
53  
54 [planned for page width]  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 FIGURE 4. Posterior view of the skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T.

4  
5 Scale bar equals 1 cm. [planned for column width]

6  
7  
8 FIGURE 5. Stereo pair of the postcanine dentition of *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-

9  
10 1164-T) in occlusal view. Scale bar equals 1 cm. [planned for page width]

11  
12  
13 FIGURE 6. Lower jaws of *Menadon besairiei*. **A**, UFRGS-PV-1165-T, in right lateral

14 view. **B**, UFRGS-PV-1054-T in occlusal view. **C**, UFRGS-PV-0434-T, in occlusal

15 view. **D**, UFRGS-PV-0434-T, in lateral view. **E**, stereo pair of UFRGS-PV-0891-T, in

16  
17 occlusal view. Scale bar equals 1 cm. [planned for page width]

18  
19  
20 FIGURE 7. GPIT unnumbered, holotype of *Gomphodontosuchus brasiliensis*. **A**, skull

21  
22 fragment in ventral view. **B**, lower jaw in occlusal view. **Abbreviations:** **aw**, anterior

23  
24 wall; **pi**, procumbent incisors ; **s1**, small first postcanine. Scale bar equals 2 cm.

25  
26  
27 [planned for page width]

28  
29  
30 FIGURE 8. Cladograms of traversodontid relationships derived from the dataset of

31  
32 Appendix 1. Number indicate frequency of clades in the fundamental trees. **A**, Majority

33  
34 rule consensus of 14 most parsimonious trees. **B**, Majority rule consensus of 54 most

35  
36  
37 parsimonious trees, after removal of *Nanogomphodon*. [planned for page width]

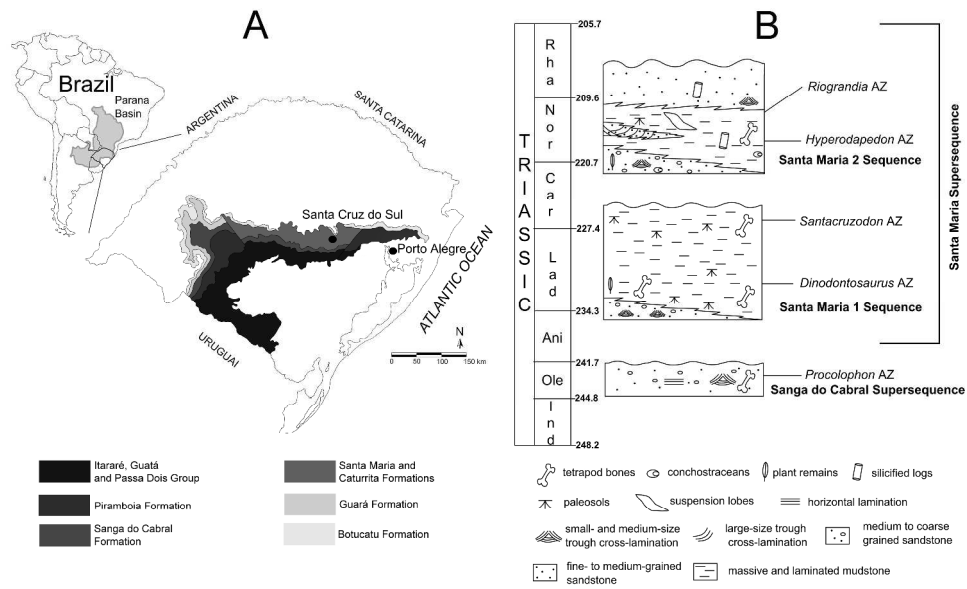


FIGURE 1. A, Map of the Parana Basin within South America and lithostratigraphy of the area of study (modified from Soares et al., 2011a). B, Chronostratigraphy of the Southern Brazilian Triassic and depositional sequences (modified from Zeffass et al., 2003), biostratigraphy after Schultz et al (2000) and Soares et al. (2011a), ages after Gradstein et al. (2012.).  
453x279mm (300 x 300 DPI)

