

# *CLEVOSAURUS BRASILIENSIS* (LEPIDOSAURIA, SPHENODONTIA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL: ANATOMIA PÓS-CRANIANA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

BRUNO DE AMORIM ARANTES, MARINA BENTO SOARES &  
CESAR LEANDRO SCHULTZ

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IG, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, Porto Alegre, RS, Brasil. [bruno\\_amorim2000@yahoo.com.br](mailto:bruno_amorim2000@yahoo.com.br), [marina.soares@ufrgs.br](mailto:marina.soares@ufrgs.br), [cesar.schultz@ufrgs.br](mailto:cesar.schultz@ufrgs.br)

**RESUMO** – Sphenodontia é o táxon numericamente mais abundante de uma paleofauna proveniente da Formação Caturrita do Rio Grande do Sul (Triássico Superior), composta predominantemente por microvertebrados. Até o momento, apenas dois sincrânios (UFRGS-PV0613T e UFRGS-PV0748T) foram formalmente descritos por Bonaparte & Sues, em 2006. A partir deles foi erigida uma nova espécie, *Clevosaurus brasiliensis*, e formalizada a família Clevosauridae, composta por *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon*. Este trabalho apresenta uma descrição anatômica de elementos pós-cranianos de *C. brasiliensis*, com base em mais de 25 espécimes. Entre os materiais foram identificados vértebras dorsais, sacrais e caudais, fêmur, tibia, fibula e falanges. Em geral, a morfologia do esqueleto pós-craniano é muito similar à de outras espécies de *Clevosaurus* (e.g. *C. hudsoni*, *C. bairdi*). Constatou-se, no entanto, que a espécie brasileira, em se tratando de indivíduos adultos, é notavelmente menor que a maioria dos outros esfenodontes. As informações anatômicas obtidas foram utilizadas, juntamente com os caracteres cranianos, em uma análise filogenética, a fim de estabelecer o posicionamento de *C. brasiliensis* dentro do clado Sphenodontia. A matriz de dados foi construída com base em 18 táxons e 67 caracteres. O cladograma resultante confirma a estreita relação da espécie brasileira com *Clevosaurus hudsoni* e atesta a consistência da família Clevosauridae.

**Palavras-chave:** Sphenodontia, Clevosauridae, Triássico Superior, Formação Caturrita.

**ABSTRACT** – *CLEVOSAURUS BRASILIENSIS* (LEPIDOSAURIA, SPHENODONTIA) FROM THE UPPER TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL: POST-CRANIAL ANATOMY AND PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS. Sphenodontia is the most abundant taxon from the Caturrita Formation (Upper Triassic) paleofauna, which is composed predominantly by microvertebrates. However, only two syncrania (UFRGS-PV0613T e UFRGS-PV0748T) were formally described by Bonaparte & Sues in 2006 so far. Based on these materials, a new species *Clevosaurus brasiliensis*, was erected and the Clevosauridae family was formalized being composed by *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon*. This work presents an anatomic description of the post-cranial skeleton of *C. brasiliensis* based on more than 25 specimens. Among the materials, dorsal, sacral and caudal vertebrae, femora, tibiae and fibulae were identified. Generally, the post-cranial skeleton presents the typical features of the sphenodontians, and the morphology of the bones is very similar to those of other species of *Clevosaurus* (e.g. *C. hudsoni*, *C. bairdi*). However, the adult individuals of the Brazilian species are notably smaller than most of the other sphenodontians. The anatomic information obtained was used, together with the cranial characters, in a phylogenetic analysis to establish the position of *C. brasiliensis* in the Sphenodontia clade. The data matrix was built with 18 taxa and 67 characters. The resulting cladogram confirms the close relationship between the Brazilian species with *Clevosaurus hudsoni* and attests the consistency of the Clevosauridae family.

**Key words:** Sphenodontia, Clevosauridae, Upper Triassic, Caturrita Formation.

## INTRODUÇÃO

No Rio Grande do Sul, os achados mais recentes e relevantes de fósseis triássicos feitos a partir da década de 1990, têm se centrado na descoberta de novos táxons de dinossauros basais provenientes das Formações Santa Maria (Triássico Médio a Superior) (e.g. *Saturnalia tupiniquim* Langer, 2003; *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo & Langer, 2006) e Caturrita (Triássico Superior) (*Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte et al., 1999; *Unaysaurus tolentinoi*

Leal et al., 2003) e de uma abundante paleofauna de microvertebrados, proveniente da Formação Caturrita, composta por cinodontes não-mamalianos derivados, estreitamente vinculados à origem dos mamíferos (*Riograndia guaibensis* Bonaparte et al., 2001; *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte et al., 2003; *Irajatherium hernandezii* Martinelli et al., 2005), esfenodontes (*Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006) e procolofonídeos (*Soturnia caliodon* Cisneros & Schultz, 2003).

O estudo osteológico destes novos táxons de microvertebrados tem possibilitado um maior conhecimento anatômico, uma melhor elucidação das relações filogenéticas dos grupos taxonômicos aos quais estes táxons pertencem e um melhor entendimento dos padrões de distribuição paleobiogeográficos destes tetrápodes ao longo do Pangea. Além disso, a descoberta desta paleofauna tem proporcionado um refinamento do arcabouço bioestratigráfico referente à seqüência triássica sul-rio-grandense.

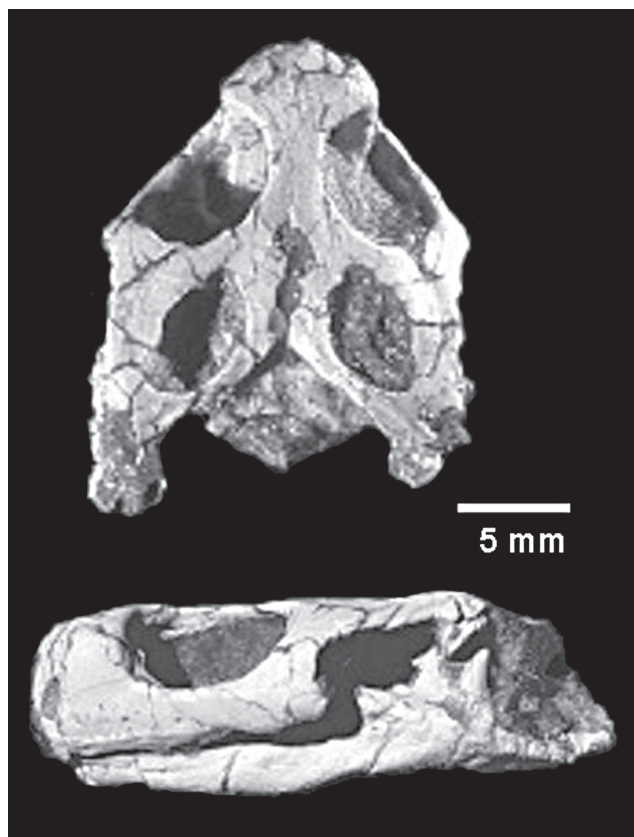
O grupo fóssil quantitativamente mais abundante na paleofauna de microvertebrados da Formação Caturrita é o dos esfenodontes (Lepidosauria, Sphenodontia). Um primeiro estudo foi realizado por Ferigolo (2000), no qual o autor estabeleceu a estreita relação do espécime MCP-PV2852 ao gênero *Clevosaurus*, constatando, entretanto, que este representava uma nova espécie, com base, principalmente, em dois caracteres derivados: a posição da fenestra interpterigóide, situada completamente posterior às séries dentárias dos pterigóides e o movimento mastigatório propalinal. Posteriormente, Bonaparte & Sues (2006) descreveram dois sín-crânios (UFRGS-PV0613T e UFRGS-PV0748T) a partir dos quais foi erigida uma nova espécie, *Clevosaurus brasiliensis* (Figura 1), com base na seguinte diagnose: região anterorbital muito curta, compreendendo cerca de 20% do comprimento do crânio; pterigóide com duas fileiras longitudinais de dentes e três ou quatro dentes adicionais posicionados póstero-lateralmente à fileira longitudinal lateral; maxila com dois dentes com flanges seguidos por um ou dois dentes menores, sub-cônicos. Os autores não reconhecem um movimento mastigatório propalinal para *C. brasiliensis*. No mesmo artigo, Bonaparte & Sues (2006) formalizaram a Família Clevosauridae, composta pelos gêneros *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon*, equivalente ao agrupamento informal “clevosaurs”, reconhecido nas análises filogenéticas de Wu (1994) e Reynoso (1996).

