

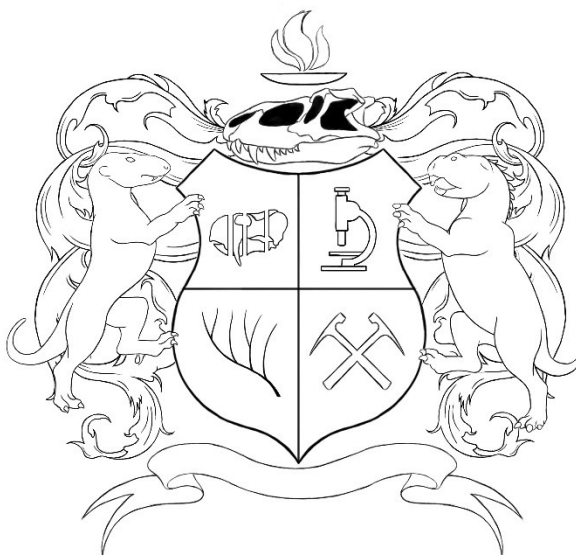
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**SOBRE A PRESENÇA DE *MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE* (CYNODONTIA:
TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *SANTACRUZODON*
(TRIÁSSICO SUPERIOR) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, BRASIL.**

MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT

ORIENTADORA – Prof^a. Dra. Marina Bento Soares

CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli



Porto Alegre – 2019

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

**SOBRE A PRESENÇA DE *MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE* (CYNODONTIA:
TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *SANTACRUZODON*
(TRIÁSSICO SUPERIOR) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, BRASIL**

MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT

ORIENTADOR – Prof^a. Dra. Marina Bento Soares

CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli

BANCA EXAMINADORA

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

Dr. Leandro Gaetano - Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Dr. Pablo Gusmão Rodrigues –Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.

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

CIP - Catalogação na Publicação

Schmitt, Maurício Rodrigo
SOBRE A PRESENÇA DE MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE
(CYNODONTIA: TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO
DE SANTACRUZODON (TRIÁSSICO SUPERIOR) DA
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, BRASIL. / Maurício Rodrigo
Schmitt. -- 2019.
141 f.
Orientadora: Marina Bento Soares.

Coorientadora: Agustín Guillermo Martinelli.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2019.

1. Paleovertebrados. 2. Cinodonte. 3. Triássico. 4.
Bioestratigrafia. 5. Supersequência Santa Maria. I.
Bento Soares, Marina, orient. II. Martinelli, Agustín
Guillermo, coorient. III. Título.

*Dedico esta dissertação à Olga Schäfer (in
memorian) por todo o apoio e incentivo ao
longo da minha formação.*



Agradecimentos

Os mestres, principalmente à professora Marina e ao Agustín, que me ouviram e me ajudaram em todos os momentos de dúvidas, desorganização e incertezas. Não fosse o empenho da Dra. Marina Bento Soares e do Dr. Agustín Guillermo Martinelli, este trabalho dificilmente teria se concretizado.

Aos Drs. Ana Maria Ribeiro e Jorge Ferigolo, pela possibilidade de visitar a coleção paleontológica da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e ao Dr. Marco Brandalise de Andrade, do Museu de Ciências e e Tecnologia da PUC. Aos Drs. Jaime Powell (in memoriam) e Rodrigo González (PVL), Gabriela Cisterna e Emilio Vaccari (PULR), Sandra Chapman, Mike Day e Pamela Gill (NHM UK) por permitirem o acesso por meio do Dr. Agustin Martinelli aos espécimes depositados nas respectivas coleções ao longo dos anos, que contribuíram imensamente para este trabalho.

O Programa de Pós--Graduação em Geociências (PPGGEO-UFRGS) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela concessão da bolsa de estudos que me oportunizou a realização desse projeto.

A todos os integrantes do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados que me acompanharam ao longo desses dois anos e que me ajudaram e apoiaram em todos os momentos. Com agradecimentos especiais ao Tomaz Melo, que me ajudou imensamente, tanto no artigo como na elaboração desta dissertação, mesmo estando superocupado com as suas coisas, obrigado pelas centenas de comentários e dúvidas. Pedro Henrique, pela ajuda durante estes dois anos e principalmente na semana final, e Paulo, pelos dois anos de convivência.

A todas as pessoas e instituições que fizeram parte dessa jornada que culminou com a realização desta pós-graduação. Luiz Flávio Lopes, Dr. Cesar Schultz, Dr. Léo Afraneo Hartmann, Dr. Roberto Ianuzzi, Dr. Paulo Alves de Souza, Carlos Rodrigues, entre outros.

Agradeço à minha mãe, Ivonete, e meu avô, Sebastião Schäfer, que nunca mediram esforços para me proporcionar a melhor educação possível e que nunca deixaram de me apoiar e sempre mantiveram sua confiança depositada em mim.

Agradeço também a meu avô Sebastião Schmitt, minha avó Maria e minha avó Ana Rosa que também me ajudaram imensamente em toda a minha formação.

À Claudinei Roque de Oliveira e Clair Terezinha Welter, que ao longo do último ano me trataram como um membro da família e forneceram apoio fundamental na nossa estadia em POA.

E por fim, mas não menos importante, agradeço à Cristiane Welter de Oliveira pelo seu carinho e paciência ao longo destes quase dois anos de realização deste trabalho. Muito obrigado pela ajuda com o inglês, e pelos incentivos ao longo da escrita desta dissertação.

*“A ciência se compõe de erros que,
por sua vez, são os passos até a
verdade”*

Jules Verne



*“A escuridão me pegou e vaguei
fora do pensamento e do tempo,
as estrelas giravam acima e cada
dia era tão longo quanto a idade
da Terra. Mas não era o fim, senti
vida em mim novamente,
havia sido enviado de volta até
cumprir minha tarefa”*

Gandalf, o branco (O Senhor dos Anéis)

RESUMO

A Supersequência Santa Maria (Triássico Superior do Rio Grande do Sul) é estratigraficamente composta quatro sequências de terceira ordem, três delas contendo associações faunísticas que se sucedem no tempo: as Zonas de Associação (ZA) de *Dinodontosaurus* (Sequência Pinheiros-Chiniquá), *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz), *Hyperodapedon* e *Riograndia* (Sequência Candelária). A ZA de *Santacruzodon* foi proposta com base em materiais coletados no afloramento Schoenstätt, município de Santa Cruz do Sul, com sua composição faunística dominada quase que exclusivamente por cinodontes traversodontídeos. Dois táxons foram formalmente descritos como *Santacruzodon hopsoni*, que dá nome à ZA, devido a sua dominância na assembleia, e *Menadon besairiei*, encontrado na Formação Isalo II, em Madagascar. A presença de *Menadon* e as afinidades filogenéticas de *Santacruzodon* com o também malgaxe *Dadadon isaloi* permitiram a correlação da ZA de *Santacruzodon* com a fauna do Grupo Isalo II, apontando uma idade Carniana inicial. Também foram identificados preliminarmente materiais referidos a *Chiniquodon* e *Massetognathus*, táxons comuns à ZA de *Dinodontosaurus* do Brasil e à Formação Chanãres da Argentina, sendo *Chiniquodon* também encontrado na Formação Ischigualasto deste país. O espécime referido a *Massetognathus*, UFRGS-PV-0712-T, composto por crânio e mandíbula com dentição, é objeto de estudo do presente trabalho. UFRGS-PV-0712-T foi identificado como *Mas. ochagaviae* com base nos seguintes caracteres: borda labial dos dentes pos-caninos maxilares em formato de triângulo isósceles, presença de plataforma lateral da maxila, presença de cíngulo posterior nos pós-caninos maxilares. Uma análise filogenética foi conduzida, recuperando UFRGS-PV-0712-T como táxon-irmão de *M. ochagaviae*, confirmando a identificação táxonômica. A presença de *Mas. ochagaviae* na ZA de *Santacruzodon*, além de ampliar o conteúdo faunístico desta ZA, acarreta em implicações bioestratigráficas envolvendo o biocron do táxon e as relações entre as camadas triássicas brasileiras, argentinas e malgaxes. Embora a ZA de *Santacruzodon*, compartilhe táxons com a ZA de *Dinodontosaurus*, subjacente, com faunas de unidades como Grupo Isalo II e as formações Chañares e Ischigualasto, de idades distintas, esta representa uma associação única, com alguns táxons endêmicos, que em conjunto representam uma fauna ainda não reconhecida em outras unidades triássicas. Novos materiais e coletas com controle bioestratigráfico são necessários para o melhor entendimento desta associação faunística.

Palavras-chave: *Massetognathus*; Traversodontidae; ZA de *Santacruzodon*; Triássico

ABSTRACT

The Santa Maria Supersequence (Middle/Upper Triassic of Rio Grande do Sul) is stratigraphically composed by four third order sequences, three of them containing faunistic associations that succeed each other in time: *Dinodontosaurus* (Pinheiros-Chiniquá Sequence), *Santacruzodon* (Santa Cruz Sequence), *Hyperodapedon* e *Riograndia* (Candelária Sequence). The *Santacruzodon* AZ was proposed based on materials collected in an outcrop in the municipality of Santa Cruz do Sul, with its faunistic composition dominated almost exclusively by traversodontid cynodonts. Two taxa were formally described as *Santacruzodon hopsoni*, which gives the name to the AZ due to its dominance in the assembly, and *Menadon besairiei*, a taxon found in the Isalo II Formation in Madagascar. The record of *Menadon*, and the phylogenetic affinities between *Santacruzodon* and the also Malgaxe *Dadadon isaloi*, allowed the correlation of *Santacruzodon* ZA with the Isalo II Group fauna, pointing out an early Carnian age. Also were preliminarily identified materials related to *Chiniquodon* and *Massetognathus*, cynodonts shared with the *Dinodontosaurus* AZ from Brazil and the Chañares Formation from Argentina, being *Chiniquodon* also found in the Ischigualasto Formation of that contry. The specimen referred as *Massetognathus* UFRGS-PV-0712-T, composed by skull, lower jaw and dentition, was study object of this work. The specimen was identified as *Massetognathus ochagaviae*, based on cranial and dental morphology, as the labial border of the maxillary postcanine teeth with isosceles triangle morphology, lateral platform of the maxilla, posterior cingulum in the maxillary postcanines and other shared characters. A phylogenetic analysis was conducted, which recover the specimen as a sister-taxon of *M. ochagaviae*, confirming the taxonomic identification. The occurrence of *Massetognathus* in the *Santacruzodon* AZ, besides increasing the faunistic knowledge of this AZ, results in biostratigraphic implications involving the biochron of this taxon and the relationships between the Brazilian, Argentine and Malgaxe layers. Although the *Santacruzodon* AZ shares taxa with the subjacent *Dinodontosaurus* ZA, and with faunas from the Isalo II Group, the Chañares and Ischigualasto formations, distict in age, it represents a unique association with some endemic taxa which together represent an unknown fauna in other Triassic unities. For a better refinement and understanding of the faunistic components of the *Santacruzodon* AZ, new paleontological data and new collects with biostratigraphic control are necessary.

Keywords: *Massetognathus*; Traversodontidae; *Santacruzodon* AZ; Triassic

LISTA DE FIGURAS E QUADROS

- Figura 1.** Espécime UFRGS-PV-0712-T. **A.** crânio e mandíbula como encontrados no momento da coleta; **B.** mandíbula em vista lateral esquerda; **C.** mandíbula em vista dorsal; **D.** mandíbula em vista ventral; **E.** crânio em vista ventral; **F.** crânio em vista dorsal; **G.** crânio em vista lateral esquerda, com fragmento anterior da mandíbula ainda aderido; **H.** crânio em vista occipital. As barras de escala equivalem a 1 cm.15
- Figura 2.** Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico brasileiro. Modificado de Soares, Abdala e Bertoni (2011). Abreviações: JUR, Jurássico; PER, Permiano; Fm, Formação; Mb, Membro; s.s., sensu strictu.21
- Figura 3.** Localização das principais localidades das 8 associações triássicas propostas por Schultz (1995). Retirado de Schultz (1995).25
- Figura 4.** Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria. Modificado de Melo (2014).27
- Figura 5.** Bioestratigrafia de unidades do Triássico do Gondwana e os táxons de Therapsida (dicinodontes e cinodontes) relevantes de cada uma destas. Modificado de Martinelli et al. (2017). Abreviações: **ZA**, Zona de Associação, **Ind.**, Induano, **Ole.**, Olenequiano, **Madag.**, Madagascar30
- Figura 6.** Afloramento Schoenstätt. **A.** Localização geográfica do afloramento Schoenstätt em Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul; **B.** Fotografia do afloramento. A seta indica o nível onde os fósseis são encontrados, abaixo da rodovia. Mapa modificado de Martinelli et. al. (2017). Fotografia cedida por Cristina Bertoni-Machado.31
- Figura 7.** Traversodontideo *Santacruzodon hopsoni*. Holótipo MCN PV2768, em vista dorsal direita (**A**); ventral esquerda (**B**); ventral esquerda com detalhe dos dentes pós-caninos (**C**); e espécime MCN PV2752, mandíbula em vista lateral esquerda (**D**). As escalas correspondem a 1 cm. Fotografias do autor.32
- Figura 8.** Traversodontideo *Menadon besairiei*. Espécime UFRGS-PV-1164-T em vista dorsal (**A**); em vista ventral (**B**); em vista lateral (**C**); espécime UFRGS-PV-1165-T em vista lateral direita (**D**); e em vista dorsal com detalhe da dentição (**E**). As escalas correspondem a 1 cm. Fotografias cedidas por Tomaz Panceri Melo.33
- Figura 9. A-B** UFRGS-PV-1121-T, Holótipo de *Santacruzgnathus abdalai*, porção da mandíbula inferior direita (retirado de Martinelli, Soares e Schwanke, 2016); **C-G** Holótipo de *Dagasuchus santacruzensis* UFRGS-PV-1245-T, **C.** ísquio direito em

- vista lateral; **D.** ísquio direito em vista medial; **E.** ísquio esquerdo em vista medial; **F.** ísquio esquerdo em vista lateral; **G.** ísquios esquerdo e direito em articulação em vista anterior (retirado de Lacerda, Schultz e Bertoni-Machado, 2015). As escalas correspondem a 2 mm (**A,B**), 1 cm (**C-G**).34
- Figura 10.** Reconstrução artística da fauna da ZA de Santacruzodon (de Voltaire Dutra Paes Neto) disponível em <http://revistapesquisa.fapesp.br/2015/12/15/a-era-de-ouro-dos-cinodontes/>. **1.** Menadon besairiei **2.** Santacruzodon hopsoni **3.** Dagasuchus santacruzensis, e **4.** Chanaresuchus bonapartei (considerado como um Radinosuchidae indeterminado por Ezcurra et al. 2015).....34
- Figura 11.** Perfis compostos das localidades onde a Superseqência Santa Maria aflora no Rio Grande do Sul. Os Horizontes mostram a ocorrência das três seqüências de terceira ordem e as relações de relevo em cada localidade. Modificado de Horn et al., (2014).36
- Figura 12.** Relações filogenéticas dos Synapsida, com destaque para o clado Cynodontia. Modificado de Kemp (2006).37
- Figura 13.** Cladograma dos grupos de Cynodontia, com destaque para a Família Traversodontidae. Modificado de Martinelli e Soares, (2016).39
- Figura 14.** Padrão de dentição gonfodonte de cinodontes traversodontídeos. **A-C.** Scalenodon angustifrons **A.** pós-canino superior em vista oclusal; **B.** pós-canino inferior em vista oclusal; **C.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão; **D-F.** Mandagomphodon hirschoni **D.** pós-canino superior em vista oclusal; **E.** pós-canino inferior em vista oclusal; **F.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão; **G-I.** Massetognathus pascuali **G.** pós-canino superior em vista oclusal; **H.** pós-canino inferior em vista oclusal; **I.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão. Modificado de Crompton (1972).42
- Figura 15.** Hipóteses das relações entre os Cynodontia **A.** Tritylodontidae dentro de “traversodontídeos” (modificado de HOPSON; KITCHING, 2001); **B.** Clado Traversodontidae como monofilético e Tritylodontidae proximamente relacionados aos Mammalia (ou Mammaliaformes) (modificado de LIU; OLSEN, 2010).45
- Figura 16.** Hipóteses filogenéticas das relações dos cinodontes. **A.** Martinelli e Soares (2016), destaque para Traversodontidae; **B.** Pavanatto et al. (2018); **C.** Melo, Martinelli e Soares (2017); **D.** Abdala, Neveling e Welman (2006); **E.** Liu e Abdala (2014).46
- Figura 17.** Filogenia de Traversodontidae. **1.** Clado Massetognathinae; **2.** Clado Gomphodontosuchinae. Retirado de Kammerer et al. (2012).48