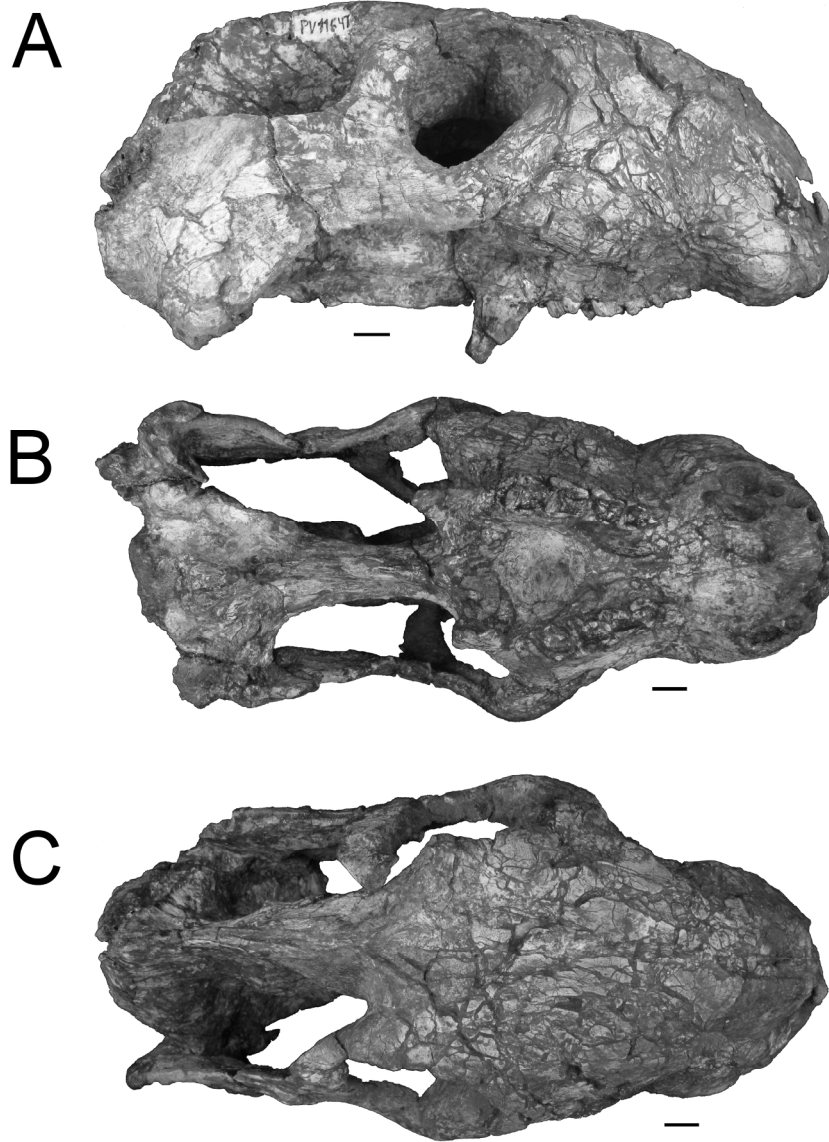


FIGURE 2. Skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T. A, Right lateral view. B, Ventral view. C, Dorsal view. Scale bar equals 1 cm. 182x233mm (300 x 300 DPI)

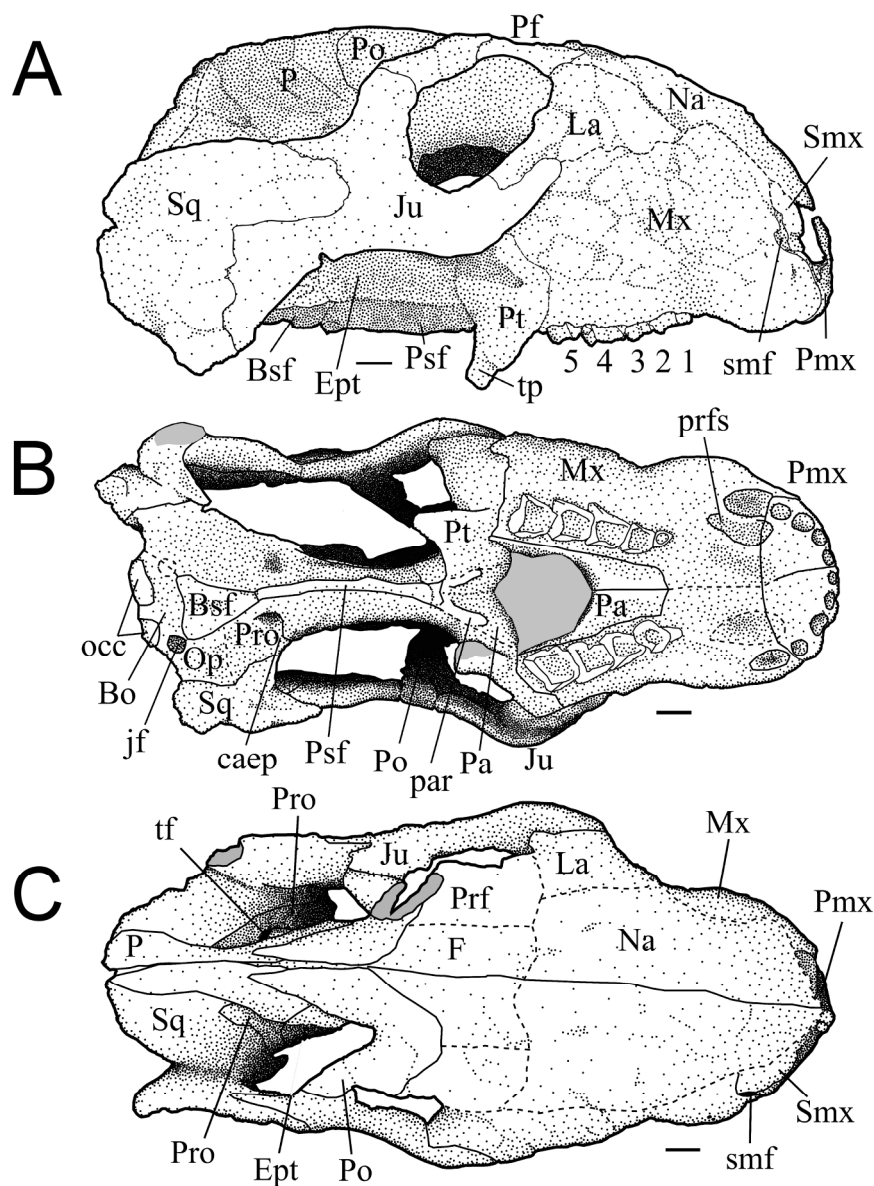


FIGURE 3. Interpretative drawing of the skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T. A, Right lateral view. B, Ventral view. C, Dorsal view. Abbreviations: Bo, basioccipital; Bsf, basisphenoid; caep, cavum epiptericum; Dt, dentary; Ept, epipterygoid; F, frontal; Ju, jugal; La, lacrima; Mx, maxilla; Na, nasal; occ, occipital condyles; Op, opisthotic; P, parietal; Pa, palatine; Pf, pré-frontal; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; pp, paracipital process of the basioccipital; prfs, paracanine fossa; Pro, prootic; Pt, pterygoid; smf, septomaxillar foramen; Sq, squamosa; tf, trigeminal foramen; tp, transverse process of the pterygoid. Scale bar equals 1 cm.  
 182x233mm (300 x 300 DPI)