Dando continuidade às pesquisas sobre esfenodontes da Formação Caturrita, realizou-se uma descrição anatômica detalhada de uma série de materiais ainda inéditos, concernentes ao esqueleto pós-craniano de *Clevosaurus brasiliensis*. Com base nas novas informações anatômicas e com as informações já publicadas referentes ao crânio e mandíbula de *Clevosaurus brasiliensis* (Bonaparte & Sues, 2006), foi realizada uma análise filogenética que permitiu estabelecer o posicionamento filogenético deste táxon.

### SPHENODONTIA

Sphenodontia (Diapsida, Lepidosauria) é um grupo monofilético de répteis, considerado grupo-irmão de Squamata, diagnosticado, segundo Benton (1985), com base em 15 caracteres derivados.

Os registros mais antigos de Sphenodontia datam do Triássico Inferior, sendo que no Triássico Superior já havia vários táxons com distribuição cosmopolita. Globalmente, o declínio do grupo, a partir do Cretáceo, poderia ser relacionado ao aumento e diversificação dos Squamata (Carroll, 1988;



**Figura 1.** Crânio e mandíbula de *Clevosaurus brasiliensis*, UFRGS-PV0974T, em vista dorsal (acima) e lateral (abaixo). Retirado de Bonaparte & Sues (2006).

**Figure 1.** Cranium and mandible of *Clevosaurus brasiliensis*, UFRGS-PV0974T, in dorsal (top) and lateral (bottom) views. From Bonaparte & Sues (2006).

Jones, 2006). No entanto, Apesteguía & Novas (2003) argumentam, baseados na descoberta de numerosos exemplares de esfenodontes de grande porte (e.g. *Priosphenodon avelasi*) relativos ao Cretáceo Superior da Patagônia, que, pelo menos na América do Sul, a substituição ecológica de Sphenodontia por Squamata teria sido retardada até o início do Terciário. No Cenozóico, apenas o gênero *Sphenodon* é conhecido. Atualmente, sua distribuição geográfica é limitada a algumas ilhas menores da Nova Zelândia.

São conhecidos aproximadamente 30 gêneros fósseis de Sphenodontia, com exemplares espalhados pelo mundo, desde formas terrestres, arborícolas, até marinhas (Pough *et al.*, 2003). Alguns gêneros conhecidos são *Brachyrhinodon* Huene, do Triássico Superior da Grã-Bretanha, *Polysphenodon* Jaekel, do Triássico Superior dos EUA, *Homoeosaurus* Meyer e *Kallimodon* Cocude-Michel ambos do Jurássico Superior da Alemanha e *Priosphenodon* Apesteguía & Novas do Cretáceo Superior da Argentina. O gênero *Clevosaurus* está representado por *C. hudsoni* Swinton, 1939 do Triássico Superior da Inglaterra, *C. bairdi* Sues *et al.*, 1994 do Jurássico Inferior do Canadá, e *C. mcgilli* Wu, 1994 do Jurássico Inferior da China.

A presença de *Clevosaurus brasiliensis* no Triássico

Superior do Rio Grande do Sul representa o mais antigo registro de Sphenodontia para a América do Sul.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Material

O material estudado procede de afloramentos pertencentes à base da Formação Caturrita (*sensu* Andreis *et al.*, 1980). Esta unidade se inclui nos níveis mais altos da Sequência Santa Maria 2 de Zeffass *et al.* (2003; Figura 2), os quais representam uma progressiva substituição do sistema fluvial anastomosado efêmero por um sistema fluvial entrelaçado mais perene, indicando um aumento nas condições de umidade no final do Triássico (Holz & Scherer, 2000).

A rica associação faunística encontrada na Formação Caturrita que, além dos microvertebrados, é composta pelo dicinodonte *Jachaleria candelariensis* (Araújo & Gonzaga, 1980), um fitossauro indeterminado (Kischlat & Lucas, 2003), anfíbios temnospôndilos (Dias-da-Silva, Dias & Schultz, 2008) e o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte *et al.*, 1999), possibilitou o reconhecimento de um novo horizonte bioestratigráfico, denominado por Rubert & Schultz (2004) de Cenozona de Ictidosauria (em referência ao “ictidossauro” *Riograndia guaibensis*, o primeiro cinodonte não-mamaliano descrito para a Formação Caturrita), a qual incluía e ampliava a unidade informal “Intervalo de *Jachaleria*” (*sensu* Scherer *et al.*, 1995), definida anteriormente para o mesmo horizonte estratigráfico. Posteriormente, Schultz & Soares (2006) propuseram a substituição do nome Cenozona de Ictidosauria para Cenozona de Mammalimorpha, julgando que tal denominação reflete mais corretamente as relações entre os táxons de cinodontes não-mamalianos da Formação Caturrita (e.g. *Riograndia*, *Irajatherium*, *Brasilodon* e *Brasilitherium*), os quais formam juntamente com os Mammaliaformes (*sensu* Rowe, 1988) um clado monofilético denominado Mammalimorpha.

A Cenozona de Mammalimorpha pode ser correlacionada com o estágio faunal Coloradense Inferior da Argentina, correspondente ao intervalo Neo-Carniano/Eo-Noriano da Europa (Cisneros & Schultz, 2003) (Figura 2).

Os fósseis de esfenodontes procedem dos afloramentos Linha São Luiz, localizado no município de Faxinal do Soturno, e Sesmaria do Pinhal, localizado no município de Candelária, no estado do Rio Grande do Sul (Figura 3). Nos afloramentos em questão, as camadas mais inferiores caracterizam-se por porções mais arenoconglomeráticas que variam de maciças a estratificadas, contendo bioturbações, concreções e conglomerados intraformacionais. Os depósitos superiores, mais finos, por sua vez, são caracterizados pela presença de intraclastos de argila dentro dos lobos de arenito, onde ocorrem os vertebrados fósseis (Rubert, 2003).

### Métodos

Os fósseis estudados estão depositados na coleção do Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV), Porto Alegre. Os fósseis

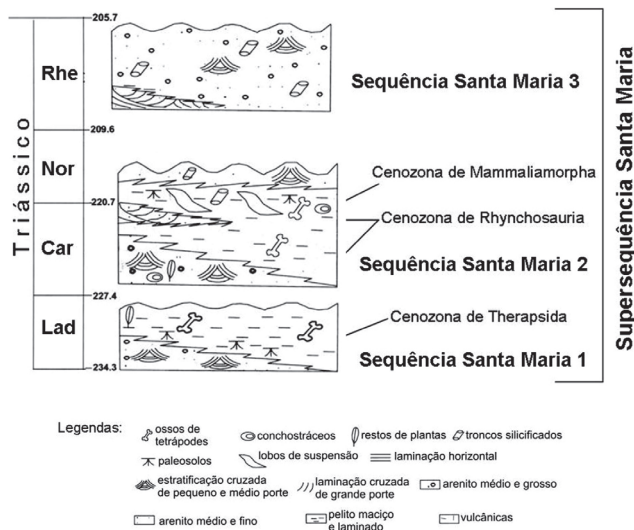


Figura 2. Representação da Supersequência Santa Maria (mod. de Zeffass *et al.*, 2003).

Figure 2. Representation of the Santa Maria Supersequence (mod. from Zeffass *et al.*, 2003).

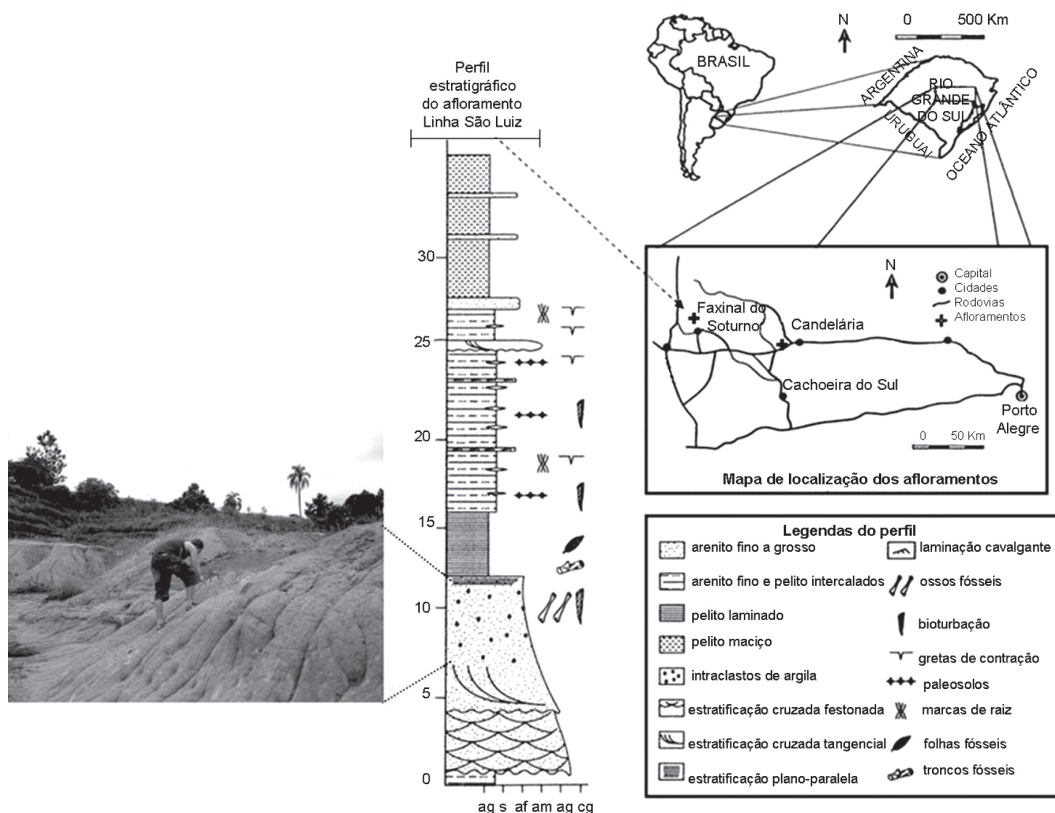
foram coletados inclusos em blocos de arenitos maciços e submetidos à preparação mecânica, com o auxílio de agulhas histológicas e lupa.