- Figura 18.** Espécime UFRGS-PV-0255-T, holótipo de *Massetognathus ochagaviae*. **A.** crânio em vista dorsal; **B.** crânio em vista ventral; **C.** crânio em vista lateral direita; **D.** crânio em vista occipital; **E.** detalhe dos pós-caninos superiores 9 e 10. O material foi perdido nos anos 1990. Modificado de Barberena (1981).....51
- Figura 19.** Espécimes e desenhos esquemáticos do gênero *Massetognathus*. **A, C** PULR-10 holótipo de *M. pascuali*, desenho retirado de Romer (1967); **B, D**, PULR-13 holótipo de *M. teruggii* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Romer (1967); **E, G**, PULR-02 holótipo de *Megagomphodon oligodens* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Romer (1972); **F, H**, PULR-11 holótipo de *M. major* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Abdala e Giannini (2000); **I, K**, MCP-2871 neótipo de *M. ochagaviae*, desenho retirado de Liu, Soares e Reichel (2008); **J, L**, UFRGS-PV-0712-T estudado no presente trabalho.52
- Figura 20.** Desenhos do esqueleto pós-craniano de *M. pascuali*. **A.** Reconstrução do esqueleto de *M. pascuali*, as áreas pontilhadas indicam áreas de morfologia incerta; **B.** Reconstrução da região posterior e região lombar de *M. pascuali*; **C.** Vértebra de *M. pascuali*. Modificado de Jenkins (1970).....53
- Figura 21.** Vistas ortogonais do membro peitoral de *M. pascuali* em postura anatomicamente neutra (não in vivo). Retirado de Lai, Biewener e Pierce (2018)....54
- Figura 22.** Comparação da morfologia dos pós-caninos superiores de *Massetognathus* em vista oclusal> A borda labial (esquerda) em *M. ochagaviae* é em formato de triângulo isósceles enquanto que em *M. pascuali* a forma é mais quadrangular. **A, B.** fileira dentária direita de PULR 011 (holótipo de *M. major*; sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000); **C, D.** fileira dentária esquerda (invertida) de PULR 002 (holótipo de *Megagomphodon oligodens*, sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000); **E, F.** fileira dentária direita de MCP-3871, neótipo de *M. ochagaviae*; **G, H.** fileira dentária esquerda de UFRGS-PV-0712-T (invertida). As barras de escala correspondem a 1 cm.56
- Figura 23.** Comparação dos dentes incisivos em vista oclusal do **A, B.** neótipo de *M. ochagaviae* (de formato mais próximo de arredondado) e do **C.** holótipo da espécie (com forma achatada lábio-lingualmente). **B.** modificado de Sá-Teixeira (1995); **C.** modificado de Barberena (1981).....57

Figura 24. Comparação do do processo suborbital do jugal (destaque em vermelho) em *Massetognathus pascuali*, em que este é levemente desenvolvido (**A, B**. PVL 3671) e em *Exaeretodon riograndensis*, que é desenvolvido, tipo ball-like (**B**, retirado de Oliveira, Schultz e Soares, 2007)..... 57

Quadro 1. Lista de espécies de cinodontes traversodontideos da América do Sul, e os níveis de ocorrência destes. A localidade Sítio Niemeyer não é posicionada em nenhuma ZA conhecida. Abreviações: ZA = Zona de Associação; Fm. = Formação43

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT	2
SOBRE A ESTRUTURA DESTA DISSERTAÇÃO	10
PARTE I	
1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS	14
2.1 Objetivos Gerais.....	14
2.2 Objetivos Específicos	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 Material estudado.....	15
3.2 Preparação	16
3.3 Ilustração	16
3.4 Descrição e Comparação.....	16
3.5 Análise Filogenética	17
4. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO	19
4.1 Biostratigrafia da Supersequência Santa Maria	22
4.2 Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>	30
5. CYNODONTIA	36
5.1 Os cinodontes Traversodontídeos	41
5.2 Relações filogenéticas de Traversodontidae	43
5.3 O gênero <i>Massetognathus</i>	49
6. DISCUSSÃO INTEGRADORA.....	58
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60
PARTE II	
8. ARTIGO “ <i>On the occurrence of the traversodontid Massetognathus (Synapsida, Cynodontia) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications</i> ” submetido ao <i>Journal of South American Earth Sciences</i>	79
PARTE III	

9. ANEXOS

Anexo 9.1 Matriz de Dados

Anexo 9.2 Lista de Caracteres

Anexo 9.3 Bioestratigrafia do Triássico Brasileiro e respectivos táxons

LISTA DE ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS

MCN-PV, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS), Porto Alegre, Brasil.

MCP-PV, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

NHM UK PV, (ex BMNH), Natural History Museum (PV, Vertebrate Paleontology; R, Reptiles; M, Mammals), Londres, Reino Unido.

PULR, Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina.

PVL, Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (Colección Paleontología de Vertebrados), San Miguel de Tucumán, Argentina.

UA, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

UFRGS-PV-T, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PV, Paleontologia de Vertebrados; T, Triássico), Porto Alegre, Brasil.

UNIPAMPA, Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rio Grande do Sul.

SOBRE A ESTRUTURA DESTA DISSERTAÇÃO:

Esta dissertação de Mestrado está estruturada em torno de artigo científico publicado em periódico, segundo a Norma 103 – Submissão de Teses e Dissertações, do Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

PARTE I: Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa da dissertação de Mestrado, os objetivos, os métodos de investigação, o estado da arte sobre o tema de pesquisa e uma discussão integradora.

PARTE II: Contém artigo publicado em periódico, ou submetido a periódico, com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado.

PARTE III: Anexos incluindo artigos no qual o mestrando é coautor e resumos publicados em eventos pelo autor durante o tempo de realização do Curso de Mestrado, 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 artigo.

1. INTRODUÇÃO

Cynodontia compõem um clado de sinápsidos avançados que têm como grupo coronal, os mamíferos (KEMP, 2005). Os cinodontes tiveram seus primeiros registros no Permiano Superior, tornando-se muito abundantes durante o Triássico, com ocorrências fósseis em todos os continentes, exceto a Oceania (ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Em abordagens filogenéticas, o clado Cynodontia é composto por seu grupo coronal Mammalia e todos os demais cinodontes. Os cinodontes mais proximamente relacionados com Mammalia, mas ainda não fazendo parte do grupo coronal, são denominados Mammaliaformes e os demais, cinodontes não-mamaliaformes (*sensu* ROWE, 1988). Porém, usualmente, os cinodontes não-mamaliaformes são tratados apenas como cinodontes, nomenclatura que será utilizada neste texto.

Os cinodontes mais avançados, os eucinodontes (*Eucynodontia sensu* HOPSON; KITCHING, 2001) são organizados em dois grandes clados, Cynognathia e Probainognathia. O táxon mais basal de Cynognathia é *Cynognathus crateronotus*, a única espécie do grupo com dentição setorial (SEELEY, 1895). Dentre os Cynognathia, o grupo Gomphodontia é o mais diverso, incluindo animais com dentição especializada, chamada gonfodonte. A dentição gonfodonte é caracterizada por dentes pós-caninos alargados lábiolingualmente e multicuspidados, com padrão de oclusão já bem desenvolvido, especializados para uma dieta herbívora/onívora. Um tipo semelhante à dentição gonfodonte é encontrada nos organismos da família Tritylodontidae, que fazem parte do clado Probainognathia (ABDALA; NEVELING; WELMAN, 2006; LIU; OLSEN, 2010), os demais integrantes de Probainognathia possuem uma dentição setorial, especializada para faunivoria (ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Traversodontidae é o clado que corresponde ao maior número de táxons dentre os Gomphodontia. Os traversodontídeos são bastante abundantes em rochas do Triássico da América do Sul e África, sendo encontrados, também, na Ásia, América do Norte, Europa e Antártica (e.g. BONAPARTE, 1962; CROMPTON, 1972; CHATTERJEE, 1982; SUES; HOPSON; SHUBIN, 1992; SUES; HOPSON, 2010). Os primeiros traversodontídeos foram descritos por von Huene (1928; 1936) no Triássico do Rio Grande do Sul.

A grande diversificação do grupo se deu durante o Triássico Médio, quando os cinodontes tornaram-se cosmopolitas. Esta grande diversidade só seria

equiparada à dos mamíferos durante o período Jurássico (CROMPTON, 1972), porém, no Triássico Tardio, o grupo perdeu grande parte da sua diversidade (ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Um dos gêneros mais abundantes dentre os traversodontídeos, *Massetognathus*, é encontrado em rochas triássicas do Brasil e da Argentina, sendo que nesta última, é o fóssil dominante em muitas assembleias.

O gênero *Massetognathus* foi descrito por Romer (1967) baseado em materiais coletados por este em sua expedição ao Triássico da Argentina (1964 – 1965), na Bacia de Ischigualasto – Villa Unión. Primeiramente duas espécies foram descritas, *M. pascuali* e *M. teruggii* (ROMER, 1967). Após estas, Romer (1972) erigiu outras espécies que posteriormente passaram por sinonimização (HOPSON e KITCHING, 1972; BATTAIL, 1991; ABDALA e GIANNINI, 2000). Atualmente *M. pascuali* é a única espécie gonfodonte válida para a Argentina Formação Chañares. No Brasil, o gênero foi descrito por Barberena (1981a) através do reconhecimento de uma nova espécie, *M. ochagaviae*. Em rochas brasileiras é conhecido também um único registro de *M. pascuali*, baseado em um fragmento de crânio (SÁ-TEIXEIRA, 1995).

Na Argentina, o gênero *Massetognathus* é bastante utilizado para a bioestratigrafia devido à sua abundância, sendo um dos táxons-chave para a Zona de Associação (ZA) de *Massetognathus* – *Chanaresuchus*, na Formação Chañares (EZCURRA et al. 2017). No Brasil o táxon é encontrado na ZA de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá, da Supersequência Santa Maria (SOARES; ABDALA; BERTONI, 2011; HORN et al., 2014), representado por diversos espécimes. Entretanto, até o momento, não havia registros confirmados de *Massetognathus* nas outras ZA (e.g. *Santacruzodon* da Sequência Santa Cruz; *Hyperodapedon* e *Riograndia* da Sequência Candelária).

Neste trabalho é descrito o espécime UFRGS-PV-0712-T, coletado no afloramento Schoenstädt, no município de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, relacionado à ZA de *Santacruzodon*. O espécime havia sido previamente citado como *Massetognathus*-like (SCHULTZ; LANGER, 2007), *Massetognathus* sp. (ABDALA; RIBEIRO, 2010) e como *Santacruzodon* (RANIVOHARIMANANA et al., 2011), sem, entretanto, receber descrição e identificação taxonômica formal. O presente estudo confirmou a vinculação de UFRGS-PV-0712-T ao gênero *Massetognathus*, reconhecendo-o como *Massetognathus ochagaviae*. A presença de *M. ochagaviae* na ZA de *Santacruzodon* acarreta em implicações

bioestratigráficas envolvendo camadas triássicas brasileiras, argentinas e malgaxes, o que será discutido a seguir.

Como fruto do trabalho desenvolvido, foi elaborado o artigo científico intitulado “*On the occurrence of the traversodontid Massetognathus (Synapsida, Cynodontia) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic Implications*”, submetido ao periódico *Journal of South America Earth Sciences*, apresentado na Parte II desta dissertação.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivos Gerais

Descrever o espécime de traversodontideo UFRGS-PV-0712-T, identificado preliminarmente como “*Massetognathus-like*”; *Massetognathus* sp. e *Santacruzodon*, proveniente da Zona de Associação (ZA) de *Santacruzodon* da Sequência Pinheiros-Chiniquá (Triássico Superior da Supersequência Santa Maria) no Rio Grande do Sul, Brasil, e discutir questões taxonômicas e implicações bioestratigráficas envolvidas.

2.2 Objetivos Específicos

1. Descrever a morfologia craniana, mandibular e dentária do espécime UFRGS-PV-0712-T;
2. Comparar este espécime com táxons relacionados, representantes do clado Traversodontidae;
3. Identificar taxonomicamente o espécime, corroborando ou não sua vinculação ao gênero *Massetognathus*;
4. Testar a posição filogenética do espécime através de uma análise cladística;
5. Discutir as problemáticas taxonômicas envolvidas na identificação do espécime;
6. Discutir as implicações bioestratigráficas da ocorrência de UFRGS-PV-0712-T na ZA de *Santacruzodon*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material estudado

O espécime estudado (Figura 1) está tombado na coleção científica do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil, sob o número UFRGS-PV-0712-T. O material é composto por um sínocrânio com dentição. O material foi coletado no afloramento Schönstatt (52°27'0.5" W; 29°44'26.2" S), no município de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil, durante uma expedição de campo realizada em 2003. Apesar de recorrentemente ser citado como *Massetognathus*-like (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; SCHULTZ; LANGER, 2007); *Massetognathus* sp. (ABDALA; RIBEIRO, 2010), e até mesmo como *Santacruzodon hopsoni* (RANIVOHARIMANANA et al., 2011), o espécime UFRGS-PV-0712-T nunca recebeu uma descrição e uma identificação taxonômica formal.

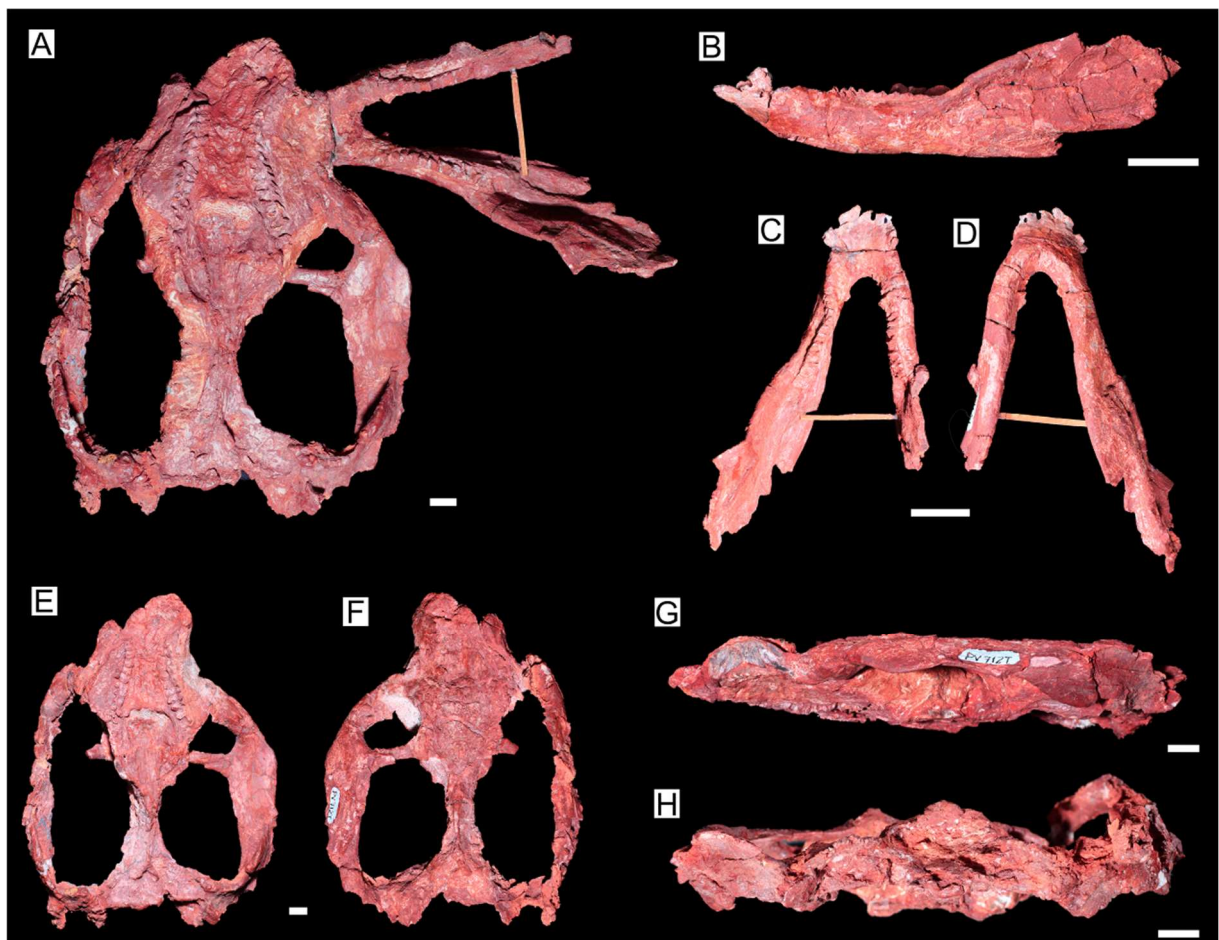


Figura 1. Espécime UFRGS-PV-0712-T. **A.** crânio e mandíbula como encontrados no momento da coleta; **B.** mandíbula em vista lateral esquerda; **C.** mandíbula em

vista dorsal; **D.** mandíbula em vista ventral; **E.** crânio em vista ventral; **F.** crânio em vista dorsal; **G.** crânio em vista lateral esquerda, com fragmento anterior da mandíbula ainda aderido; **H.** crânio em vista occipital. As barras de escala equivalem a 1 cm.

3.2 Preparação

O espécime foi preparado no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS com a utilização de marteletes pneumáticos PaleoTools Micro-Jack 1, 2 e 5, instrumentos odontológicos e demais ferramentas pertinentes e comumente utilizadas neste processo. A preparação consistiu em remover o sedimento e concreções nas quais o fóssil estava inserido. Após a preparação o material foi limpo com o uso de escovas macias e pinceis, em água corrente. Para estabilizar e proteger o fóssil durante e após a preparação utilizou-se a resina Paraloid B72 diluída em acetona com distintas concentrações. Em porções em que os ossos sofreram algum tipo de quebra ou fratura, a reconstituição destes foi realizada com o auxílio de Carbo-Wax, sendo o arco zigomático direito a principal região de ocorrência destas fraturas, devido à sua preservação fragmentária.