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

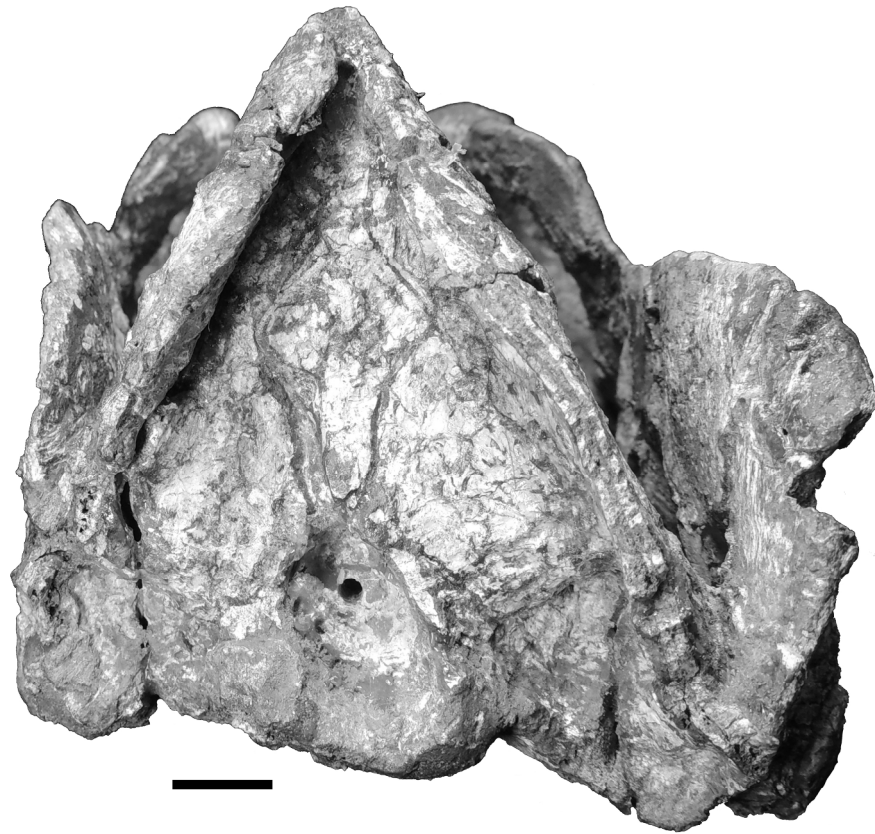


FIGURE 4. Posterior view of the skull of *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T. Scale bar equals 1 cm.  
225x211mm (300 x 300 DPI)

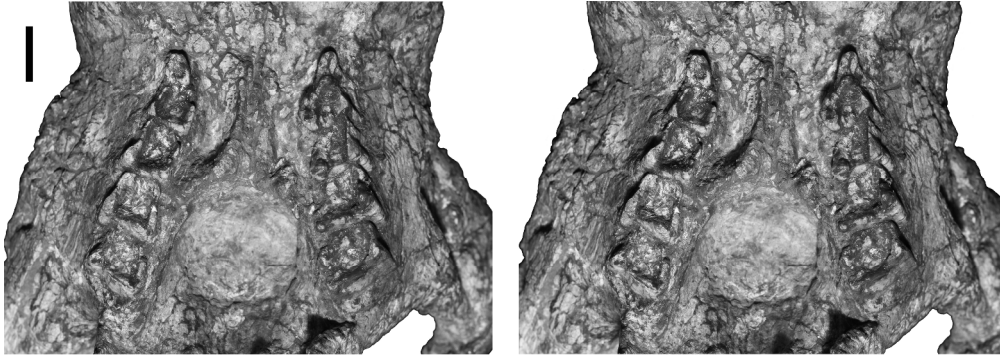


FIGURE 5. Stereo pair of the postcanine dentition of *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T) in occlusal view.

Scale bar equals 1 cm.

1219x429mm (90 x 90 DPI)