As medidas foram realizadas utilizando-se paquímetro. Os desenhos foram confeccionados em papel vegetal com a utilização de canetas nanquim descartáveis.

A nomenclatura anatômica utilizada baseou-se em Romer (1956). O reconhecimento dos caracteres de importância filogenética presentes nos espécimes foi feito, principalmente, seguindo-se Fraser (1988) e Fraser & Walkden (1984). O material estudado foi comparado com descrições dos gêneros *Clevosaurus* (Fraser, 1988), *Planocephalosaurus* (Fraser & Walkden, 1984), *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon* (Fraser & Benton, 1989), *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997) e *Ankylosphenodon* (Reynoso, 2000).

**Análise cladística.** A análise cladística teve como objetivo testar o posicionamento do táxon *C. brasiliensis* bem como testar a validade da família Clevosauridae. Foram utilizados os dados de pós-crânio descritos neste trabalho, juntamente com os caracteres cranianos descritos por Bonaparte & Sues (2006). Para a matriz foram utilizados 67 caracteres (Apêndice 1) retirados de Apesteguía & Novas (2003) que, por sua vez, reúnem grande parte dos caracteres utilizados por Reynoso (1996, 1997, 2005), Reynoso & Clark (1998) e Wu (1994). A matriz de dados (Apêndice 2) inclui 18 táxons: Squamata e *Diphydontosaurus*, formando o grupo externo, e *Brachyrhinodon*, *Homoeosaurus*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus*, *Palaeopleurosaurus*, *Polysphenodon*, *Clevosaurus hudsoni*, *Clevosaurus brasiliensis*, *Pamizinsaurus*, *Zapatadon*, *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Opisthias*, *Toxolophosaurus*, *Eilenodon* e *Priosphenodon*, formando o grupo interno.

A análise foi feita utilizando-se o programa NONA2.0 (Goloboff, 1993), com busca heurística com 110 replicações e TBR mult\*max\* (*multiple tree bisection-reconnection*). Os



**Figura 3.** Mapa de localização e perfil estratigráfico do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno (mod. de Bonaparte *et al.*, 2003).

**Figure 3.** Location map and stratigraphic profile of the Linha São Luiz outcrop in Faxinal do Soturno city. (mod. from Bonaparte *et al.*, 2003).

caracteres não foram pesados e os caracteres multi-estado foram tratados como não ordenados. Autapomorfias para os táxons terminais foram excluídas da análise. As mudanças de estados de caráter foram traçadas utilizando a opção DELTRAN. A árvore obtida foi lida através da interface WINCLADA (Nixon, 1999-2002).

**Abreviaturas.** AAC, articulação acessória; ANT, região anterior; CAN, côndilo anterior; COS, costela; CPO, côndilo posterior; DIS, extremidade distal; EN, espinho neural; FIB, fibula; FIC, fossa intercondilar; FIT, fossa intertrocantérica; FPO, fossa poplíteal; POS, região posterior; POZ, pós-zigapófise; PRO, extremidade proximal; PRZ, pré-zigapófise; SIN, sinapófise; TRI, trocânter interno; VCA, vértebras caudais.

## DESCRIÇÃO E COMPARAÇÕES

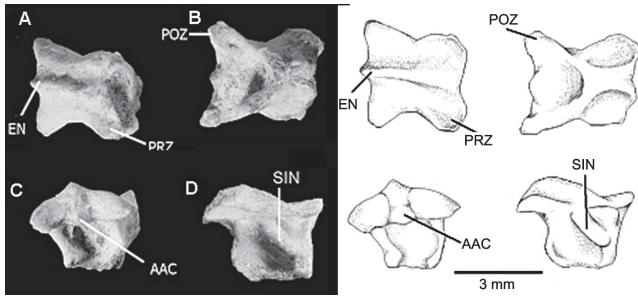
### Esqueleto axial

Nenhum dos espécimens coletados contém uma seqüência completa de vértebras articuladas, mas assume-se que o número total concorde com o padrão observado em *Sphenodon*, *Homoeosaurus* e *Brachyrhinodon*, sendo sete cervicais, 17 dorsais, e duas sacrais (Fraser, 1988; Fraser & Benton, 1989). O número de vértebras caudais é variável. Entre os espécimens estudados, nenhuma das vértebras pode ser identificada como cervical, ficando a descrição restrita às vértebras dorsais, sacrais e caudais.

**Vértebras dorsais.** As vértebras dorsais de *C. brasiliensis* (Figura 4), em geral, apresentam o mesmo padrão de *C. hudsoni*. São do tipo anficélicas, tendo as extremidades de articulação proximal e distal do centro côncavas. Em vista ventral, o centro apresenta um formato de ampolheta, como observado em UFRGS-PV0754T (Figura 4B), típico de esfenodontes (Fraser, 1988). Estes padrões são também observados nas vértebras de *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996).

Os espinhos neurais são alongados ântero-posteriormente, com seu ponto mais alto na região posterior, como visto em UFRGS-PV0734T (Figura 4A, D). São mais baixos do que os de *Planocephalosaurus* e diferem bastante de *Ankylosphenodon*, no qual os espinhos são grandes e retangulares, se estendendo por todo o arco neural com a mesma altura (Reynoso, 2000). Na base do espinho neural observa-se, posteriormente, uma pequena projeção que funciona como articulação acessória (Figura 4C) descrita também para *C. hudsoni* por Fraser (1988). As zigapófises apresentam superfícies achatadas, diferentes das zigapófises protuberantes e expandidas presentes nas vértebras de *Ankylosphenodon*.

Lateralmente, uma única apófise articular para a costela encontra-se bem preservada em UFRGS-PV0734T. Está presente logo abaixo da prezigapófise, e estende-se inclinada em sentido ântero-ventral a pósterodorsal, estando, assim, colocada parte no centro e, parte, no arco neural (Figura 4D). A presença desta estrutura única indica que as costelas que



**Figura 4.** UFRGS-PV0754T, vértebra dorsal em vista dorsal (A), ventral (B), posterior (C) e lateral (D).

**Figure 4.** UFRGS-PV0754T, dorsal vertebra in dorsal (A), ventral (B), posterior (C) and lateral (D) views.

ali se articulam são holocéfalas, como em *C. hudsoni*, *Brachyrhinodon* e *Planocephalosaurus*. No gênero *Clevosaurus*, esta estrutura é uma sinapófise, formada pela fusão entre a parapófise e a diapófise (Fraser, 1988), enquanto o processo de formato similar presente em *Planocephalosaurus* é, na verdade, formado apenas pela diapófise expandida, que exclui a parapófise da articulação com as costelas, sem nenhum sinal de fusão entre as duas (Fraser & Walkden, 1984).