3.3 Ilustração

As fotografias do espécime foram obtidas em mais de uma ocasião utilizando câmeras dos modelos: Canon EOS Rebel T3i, Canon EOS Rebel T6 e Canon PowerShot SX110IS. As fotografias foram realizadas de diferentes vistas e ângulos.

As imagens foram tratadas com o *software* Photoshop CC 2017. O espécime foi ilustrado em diferentes vistas, para tal, utilizou-se técnica análoga à câmara clara (onde o espécime é ilustrado em uma folha colocada sobre a foto, com uma luz subjacente). Várias imagens com diferentes iluminações foram utilizadas e a ilustração foi feita em uma camada sobreposta a estas fotografias. O *software* utilizado foi o Inkscape 0.92.1, de acesso livre.

3.4 Descrição e Comparação

A comparação foi realizada com táxons de traversodontídeos escolhidos através da similaridade anatômica ao material estudado. As comparações foram feitas com espécimes depositados nas coleções da UFRGS, PUC e FZB, além de materiais publicados e fotografias de espécimes argentinos, cedidas por A. G. Martinelli e F. Abdala.

Os táxons utilizados na comparação foram principalmente:

Santacruzodon hopsoni Abdala e Ribeiro, 2003 (MCN PV 2768 - holótipo; MCN PV 2748; MCN PV 2751; MCN PV 2752; MCN PV 2770; MCP 4034 PV; MCP 4044 PV)

Dadadon isaloi Flynn et al. 2000 (UA 10606 - holótipo; UA 10605; UA 10612 UA 10613; UA 10615; FMNH PR 3035; FMNH PR 3036; FMNH PR 3037; FMNH PR 3038)

Massetognathus pascuali Romer, 1967 (PULR 011 - holótipo de *M. major*; PULR 013 - holótipo de *M. teruggii*; PULR 002 - holótipo de '*Megagomphodon oligodens*'; PULR 010 -holótipo de *M. pascuali*; UFRGS-PV-0968-T; MCP 3284)

Massetognathus ochagaviae Barberena, 1981 (MCP 3871 - neótipo; UFRGS-PV-0241-T; UFRGS-PV-0242-T; UFRGS-PV-0243-T; UFRGS-PV-0244-T; UFRGS-PV-245-T; UFRGS-PV-246-T; UFRGS-PV-1064-T)

3.5 Análise Filogenética

A análise filogenética foi realizada com o uso da matriz de dados de Liu e Abdala (2014) com modificações feitas por Melo, Abdala e Soares (2015), Melo, Martinelli e Soares (2017) e Pavanatto et al. (2018). A matriz compreendeu 78 caracteres e 33 táxons terminais representando a mais abrangente matriz de dados de cinodontes traversodontídeos (Anexo 9.1). O caráter 13 (processo zigomático do jugal) foi modificado em *M. pascuali* e *M. ochagaviae*, de ausente (2) para pouco projetado (0), baseado em observações pessoais dos espécimes PULR-002; PULR; 010; PULR-011; PULR-013; PVL-3671; PVL-3902; PVL-3906; PVL-4613; PVL-4729; UFRGS-PV-0968-T; MCP-3871; NHM UK PV 8429 e NHM UK PV 8430 (ver lista de caracteres no Anexo 9.2).

A matriz foi gerenciada com o uso do *software* Mesquite 3.5 e analisada utilizando-se o *software* TNT 1.5 (GOLOBOFF; CATALANO, 2016). O táxon terminal JSM100 se refere a um ?*Trirachodon* sp. juvenil descrito por Hopson (2005). Todos os caracteres foram tratados como não aditivos.

A descrição anatômica do espécime, a identificação taxonômica e sistemática paleontológica, as comparações com outros táxons e a análise filogenética são

apresentadas no artigo “*On the occurrence of the traversodontid Massetognathus (Synapsida, Cynodontia) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications*”, na Parte II desta dissertação.

4. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

As rochas triássicas do sul do Brasil foram descritas primeiramente no trabalho pioneiro de White (1908) no seu relatório para a Comissão do Carvão, onde, este descreve *red beds* nos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, as quais foram denominadas Rio do Rasto. Baseado na ocorrência do fóssil de *Scaphonyx fischeri* descoberto em Santa Maria e descrito por Woodward (1907), inferiu a idade triássica para todas as “camadas vermelhas do Rio do Rasto” indiferenciando estas (WHITE, 1908).

As pesquisas paleontológicas e geológicas tiveram um impulso inicial dado por von Huene e Stahlecker (1931), que em trabalhos no RS, descreveram várias espécies de vertebrados e corroboraram a idade triássica apontada por White (1908). Estes autores mantiveram a denominação de “camadas do Rio do Rasto”, dada, porém notaram uma diferenciação destas camadas no Rio Grande do Sul em dois distintos membros, o inferior rico em arenitos fluviais e afossilífero, e o superior, argiloso, com uma grande quantidade de répteis fósseis e troncos silicificados no topo.

Posteriormente, com o avançar dos estudos estratigráficos, esta sucessão portadora de fósseis do Triássico do Rio Grande do Sul foi denominada Formação Santa Maria por Gordon Jr. (1947, apud BORTOLUZZI, 1974). Nesta proposta a Formação Santa Maria corresponderia à base da Série São Bento (localizada abaixo da Formação Botucatu e da Serra Geral), já a Formação Rio do Rasto estaria no topo da série Passa Dois e de idade Permiana (Figura 2).

Gamermann (1973), não considerando a proposta de Gordon Jr. (1947), denominou as camadas entre a Formação Botucatu e a Formação Estrada Nova como Formação Rosário do Sul, subdividida em duas fácies, a inferior, composta por arenitos fluviais, denominada “fácies fluviais” e a superior, com fácies pelíticas supostamente lacustres, denominada “fácies Santa Maria”.

Como a denominação Formação Santa Maria (GORDON Jr., 1947) precedeu a denominação de Gamermann (1973), Bortoluzzi (1974) redefiniu estas camadas como Formação Santa Maria, dividida nas fácies Passo das Tropas (inferior) e Alemoa (superior). A Formação Rosário do Sul foi, então, redefinida como uma camada arenosa localizada entre o topo do Grupo Passa Dois e a Formação Santa Maria. Já a Formação Botucatu foi subdividida em dois membros, o Membro Caturrita e Membro Botucatu.

Posteriormente, Andreis, Bossi e Montardo (1980) elevaram o Membro Caturrita ao nível de formação – Formação Caturrita -, separando esta da Formação Botucatu; a Formação Rosário do Sul (*sensu* BORTOLUZZI, 1974) passou a ser chamada de Formação Sanga do Cabral. A Formação Santa Maria foi, então, dividida em Membro Passo das Tropas e Membro Alemoa. Andreis, Bossi e Montardo (1980) reuniram também todas as rochas triássicas do Rio Grande do Sul dentro do Grupo Rosário do Sul, composto, assim, pelas Formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita.

Faccini (1989) foi o primeiro a propor um esquema através da estratigrafia de sequências para o pacote continental paleozoico/mesozoico aflorante no Rio Grande do Sul, separando o Neopermiano até o Cretáceo em quatro sequências deposicionais, sendo estas:

Sequência I Rio do Rasto/Sanga do Cabral: Abrangendo a Formação Rio do Rasto e a Formação Sanga do Cabral, com idade Neopermiana a Eotriássica;

Sequência II Santa Maria: Correspondendo à Formação Santa Maria e a base da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980), de idade Meso a Neotriássica;

Sequência III Mata: Representando a porção superior da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980), caracterizada por arenitos contendo troncos de gimnospermas, de idade Neotriássica;

Sequência IV Botucatu: Correspondendo à Formação Botucatu, afossilífera com idade Eojurássica.

Zerfass et al. (2003) explicaram as deposições triássicas com base na orogenia Gondwanides (VEEVERS; COLE; COWAN, 1994), o que causou o surgimento de uma série de bacias do tipo *rift* devido às forças tectônicas. Os autores dividiram as camadas em duas supersequências, a Sanga do Cabral e a Santa Maria. A Supersequência Santa Maria, por sua vez, foi subdividida em três sequências de terceira ordem: Sequência Santa Maria 1, que corresponde à porção inferior da Formação Santa Maria (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980) ou à metade inferior da Sequência II Santa Maria (*sensu* Faccini, 1989); Sequência Santa Maria 2, que corresponde à porção superior da Formação Santa Maria e à base da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980) ou à metade superior da Sequência II Santa Maria (*sensu* Faccini, 1989); e Sequência

Santa Maria 3, que corresponde ao topo da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980) ou à Sequência III Mata (*sensu* Faccini, 1989).

A divisão de Zerfass et al. (2003) é a utilizada atualmente, tendo sido ampliada por Horn et al. (2014) que, com base em caracteres sedimentológicos, estruturais e paleontológicos, definiram uma nova sequência, localizada entre as sequências 1 e 2 de Zerfass et al. (2003). Esta nova sequência, denominada Sequência Santa Cruz, é composta por arenitos conglomeráticos delimitados por uma discordância na sua base e sobrepostos por siltitos. Com esta nova sequência a ordem proposta por Zerfass et al. (2003) teve de ser alterada. Assim, Horn et al. (2014) propuseram uma nova nomenclatura para estas sequências, sendo estas, Sequência Pinheiros-Chiniquá, Sequência Santa Cruz, Sequência Candelária e Sequência Mata (Figura 2).

	Gamermann 1973	Schneider et al. 1974	Bortoluzzi 1974	Andreis et al. 1980	Faccini 1989	Zerfass et al. 2003	Horn et al. 2014
Ma. 196.6	JUR. Formação Botucatu	Formação Botucatu	Botucatu s.s.	Formação Botucatu	Sequência IV Botucatu	Fm. Guará	
			Mb. Caturrita				
203.6	TRIÁSSICO Formação Rosário do Sul Fácies Santa Maria (fossilífera)	Membro Santa Maria	Formação Santa Maria	Formação Caturrita	Sequência III Mata	Sequência Santa Maria 3	Sequência Mata
216.5		Formação Rosário do Sul			Fácies Alemoa	Sequência II Santa Maria	Sequência Santa Maria 2
228			Fácies Passo das Tropas	Fm. Santa Maria	Sequência Santa Maria 1		
251.0		Fácies Fluvial (afossilífera)	Formação Rosário do Sul s.s.			Grupo Rosário do Sul	Formação Sanga do Cabral
	PER.	Fm. Rio do Rasto	Fm. Rio do Rasto			Fm. Rio do Rasto/Pirambóia	Fm. Rio do Rasto/Pirambóia
		Grupo Passa Dois					

Figura 2. Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico brasileiro. Modificado de Soares, Abdala e Bertoni (2011). Abreviações: JUR, Jurássico; PER, Permiano; Fm, Formação; Mb, Membro; s.s., *sensu strictu*.

A sequência Santa Cruz, é composta por siltitos vermelhos similares aos encontrados na Sequência Pinheiros-Chiniquá intercalados com arenitos e conglomerados. Esta sequência possui afloramentos nos municípios de Santa Cruz do Sul, Vera Cruz e Venâncio Aires, sendo que neste pacote de rochas que se encontram os tetrápodes fósseis da Zona de Associação de *Santacruzodon* (HORN et al. 2014), discutida a seguir.

4.1 Biostratigrafia da Supersequência Santa Maria

Desde os pioneiros trabalhos de von Huene (1928, 1931), com base no conteúdo de microfósseis, já se notava uma diferença na composição faunística/florística dentre as “camadas do Rio do Rasto”. A região de Santa Maria era caracterizada por faunas dominadas por rincossauros, enquanto que na região de Chiniquá, município de São Pedro do Sul, eram encontrados muitos terápsidos e rauissúquios. Além disso, no Membro passo das Tropas eram encontrados apenas fósseis vegetais, o mesmo ocorrendo em arenitos na região de Mata e São Pedro do Sul, caracterizados exclusivamente por lenhos fossilizados.

Barberena (1977) deu início aos estudos bioestratigráficos das camadas triássicas do sul do Brasil, dividindo a Formação Santa Maria (sensu BORTOLUZZI, 1974) em três Zonas de Associação:

Zona-Associação de Therapsida: na região de Pinheiros e Chiniquá. A união destas duas localidades sob uma mesma zona foi baseada principalmente na proporção similar entre os grupos representados. As espécies mais expressivas eram os dicinodontes *Dinodontosaurus turpior* von Huene, 1935; *Stahleckeria potens* von Huene, 1935; os cinodontes *Belesodon magnificus* von Huene, 1936, *Chiniquodon thetonicus* von Huene, 1936, *Traversodon stahleckeri* von Huene, 1936, *Exaeretodon major* von Huene, 1936, *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981; e o “tecodonte” *Prestosuchus chiniquensis* von Huene, 1942.

Zona-Associação de Dicroidium: nas fácies Passo das Tropas (sensu BORTOLUZZI, 1974; ou Membro Passo das Tropas sensu ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980). A assembleia era dominada por fósseis da flora *Dicroidium* (GORDON Jr.; BROWN, 1952); insetos (PINTO, 1956); conchostráceos (KATOO, 1971); e escamas e ossos de peixes (BELTRÃO, 1965).

Zona-Associação de Rhynchocephalia: na região de Santa Maria. Com grande ocorrência de rincossauros (à época incluídos em Rhynchocephalia), como *Scaphoxyx fischeri* Woodward, 1907; o dinossauro *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970; diversos “Thecodontia” (e.g., *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946; *Hoplitosuchus raii* von Huene, 1942; *Rauisuchus tiradentes* von Huene, 1942; *Rhadinosuchus gracilis* von Huene, 1942) e cinodontes (e.g., *Therioherpeton cagnini* Bonaparte e Barberena, 1975; *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928).

Esta divisão em Zonas de Associação se mostrou útil, porém, devido às características dos afloramentos, normalmente ravinas, e a grande distância entre estes, além da falta de continuidade lateral, a definição dos bio-horizontes era apenas tentativa. Assim, devido à dificuldade de se estabelecer zonas-de-associação consistentes, Barberena et al. (1985) propuseram, ao invés de zonas de associação, a utilização do conceito de faunas-locais (*sensu* SIMPSON, 1971). Os autores reconheceram cinco faunas-locais para o pacote triássico do Rio Grande do Sul, com base no conteúdo fossilífero reconhecido naquela época:

Fauna Local de Catuçaba: de idade Eo-triássica, ocorre na Formação Sanga do Cabral, correlacionável com a Zona de *Lystrosaurus* da Bacia do Karoo por conta da presença compartilhada de *Procolophon pricei* (LAVINA, 1983), anfíbios lidekkerinídeos e o ritidosteídeo *Deltasaurus* (BARBERENA; LAVINA; BECKER, 1981).

Fauna Local de Pinheiros: idade Meso-triássica, localizada em Candelária, Rincão do Pinhal e Vila Melo. Com abundância de *Dinodontosaurus* Romer, 1943 e *Massetognathus* Romer, 1967, e com ocorrência do procolofonídeo *Candelaria barbouri* Price, 1947; dos dicinodontes *Barysoma lenzi* Romer e Price, 1944 e cf. *Chanaria* sp.; dos cinodontes cf. *Chiniquodon theotonicus* von Huene, 1936, cf. *Belesodon magnificus* von Huene, 1936, *Probelesodon kitchingi* Sá-Teixeira, 1979; dos proterochâmpsios *Gualosuchus* Romer, 1971a e cf. *Chanaresuchus* Romer, 1971a.

Fauna Local de Chiniquá: de idade Meso-triássica, na localidade de Chiniquá, município de São Pedro do Sul. Ocorriam nesta: os dicinodontes *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 e *Dinodontosaurus* spp. von Huene, 1935; os cinodontes *Chiniquodon theotonicus* von Huene, 1936, *Belesodon magnificus* von Huene, 1936, *Traversodon stahleckeri* von Huene, 1936 e *Exaeretodon major* von Huene, 1936; os “tecodontes”, *Prestosuchus* spp. von Huene, 1942 e *Procerosuchus celer* von Huene, 1942; e o possível dinossauro *Spondylosoma absconditum* von Huene, 1942. Em comparação com a Fauna Local de Pinheiros, *Dinodontosaurus* era menos frequente e *Massetognathus* estava ausente.

Fauna Local de Alemoa: com idade Meso-Neo-triássica, ocorria nos arredores de Santa Maria e em Inhamandá. Composta por ocorrências do rincosauro *Scaphonyx fischeri* Woodward, 1907; dos cinodontes *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928, *Therioherpeton cagnini* Bonaparte e Barberena, 1975 e *Thrinaxodon brasiliensis* Barberena,

Bonaparte e Sá-Teixeira, 1987; dos “tecodontes” *Hoplitosuchus rauli* von Huene, 1942, *Rauisuchus tiradentes* von Huene, 1942, *Radinosuchus gracilis* von Huene, 1942, *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946; do dinossauro *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970; e do aetossauro *Aetosauroides inhamandensis* Zacarias, 1982. Os rincossauros são abundantes, os cinodontes são menos abundantes, os dicinodontes não ocorrem. Esta Fauna é correspondente à da Zona de Associação de Rhynchocephalia de Barberena (1977).

Fauna Local de Botucaraí: com idade Neo-triássica, localizada na região de Candelária e Venâncio Aires. Era composta pelo dicinodonte *Jachaleria candelariensis* Araújo e Gonzaga, 1980; pelo proterochâmpio *Proterochampsia nodosa* Barberena, 1982; pelo rincossauro *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo e Schultz, 1987; e pelo cinodonte *Exaeretodon* sp. Cabrera, 1943.