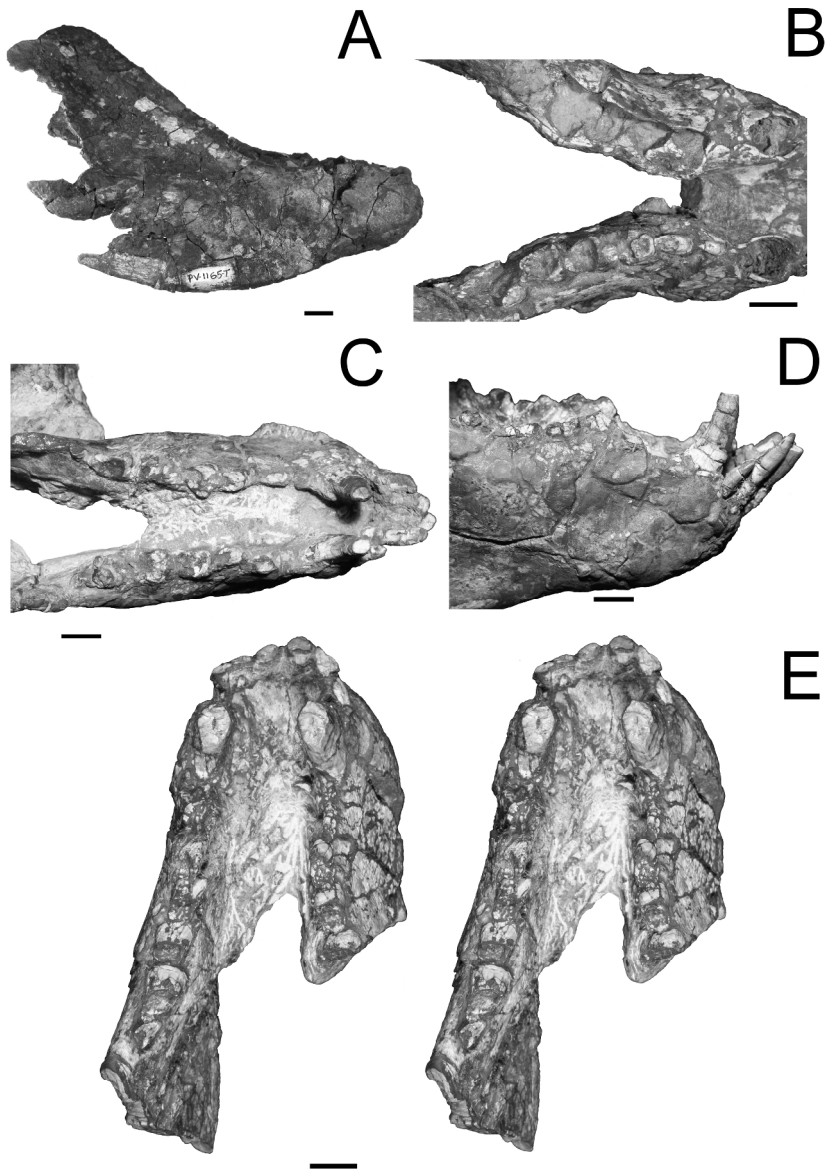


FIGURE 6. Lower jaws of *Menadon besairiei*. A, UFRGS-PV-1165-T, in right lateral view. B, UFRGS-PV-1054-T in occlusal view. C, UFRGS-PV-0434-T, in occlusal view. D, UFRGS-PV-0434-T, in lateral view. E, stereo pair of UFRGS-PV-0891-T, in occlusal view. Scale bar equals 1 cm. 221x305mm (300 x 300 DPI)

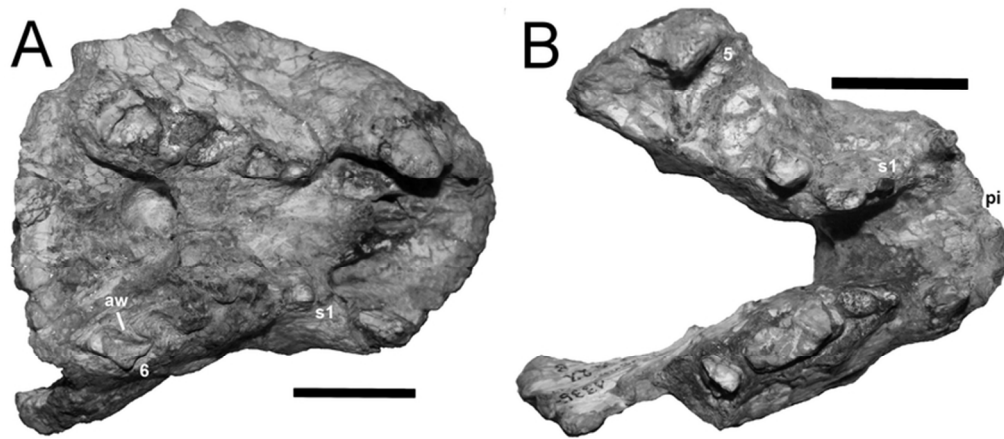


FIGURE 7. GPIT unnumbered, holotype of *Gomphodontosuchus brasiliensis*. A, skull fragment in ventral view. B, lower jaw in occlusal view. Abbreviations: aw, anterior wall; pi, procumbent incisors ; s1, small first postcanine. Scale bar equals 2 cm.  
70x31mm (300 x 300 DPI)

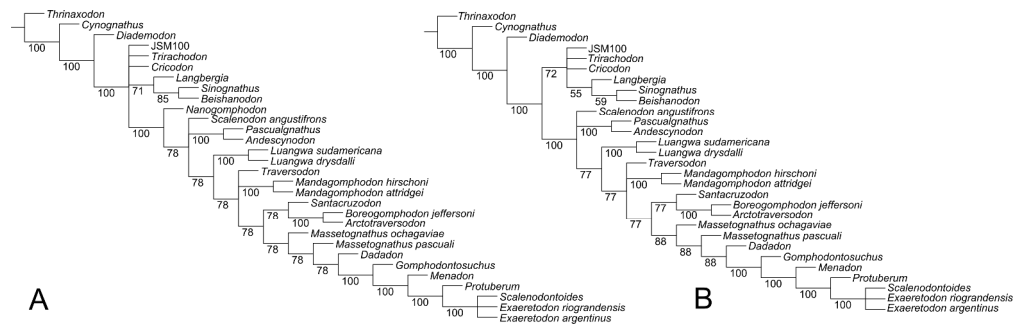


FIGURE 8. Cladograms of traversodontid relationships derived from the dataset of Appendix 1. Number indicate frequency of clades in the fundamental trees. A, Majority rule consensus of 14 most parsimonious trees. B, Majority rule consensus of 54 most parsimonious trees, after removal of Nanogomphodon. 538x168mm (300 x 300 DPI)