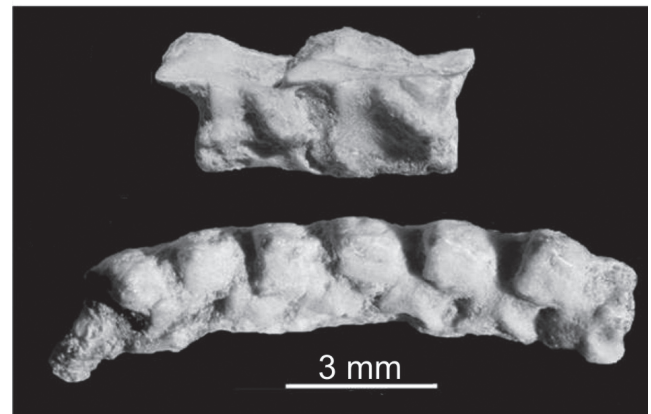
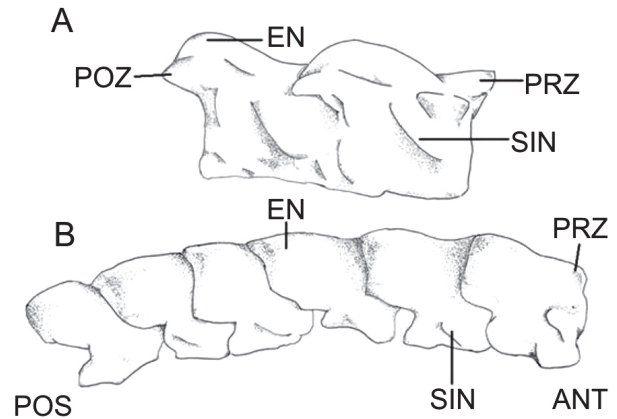
As vértebras dorsais articuladas em UFRGS-PV0742T são significativamente menores em comparação às das outras amostras, chegando a ter apenas metade do comprimento daquelas observadas em UFRGS-PV0734T (Figura 5). Nenhum dos exemplares de vértebras apresenta intercentro preservado, apesar de esta estrutura ter sido encontrada em *C. hudsoni* (Fraser, 1988) e de estar presente em *Sphenodon*.

**Vértebras sacrais.** O único exemplar com vértebras sacrais é UFRGS-PV0742T (Figura 6). Assim como o restante das vértebras presentes nessa amostra, as vértebras sacrais têm um tamanho reduzido em relação às dos outros espécimes. Assume-se, com base na descrição de Fraser (1988) para *Clevosaurus hudsoni*, que a segunda vértebra sacral está presente, distinguível pela curvatura da sua costela. Seguindo-se este padrão, esta costela deveria ser bifurcada distalmente, de acordo com o observado em *C. hudsoni*, *Brachyrhinodon* e *Planocephalosaurus*, mas o mal estado de conservação impede a verificação dessa característica.

**Vértebras caudais.** Encontram-se também em UFRGS-PV0742T e apresentam um tamanho bastante reduzido. As duas primeiras vértebras caudais presentes estão articuladas com a segunda vértebra sacral e associadas a fragmentos das costelas (Figura 6). Ainda na mesma amostra encontra-se mais uma seqüência de vértebras caudais mais posteriores, associadas a elementos longos do membro posterior. São mais alongadas, estreitas e com espinhos neurais mais baixos se comparadas às dorsais, mas a má preservação impede a análise mais precisa dos caracteres, inclusive quanto à presença ou ausência de septos de autotomia caudal.

### Esqueleto apendicular

Apenas elementos do membro posterior foram identificados, alguns ainda preservando a articulação entre os ossos.



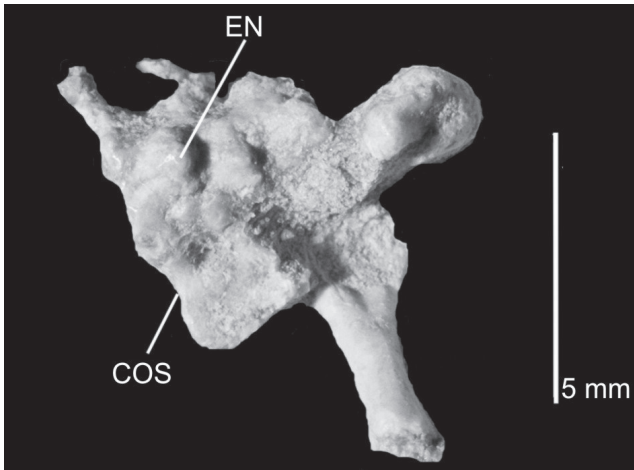
**Figura 5. A,** UFRGS-PV0754T, duas vértebras dorsais articuladas; **B,** UFRGS-PV0742T, seis vértebras dorsais articuladas.

**Figure 5. A,** UFRGS-PV0754T, two articulated dorsal vertebrae; **B,** UFRGS-PV0742T, six articulated dorsal vertebrae.

**Fêmur.** O fêmur de *C. brasiliensis* (Figura 7) é muito similar ao de *C. hudsoni*, exibindo um padrão geral típico observado também em *Sphenodon*, *Planocephalosaurus* (Fraser, 1988), *Brachyrhinodon* (Fraser & Benton, 1989) e *Polysphenodon* (Fraser & Benton, 1989), diferindo apenas no tamanho. É um osso longo e delgado, tendo um eixo com flexão sigmóide (característica plesiomórfica de esfenodontes, segundo Fraser, 1988), o que faz com que a extremidade proximal se projete dorsalmente, e a distal, ventralmente. Em contraste ao formato sigmóide de *C. brasiliensis*, *Pamizinsaurus tlayuaensis* apresenta fêmur praticamente reto, mas este se apresenta comprimido e é identificado como imaturo por Reynoso (1997). Todos os caracteres descritos são evidentes em UFRGS-PV0752T e ilustrados na Figura 7.

A face ventral da porção proximal do fêmur apresenta-se escavada pela fossa intertrocântica, de formato triangular, provável local de ligação do músculo *puboischiofemoralis externus*. O trocânter interno é proeminente, bem desenvolvido e se projeta em direção ântero-ventral (Figura 7C). Ainda na extremidade proximal, na face anterior, encontra-se uma superfície na qual se insere o *puboischiofemoralis internus*, entre o trocânter interno e a cabeça de articulação.

A extremidade distal apresenta-se dividida em dois côndilos, um anterior, mais largo, e um posterior, ambos se articulando com a tíbia. O côndilo posterior apresenta ainda



**Figura 6.** UFRGS-PV0742T, segunda vértebra sacral, seguida da primeira e segunda vértebras caudais.

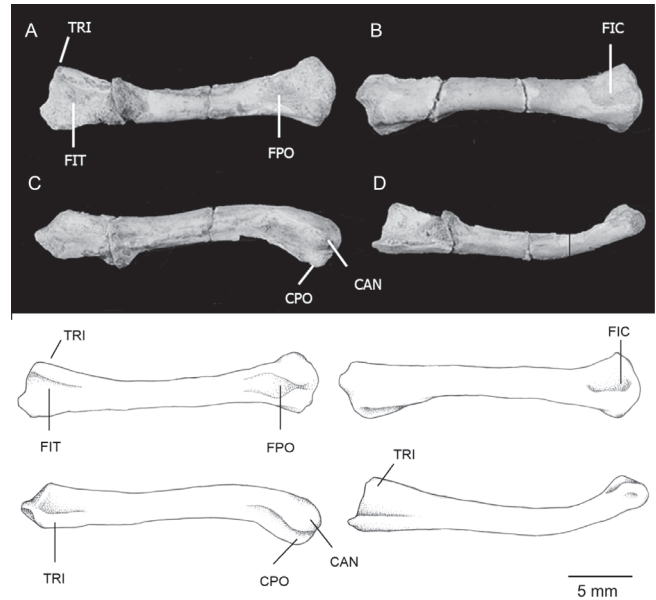
**Figure 6.** UFRGS-PV0742T, second sacral vertebrae, followed by the first and second caudal vertebrae.

um leve contato com a fíbula, e uma leve depressão na face posterior. Ventralmente, observa-se uma depressão triangular, situada proximalmente aos côndilos, denominada fossa poplíteal (Figura 7A). Dorsalmente, há um leve sulco, chamado de fossa intercondilar, a qual acomodaria o tendão do principal músculo extensor da coxa, *quadriceps femoris* (Figura 7B). Aparentemente, o trocânter interno e os côndilos são mais desenvolvidos do que em *Planocephalosaurus*, apesar dos elementos estudados desse gênero não apresentarem as superfícies de articulação bem preservadas. O fêmur em UFRGS-PV0627T é o menor entre todos os exemplares, mas não apresenta diferenças significativas em sua morfologia que indiquem um estágio ontogenético diferente dos demais exemplares.

**Tíbia.** A tíbia é robusta, retilínea e levemente achatada em seu eixo ântero-posterior, como se observa em UFRGS-PV0754T (Figura 8). Esta aparência deve-se, provavelmente, à curta diáfise e às epífises alargadas, ao contrário do observado em *C. hudsoni* e *Polysphenodon*, que apresentam a tíbia com um eixo longo, de aspecto cilíndrico e curvado em direção oposta à fíbula. A tíbia de *C. brasiliensis* se assemelha mais à de *C. bairdi*, como descrita por Sues (1994).