Ao estudar a Fauna Local de Botucaraí, Scherer (1994) constatou que o dicinodonte *Jachaleria candelariensis* ocorria em um nível distinto daquele de do rincossauro *Scaphonyx* e cinodonte *Exaeretodon*, apesar de que somente em um afloramento localizado em Candelária (afloramento Botucaraí). Com isso, o autor propôs a individualização de um novo intervalo, “Intervalo de *Jachaleria*”, este correlacionável com a base da Formação Los Colorados da Argentina, de onde provinha o dicinodonte *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1971.

Schultz (1995), baseado nas discussões anteriores, reconheceu oito distintas associações de microfósseis no Triássico do Rio Grande do Sul, são estas:

Associação 1: *Procolophon* + anfíbios (= Fauna Local de Catuçaba *sensu* BARBERENA et al., 1985), ocorria na região dos municípios de Mata, Dilermando de Aguiar e Cachoeira do Sul (Figura 3);

Associação 2: Rincossauro primitivo, o “Rincossauro de Mariante” + dicinodonte indeterminado (AZEVEDO; SCHULTZ; BARBERENA, 1990), ocorria na localidade de Porto Mariante (Figura 3);

Associação 3: Dicinodontes (*Dinodontosaurus* + outros) + cinodontes (*Massetognathus*, *Chiniquodon*, *Belesodon*, *Probelesodon*, *Traversodon*) + “tecodontes” (rauissuquíos e *Cerritosaurus*), sem rincossauros, ocorria entre os municípios de Dona Francisca até Porto Mariante, incluindo Venâncio Aires, Santa Cruz do Sul e Candelária (Figura 3);

Associação 4: Flora *Dicroidium* + restos de peixes (= Zona de Associação de *Dicroidium sensu* BARBERENA, 1977), ocorria apenas na região do município de Santa Maria (Figura 3);

Associação 5: Rincossauros (*Scaphonix fischeri* + *Hyperodapedon*) + cinodontes (diferentes da associação 3: *Gomphodontosuchus*, *Therioherpeton* e *Thrinaxodon*) + “tecodontes” (fragmentos de ?rauissuquíos) + dinossauro (*Staurikosaurus*), sem dicinodontes, ocorria nos municípios de São Pedro, Candelária e Venâncio Aires (Figura 3);

Associação 6: Rincossauro (*Scaphonyx sulcognathus*) + cinodontes (*Exaeretodon*, exclusivo deste intervalo) + “tecodonte” (*Proterochampsia*, exclusivo deste intervalo), era encontrada nos municípios de Santa Maria e Candelária (Figura 3);

Associação 7: Dicinodonte *Jachaleria candelariensis* (exclusivo deste intervalo) + dentes de arcossauros/dinossauros (indeterminados) (= Intervalo de *Jachaleria sensu* SCHERER, 1994), ocorria apenas na região de Candelária (Figura 3);

Associação 8: Flora de coníferas, ocorria na região mais a oeste, nos municípios de Dilermando de Aguiar, São Pedro e Mata (Figura 3).

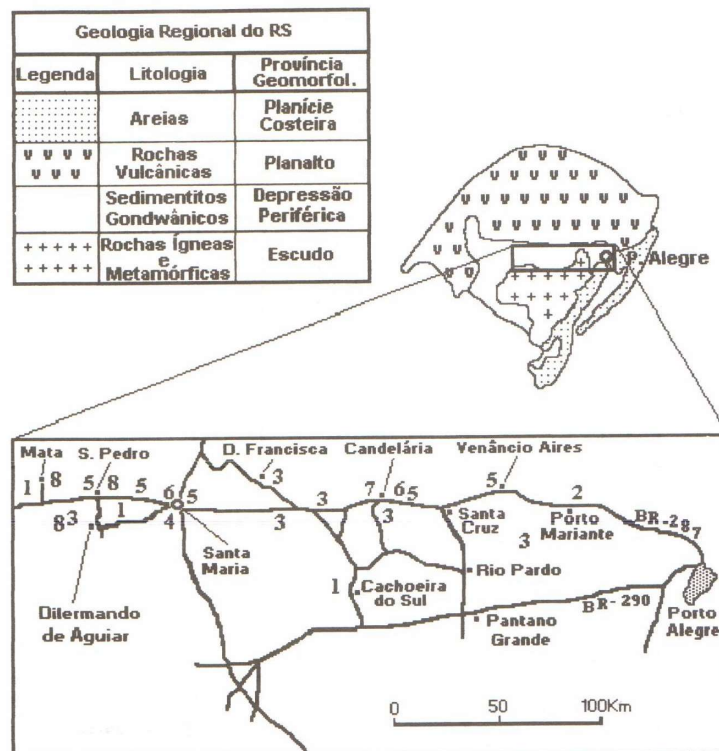


Figura 3. Localização das principais localidades das 8 associações triássicas propostas por Schultz (1995). Retirado de Schultz (1995).

Schultz, Scherer e Barberena (2000) afirmaram que à época não havia refinamento suficiente para mais do que três subdivisões bioestratigráficas para o Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, mesmo com as variações locais das faunas, propondo assim a Cenozona de Therapsida (= Associações 2 e 3; de SCHULTZ, 1995) e a Cenozona de Rhynchosauria (= Associações 5 e 6 de SCHULTZ, 1995) no Membro Alemoa da Formação Santa Maria; e o “Intervalo de *Jachaleria*” (= Associação 7 de SCHULTZ, 1995), correspondendo à fauna da base da Formação Caturrita registrada no afloramento Botucaraí, em Candelária .

Pouco após, Abdala, Ribeiro e Schultz (2001), com base em materiais coletados em um novo afloramento (Schoenstädt), localizado em Santa Cruz do Sul, estabeleceram uma nova associação, denominada Biozona de Traversodontídeos, devido à grande abundância destes cinodontes, posicionada entre as Cenozonas de Therapsida e de Rhynchosauria, Os cinodontes traversodontídeos foram identificados inicialmente em quatro morfotipos distintos, aparentemente diferentes dos cinodontes registrados nas outras cenozonas. Dois desses morfotipos foram formalmente descritos como *Santacruzodon hopsoni* ABDALA; RIBEIRO, 2003, e *Menadon besairiei* (MELO; ABDALA; SOARES, 2015).

No final da década de 1990 e início dos anos 2000 muitos afloramentos novos foram descobertos nas camadas da Formação Caturrita localizados em Candelária e Faxinal do Soturno, e uma nova fauna foi caracterizada, somando-se aos registros do Intervalo de *Jachaleria*. Esta nova Cenozona de Ictidosauria (RUBERT; SCHULTZ, 2004) incluía, assim, *Jachaleria candelariensis*; dentes isolados de arcossauros; um rosto de fitossauro (LUCAS; KISCHLAT, 2003); o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro, 1999; o cinodonte “ictidossauro” *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro, 2001, os cinodontes *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte et al., 2003 e *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte et al., 2003; o procolofonídeo *Soturnia caliodon* Cisneros e Schultz, 2003; além de esfenodontes (FERIGOLO, 2000).

Schultz e Soares (2006) substituíram o termo “Ictidosauria” por Mammaliaomorpha, para melhor representar as relações filogenéticas do grupo desta zona, uma vez que os brasilodontídeos *Brasilodon* e *Brasilitherium* foram apontados por Bonaparte, Martinelli e Schultz (2005) como táxons-irmãos dos Mammaliaformes. Posteriormente, Soares, Abdala e Bertoni (2011) renomearam a Biozona de Traversodontídeos para Zona de Associação de *Santacruzodon* e Soares, Horn e Schultz (2011) substituíram Cenozona de Mammaliaomorpha por

Zona de Associação de *Riograndia*, levando em consideração os táxons mais abundantes encontrados em cada associação. As zonas subjacentes foram denominadas de ZA de *Dinodontosaurus* e ZA de *Hyperodapedon*, estas últimas já propostas por Lucas (2001) (Figura 4).

	Litoestratigrafia	Barberena et al. 1977	Barberena et al. 1985	Scherer 1994	Schultz 1995	Schultz et al. 1995	Abdala et al. 2001	Soares et al. 2011
Noriano	Formação Caturrita							Zona de Associação de <i>Riograndia</i>
			Fauna Local de Botucaraí	Nível de <i>Jachaleria</i>	Associação 7	Intervalo de <i>Jachaleria</i>	Intervalo de <i>Jachaleria</i>	
Carniano	Formação Santa Maria	Zona de Associação de Rhynchocephalia		Cenozona de Rhynchosauria	Associação 6	Cenozona de Rhynchosauria	Biozona de Rhynchosauria	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i>
			Fauna Local de Alemoa		Associação 5			
Ladiniano		Zona de Associação de <i>Dicrodium</i>			Associação 4		Biozona de Traversodontídeos	Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>
		Zona de Associação de Therapsida	Fauna Local de Chiniquá	Cenozona de Therapsida	Associação 3	Cenozona de Therapsida	Biozona de Therapsida	Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i>
Anisiano		Fauna Local de Pinheiros		Associação 2				

Figura 4. Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria. Modificado de Melo (2014).

Especialmente nas últimas duas décadas, o conhecimento atual sobre o conteúdo taxonômico de cada ZA da Supersequência Santa Maria foi bastante ampliado, com novos achados, e refinado, com estudos enfocando análises filogenéticas. Isso permitiu correlações bioestratigráficas mais consistentes com faunas de unidades argentinas, africanas e malgaxes. Além disso, datações absolutas feitas na Argentina e no Brasil vieram a reforçar tais correlações.

A **Zona de Associação de *Dinodontosaurus*** é correlacionada, principalmente, com a fauna da Formação Chañares (Figura 5), da Argentina, devido à presença dos cinodontes *Massetognathus*, *Chiniquodon*, *Aleodon* e *Scalenodon* (aff. *Scalenodon* na Argentina) (VON HUENE, 1936; CROMPTON, 1955; ROMER, 1967; MELO; ABDALA; RIBEIRO, 2010; MARTINELLI; SOARES, 2017; MARTINELLI et al. 2017) e do dicinodonte *Dinodontosaurus* (ROMER, 1943; PAVANATTO et al. 2018). Além destes as duas faunas possuem táxons proximamente relacionados filogeneticamente, como os rauissúquios *Decuriasuchus* e *Prestosuchus* (no Brasil) e *Luperosuchus* (na Argentina) e os doswelídeos *Archeopelta* (no Brasil) e *Tarjadia* (na Argentina) (VON HUENE, 1942; ROMER, 1971a, b; ARCUCCI; MARSICANO, 1999; DESOJO; EZCURRA; SCHULTZ, 2011;

FRANÇA; FERIGOLO; LANGER, 2011; MARTINELLI et al. 2017). Esta ZA possui, também, táxons compartilhados com formações da África, como o cinodonte *Luangwa*, que ocorre na Formação Ntawere (Zâmbia) e na Formação Omingode (Namíbia), além do cinodonte *Chiniquodon* e do dicinodonte *Stahleckeria* que também ocorrem na Formação Omingode (Namíbia) (VON HUENE, 1935; VON HUENE, 1936; ABDALA; SÁ-TEIXEIRA, 2004; ABDALA et al., 2013).

A ZA de *Dinodontosaurus* não conta com datações radiométricas até o momento, sendo a sua idade inferida com base nas datações existentes na correlata Formação Chañares, da Argentina. As primeiras datações obtidas por radioisótopos (MARSICANO et al., 2015) apontaram uma idade de $236,1 \pm 0,6$ Ma (Carniano inicial) para a unidade argentina. Ezcurra et al. (2017) conduziram novas datações nas porções superior e inferior da Formação Chañares, obtendo as idades de $236,2 \pm 1,1$ Ma (porção inferior) e $233,6 \pm 1,1$ Ma (porção superior), posicionando a formação no Ladiniano final/Carniano inicial.

Recentemente, Ezcurra et al. (2017) reconheceram na metade inferior da Formação Chañares duas distintas Zonas de Associação, a ZA de *Tarjadia* (base), dominada por Pseudosuchia, Dicynodontia e Cynodontia; e a ZA de *Massetognathus* – *Chanaresuchus* (topo), composta predominantemente por cinodontes. Em trabalhos prévios, é discutida a possibilidade de a ZA de *Dinodontosaurus* ser correlata com estas duas ZA reconhecidas na Argentina (veja MARTINELLI et al., 2017; EZCURRA et al., 2017), portanto, esta ZA possuiria a mesma idade da porção inferior da Formação Chañares, $236,2 \pm 1,1$ Ma.

A ZA de *Santacruzodon*, foco do presente trabalho, será tratada em um tópico a seguir.

A ZA de *Hyperodapedon* possui táxons em comum com a Formação Ischigualasto da Argentina (Figura 5), sendo estes: o traversodontídeo *Exaeretodon* Cabrera, 1943, o aetossauro *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960, o proterochâmpio *Proterochampsia* Reig, 1959 e principalmente, o rincossauro *Hyperodapedon* Huxley, 1859. Esta ZA apresenta afinidades também com as Formações indianas Maleri e Tiki, que igualmente possuem ocorrências de *Exaeretodon* e *Hyperodapedon* (MUKHERJEE; RAY, 2014; RAY, 2015). Além destes, as duas unidades registram a ocorrência de dinossauros basais, como os Herrerasauridae. No Brasil é registrada a ocorrência de *Staurikosaurus pricei*, que é

recuperado filogeneticamente em uma politomia com *Herrerasaurus ischigualastensis* + *Sanjuansaurus gordilloi* (REIG, 1963; COLBERT, 1970; LANGER; BENTON, 2006; ALCOBER; MARTINEZ, 2010), os quais ocorrem na Formação Ischigualasto, reforçando ainda mais a correlação destas unidades.

A Formação Ischigualasto, no oeste da Argentina, possui datações radiométricas indicando idades entre 230,3 Ma e 231,4 Ma (ROGERS et al., 1993; FURIN et al., 2006). Em trabalho mais recente (MARSICANO et al., 2015), foram datadas a base e o topo da Formação Ischigualasto, posicionando-a no Carniano tardio/Noriano inicial, $231,4 \pm 0,3$ até $225,9 \pm 0,9$ Ma. Recentemente, a localidade-tipo de *Saturnalia tupiniquim*, relacionada bioestratigraficamente à ZA de *Hyperodapedon*, foi datada através de zircões detríticos obtendo-se a idade de deposição máxima de $233,23 \pm 0,61$ Ma (LANGER; RAMEZANI; DA-ROSA, 2018), próxima à idade obtida para a porção inferior da Formação Ischigualasto, confirmando a correlação entre a ZA de *Hyperodapedon* e a Biozona de *Scaphonyx* – *Exaeretodon* – *Herrerasaurus* da Formação Ischigualasto (MARTINEZ et al., 2012).

A última e mais recente ZA do Triássico brasileiro, a **ZA de Riograndia** é associada com a Fauna de La Esquina que caracteriza a porção inferior da Formação Los Colorados da Argentina (MARTINEZ; FERNANDEZ; ALCOBER, 2013). (Figura 5) pela ocorrência compartilhada do dicinodonte *Jachaleria*. Além deste, cinodontes ictidossauros/triteledontídeos (e.g. *Riograndia guaibensis* e *Irajatherium hernandezii*) e dinossauros sauropodomorfos como *Unaysaurus tolentinoi* Leal et al., 2004 e *Macrocollum itaquii* Müller, Langer e Dias-da-Silva, 2018, reforçam a correlação com a fauna de La Esquina, que contém o triteledontídeo *Chalimnia musteloides* Bonaparte, 1980 e o sauropodomorfo *Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1969. Afinidades faunísticas com a Formação Elliot, na África do Sul se dão pela presença do triteledontídeo *Elliotherium kersteni* Sidor e Hancox, 2006 e do sauropodomorfo *Melanorosaurus readi* Haughton, 1924. A presença do rincocefálio *Clevosaurus* (BONAPARTE; SUES, 2006) remete esta ZA a diversos depósitos do Triássico Superior e Jurássico de todo o mundo (HSIOU; DE-FRANÇA; FERIGOLO, 2015).

Recentemente, Langer, Ramezani e Da-Rosa (2018) também conduziram datações radioisotópicas na localidade Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno, onde

é encontrado o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis*, os pequenos cinodontes, procolofonídeos e rincocefálios, componente da ZA de *Riograndia*. A idade obtida de ~225,5 Ma (Noriano) é similar à obtida para a porção superior da Formação Ischigualasto (225,9 ± 0,9 Ma; MARSICANO et al., 2015), próximo ao limite com a Formação Los Colorados, onde se encontra a Fauna de La Esquina. Esta datação corrobora a correlação entre a ZA de *Riograndia* com a base da Formação Los Colorados e a porção superior da Formação Ischigualasto.