APPENDIX 1. Character-taxon matrix used for phylogenetic analysis. **A**, (0,1); **B**, (1,2); **C**, (0,2)

Taxon	10	20	30	40	50	60	70	78
<i>Thrinaxodon</i>	1020000000	0020010000	000000000?	0000?00010	0010??000?	-??-??????	??????101	00000000
<i>Cynognathus</i>	0000000000	0000001000	000000010?	0000?00000	0000??000?	-??-??????	??????000	00000000
<i>Diademodon</i>	0000000000	0010001010	0000000000	00A1000000	0001000000	-000?00000	000??0100	00010000
<i>Beishanodon</i>	0210?00101	002000??1?	????000?10	10??0?0?0??	0????00000?	??00?000??	?????0???	??????1
<i>Cricodon</i>	1??0?00???	0??0?0???	000000?010	1011100001	0002000001	1000?00010	100??0100	?????0?
<i>Langbergia</i>	1110100001	001000?010	0000000000	1011100010	0002000001	0000?00010	100??0?0??	???????
<i>Sinognathus</i>	121??1?101	00200??010	0000000010	1011101010	00?2000001	0110?00010	10??0?0???	???????
<i>Trirachodon</i>	1110100A01	0010001010	0000000010	10A1100000	0002000001	A11C?00010	100??0100	000000?0
<i>JSM100</i>	1????00?1	?0?0?????	0000?0000	?0?1??0?0?	0012100001	1110?00020	100??0?0??	???????
<i>Andescynodon</i>	11001101?1	00000??010	0000000010	2101000010	0003101000	-101?11021	011101110?	?111111?
<i>Arctotraversodon</i>	0?????????	?????????1	0?11??0?0?	??10?0021	??3?01011	0?120?0?21	1212001???	????????
<i>Boreogomphodon jeffersoni</i>	112??101?2	002001??10	0111000010	2111000010	001220A111	1C12010121	A11A0101?	112??11
<i>Dadadon</i>	11101?01?1	?0300??01?	????110?11	21?100?010	0?13111111	10120101??	?????1???	????????
<i>Exaeretodon argentinus</i>	0001111111	111111?110	1100211011	2201010111	011310121?	-00-111121	021111101?	1?111110
<i>Exaeretodon riograndensis</i>	0001111111	111111??10	1100211?11	22?1010111	011310121?	-00-111121	021111101?	??0?11?0
<i>Gomphodontosuchus</i>	????1?0?0?	?1?0?0???	1?00110011	2001000?10	111310111?	-??-011121	02111?1???	????????
<i>Luangwa drysdalli</i>	101??00???	00110??010	1100000111	2101000000	0003010011	1C12000121	0101001101	0001110?
<i>Luangwa sudamericana</i>	1?????00?1	?001?????1	1100000111	2101000000	0003010011	1002000121	01010?1???	???????
<i>Massetognathus ochagaviae</i>	1211110112	002001?01?	?000110011	2B010000?0	0013101111	12120?0121	02?1101?1?	???????
<i>Massetognathus pascuali</i>	1111110111	0020010010	000011001A	2B01000020	1113101111	1212000121	020010100?	11111110
<i>Menadon</i>	10111?01?0	11210??010	1100111010	1001000111	1103101110	-01-111121	021—1101?	1?0111??
<i>Pascualgnathus</i>	110011?1?1	00000?010	0000000010	2101010010	0013000000	-101?11021	0?????1101	00?0011?
<i>Protuberum</i>	101?111011	111111??1?	????211?11	22?101?111	1?131?1110	-0121111???	??????110?	????????
<i>Santacruzodon</i>	1?????0?0?	?03???????	1100000011	2101000020	?13201111	1212000121	0201011???	???????
<i>Scalenodon angustifrons</i>	110??00???	?0200??010	?000000010	2001000000	0003011011	111C010021	0100001???	??000?0?
<i>Scalenodon attridgei</i>	??0110??1	??0?0???	????000?11	21?101?010	0?13100011	10121011??	?????1???	???????
<i>Scalenodon hirschoni</i>	1?0110?11	?0?001?1?0	0?00000011	2101011011	1013100011	1012100121	0100001???	????????
<i>Scalenodontoides</i>	012????1?1	11?11??011	?10021101?	2201010111	?1?310121?	-00-?11121	0211111???	????????
<i>Traversodon</i>	1??1?00?1	?1110??0?1	1100000011	2101000010	0013110011	1?02000121	02?0?01?01	11????1?
<i>Nanogomphodon</i>	???????????	???????????	???????????	??10?????	???????????	???????????	1101101???	????????