A extremidade proximal é discretamente dividida em dois côndilos que se articulam com os côndilos do fêmur. Em vista proximal, observa-se um formato triangular, com um dos vértices, correspondente ao côndilo tibial posterior, que se articula com a fíbula. A extremidade distal apresenta superfície circular aparentemente plana (Figura 8), que se articula com o astrágalo. As duas epífises são igualmente alargadas, diferente de *C. hudsoni* e *Polysphenodon*, que têm a epífise proximal maior do que a distal. A crista posterior para inserção muscular, presente em *C. hudsoni*, *Planocephalosaurus robinsonae* e *Polysphenodon*, não pôde ser observada, pois a região está oculta sob o sedimento em todos os exemplares.

**Fíbula.** É um osso longo, delgado e de formato cilíndrico (Figura 8). Observa-se uma expansão das extremidades, sendo a proximal maior do que a distal. Sua principal função é



**Figura 7.** UFRGS-PV0752T, fêmur esquerdo em vista ventral (A), dorsal (B), anterior (C), e posterior (D).

**Figure 7.** UFRGS-PV0752T, left femur in ventral (A), dorsal (B), anterior (C), and posterior (D) views.

prover áreas para inserção muscular, principalmente para o *iliofibularis*. A extremidade proximal se articula com a tíbia e tem leve contato com o côndilo posterior do fêmur, como verificado em UFRGS-PV0757T (Figura 9). A extremidade distal apresenta uma superfície levemente convexa, que parece estar em contato com a tíbia.

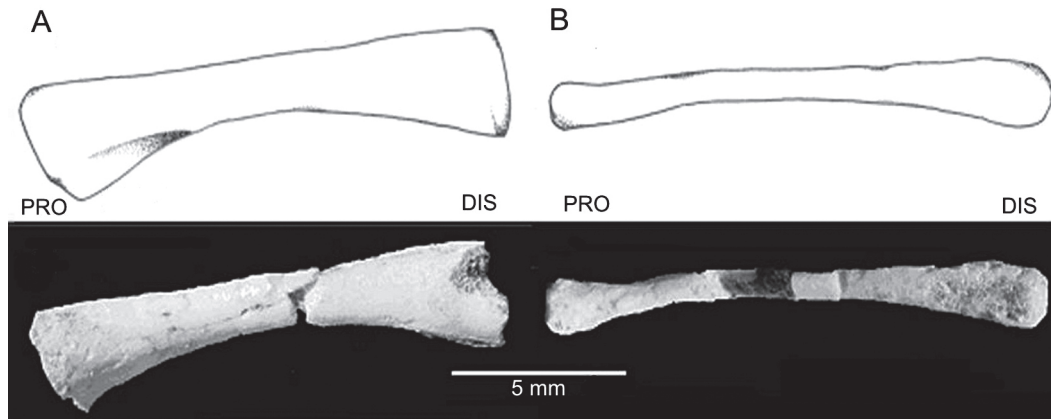
**Falanges.** Quatro elementos distais estão presentes em UFRGS-PV0751T (Figura 10). As falanges são bastante curtas e alargadas nas extremidades, similares às ilustradas por Fraser (1988) para *C. hudsoni*. Outras características não podem ser determinadas com precisão devido ao material estar bastante fragmentado e desarticulado de qualquer outro elemento do esqueleto apendicular.

## ANÁLISE FILOGENÉTICA

A partir da matriz de dados construída (Apêndice 2), que incluiu os novos dados sobre o esqueleto pós-craniano descritos acima e os dados referentes ao sincrânio de *Clevosaurus brasiliensis*, descritos por Bonaparte e Sues (2006), foi gerado apenas um cladograma (Figura 11), com número de passos (L) igual a 148 e índice de consistência (IC) igual a 60.

No cladograma obtido, a família Clevosauridae (clado 3, Figura 11) é suportada por duas sinapomorfias não ambíguas, 1(2), razão entre a região anterorbital e o comprimento do crânio igual a um quarto ou menos, e 53(1), apenas uma fileira de dentes palatinos, mais um dente relictual e três sinapomorfias ambíguas, 10(1), processo dorsal do jugal estreito e alongado, e 24(1), abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade.

Assim, corroborando a proposta de Bonaparte & Sues (2006), define-se aqui Clevosauridae, em termos cladísticos,



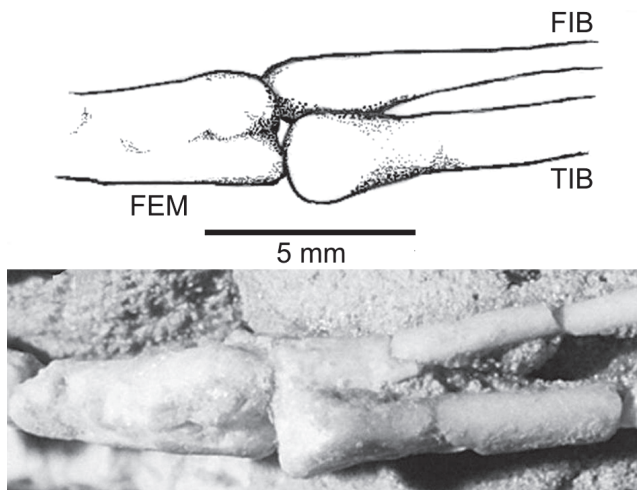
**Figura 8.** A, UFRGS-PV0754T, tíbia direita; B, UFRGS-PV0757T, fibula esquerda.  
**Figure 8.** A, right tibia in UFRGS-PV0754T; B, left fibula in UFRGS-PV0757T.

como o clado que inclui o mais recente ancestral comum de *Polysphenodon*, *Brachirhynodon*, *Clevosaurus* e todos os seus descendentes.

Dentro de Clevosauridae, o gênero *Polysphenodon* foi definido pela sinapomorfia ambígua 24(2) (vacuidade interpterigóide quase fechada pelos processos posteromediais dos pterigóides). *Brachyrhynodon* e as duas espécies de *Clevosaurus* (clado 4, Figura 11) são mais relacionadas entre si, do que a *Polysphenodon*, compartilhando quatro sinapomorfias ambíguas: 3(1) razão entre a fenestra supratemporal e o comprimento da órbita maior que 75%, 5(1) razão entre a fenestra temporal inferior e o comprimento do crânio maior do que um quarto, 6(1) processo pré-maxilar da maxila reduzido e 21(1) barra temporal inferior incompleta. *Clevosaurus hudsoni* e *Clevosaurus brasiliensis* (clado 5, Figura 11), são agrupados pela presença da sinapomorfia não ambígua 27(1), maxila excluída da fenestra suborbital, e de quatro ambíguas, 7(1), presença de processo posterodorsal da pré-maxila, 12(1), contato entre pré-frontal

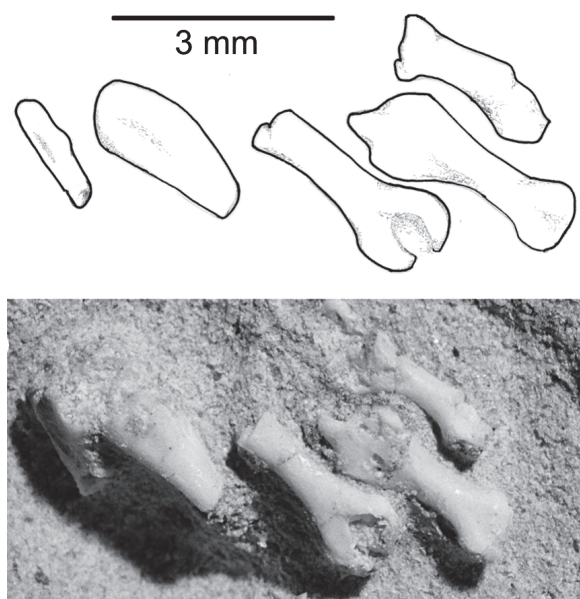
e jugal presente, 31(0), supratemporal presente e 35(0), sínfise mandibular fina. Os estados de caráter exclusivos de *C. hudsoni*, todos eles ambíguos, são: 2(1), órbita menor do que um terço do comprimento do crânio, 4(1), razão entre a fenestra supratemporal e o comprimento do crânio maior do que um quarto, 16(1), largura intertemporal do parietal mais estreita do que largura interorbital, 23(2), amplo contato medial entre pterigóides, 51(2), dentes maxilares posteriores com flanges extensivos, e 54(1), presença de flanges em alguns dentes da fileira de dentes palatinos. *C. brasiliensis* é diagnosticado pelo caráter ambíguo 59(0), ausência de cristas dentárias em dentes adultos adicionais.