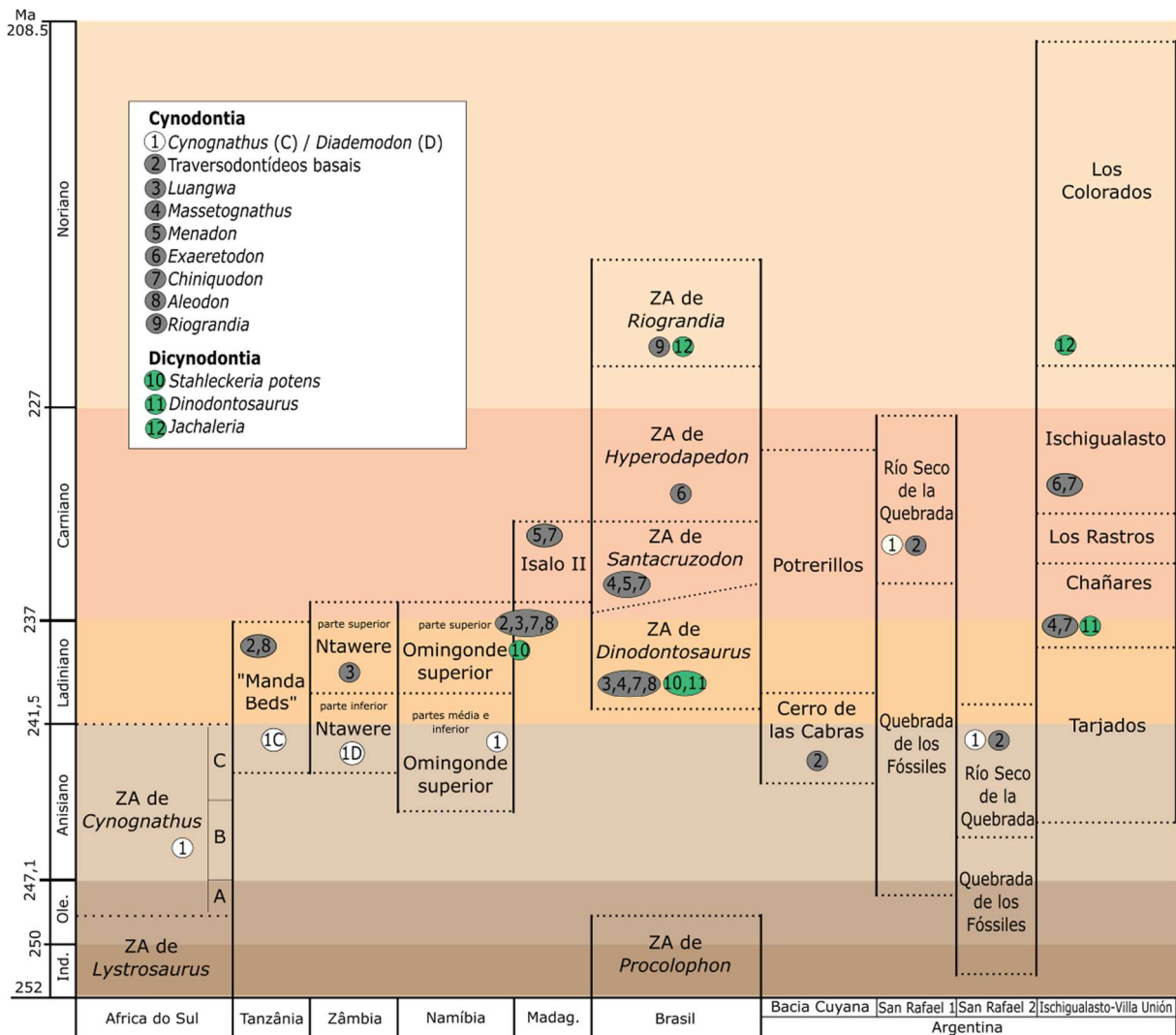


Figura 5. Bioestratigrafia de unidades do Triássico do Gondwana e os táxons de Therapsida (dicinodontes e cinodontes) relevantes de cada uma destas. Modificado de Martinelli et al. (2017). Abreviações: **ZA**, Zona de Associação, **Ind.**, Induano, **Ole.**, Olenequiano, **Madag.**, Madagascar.

4.2 Zona de Associação de *Santacruzodon*

Esta associação faunística foi reconhecida primeiramente no afloramento Schoenstätt, em Santa Cruz do Sul, localizado na BR471 a cerca de 150 km de Porto Alegre (29°44'22"S; 52°27'01"W; Figura 6), Rio Grande do Sul, por Abdala,

Ribeiro e Schultz (2001). Neste afloramento foi observada, desde o início das pesquisas na localidade, uma predominância de cinodontes dentre os fósseis encontrados, sendo a franca maioria destes cinodontes formas herbívoras (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; ABDALA; RIBEIRO, 2003).

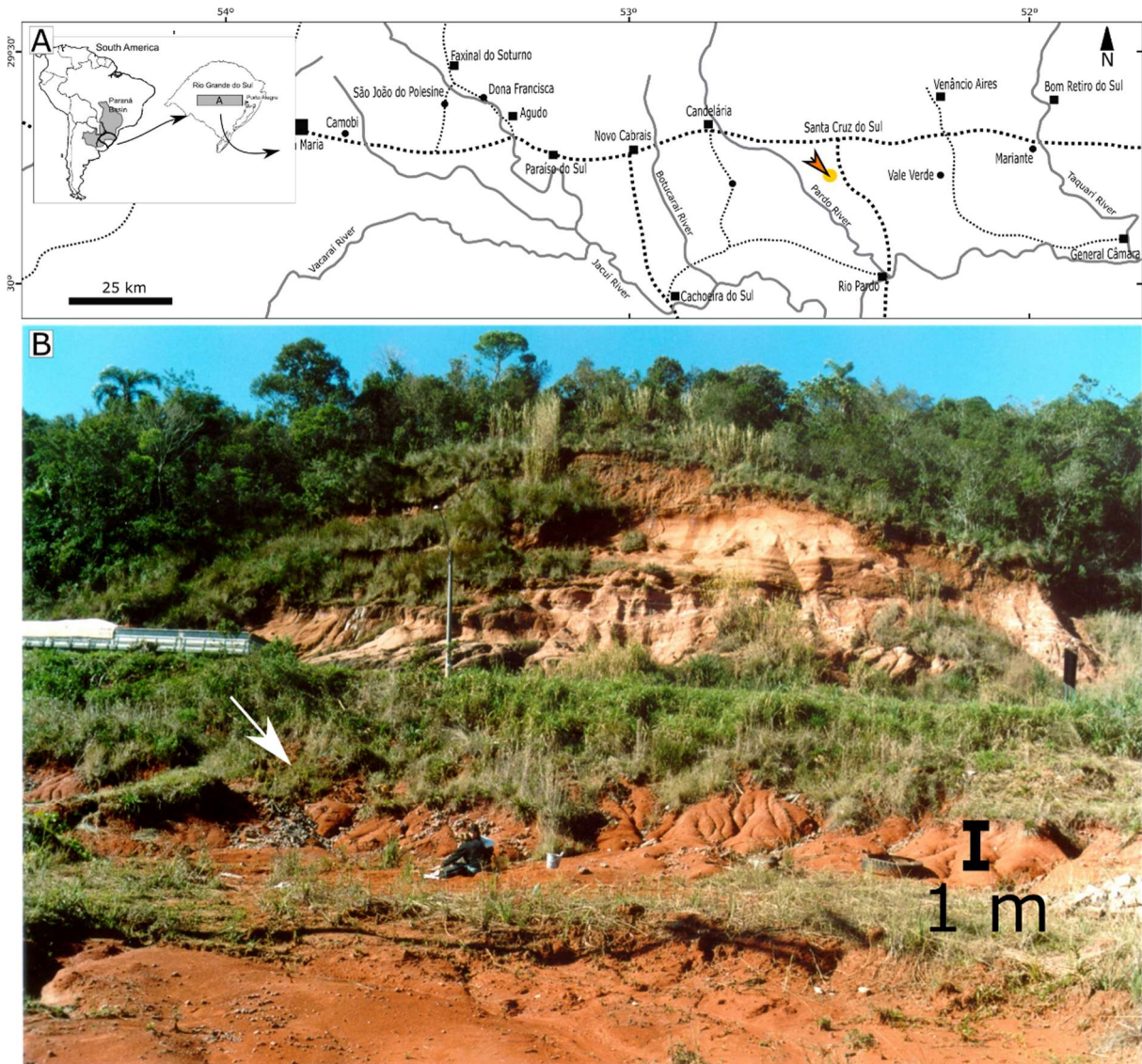


Figura 6. Afloramento Schoenstatt. **A.** Localização geográfica do afloramento Schoenstatt em Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul; **B.** Fotografia do afloramento. A seta indica o nível onde os fósseis são encontrados, abaixo da rodovia. Mapa modificado de Martinelli et. al. (2017). Fotografia cedida por Cristina Bertoni-Machado.

O afloramento foi inicialmente descrito por Abdala, Ribeiro e Schultz (2001) e devido a essa abundância de cinodontes herbívoros, identificados como pertencentes à família Traversodontidae, a associação ali encontrada foi denominada como Biozona de Traversodontídeos. A biozona foi descrita com o

reconhecimento de quatro morfotipos de traversodontídeos. O Tipo I foi descrito como uma forma semelhante a *Menadon besairei* Flynn et al. 2000 do Grupo Isalo II de Madagascar e à *Exaeretodon* sp, (táxon típico do Triássico argentino e sulriograndense que ocorre na Formação Ischigualasto da Argentina e na ZA de *Hyperodapedon* da Sequência Candelária). O Tipo II foi associado a *Dadadon isaloi* Flynn et al. 2000, também do Grupo Isalo II de Madagascar. O Tipo III foi associado à *Massetognathus* Romer, 1967, que ocorre também na ZA de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá e na Formação Chañares da Argentina. O Tipo IV foi considerado semelhante à *Boreogomphodon jeffersoni* Sues e Olsen, 1990, da América do Norte.

Posteriormente, Abdala e Ribeiro (2003) descreveram o traversodontídeo Tipo II como *Santacruzodon hopsoni* (Figura 7), confirmando sua proximidade filogenética com *Dadadon isaloi*. Devido à abundância de *Santacruzodon* neste afloramento, a Biozona de Traversodontídeos, como já comentado, foi posteriormente renomeada por Soares, Abdala e Bertoni (2011) para ZA de *Santacruzodon*.

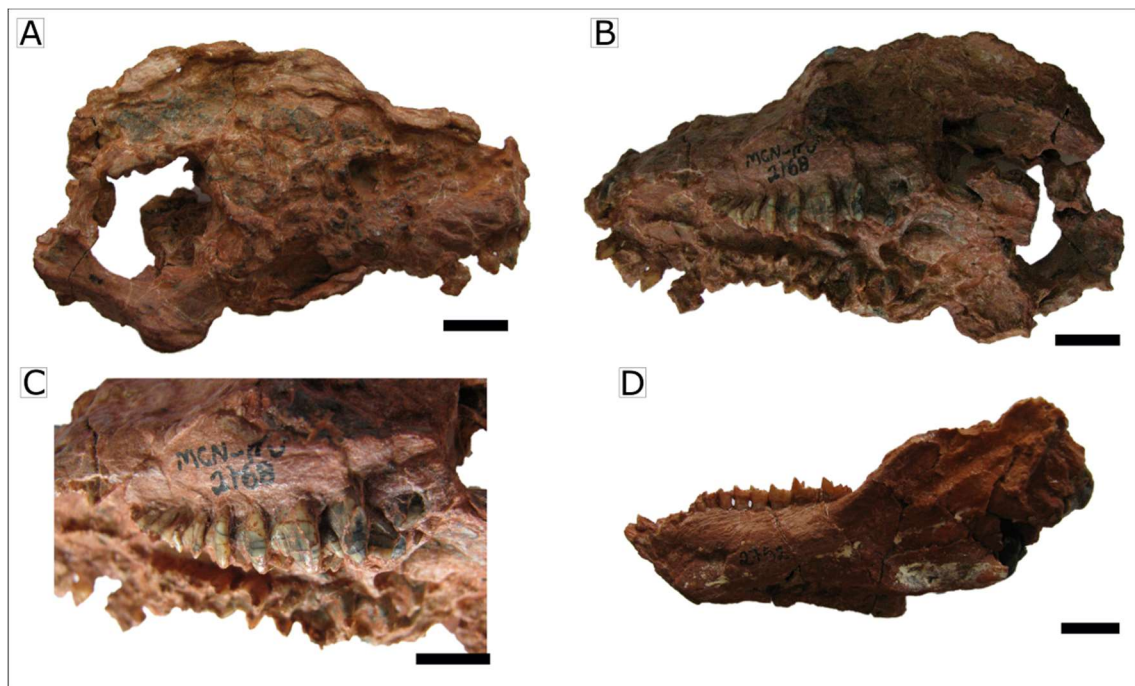


Figura 7. Traversodontídeo *Santacruzodon hopsoni*. Holótipo MCN PV2768, em vista dorsal direita (A); ventral esquerda (B); ventral esquerda com detalhe dos dentes pós-caninos (C); e espécime MCN PV2752, mandíbula em vista lateral esquerda (D). As escalas correspondem a 1 cm. Fotografias do autor.

Atualmente, sabe-se que a fauna da ZA de *Santacruzodon* era muito mais diversa e mais abrangente geograficamente do que se estimava inicialmente. Muitos outros materiais de *Santacruzodon* foram coletados nos municípios de Venâncio

Aires e Vera Cruz (ALVARENGA; SOARES, 2014). Materiais inéditos encontrados em Vera Cruz ainda aguardam descrição e identificação. O traversodontídeo Tipo II de Abdala, Ribeiro e Schultz (2001) foi identificado por Melo, Abdala e Soares (2015) como sendo *Menadon besairei* (Figura 8; Figura 10), reforçando mais ainda a relação da ZA de *Santacruzodon* com o Grupo Isalo II, de Madagascar. No afloramento Schoenstädt foram encontrados outros exemplares não só de traversodontídeos, mas de cinodontes probainognathia carnívoros como o Probainognathidae *Santacruzgnathus* (MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016; Figura 9) e *Chiniquodon* sp. (Chiniquodontidae) (BERTONI; MARTINELLI; RIBEIRO, 2016). Também foram descritos o proterochâmpso *Chanaresuchus bonapartei* (RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013, considerado um Radinosuchidae indeterminado por EZCURRA et al., 2015) e o “rauissúquio” *Dagasuchus santacruzensis* (LACERDA; SCHULTZ; BERTONI-MACHADO, 2015; Figura 9; Figura 10). Ainda assim, esta associação permanece como sendo dominada por cinodontes traversodontídeos.



Figura 8. Traversodontídeo *Menadon besairei*. Espécime UFRGS-PV-1164-T em vista dorsal (A); em vista ventral (B); em vista lateral (C); espécime UFRGS-PV-1165-T em vista lateral direita (D); e em vista dorsal com detalhe da dentição (E). As escalas correspondem a 1 cm. Fotografias cedidas por Tomaz Panceri Melo.

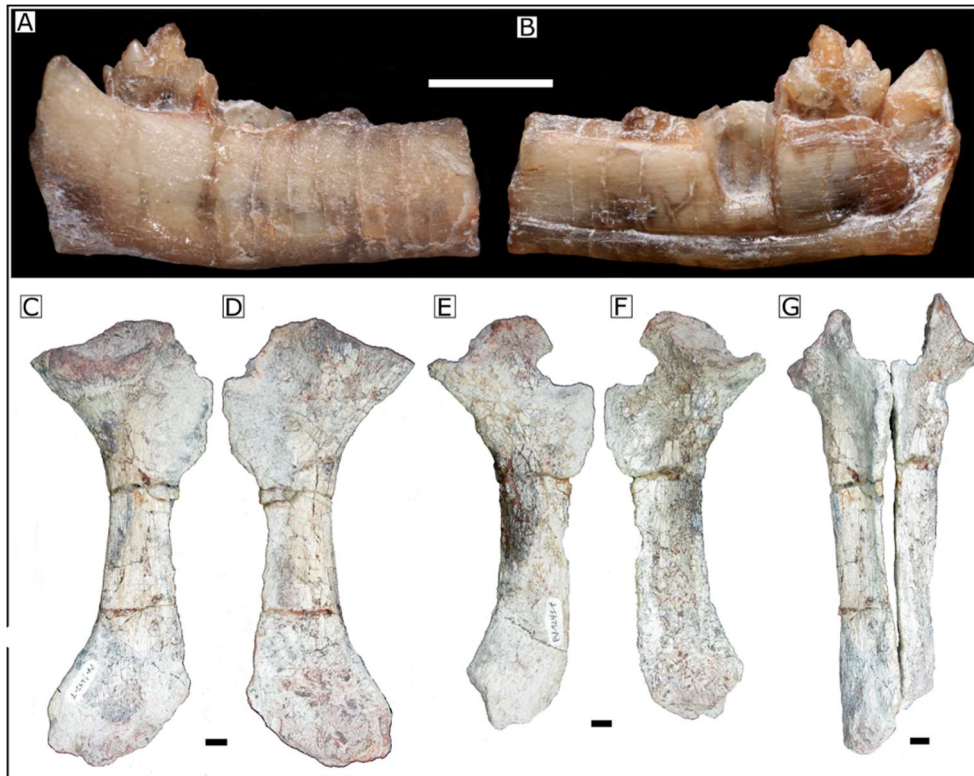


Figura 9. A-B UFRGS-PV-1121-T, Holótipo de *Santacruzgnathus abdalai*, porção da mandíbula inferior direita (retirado de Martinelli, Soares e Schwanke, 2016); C-G Holótipo de *Dagasuchus santacruzensis* UFRGS-PV-1245-T, C. ísquio direito em vista lateral; D. ísquio direito em vista medial; E. ísquio esquerdo em vista medial; F. ísquio esquerdo em vista lateral; G. ísquios esquerdo e direito em articulação em vista anterior (retirado de Lacerda, Schultz e Bertoni-Machado, 2015). As escalas correspondem a 2 mm (A,B), 1 cm (C-G).