## 9.ANEXOS

### Anexo 9.1 Lista de Caracteres

1. Adult maximum skull size: large (greater than 25 cm) (0), medium to small (1).
2. Snout (preorbit) in adults in relation to temporal region: longer (0), subequal (1), shorter (2).
3. Two side of temporal fenestra: divergent posteriorly (0), nearly parallel (1), bulge in the middle (2).
4. Premaxilla forms posterior border incisive foramen: absent (0), present (1).
5. Vomer exposure in incisive foramen (at anterior ends of maxillae on palate): present (0), absent (1).
6. Vomer: with (0) or without (1) vertical septum extending posteriorly beyond level of secondary palate.
7. Internarial bar: present (0), absent (1).
8. Parietal foramen in adults: present (0), absent (1).
9. Ectopterygoid: present (0), absent (1).
10. The posterior extension of secondary palate relative to anterior border of orbit: shorter (0), subequal (1), longer (2).
11. Posterior extension of the jugal dorsally above the squamosal in the zygomatic arch: absent or with a small extension (0), well-developed (1).
12. The position of anterior root of the zygomatic arch relative to the ventral margin of the maxilla: nearly at same level or slightly higher (0), remarkable higher (1).
13. Zygomatic process of the jugal: little projected (0), conspicuously projected (1), absent (2), a ball-like process (3).
14. Diameter of suborbital bar below center of orbit (anterior to suborbital process, where present): greater than 1/2 diameter of bar below posterior part of orbit (posterior to suborbital process) (0), less than 1/2 diameter of bar below posterior part of orbit (1).
15. Maxilla in the margin of the subtemporal fenestra: excluded (0), included (1).
16. Epipterygoid-quadrato contact: present (0), absent (1).
17. Frontal-epipterygoid contact: present (0), absent (1).
18. Palatine: does not meet frontal (0), meets frontal but neither element

- contributes significantly to medial orbit wall (1).
19. Notch separating lambdoidal crest from zygomatic arch: shallow (0); deep, V-shaped (1).
  20. Lower jaw symphysis as a chin-like process in adult: absent or little developed (0), well developed (1).
  21. Dentary with sigmoid ventral curvature: absent (0), present (1).
  22. Dentary angular process: not or very weakly projected posteriorly (0), projected posteriorly as distinct process (1).
  23. Elongated mental foramen below postcanine tooth row and above coronoid ridge: absent (0), present (1).
  24. Coronoid ridge anterior to masseteric fossa: absent to low (0), very strong, outturned (1).
  25. Position of the upper canine in relation to paracanine fossa: postero-lateral (0), lateral (1), antero-lateral (2).
  26. Diastema between upper incisors and canine: present (0), absent (1).
  27. Diastema between canine and maxillary postcanines in adult: short (0), long (1).
  28. Diastema between canine and dentary postcanines: long (0), absent or very short (less than one tooth length) (1).
  29. Maxillary labial platform lateral to the postcanine series: absent (0), present (1).
  30. Posteromedial inclination of the last few upper gomphodont postcanines: absent or small (0), oblique (1).
  31. Axis of posterior part of maxillary tooth row: directed lateral to subtemporal fossa (0), directed towards center of fossa (1), directed toward medial rim of fossa (2).
  32. Maxillary tooth row extends posterior related to anterior margin of the subtemporal fossa in adult: anterior (0), at the same level (1), posterior (2).
  33. Coronoid process of the mandible: cover the last postcanine (0), does not cover (1).
  34. Postcanine occlusion: absent (0), present (1).
  35. Shearing planes between the outer surface of the main cusp of the lower and the inner surfaces of the main cusps of the uppers postcanines: present (0), absent (1).
  36. Upper incisor number: four (0), three (1).
  37. Lower incisor number: three (0), two (1).
  38. Incisor procumbency: (0) absent; (1) present

39. Incisor cutting margins: serrated (0), smoothly ridged (1), denticulated (2).
40. Incisor size: small (0), enlarged (1).
41. Upper canine size: large (0), reduced in size (1).
42. Lower canine size: large (0), reduced in size (1).
43. Canine serrations: present (0), absent (1).
44. Postcanine tooth row in adults: formed by sectorial (0), conical, gomphodont and sectorial (1), gomphodont and sectorial (2), gomphodont (3).
45. Overall morphology of the upper gomphodont postcanines in occlusive view: ovoid-ellipsoid (0), nearly rectangular (1), nearly triangular (2).
46. Labial cingulum on anterior portion of the upper postcanines (external to the sectorial ridge): absent (0), present (1).
47. Posterior cingulum on upper postcanines: present (0), absent (1).
48. Shouldering in the posterior margin of upper postcanines: absent (0), slightly developed (1), well developed (2).
49. Anterior profile of principal labial cusp: convex (0), concave (1).
50. Number of cusps in the transverse crest of the upper postcanines: two (0), three or more (1).
51. Central cusp of upper transverse row: midway between labial and lingual cusps (0), closer to lingual cusp (1).
52. Anterolabial accessory cusp on upper postcanines: one (0), absent (1), two or more (2).
53. Posterolabial accessory cusp on upper postcanines: present (0), absent (1).
54. Position of upper transverse cusp row on crown: central (0), anterior half of crown (1), at posterior part (2).
55. Distinct anterolingual accessory cusp on upper postcanines: absent (0), present (1).
56. Anterior cingulum in the upper postcanines: present (0), absent (1). Anterior transverse crest on upper postcanines: absent or low (0), high (1).
57. Lingual ridge on upper postcanines: absent (0), present (1).
58. Overall morphology of the lower gomphodont postcanines in occlusal view: circular (0), ovoid-ellipsoid (1), quadrangular (2).
59. Transverse crest in lower postcanines: central (0), anterior (1).
60. Number of cusps in the transverse crest of the lower postcanines: two (0), three or more (1).
61. Anterior cingulum in the lower postcanines: cuspules disposed on the entire margin (0), one or more cuspules located anterolabially (1), absent (2)