Como esperado, o cladograma obtido apresenta mesma configuração daquele apresentado por Apesteguía & Novas (2003), a exceção da inclusão de *Clevosaurus brasiliensis* no Clado Clevosauridae (clado 3, Figura 11), não denominado pelos referidos autores. Os cladogramas 1, 2, 12 e 14 foram denominados, respectivamente, Sphenodontia, Sphenodontidae, Sphenodontinae e Opisthodontia, seguindo

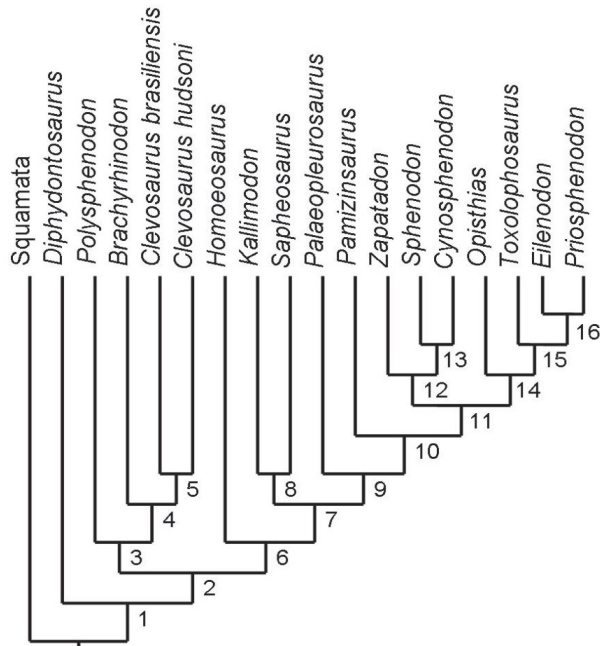


**Figura 9.** UFRGS-PV0757T, articulação do membro posterior esquerdo, mostrando o contato da tíbia com os côndilos do fêmur e da fibula apenas com o côndilo posterior.

**Figure 9.** UFRGS-PV0757T, articulation of the left posterior member showing the contacts of the tibia with both femoral condyles; and of the fibula with the posterior femoral condyle.



**Figura 10.** UFRGS-PV0751T, fragmentos de falanges.  
**Figure 10.** UFRGS-PV0751T, phalanx fragments.



**Figura 11.** Cladograma obtido pelo programa NONA e editado com Winclada (L = 148; CI= 60). Clados: 1, Sphenodontia; 2, Sphenodontidae; 3, Clevosauridae; 12, Sphenodontinae; 14, Opisthodontia (ver a lista de sinapomorfias de cada clado no Apêndice 3).

**Figure 11.** Obtained cladogram under NONA program e edited with Winclada. (L = 148; CI= 60). Clades: 1, Sphenodontia; 2, Sphenodontidae; 3, Clevosauridae; 12, Sphenodontinae; 14, Opisthodontia (see the list of sinapomorphies of each node in Appendix 3).

a proposição de Apesteguía & Novas (2003). As sinapomorfias de cada clado encontram-se listadas no Apêndice 3.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Em geral as características do pós-crânio dos esfenodontes mostram-se bastante conservativas nos diferentes táxons. A espécie do Rio Grande do Sul assemelha-se muito a *Clevosaurus hudsoni* descrito por Fraser (1988). No entanto, todos os exemplares de *Clevosaurus brasiliensis* analisados apresentam um tamanho consideravelmente menor quando comparados à *C. hudsoni* e à maioria dos táxons de esfenodontes já descritos. Suas dimensões se assemelham, apenas, às de algumas espécies do gênero *Clevosaurus* [e.g. *Clevosaurus* sp. do Jurássico Inferior da África do Sul (Sues & Reisz, 1995); *C. wangi* e *C. mcgilli* do Jurássico Inferior da China (Wu, 1994)], se comparadas as medidas dos crânios (não foram feitas descrições de pós-crânio para estas espécies). Um dos poucos exemplos de esfenodontes com tamanho craniano bastante menor do que *C. brasiliensis* é a espécie *Zapatadon ejidoensis*, do México, descrita por Reynoso & Clark (1998) como um esfenodonte anão.

Cabe lembrar que Bonaparte & Sues (2006) consideraram que o holótipo (UFRGS-PV0748T) representa um indivíduo adulto. Tal constatação se dá com base, principalmente, no

extensivo desenvolvimento de dentina secundária presente nas superfícies labiais das maxilas e dos dentários, os quais obliteram os dentes anteriores. Entretanto, a curta região anterorbital, as amplas cavidades orbitais e o pequeno forame mandibular observados no espécime brasileiro poderiam colocar em dúvida a afirmação dos autores, posto que se constituem em feições geralmente encontradas em indivíduos juvenis. Neste caso, as comparações acima referidas, entre medidas cranianas de *C. brasiliensis* e de outros esfenodontes, não seriam conclusivas para se afirmar que *C. brasiliensis* representaria uma espécie menor que as demais.

Por outro lado, os materiais pós-cranianos estudados evidenciam que existem, dentre os elementos homólogos dos diferentes espécimes, algumas divergências de tamanho, o que pode evidenciar distintos estágios ontogenéticos. Isso se faz notar, por exemplo, no espécime UFRGS-PV0742T (Figura 5), que apresenta vértebras com até metade do tamanho das de outros espécimes (e.g. UFRGS-PV0754T), o que pode indicar um estágio juvenil para o primeiro e adulto para os demais. Também o fêmur observado em UFRGS-PV0627T tem tamanho reduzido, quando comparado ao de outros esfenodontes, mas apresenta feições articulares bem definidas, sugerindo que pertencesse a um indivíduo adulto. Assim, estes exemplos atestam que na amostragem analisada existem elementos ósseos que devem ter pertencido a indivíduos adultos de *C. brasiliensis* e é fato que estes se apresentam com dimensões menores do que os de outros esfenodontes também considerados adultos. Assim, algumas divergências anatômicas entre *C. brasiliensis* e os outros representantes do gênero *Clevosaurus* podem ser efetivamente ocasionadas pela diferença de tamanho.

A análise filogenética indica que o táxon encontrado no Rio Grande do Sul realmente tem estreita vinculação filogenética com o gênero *Clevosaurus*, corroborando a proposição da espécie *Clevosaurus brasiliensis* de Bonaparte & Sues (2006), e confirma a consistência da família Clevosauridae.

Bonaparte & Sues (2006) consideram como caráter diagnóstico para Clevosauridae a presença de um processo pré-maxilar da maxila reduzido. No cladograma obtido este caráter, 6(1), representa uma sinapomorfia ambígua que agrupa os gêneros *Brachyrhinodon* e *Clevosaurus* (clado 3, Figura 11), não estando presente em *Polysphenodon*. Outros caracteres citados como sendo diagnósticos de Clevosauridae por Bonaparte & Sues (2006), quais sejam, comprimento da fenestra temporal inferior maior do que um quarto do comprimento total do crânio, 5(1), não é observado em *Polysphenodon* e maxila excluída da fenestra suborbital, 27(1), se configura em uma sinapomorfia não ambígua que reúne os dois gêneros de *Clevosaurus* (ver Apêndice 3). O caráter 59(0), ausência de cristas dentárias em dentes adultos adicionais, que no cladograma diagnostica *Clevosaurus brasiliensis*, não foi considerado por Bonaparte & Sues (2006).

Notou-se que a maioria dos caracteres diagnósticos na descrição original da espécie (Bonaparte & Sues, 2006) não é utilizada da mesma forma na listagem de caracteres empregada



na presente análise, a qual seguiu Apesteguía & Novas (2003). São eles: região anteorbital medindo aproximadamente 20% do comprimento total do crânio, pterigóide com duas fileiras longitudinais de dentes e três ou quatro dentes adicionais posicionados póstero-lateralmente à fileira lateral, maxila adulta com dois dentes com flanges, seguidos por um ou dois dentes menores subcônicos. No entanto, encontram-se caracteres equivalentes (1, 56 e 51, respectivamente) na presente análise (Apêndice 1), não sendo necessária a utilização daqueles definidos por Bonaparte & Sues (2006). Porém, apenas o caráter 1 aparece em seu estado derivado no nó que define a família Clevosauridae (clado 3, Figura 11) na análise aqui realizada.