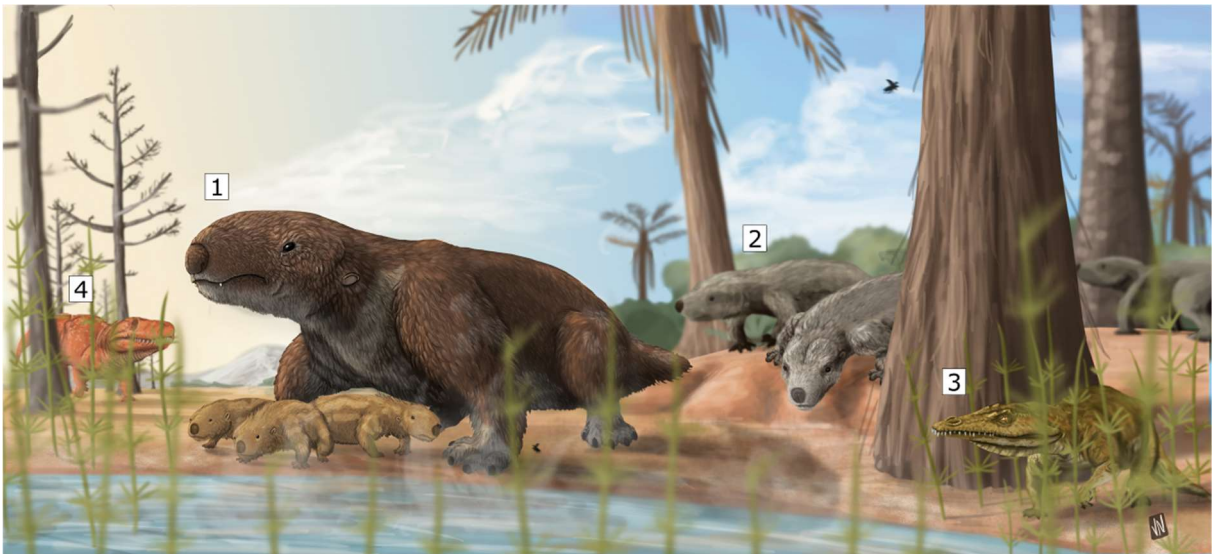


Figura 10. Reconstrução artística da fauna da ZA de *Santacruzodon* (de Voltaire Dutra Paes Neto) disponível em <http://revistapesquisa.fapesp.br/2015/12/15/a-era-de-ouro-dos-cinodontes/>. 1. *Menadon besairiei* 2. *Santacruzodon hopsoni* 3. *Dagasuchus santacruzensis*, e 4. *Chanaresuchus bonapartei* (considerado como um Radinosuchidae indeterminado por Ezcurra et al. 2015)

A correlação faunística com o Grupo Isalo II de Madagascar permitiu o estabelecimento de uma idade Ladiniana tardia a Carniana inicial (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; MELO; ABDALA; SOARES, 2015) para a ZA de *Santacruzodon*. Além da relação com o Grupo Isalo II, esta ZA possui táxons em comum, a nível genérico, com a Formação Chañares: *Massetognathus* sp. e *Chiniquodon* sp. (ROMER, 1967; MARTINEZ; FORSTER, 1996). Além destes, as duas unidades táxons estreitamente relacionados, como os Probainognathidae *Santacruzognathus* da ZA de *Santacruzodon* e *Probainognathus* da Formação Chañares e os “rauissúquios” *Dagasuchus* da ZA de *Santacruzodon* e *Luperosuchus* da Formação Chañares (ROMER, 1971b; LACERDA; SCHULTZ; BERTONI-MACHADO, 2015). O registro de *Chiniquodon* na Argentina provém da descrição de *Probelesodon sanjuanensis* (MARTINEZ; FORSTER, 1996), posteriormente sinonimizado com *Chiniquodon*, passando a ser uma espécie restrita à Formação Ischigualasto (*Chiniquodon sanjuanensis*). Já o registro brasileiro da ZA de *Santacruzodon* é baseado em um espécime ainda não descrito formalmente, necessitando assim de maiores estudos acerca da presença deste gênero, de fato, nesta ZA. Além destas, a ZA de *Santacruzodon* pode ser correlacionada com a Formação Omingonde, da Namíbia (*Ciniquodon* sp. x *Chiniquodon kalanoro*), e com a ZA de *Dinodontosaurus*, no Brasil (*Massetognathus ochagaviae*, *Chiniquodon theotonicus*).

Horn et al., (2014) individualizaram a Sequência Santa Cruz dentro da Supersequência Santa Maria (Figura 11). Os autores basearam-se em dados paleontológicos, sedimentológicos e estruturais, identificando uma composição faunística única, além de uma superfície de discordância, que limita esta nova sequência, que provavelmente foi preservada por movimentos tectônicos. A Sequência Santa Cruz é caracterizada por siltitos vermelhos similares aos encontrados na Sequência Pinheiros-Chiniquá intercalados com arenitos e conglomerados. Esta sequência possui afloramentos nos municípios de Santa Cruz do Sul, Vera Cruz e Venâncio Aires (HORN et al. 2014), sendo que neste pacote de rochas que se encontram os tetrápodes fósseis da Zona de Associação de *Santacruzodon*.

Recentemente, a Sequência Santa Cruz (HORN et al., 2014), foi datada através de radioisótopos U-Pb obtidos de zircões detríticos por Philipp et al. (2018), a idade máxima de deposição obtida foi $237 \pm 1,5$ Ma, situando-a no Carniano inicial,

e próxima à idade obtida para o Membro Inferior da Formação Chañares ($236,2 \pm 1,1$ Ma; EZCURRA et al., 2017).

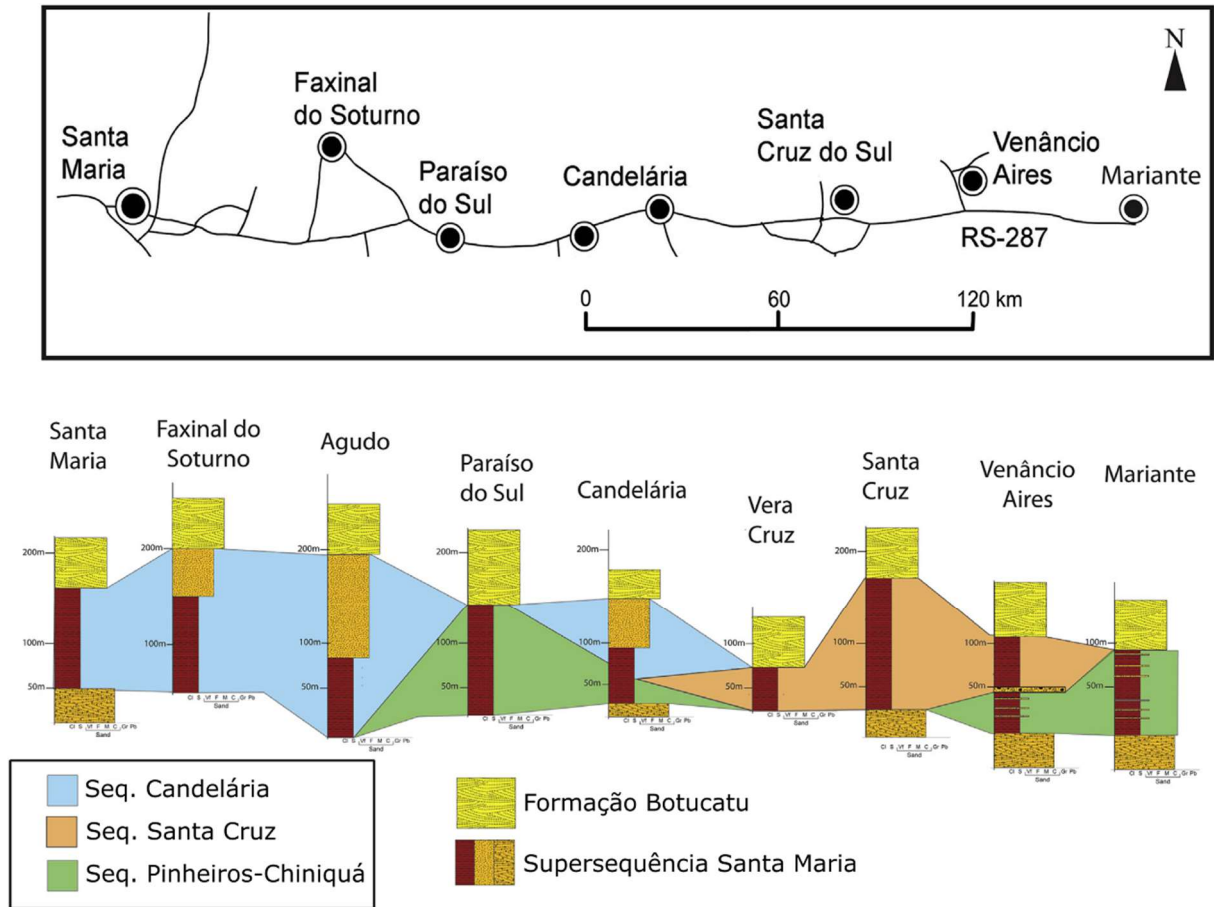


Figura 11. Perfis compostos das localidades onde a Supersequência Santa Maria aflora no Rio Grande do Sul. Os horizontes mostram a ocorrência geográfica e espessura vertical, além das relações de relevo, das três sequências de terceira ordem em cada localidade. Modificado de Horn et al., (2014).

5. CYNODONTIA

A linhagem de amniotas da qual os cinodontes estão incluídos, os Synapsida, abrange uma série de formas de distintos grupos (“Pelicossauros”, Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia), apresentados na Figura 12, sendo que Cynodontia é o mais derivado destes.

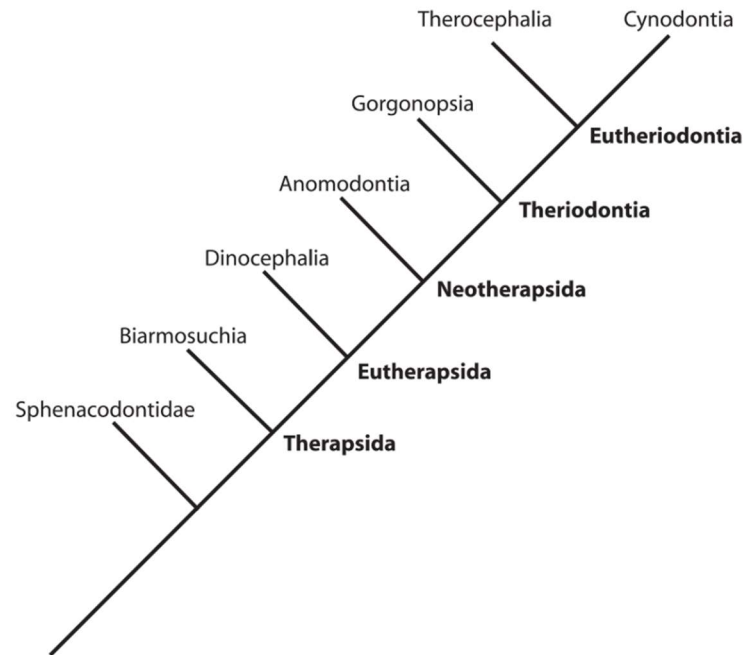


Figura 12. Relações filogenéticas dos Synapsida, com destaque para o clado Cynodontia. Modificado de Kemp (2006).

Cynodontia foi o último clado dos Therapsida a aparecer no registro fóssil (ROWE, 1988) sendo que o representante mais antigo do grupo, *Charassognathus gracilis* Botha, Abdala e Smith, 2007 provêm de rochas do Permiano Superior da Zona de Associação de *Tropidostoma* da Bacia do Karoo, na África do Sul. Cynodontia é filogeneticamente definido como o clado mais inclusivo, abrangendo Mammalia e excluindo *Bauria* (HOPSON; KITCHING, 2001) e inclui uma série de táxons nomeados de cinodotes não-mamaliaformes, que culmina nos Mammaliaformes (*sensu* Rowe, 1988), possuindo como grupo coroa os Mammalia (MARTINELLI; SOARES, 2016).

A diversidade do grupo era pouco representativa durante o Permiano (KEMP, 2005; MARTINELLI; SOARES, 2016) e sua maior irradiação ocorreu durante o Triássico, com o surgimento dos cinodotes gonfodotes (SIDOR; HOPSON, 1998; HOPSON; KITCHING, 2001; ABDALA; RIBEIRO 2010; RUTA et al., 2013).

O período entre o Triássico-Jurássico foi o mais complexo em relação à evolução dos cinodotes, onde o sub-clado dos Mammaliaformes teve origem e se diversificou, coexistindo com dinossauros e crocodiliformes durante todo o Mesozoico (LUO, 2007). Por outro lado, este foi o tempo em que os cinodotes não-mamaliaformes declinaram em diversidade, sendo que apenas um grupo, os Tritylodontidae permaneceram até o Cretáceo (TATARINOV; MATCHENKO, 1999;

MATSUOKA; KUSUHASHI; CORFE, 2016). Durante o Cenozoico os mamaliaformes tiveram uma rápida diversificação em todos os ambientes do globo, possuindo dominância sobre os demais grupos tanto em abundância quanto em diversidade (O'LEARY et al., 2013).

Os cinodontes não mamaliaformes são extremamente importantes para entender a transição da morfologia reptiliana para a mamaliana (KEMP, 2005), como a evolução do sistema auditivo (ALLIN, 1975; ALLIN; HOPSON, 1992), locomotor (JENKINS, 1971), aspectos alimentares (CROMPTON; HYLANDER, 1986; CROMPTON, 1995), entre outros.

Cynodontia é um grupo muito bem categorizado, sendo que Hopson e Kitching (2001) encontraram 26 sinapomorfias inequívocas para cinodontes, sendo algumas destas:

- Ausência de dentes no pterigoide;
- Pós-frontal ausente;
- Côndilos occipitais duplos;
- Forame estapedial com orientação dorso-ventral;
- Fossa adutora no osso coronoide;
- Pós-caninos com duas ou mais cúspides alinhadas;
- Plataformas palatais do maxilar e palatino forma um palato secundário aberto;
- Proótico e epipterigóide parcialmente sobrepostos.

O clado Cynodontia é composto pelo grande grupo Epicynodontia, que por sua vez abrange o clado Eucynodontia (Figura 13). Epicynodontia foi criado por Hopson e Kitching (2001) para abranger os cinodontes basais acima de *Dvinia* e *Procynosuchus*, como *Galeasaurus* e *Thrinaxodon*. Os Eucynodontia, clado erigido por Kemp (1982) abrangendo as famílias Cynognathidae, Diademodontidae, Traversodontidae, Chiniquodontidae, Tritylodontidae e Tritheledontidae, passaram por uma rápida irradiação durante o Triássico inicial, apresentando morfologia dentária e cranial únicas (KEMP, 2005; RUTA et al., 2013). Os cinodontes abrangeram tamanhos que variavam desde o comparável a um pequeno camundongo, a um cão de médio porte, até formas com o tamanho de uma anta. Especializaram-se em relação à alimentação, em formas carnívoras, herbívoras e

insetívoras (MARTINELLI; SOARES, 2016). Os eucinodontes são especialmente bem representados no Brasil e na Argentina (com exceção de Trirachodontidae e Tritylodontidae) (MARTINELLI; SOARES, 2016). Eucynodontia é subdividido em dois grandes grupos monofiléticos, Probainognathia e Cynognathia (Figura 13; HOPSON; KITCHING, 2001).