62. Posterior cingulum on the lower gomphodont postcanines: present (0), absent (1).
63. Size of the anterior cusps in the lower postcanines: labial lower than lingual (0), labial higher than lingual (1).
64. Widest lower cusp in transverse row of lower postcanines: lingual (0), labial (1), middle (2).
65. Anterolingual cusp of lower postcanines: nearly vertical (0); strongly inclined posteriorly (1).
66. Deep occlusal basins in the postcanines: absent (0), present (1).
67. Anapophysis: absent (0), present (1).
68. Expanded costal plates on ribs: present (0), absent (1).
69. Lumbar costal plates with ridge overlapping preceding rib: present (0), absent (1). [H83]
70. Procoracoid in glenoid: present (0), barely present or absent (1). [H88]
71. The dorsal margin of the coracoid in medial view in related to that of the procoracoid: shorter (0), equal or longer than (1).
72. Cranial margin of the procoracoid: convex (0), nearly straight (1), obviously concave (2).
73. Angle between ventral margin on anterior and posterior process of iliac blade: small (e.g., less than 140 degree) (0), large (1).
74. Length of anterior process of ilium anterior to acetabulum (relative to diameter of acetabulum): less than 1.5 (0), greater than 1.5 (1).
75. Dorsal profile of ilium: strongly convex (0), flat to concave (1).
76. The trochanter major position related to the femoral head: distal (0), close, major part in same height (1).
77. Major palatine foramen: at the maxillary/palatine suture (0), penetrating palatine (1).

## **Anexo 9.2. Resumos de Congresso**



*XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*

**Universidad Maimónides  
Buenos Aires  
21 al 23 de Mayo, 2012**

---

**PROGRAMA DE COMUNICACIONES CIENTÍFICAS**

14. **González Riga, Porfiri, Calvo, Dos Santos, Ortiz y Cohelo.** Hallazgo de titanosaurios parcialmente articulados en el sur de Mendoza (Argentina): contexto estratigráfico.
15. **Ilha, Soares y Ribeiro.** Phylogenetic test of Surkov and Benton's evolutionary scenario: the evolution of head kinematics and some inferences of the feeding and lifestyle in Dicynodontia (Therapsida, Anomodontia).
16. **Juárez Valieri, y Bellardini.** Reinterpretación de elementos homólogos en los sacros de los saurópodos titanosauriformes y sus implicancias filogenéticas
17. **Juárez Valieri, y Bellardini.** Los Aeolosaurini (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Allen, implicaciones taxonómicas y bioestratigráficas.
18. **Leardi.** New paracrocodylomorph (Archosauria, Pseudosuchia) remains from the Chañares Formation (Middle Triassic) from La Rioja, Argentina.
19. **Machado y Candeiro.** Achados de mosassauros (Squamata) na Angola, Marrocos e nordeste brasileiro.
20. **Martinelli, Bogan, Borges, Cardoso, da Silva, Cardoso, Fonseca, Mancado, Aparecido dos Santos, Lourencini, Fonseca y Antunes.** Registro de abundante material asociado de peces lepisosteidos (Osteichthyes, Lepisosteiformes, Lepisosteidae) en el Cretácico Superior de Campina Verde, Triângulo Mineiro, Brasil.
21. **Melo y Soares.** A new traversodont cynodont from the *Santacruzodon* Assemblage Zone of the Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), Brazil.
22. **Méndez.** Reconstrucción de los músculos del grupo transversospinalis en *Carnotaurus sastrei* (Dinosauria, Theropoda).
23. **Muniz y Candeiro.** Inferencias acerca del ambiente y hábito del anuro cretácico *Baurubatrachus pricei* (Báez & Peri).
24. **Paulina Carabajal, Coria, Currie y Koppelhus.** A possible dicraeosaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) cranial endocast from the Early Cretaceous of Patagonia.
25. **Pazo y Apesteguía.** Nuevos restos craneanos de carcarodontosáuridos (Theropoda, Tetanurae) de "La Buitrera", provincia de Río Negro, Argentina.
26. **Pinheiro y Pol.** A new look at the verticalization of the braincase of Crocodyliformes.
27. **Porfiri, Giacoboni y Calvo.** Restos apendiculares asignados a terópodos provenientes del sitio Futalogno (Cretácico Tardío), Lago Barreales, Neuquén, Patagonia, Argentina.
28. **Preto y Schultz.** Rare specimens of *Stereosternum tumidum* Cope 1886 from the Irati Formation (Lower Permian of Brazil) evince soft tissue preservation.
29. **Santos, Gomes, Castanho y Candeiro.** Localidades fósilíferas das formações Adamantina e Marília (Grupo Bauru, Cretáceo Superior) na região do Pontal do Triângulo Mineiro – MG/Brasil.
30. **Souza y Candeiro.** La biota cretácica y los ambientes de la región del Prata (Pontal do Triângulo Mineiro, Minas Gerais, Brasil).
31. **Succar y Giordano.** Pleuropholids (Actinopterygii) from Lagarcito Formation (Albian), Sierra de las Quijadas, San Luis, Argentina and their taxonomic implicances.
32. **Trotteyn y Ezcurra.** Preliminary analysis of macroevolutionary patterns in the variation of cranial morphotypes in the proterochampsid archosauriforms from the Triassic of South America.
33. **Vaz, Souza, Muniz, Gil, Gomes y Candeiro.** Aspectos paleoambientales de la Formación Adamantina (Turoniano-Santoniano) en la región del Pontal do Triângulo Mineiro, Brasil.
34. **Veiga, Bento Soares y Horn.** Evidencias acerca del modo de crecimiento de *Hyperodapedon* sp. (Archosauromorpha, Rhynchosauria) de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil, con base en la microestructura ósea.
35. **Veiga, Bento Soares y Horn.** Análisis de la microestructura ósea en Rhynchosauria (Diapsida, Archosauromorpha) en un contexto filogenético.
36. **Vildoso, Calvo y Porfiri.** Nuevos registros de vertebrados marinos del Cretácico Temprano en los Andes del norte peruano.
37. **von Baczko, Taborda y Desojo.** Anatomía de las cavidades olfatorias de los ornithosúquidos *Riojasuchus tenuisiceps* Bonaparte y *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte (Archosauria: Pseudosuchia): resultados preliminares.