Constatou-se que vários dos caracteres utilizados na presente análise filogenética são de difícil determinação devido ao fato de constituírem-se em caracteres contínuos. A partir da elaboração de uma matriz de dados mais consistente, com caracteres melhor definidos e com o estudo mais aprofundado da anatomia craniana e pós-craniana dos vários táxons (incluindo outras espécies de *Clevosaurus*, por exemplo), poderá ser obtida uma melhor definição da filogenia, não só para a família Clevosauridae, como também para todos os táxons de Sphenodontia.

#### AGRADECIMENTOS

Agradecemos à PROPESQ/UFRGS, pelo financiamento deste estudo, a L.F. Lopes, pelas fotografias dos espécimes fósseis, a J.C. Cisneros Martinez, pelas críticas e sugestões e a V.H. Reynoso, pelo envio de seus artigos sobre Sphenodontia.

#### REFERÊNCIAS

- Andreis, R.; Bossi, G. & Montardo, D. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, Balneário Camboriú, *Anais*, 2:659-673.
- Apesteguía, S. & Novas, F.N. 2003. Large Cretaceous sphenodontia from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, **425**:609-612.
- Araújo, D.C. & Gonzaga, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachalera* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1, Buenos Aires, *Actas*, p. 159-174.
- Benton, M.J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**:97-164.
- Bonaparte, J.F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *National Science Museum Monographs*, **15**:89-109.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2003. The sister group of mammals: Small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**:5-27.
- Bonaparte, J.F. & Sues, H.D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **49**:917-923.
- Carroll R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York, W.H. Freeman and Company, 698 p.
- Cisneros, J.C. & Schultz, C.L. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a new pocolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2001**:641-648.
- Dias-da-Silva, S.; Dias, E.V. & Schultz, C.L. 2008. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*, **15**:131-136.
- Ferigolo, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-Triássico/Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: M. Holz & L.F. De Ros (eds), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, CIGO/UFRGS, p. 236-245.
- Fraser, N.C. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **321**(1204):125-178.
- Fraser, N.C. & Benton, M.J. 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and relationships of the sphenodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**:413-445.
- Fraser, N.C. & Walkden, G.M. 1984. The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. *Palaeontology*, **27**(3):575-595.
- Goloboff, P.A. 1993. "NONA", *Version 2.0 Program and Documentation*.
- Holz, M. & Scherer, C.M.S. 2000. Sedimentological and paleontological evidence of paleoclimatic change during the South Brazilian Triassic: The register of a global trend towards a humid paleoclimate. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I*, **11-12**:1589-1609.
- Jones, M.E.H. 2006. The Early Jurassic clevosaurus from China (Diapsida: Lepidosauria). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **37**:548-562.
- Kischlat, E-E. & Lucas, S. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(2):464-467.
- Langer, M.C.; Ribeiro, A.M.; Schultz, C.L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **41**:201-218.
- Nixon, K.C. 1999-2002. WinClada ver 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Pough, F.H.; Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2003. *A vida dos vertebrados*. 3ª ed., São Paulo, Atheneu Editora, 699 p.
- Reynoso, V.-H. 1996. A Middle Jurassic Sphenodon-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**:210-221.
- Reynoso, V.-H. 1997. A "beaded" sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**:52-59.
- Reynoso, V.-H. & J.M. Clark. 1998. A dwarf sphenodontian from the Huizachal Formation of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**:333-339.
- Reynoso, V.-H. 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua formation (Albian), Central Mexico. *Journal of Paleontology*, **74**(1):133-148.
- Reynoso, V.-H. 2005. Possible evidence of a venom apparatus in a Middle Jurassic sphenodontian from the Huizachal red beds of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**(3):646-654.
- Romer, A.S. 1956. *The osteology of the reptiles*. Chicago, University of Chicago Press, 722 p.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and the origin of Mammalia.

- Journal of Vertebrate Paleontology*, 8:241-264.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 31(1):71-88.
- Scherer, C.M.S.; Faccini, U.F.; Barberena, M.C.; Schultz, C.L. & Lavina, E.L. 1995. Bioestratigrafia da Formação Santa Maria: utilização das cenozonas como horizontes de correlação. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, UBEA/PUCRS, Série Ciências da Terra*, 1:43-50.
- Schultz, C. L. & Soares, M. B., 2006. 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, Santa Maria, *Boletim de Resumos*, p. 41.
- Sues, H.-D.; Shubin, N.H. & Olsen, P.E. 1994. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(3):327-340.
- Sues, H.-D & Reisz R.R. 1995. First record of the early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. *Journal of Paleontology*, 69(1):123-126.

Received in July, 2008; accepted in February, 2009.

**Apêndice 1.** Lista de caracteres empregados para análise filogenética (retirados de Apesteguía & Novas, 2003).

1. Razão região anterorbital/comprimento do crânio: um terço ou mais (0), entre um quarto e um terço (1), um quarto ou menos (2).
2. Órbita com um terço do comprimento total do crânio ou maior (0), menor do que um terço do comprimento do crânio (1).
3. Razão fenestra supratemporal/comprimento da órbita: menos de 75% (0); mais de 75% (1).
4. Razão fenestra supratemporal/comprimento do crânio: 25% ou menos (0), mais de 25% (1).
5. Razão fenestra temporal inferior/comprimento do crânio: um quarto ou menos (0), mais do que um quarto (1).
6. Processo pré-maxilar da maxila: alongado (0), reduzido (1).
7. Processo póstero-dorsal do pré-maxilar (que exclui a maxila da margem da narina): ausente (0); presente (1).
8. Porção posterior da maxila: afinando gradualmente ou muito estreita (0), larga (1).
9. Lacrimal: presente (0), ausente (1).
10. Processo dorsal do jugal: largo e curto (0), estreito e alongado (1).
11. Pré-frontal e pós-frontal profusamente esculpido: ausente(0); presente(1).
12. Contato pré-frontal e jugal: ausente (0), presente (1)
13. Pós-orbital com crista dorsal e profunda concavidade ventro-lateral: ausente (0); presente (1).
14. Frontais: separados (0), fusionados (1).
15. Parietais: separados (0), fusionados (1).
16. Largura intertemporal do parietal: mais larga do que largura interorbital (0), mais estreita (1).
17. Crista parietal: ausente (0), presente (1).
18. Margem posterior do parietal: muito encurvada (0), levemente encurvada (1), convexa (2).
19. Posição do forame parietal: posterior à margem anterior da fenestra supratemporal (0), no mesmo nível ou anterior (1).
20. Barra temporal inferior: alinhada com a fileira de dentes maxilares (0), curvada além do limite da câmara do abductor (1)
21. Barra temporal inferior: completa (0), incompleta (1).
22. Palatino: afina-se posteriormente (0), torna-se relativamente largo (1).
23. Contato entre pterigóides medialmente: ausente (0), pequeno contato (1), contato amplo (2).
24. Processos posteromediais do pterigóide separados um do outro, deixando a vacuidade interpterigóide amplamente aberta posteriormente (0), abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade (1), vacuidade quase fechada pelos processos posteromediais dos pterigóides (2).
25. Região central do pterigóide entre os três ramos: curta (0), alongada (1).
26. Pterigóide: na borda da fenestra suborbital (0), excluído da fenestra suborbital (1).
27. Maxila entrando na fenestra suborbital (0), maxila excluída da fenestra suborbital (1).
28. Forame do quadrado-quadradojugal: pequeno (0), alargado (1).
29. Forame do quadrado-quadradojugal: entre o quadrado e o quadradojugal (0), inteiramente dentro do quadrado (1).
30. Emarginação do quadrado-quadradojugal: pronunciada (0), reduzida (1).
31. Supratemporal: presente (0), fundido ou ausente (1).
32. Movimento da mandíbula: ortal (0); propalinal (1).
33. Grau de propalínia, medido pela extensão da fileira de dentes palatinos ou pela extensão em que os palatinos se mantêm paralelos à maxila: pequena fileira de dentes, linha paralela restrita à região anterior (0), longa fileira de dentes, palatinos acompanhando a maxila por metade de sua própria extensão (1) palatinos acompanhando a maxila por toda sua extensão, "eupropalínia" (2).
34. Região anterior da mandíbula: com dentes (0); edentada (1).
35. Largura da sínfise mandibular: fina (0); larga (1); larga com um fino processo póstero-ventral (2); larga com um processo ventro-medial arredondado, mas bem definido (3).
36. Sínfise mandibular: vertical, desprovida de projeções ventrais (0); projetada ântero-dorsalmente, com a margem rostral formando um ângulo com mais de 120 graus com a margem ventral do dentário (1); vertical, mas com diversas projeções ventrais (2).
37. Desenvolvimento dorsal da sínfise mandibular: moderadamente desenvolvida (0); bem projetada ântero-dorsalmente, comparável a um caniniforme (1).
38. Forame mandibular: pequeno ou ausente (0), grande (1).
39. Cavidade glenóide: superfície lisa, sem uma crista central ântero-posterior (0); superfície alongada e assimétrica, com uma forte crista central ântero-posterior (1); faceta simétrica com uma forte crista central ântero-posterior (2).
40. Processo coronóide: ausente ou delicado, menos da metade da mandíbula (0), pronunciado, aproximadamente metade da mandíbula (1); tão alto quanto a mandíbula (2).
41. Processo retroarticular: pronunciado (0); reduzido, projetado em direção caudal (1); reduzido, dorsalmente curvado (2).