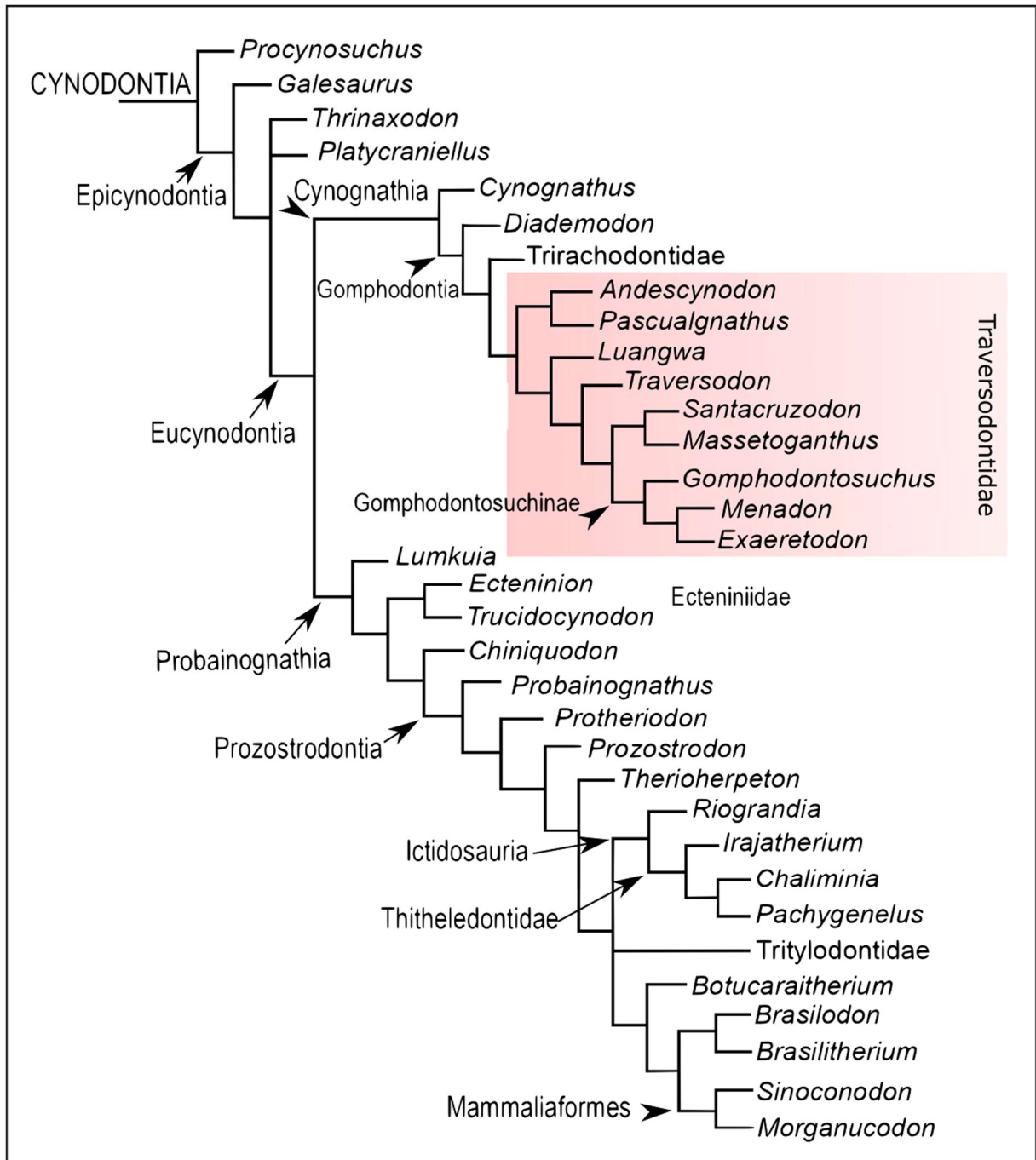


Figura 13. Cladograma dos grupos de Cynodontia, com destaque para a Família Traversodontidae. Modificado de Martinelli e Soares, (2016).

Os Probainognathia incluem um grande agrupamento de cinodontes carnívoros-insetívoros (KEMP, 2005), sendo que o seu grupo mais derivado, os Brasilodontidae é atualmente considerado grupo irmão dos Mammalia (ABDALA, 2007; BONAPARTE et al., 2003; BONAPARTE; MARTINELLI; SCHULTZ, 2005; BONAPARTE; SOARES; MARTINELLI, 2012; LUO, 2007; LIU; OLSEN, 2010; MARTINELLI; ROUGIER, 2007). Cabe, entretanto, ressaltar que a validade de Brasilodontidae tem sido questionada por alguns autores como Liu e Olsen (2010), Martinelli e Bonaparte (2011), os quais consideram *Brasilitherium* como sinônimo de *Brasilodon*, sendo este último o táxon-irmão dos Mammaliaformes. Os Probainognathia do Brasil e da Argentina fornecem fundamentais informações acerca da maioria das modificações crânio-dentárias ocorridas ao longo da evolução do grupo em direção aos mamíferos (QUIROGA, 1980; HOPSON; KITCHING, 2001; BONAPARTE et al., 2003; BONAPARTE; MARTINELLI; SCHULTZ, 2005; KIELAN-JAWOROWSKA; CIFFELI; LUO, 2004; OLIVEIRA; SOARES; SCHULTZ, 2010; RUTA et al., 2013).

No Brasil, os Probainognathia são encontrados em rochas de toda a Supersequência Santa Maria (MARTINELLI; SOARES, 2016). Na ZA de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá ocorrem: *Chiniquodon theotonicus*, *Candelariodon barberenai*, *Protheriodon estudianti*, *Bonacynodon schultzi* e *Aleodon cromptoni* (ABDALA; GIANNINI, 2002; OLIVEIRA et al., 2011; BONAPARTE; SOARES; SCHULTZ, 2006; MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016; MARTINELLI et al. 2017). Na ZA de *Santacruzodon* da Sequência Santa Cruz ocorrem: *Santacruzognathus abdalai* e *Chiniquodon* sp. (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016). A ZA de *Hyperodapedon* da base da Sequência Candelária inclui: *Prozostrodon brasiliensis*, *Therioherpeton cagnini*, *Charruodon tetracuspидatus* e *Trucidocynodon riograndensis* (BONAPARTE; BARBERENA, 1975; ABDALA; RIBEIRO, 2010; OLIVEIRA; SOARES; SCHULTZ, 2010). Já a ZA de *Riograndia* do topo da Sequência Candelária inclui: *Riograndia guaibensis*, *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Irajatherium hernandezii*, *Minicynodon maieri* e *Botucaraitherium belarminoi* (BONAPARTE; FERIGOLO; RIBEIRO, 2001; BONAPARTE et al., 2003; MARTINELLI et al., 2005; BONAPARTE et al., 2010; SOARES; MARTINELLI; OLIVEIRA, 2014).

Cynognathia é um agrupamento que possui como membro mais basal a forma carnívora *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895, táxon-irmão de Gomphodontia

que abrange formas tipicamente herbívoras, distribuídas em três clados: Diademodontidae, Trirachodontidae e Traversodontidae, o primeiro e o último contam com ocorrências na América do Sul (MARTINELLI; SOARES, 2016) sendo que no Triássico sulriograndense apenas Traversodontidae está representado.

Cynognathus crateronotus é um táxon comumente encontrado na Bacia do Karoo, na África do Sul, que caracteriza a ZA de *Cynognathus*, Olenequiano Superior/Anisiano (KITCHING, 1977). Na América do Sul, apenas um espécime de *Cynognathus* foi coletada, na Formação Rio Seco de la Quebrada (Grupo Puesto Viejo) na Província de Mendoza, Argentina, Carniano (BONAPARTE, 1969).

O clado Diademodontidae é representado na América do Sul por uma única ocorrência de *Diademodon tetragonus* na Formação Rio Seco de La Quebrada (MARTINELLI; FUENTE; ABDALA, 2009).

O clado Traversodontidae será mais detalhadamente apresentado na seção a seguir.

5.1 Os cinodontes Traversodontídeos

A família Traversodontidae foi erigida por von Huene (1936) para incluir os táxons brasileiros *Gomphodontosuchus brasiliensis* e *Traversodon stahleckeri*, diferenciando estes dos demais cinodontes conhecidos à época devido à morfologia dos seus dentes pós-caninos. Desde a sua criação, a família sofreu várias modificações, sendo tratada como subfamília em alguns momentos (HOPSON; KITCHING, 1972).

Os traversodontídeos foram animais com hábito predominantemente herbívoro e caracterizados por seu padrão de dentição expandida lábio-lingualmente, denominada gonfodonte (Figura 14). Os traversodontídeos exibem a dentição mais especializada dentre os Gomphodontia (MARTINELLI; SOARES, 2016), possuindo uma borda setorial multicuspidada, uma crista transversal e uma bacia de oclusão, apresentando um padrão de oclusão já bem desenvolvido. O clado exibe a maior diversidade taxonômica dentre os cinodontes não-mamaliaformes, abrangendo um registro que vai do Triássico Inferior até o Superior, contando também com uma grande distribuição geográfica (ABDALA; RIBEIRO, 2010). A maior diversidade de Traversodontidae ocorre na América do Sul, com 12 gêneros conhecidos: *Exaeretodon*, *Gomphodontosuchus*, *Luangwa*, *Massetognathus*, *Menadon*, *Protuberum*, *Santacruzodon*, *Scalenodon*, *Siriusgnathus*, *Traversodon*,

Andescynodon, *Pascualgnathus*. (ABDALA; RIBEIRO, 2010; MELO; MARTINELLI; SOARES, 2017; PAVANATTO et al., 2018) A África conta com seis gêneros: *Scalenodon*, *Mandagomphodon*, *Luangwa*, *Scalenodontoides*, *Dadadon*, *Menadon* (ABDALA; RIBEIRO, 2010); a América do Norte computa *Boreogomphodon* e *Arctotraversodon* (SUES; OLSEN, 1990; SUES; HOPSON; SHUBIN, 1992); na Europa são registrados *Microscalenodon* e *Nanogomphodon* (HAHN; LEPAGE; WOUTERS, 1988; HOPSON; SUES, 2006); e na Índia ocorrem *Exaeretodon* e *Ruberodon* (CHATTERJEE, 1982; RAY, 2015).

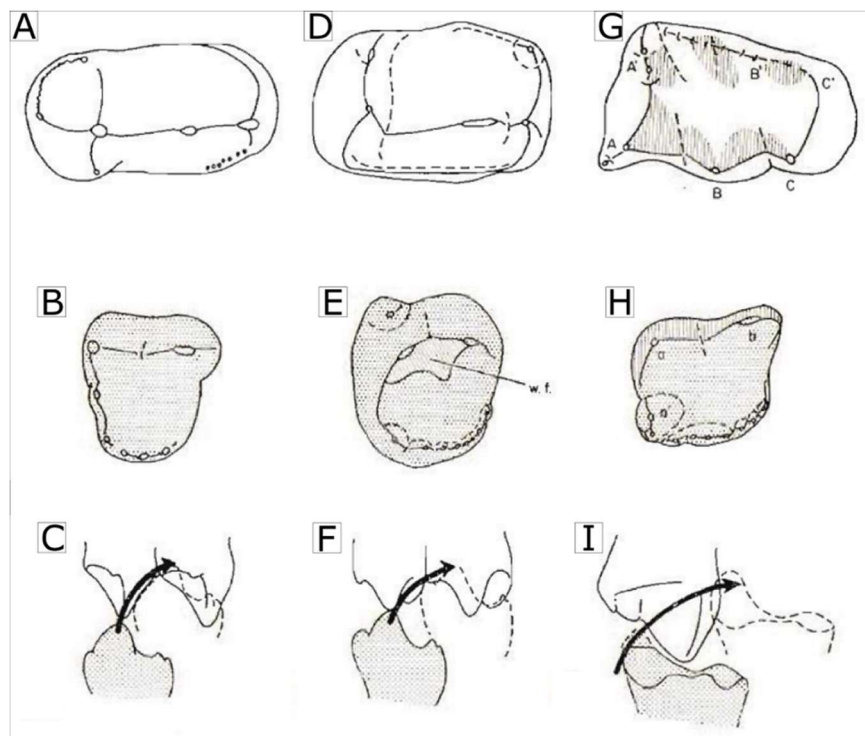


Figura 14. Padrão de dentição gonfodonte de cinodontes traversodontídeos. **A-C.** *Scalenodon angustifrons* **A.** pós-canino superior em vista oclusal; **B.** pós-canino inferior em vista oclusal; **C.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão; **D-F.** *Mandagomphodon hirschoni* **D.** pós-canino superior em vista oclusal; **E.** pós-canino inferior em vista oclusal; **F.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão; **G-I.** *Massetognathus pascuali* **G.** pós-canino superior em vista oclusal; **H.** pós-canino inferior em vista oclusal; **I.** vista lateral do estágio final do processo de oclusão. Modificado de Crompton (1972). A, A', B, B', C, C' = Cúspides do pós canino superior; a, b, c = Cúspides do pós canino inferior. Abreviações: w. f. = wear

Os melhores registros de traversodontídeos são os da América do Sul e da África, sendo que na América do Sul são encontradas 14 espécies, sendo quatro na Argentina e 10 no Brasil (Quadro 1). Os traversodontídeos brasileiros são encontrados nas três primeiras sequências de terceira ordem da Supersequência Santa Maria, no Rio Grande do Sul (ABDALA; RIBEIRO, 2010; MARTINELLI; SOARES, 2016) enquanto que os registros Argentinos estão distribuídos na

Formação Cerro de Las Cabras, Rio Seco de La Quebrada, Chañares e Ischigualasto (Quadro 1).

Quadro 1. Lista de espécies de cinodontes traversodontídeos da América do Sul, e os níveis de ocorrência destes. A localidade Sítio Niemeyer não é posicionada em nenhuma ZA conhecida. Abreviações: ZA = Zona de Associação; Fm. = Formação

Brasil	
ZA de <i>Dinodontosaurus</i>	<i>Traversodon stahleckeri</i> von Huene, 1936 <i>Massetognathus pascuali</i> Romer, 1967 <i>Massetognathus ochagaviae</i> Barberena, 1981 <i>Luangwa sudamericana</i> Abdala e Sá-Teixeira, 2004 <i>Protuberum cabralensis</i> Reichel, Schultz e Soares, 2009 <i>Scalenodon ribeiroae</i> Melo, Martinelli e Soares, 2017
ZA de <i>Santacruzodon</i>	<i>Menadon besairiei</i> Flynn et al., 2000 (Melo, Abdala e Soares, 2015) <i>Santacruzodon hopsoni</i> Abdala e Ribeiro, 2003
ZA de <i>Hyperodapedon</i>	<i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i> von Huene, 1928 <i>Exaeretodon riograndensis</i> Abdala, Barberena e Dornelles, 2002
Sítio Niemeyer	<i>Siriusgnathus niemeyerorum</i> Pavanatto et al., 2018
Argentina	
Fm. Cerro de Las Cabras	<i>Andescynodon mendozensis</i> Bonaparte, 1969
Fm. Rio Seco de la Quebrada	<i>Pascualgnathus polanskii</i> Bonaparte, 1965
Fm. Chañares	<i>Massetognathus pascuali</i> Romer, 19676
Fm. Ischigualasto	<i>Exaeretodon argentinus</i> Bonaparte, 1962

5.2 Relações filogenéticas de Traversodontidae

De acordo com von Huene (1936) os caracteres mais importantes para a diagnose do grupo eram os dentes alargados lábio-lingualmente e a raiz do zigoma mais alto que a fileira dentária. Desde então, o grupo passou de uma abordagem classificatória linneana (e.g. WATSON; ROMER, 1956; HOPSON; KITCHING, 1972)

para uma abordagem filogenética (e.g. HOPSON, 1985; GODEFROIT; BATTAIL, 1997; Figura 16).

A proposta de Hopson e Kitching (1972) era a mais aceita dentre as abordagens lineanas, estes incluíam as subfamílias Traversodontinae, Diademodontinae e Trirachodontinae na família Diademodontidae (equivalente ao atual clado Gomphodontia). A família Diademodontidae junto com Tritylodontidae, compunha a super-família Tritylodontoidea.

A posição do clado Traversodontidae (e de Gomphodontia) em relação aos demais eucinodontes varia pouco, sendo duas as propostas em discussão. A primeira, sugerida por Crompton e Ellenberger (1957; Figura 15) e apoiada por Hopson e Kitching (1972) postula que os cinodontes tritylodontídeos tiveram origem a partir dos traversodontídeos. Esta hipótese é defendida por alguns autores (e.g. CROMPTON, 1972; HOPSON; KITCHING, 2001; SUES; HOPSON, 2010). Tal configuração tornaria o clado Traversodontidae parafilético, além assumir que as várias características cranianas e pós-cranianas que os Tritylodontidae supostamente compartilhariam com os Mammaliaformes seriam homoplasias.

A segunda hipótese, proposta por Kemp (1982; Figura 15), sugere que os traversodontídeos estariam distantemente relacionados dos tritylodontídeos, sendo assim Traversodontidae é monofilético e os Tritylodontidae fazem parte do clado Probainognathia, mais proximamente relacionados aos Mammalia. Nesta concepção, a dentição pos-canina lábiolingualmente alargada dos tritylodontídeos seria convergente à dos traversodontídeos. Esta hipótese é a que tem recebido maior suporte em trabalhos subsequentes, como Luo (1994); Abdala (2007); Liu e Olsen (2010); Martinelli, Soares e Schwanke (2016).

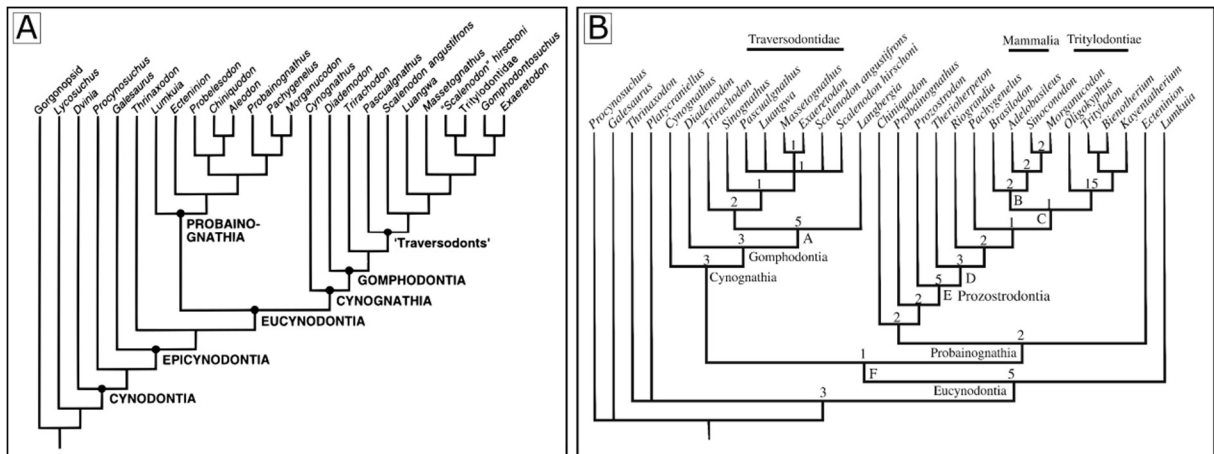


Figura 15. Hipóteses das relações entre os Cynodontia **A.** Tritylodontidae dentro de “traversodontídeos” (modificado de HOPSON; KITCHING, 2001); **B.** Clado Traversodontidae como monofilético e Tritylodontidae proximamente relacionados aos Mammalia (ou Mammaliaformes) (modificado de LIU; OLSEN, 2010).