*Posters del Simposio AVES*

38. **Diederle.** El estatus sistemático de *Liptornis hesternus* Ameghino, 1895 (Aves, Pelecaniformes) de la Formación Santa Cruz, Patagonia
39. **Haidr y Acosta Hospitaleche.** Determinación de preferencias tróficas de pingüinos (Spheniscidae) del Mioceno de Patagonia.
40. **Stefanini y Gómez.** Revisión sistemática de *Pseudoseisuropsis nehuen* Noriega (Aves, Furnariidae) del Pleistoceno de provincia de Buenos Aires, Argentina.

9:45-10:00 hs. Retiro de posters

**Simposio "Divulgación e Historia" (Auditorio 1º Piso)**

Moderadores: Dr. Sebastián Apesteguía y Sr. Carlos Papolio

- 1- 8:15-8:30 hs. **Apesteguía.** Paleontología en los medios: La imagen y la imaginación al servicio de las ciencias naturales.

## **A new traversodont cynodont from the *Santacruzodon* Assemblage Zone of the Santa Maria formation (Middle-Upper Triassic), Brazil**

**T.P. MELO\*, M.B. SOARES\***

The *Santacruzodon* Assemblage Zone, has yielded numerous fossils of non-mammaliform cynodonts, mainly traversodontids. Until recently, the only species described was *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003, a small traversodont related to *Dadadon isaloi* Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana, Simpson & Wyss, 2000 from Madagascar. Lately, were reported: *Probainognathus* sp. Romer, 1970 and *Menadon besairiei* Flynn *et alli*, 2000. Fieldwork in the municipality of Vera Cruz resulted in one isolated cranium (MMACR-PV-004-T) and an articulated skeleton of an unknown traversodontid and at least two other fragmentary smaller ones in association (MMACR-PV-005/6-T). The former presents a proportionally large skull, a complete vertebral series, with limbs somewhat distorted. The dental formula is I4/3C1/1PC8-?/? , but due to occlusion, the dental anatomy is not discernible. A descending process of the jugal is ball-shaped as in *D. isaloi* and *S. hopsoni*, albeit more developed; as is the maxillary bulge. The mandible is similar to that of *Massetognathus* Romer 1972, deep but not as robust in the symphysis as in *M. besairiei*; the masseteric fossa reaches the level of the last postcanine and a posteriorly projected angular process is present. The sulcus in the zygomatic portion of the squamosal is pronouncedly ventral, which is unusual in cynodonts. The ribs in the lumbar region articulate with one another by anterior and posterior distal joints, similar to *Massetognathus*. It is yet unclear if the smaller specimens represent an earlier ontogenetic stage or another taxon, further preparation should reveal additional details concerning the osteology of these specimens.

\*Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP: 91501-970, Cx. Postal 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. [tomaz.melo@gmail.com](mailto:tomaz.melo@gmail.com); [marina.soares@ufrgs.br](mailto:marina.soares@ufrgs.br).



**Evidence of water carcasses produced by fluvial accumulation in a new outcrop of the Santa Maria 1 Sequence, Rio Grande do Sul, Brazil**

T.P. MELO<sup>1</sup>°, C. BERTONI-MACHADO<sup>1</sup> and M.B. SOARES<sup>1\*</sup>

A new outcrop in the municipality of Vera Cruz, Rio Grande do Sul state (Santa Maria 1 Sequence), has yielded a number of traversodontid cynodonts, ever predominant in the *Santacruzodon* Assemblage Zone (Late Ladinian to Early Carnian). The fossils were collected in the lowest mudstone level of a series of intercalated mudstones and paleosols, together with numerous carbonate concretions and melikarian nodules. Unlike other coeval fossil associations, that possess abundant crania and fragments, the new outcrop also produced two nearly complete skeletons of different sizes. These specimens were aggregated, with limbs in a somewhat chaotic posture, the smaller on top of the larger, the vertebral columns aligned. At least two complete and two fragmentary crania, a few mandibles, as well as several postcranial fragments were found in proximity with the two semi-articulated skeletons. It is possible that most of the specimens belong to the same undescribed species. We interpret the paleoenvironment as a dry floodplain in a highly seasonal climate, as evidenced by the paleosols with desiccation cracks and the concretions. The genesis of the assemblage seems to be related to the transport of whole bodies, enabled by the gases released by putrefaction in the body cavity. Thus, this taphocoenosis is preliminarily explained by fluvial accumulation of water carcasses, possibly killed soon before or due to the flood itself, with bones already present in the floodplain prior to the event.

<sup>1</sup> Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP: 91501-970, Cx. Postal 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. *tomaz.melo@gmail.com; cristina.bertoni@gmail.com marina.soares@ufrgs.br.*

° Bolsa de Mestrado Capes; ° CANAPLUS FINEP 01.10.491-00; \* CNPq - 304143/2012-0