**APÊNDICE 3.** Diagnose dos clados segundo árvore de consenso estrito: o asterisco (\*) indica estados de caráter homoplásticos.

**Clado 1.** Sphenodontia: 9(1) lacrimal ausente; 20(1) barra temporal inferior curvada além do limite da câmara do abdutor; 23(1) pequeno contato entre pterigóides medialmente (conv. *Sapheosaurus*); 38(1) forame mandibular grande; 40(1) processo coronóide pronunciado, aproximadamente metade da mandíbula; 42(1) processo posterior do dentário alongado, atingindo o nível da glenóide; 44(1) substituição de dentes por adição de dentes atrás da mandíbula; 45(1) regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na extremidade anterior da maxila e do dentário presente, com dentes pleurodontes juvenis; 49(1) de sete a quatro dentes pré-maxilares; 60(1) processo posterior da segunda vértebra sacral proeminente.

**Clado 2.** Sphenodontidae: 8(1) porção posterior da maxila alargada; 26(1) Pterigóide excluído da fenestra suborbital; 34(1) região anterior da mandíbula edentada; 35(1) sínfise mandibular alargada; 39(1) cavidade glenóide com superfície alongada e assimétrica, com uma forte crista central antero-posterior; 43(2) implantação dentária totalmente acrodonte; 45(2) regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na extremidade anterior da maxila e do dentário presente, com dentes juvenis adicionais acrodontes; 47(1) facetas de desgaste laterais e mediais em dentes marginais bem estabelecidas; 49(2) número de dentes pré-maxilares igual a três ou menos; 50(1) dentes pré-maxilares formando uma estrutura em forma de cunha em indivíduos adultos; 51(1)\* dentes maxilares posteriores com flanges póstero-mediais em pelo menos um dente (conv. *Zapatadon*, *Sphenodon*); 57(1) flanges ântero-laterais nos dentes do dentário presentes em pelo menos um dente.

**Clado 3.** Clevosauridae: 1(2) razão entre a região anterorbital e o comprimento do crânio igual a um quarto ou menos; 10(1)\* processo dorsal do jugal estreito e alongado (conv. Sphenodontinae, Opisthodontia); 24(1)\* abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade (conv. *Palaeopleurosaurus*, *Pamizinsaurus*, Sphenodontinae, Opisthodontia); 53(1) apenas uma fileira de dentes palatinos, mais um dente isolado relictual.

**Clado 4.** *Brachyrhinodon* + *Clevosaurus*: 3(1)\* razão entre fenestra supratemporal e comprimento da órbita maior que 75% (conv. *Kallimodon*, *Sapheosaurus*, *Palaeopleurosaurus*, *Pamizinsaurus*, Sphenodontinae, Opisthodontia); 5(1)\* razão entre fenestra temporal inferior e comprimento do crânio maior do que um quarto (conv. Sphenodontinae); 6(1)\* processo pré-maxilar da maxila reduzido (conv. Opisthodontia); 21(1)\* barra temporal inferior incompleta (conv. Opisthodontia).

**Clado 5.** *Clevosaurus*: 7(1)\* processo póstero-dorsal do pré-maxilar presente (conv. Opisthodontia); 12(1)\* contato entre pré-frontal e jugal presente (conv. Opisthodontia); 27(1) maxila excluída da fenestra suborbital; 31(0)\* supratemporal presente (conv. *Pamizinsaurus*, Sphenodontinae minus *Sphenodon*, Opisthodontia); 35(2)\* sínfise mandibular larga com um fino processo póstero-ventral (conv. *Pamizinsaurus*).

**Clado 6.** 19(1) forame parietal situado no mesmo nível ou anteriormente à margem anterior da fenestra supratemporal; 22(1) palatino torna-se relativamente largo posteriormente; 23(2)\* amplo contato medial entre os pterigóides (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 51(2)\* dentes maxilares posteriores com flanges extensivos (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 56(2)\* uma fileira de dentes no pterigóide ou fileira ausente (conv. Squamata).

**Clado 7.** 2(1)\* órbita menor do que um terço do comprimento total do crânio (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 3(1)\* razão entre fenestra supratemporal e comprimento da órbita maior que 75% (conv. *Brachyrhidon*, *Clevosaurus*); 16(1)\* Largura intertemporal do parietal mais larga do que largura interorbital (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 17(1) crista parietal presente; 18(1) margem posterior do parietal levemente encurvada; 53(2) uma única fileira lateral de dentes palatinos.

**Clado 8.** 4(1)\* razão entre a fenestra supratemporal e o comprimento do crânio maior do que um quarto (conv. *Brachyrhidon*); 40(2) processo coronóide tão alto quanto a mandíbula; 61(2)\* isquio com processo posterior proeminente (conv. *Homoeosaurus*); 67(1)\* zigapófises protuberantes dorsalmente (conv. *Priosphenodon*).

**Clado 9.** 13(1) pós-orbital com crista dorsal e profunda concavidade ventro-lateral; 24(1)\* abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade (conv. Clevosauridae); 25(1) região central do pterigóide, entre os três ramos, alongada; 36(1)\* sínfise mandibular projetada antero-dorsalmente, com a margem rostral formando um angulo maior que 120 graus com a margem ventral do dentário (conv. *Homoeosaurus*).

**Clado 10.** 24(2)\* vacuidade interpterigóide quase fechada pelos processos posteromediais dos pterigóides (conv. *Brachyrhidon*); 31(0)\* supratemporal presente (conv. *Clevosaurus*); 41(1)\* processo retroarticular reduzido e projetado em direção caudal (conv. *Homoeosaurus*).

**Clado 11.** 10(1)\* processo dorsal do jugal estreito e alongado (conv. Clevosauridae); 32(1) movimento da mandíbula propalinal; 33(2) graude propalinalia medido pela extensão da fileira de dentes palatinos ou pela extensão em que os palatinos se mantêm paralelos à maxila: eupropalinalia; 37(1) sínfise mandibular bem projetada ântero-dorsalmente, comparável a um caniniforme; 54(1)\* flanges presentes em alguns dentes da fileira de dentes palatinos (conv. *Clevosaurus hudsoni*).

**Clado 12.** Sphenodontinae: 1(1)\* razão entre a região anterorbital e o comprimento do crânio entre um quarto e um terço (conv. *Diphyodontosaurus*); 5(1)\* razão entre a fenestra temporal inferior e o comprimento do crânio maior do que um quarto (conv. *Brachyrhidon*, *Clevosaurus*); 21(1)\* barra temporal inferior incompleta (conv. *Homoeosaurus*, *Kallimodon*); 28(1)\* forame do quadrado-quadradojugal alargado (conv. *Palaeopleurosaurus*); 30(1) emarginação do quadrado-quadradojugal reduzida; 51(1)\* dentes maxilares posteriores com flanges póstero-mediais em pelo menos um dente (conv. Sphenodontia).

**Clado 13.** 46(1) dentes caniniformes anteriores no dentário ou na maxila presentes.

**Clado 14.** Opisthodontia: 6(1)\* processo pré-maxilar da maxila reduzido (conv. *Brachyrhidon*, *Clevosaurus*); 7(1)\* processo póstero-dorsal do pré-maxilar presente (conv. *Clevosaurus*); 12(1)\* contato entre pré-frontal e jugal presente (conv. *Clevosaurus*, *Zapatadon*); 25(0)\* região central do pterigóide, entre os três ramos, curta (conv. Squamata, Sphenodontia minus *Palaeopleurosaurus*, *Pamizinsaurus*, Sphenodontinae); 40(0)\* processo coronóide ausente ou fraco, menos da metade da mandíbula (conv. Squamata); 45(3) regionalização dentária ausente, somente dentes acrodontes adicionais; 48(1) dentes marginais expandidos médio-lateralmente; 58(1) dentes mandibulares com flanges ântero-mediais presentes; 66(1)\* comprimento do crânio entre 30 e 90 mm (conv. *Sphenodon*).

**Clado 15.** 48(2) dentes marginais transversalmente achatados.

**Clado 16.** 11(1) pré-frontal e pós-frontal profusamente esculpido.