Uma das primeiras abordagens cladísticas para o grupo foi proposta por Hopson (1985), o qual considerou Traversodontidae como um grupo não natural (parafilético) e, após reestudar o holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis* apresentou este como o táxon-irmão do grupo composto por *Exaeretodon* e *Scalenodontoides*. Na análise filogenética, Hopson (1985) utiliza apenas os táxons *Scalenodontoides*, *Exaeretodon*, *Gomphodontosuchus* e *Scalenodon* delimitando a relação destes com “outros traversodontídeos”, não tratando assim a relação do clado Traversodontidae em si.

Após Hopson (1985), Flynn et al. (2000) apresentaram uma análise filogenética reduzida com seis táxons de traversodontídeos, abrangendo 11 caracteres. Os trabalhos seguintes seguiram acrescentando novos caracteres e táxons, aumentando o tamanho das matrizes de dados, porém, não apresentaram nenhuma mudança nas topologias dos grandes grupos, se restringindo apenas às relações dentro os traversodontídeos. Abdala e Ribeiro (2003) utilizam 13 táxons com 21 caracteres, Abdala, Neveling e Welman (2006) utilizam 18 táxons e 43 caracteres, Gao et al. (2010), 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. Liu e Abdala (2014) estudaram as relações dentro os traversodontídeos e propuseram uma matriz com 30 táxons e 77 caracteres, a qual vem sendo utilizada desde então. Após os trabalhos de Melo, Abdala e Soares (2015); Melo, Martinelli e Soares (2017) e Pavanatto et al. (2018) a

matriz de Liu e Abdala (2014) foi modificada e conta com 32 táxons e 78 caracteres. Uma grande parte destes trabalhos foca nas relações entre os cinodontes traversodontídeos, não havendo grandes discussões acerca das relações do grupo com os demais cinodontes (Figura 16).

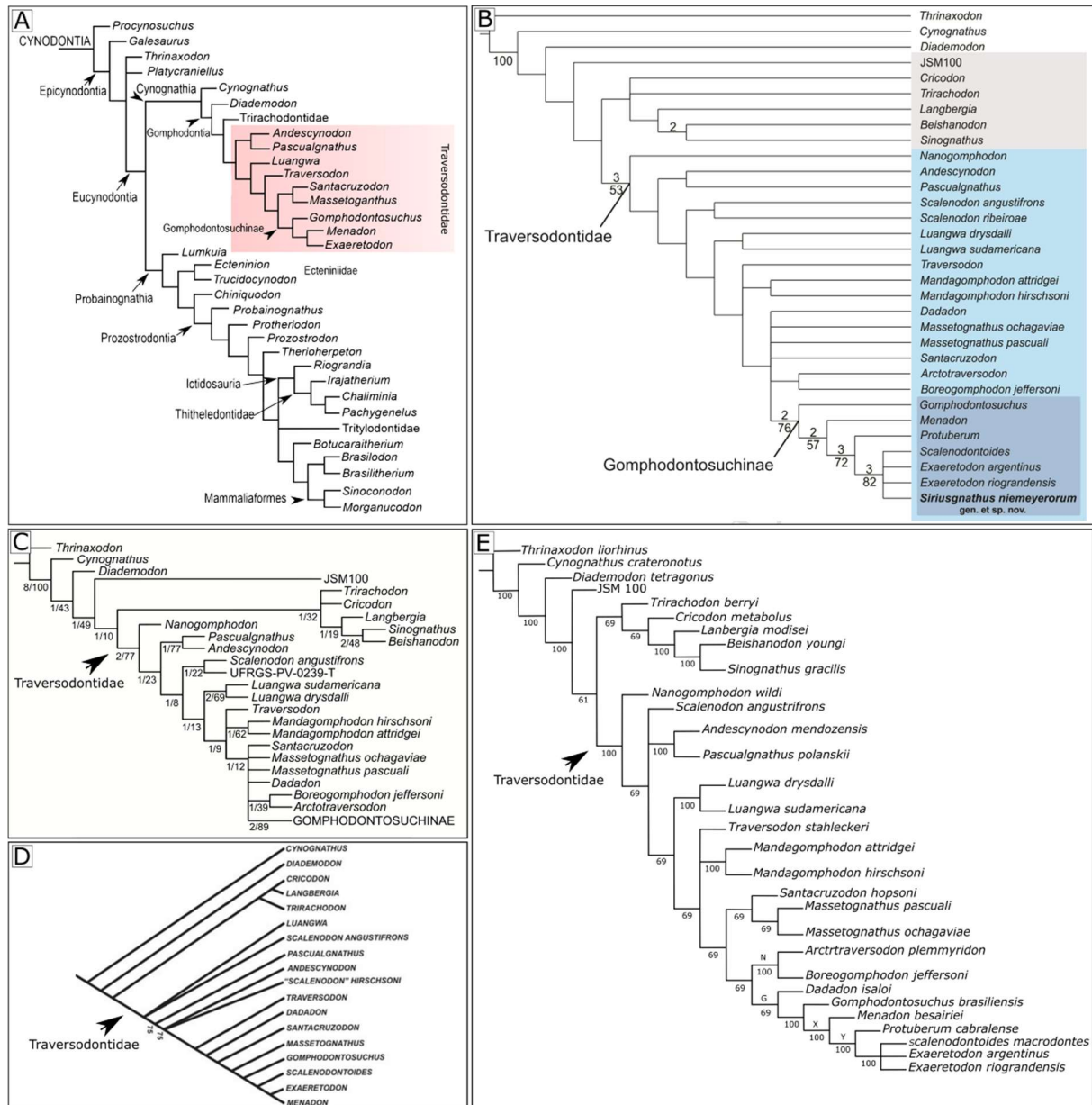


Figura 16. Hipóteses filogenéticas das relações dos cinodontes. **A.** Martinelli e Soares (2016), destaque para Traversodontidae; **B.** Pavanatto et al. (2018); **C.** Melo, Martinelli e Soares (2017); **D.** Abdala, Neveling e Welman (2006); **E.** Liu e Abdala (2014).

Com exceção da análise de Sues e Hopson (2010), que recupera os Tritylodontidae dentro dos traversodontídeos, os resultados obtidos nas análises

citadas não variam muito. Nestas, o grupo de traversodontídeos mais basais costuma ser recuperado com inconsistências (Figura 16), apesar do clado Traversodontidae ser monofilético em relação aos demais gonfodontes. O clado que é recuperado com maior consistência é o grupo de traversodontídeos mais derivados, composto por *Gomphodontosuchus*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*, *Menadon* e *Protuberum* (KAMMERER et al. 2012; LIU; ABDALA, 2014; Figura 17). Na proposta de Kammerer et al. (2008), este grupo é denominado de Gomphodontosuchinae, sendo o clado mais inclusivo contendo *Gomphodontosuchus brasiliensis* mas não *Massetognathus pascuali*. Esta denominação é derivada da proposta original de Watson e Romer (1956), que propuseram a Família Gomphodontosuchidae caracterizada por crânios com rostro muito curto e robusto, com incisivos e caninos relativamente pequenos e números de pós-caninos variando em cerca de seis, com a fileira de pós-caninos marcadamente angulares em seção transversal. Porém esta é uma definição com base em caracteres morfológicos, sendo a definição filogenética a mais atual. Já o clado composto por *Dadadon*, *Massetognathus* e *Santacruzodon*, recuperado em algumas análises (e.g. RANIVOHARIMANANA et al., 2011; KAMMERER et al., 2012; MELO, ABDALA; SOARES, 2015), é denominado Massetognathinae (sensu KAMMERER et al., 2012; clado mais inclusivo contendo *Massetognathus pascuali* mas não *Gomphodontosuchus brasiliensis*). Os Massetognathidae são caracterizados por possuírem crânios baixos e achatados, tamanho reduzido do canino (em relação aos traversodontídeos basais), coroa dos incisivos triangulares e com uma borda denticulada (apenas nos inferiores de *Dadadon*, e superiores e inferiores em *Santacruzodon* e *Massetognathus*), e três cúspides na margem labial dos pós-caninos superiores.

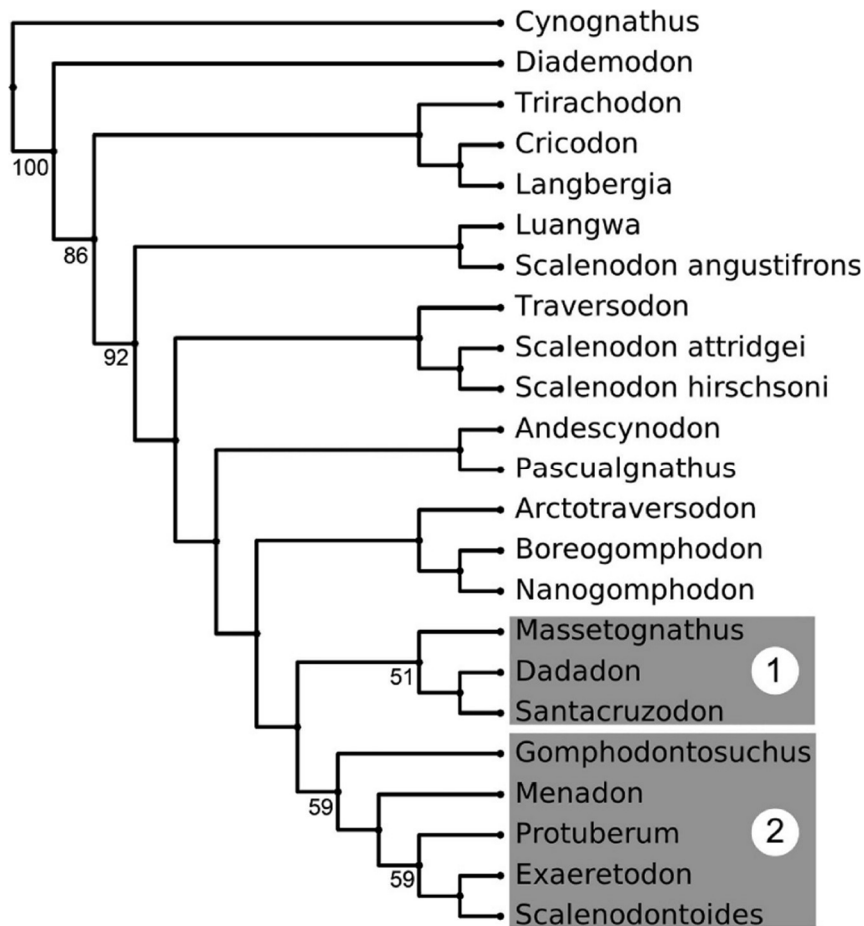


Figura 17. Filogenia de Traversodontidae. **1.** Clado Massetognathinae; **2.** Clado Gomphodontosuchinae. Retirado de Kammerer et al. (2012).

Filogeneticamente *Massetognathus* é considerado sempre como um traversodontídeo intermediário, em relação à sua morfologia dentária e craniana, entre formas plesiomórficas, como *Pascualgnathus* e *Scalenodon*, e táxons derivados, como *Gomphodontosuchus* e *Exaeretodon* (HOPSON, 1984, 1985). Em análises filogenéticas, *Massetognathus* é recuperado, na maior parte dos estudos, como um grupo monofilético com *Santacruzodon* (KAMMERER et al., 2008; SUES; HOPSON, 2010; LIU; ABDALA, 2014), porém, no trabalho de Melo, Martinelli e Soares (2017) o gênero é recuperado em uma politomia com *Santacruzodon* e *Dadadon*. Na topologia mais recorrente, *Santacruzodon*, *Massetognathus* e *Dadadon* constituem um clado, formalmente nomeado como Massetognathinae (KAMMERER et al., 2012). Este clado é usualmente posicionado como grupo-irmão de Gomphodontosuchinae, que é composto por (*Gomphodontosuchus*(*Menadon*(*Protuberum*(*Exaeretodon* e *Scalenodontoides*)))) (KAMMERER et al., 2012). Porém, em alguns trabalhos, Massetognathinae é

recuperado como grupo-irmão de Gomphodontosuchinae + *Boreogomphodon* + *Arctotraversodon* (LIU; ABDALA, 2014; MELO; MARTINELLI; SOARES, 2017).

Os táxons do clado Traversodontidae são bastante utilizados em bioestratigrafia, sendo que um dos gêneros mais importantes é *Massetognathus*, utilizado em correlações entre bacias argentinas e brasileiras.

5.3 O gênero *Massetognathus*

O gênero *Massetognathus* foi descrito por Romer (1967) baseado em espécimes coletados na província de La Rioja, oeste da Argentina, em rochas da Formação Chañares. Inicialmente, Romer (1967) reconheceu duas espécies distintas: *M. pascuali* (Holótipo: PULR 010, anteriormente MLP No. 65-XI-14-1;

Figura 19) e *M. teruggii* (Holótipo: PULR 013, anteriormente MLP No. 65-XI-14-2;

Figura 19). Posteriormente, Romer (1972) descreveu uma terceira espécie para o gênero, *M. major* (Holótipo: PULR 011, anteriormente MLP No. 65-XI-14-15;

Figura 19), além de uma forma estreitamente relacionada com o gênero *Massetognathus*, nomeada de *Megagomphodon oligodens* (Holótipo: PULR 002, anteriormente MLP No. 65-XI-14-16;

Figura 19). Neste mesmo ano, Hopson e Kitching (1972) sugeriram a sinonimização entre as espécies *M. pascuali* e *M. teruggii* baseada em caracteres morfológicos, e posteriormente, Battail (1991) propôs a sinonimização entre todas as espécies descritas de *Massetognathus* até então, incluindo *Megagomphodon oligodens*. Abdala e Giannini (2000) estudaram profundamente as relações entre estas espécies e as sinonimizações até então propostas, concluindo que os espécimes previamente descritos como quatro espécies distintas representavam uma série ontogenética. Consequentemente, corroboraram as sinonimizações propostas por Hopson e Kitching (1972) e Battail (1991), considerando *Massetognathus pascuali* como o único táxon válido para a Formação Chañares no oeste da Argentina.

Nos pacotes Triássicos brasileiros, o gênero *Massetognathus* foi reportado primeiramente por Barberena (1974), em sua tese de livre docência e formalmente

descrito por Barberena (1981), baseado em um crânio (UFRGS-PV-0255-T; Figura 18) coletado em uma localidade da região do município de General Câmara (Supersequência Santa Maria, Zona de Associação de *Dinodontosaurus*). Esta localidade foi declarada independente de General Câmara em 1995, passando a compor o município de Vale Verde (RAUGUST, 2014). Barberena (1981) reconheceu diferenças entre UFRGS-PV-0255-T e a outra única espécie argentina do gênero, *M. pascuali*, principalmente com base na dentição pós-canina, erigindo, assim, uma nova espécie para o gênero: *M. ochagaviae*. Segundo Barberena (1981), a espécie brasileira difere de *M. pascuali* por ter a margem labial dos pós-caninos superiores, em vista oclusal, em forma de um triângulo isósceles enquanto que os pós-caninos superiores de *M. pascuali* possuem uma forma retangular, em vista oclusal (BARBERENA, 1981; LIU; SOARES; REICHEL, 2008). Após a descrição da espécie, Sá-Teixeira (1987) apresentou um novo espécime composto por um crânio muito bem preservado (referido como 1600 MCPUCRS, mas atualmente tombado como MCP 3971-PV), coletado no município de Agudo, mantendo uma diagnose específica similar à proposta por Barberena (1981), com alterações mínimas. Adicionalmente, Sá-Teixeira (1995) publicou a ocorrência de um espécime identificado como *Megagomphodon oligodens* no Brasil, baseado em um crânio (MCP 3284-PV) do município de Candelária. Após a sinonimização dos táxons argentinos (ABDALA; GIANNINI, 2000), MCP 3971-PV passou a ser o primeiro e único registro de *M. pascuali* no Brasil, o que foi corroborado por análise morfométrica realizada por Liu, Soares e Reichel (2008).

Infelizmente, o holótipo de *M. ochagaviae* (UFRGS-PV-0255-T) foi perdido nos anos 1990, sendo denominado por Liu, Soares e Reichel (2008) um neótipo (MCP 3971-PV;

Figura 19) para espécie. Este foi coletado no sítio Rincão do Pinhal, pertencente à Zona de Associação de *Dinodontosaurus*. Esta localidade já foi mencionada como sendo localizada no município de Paraíso do Sul (REICHEL; SCHULTZ; SOARES, 2009), Candelária (LIU; SOARES; REICHEL 2008) e Agudo (SÁ-TEIXEIRA, 1987). De acordo com as coordenadas geográficas da localidade (29° 43' 14,8" S; 53°13' 46,8" W), esta está situada dentro dos limites do município de Agudo, próximo à fronteira com Paraíso do Sul.

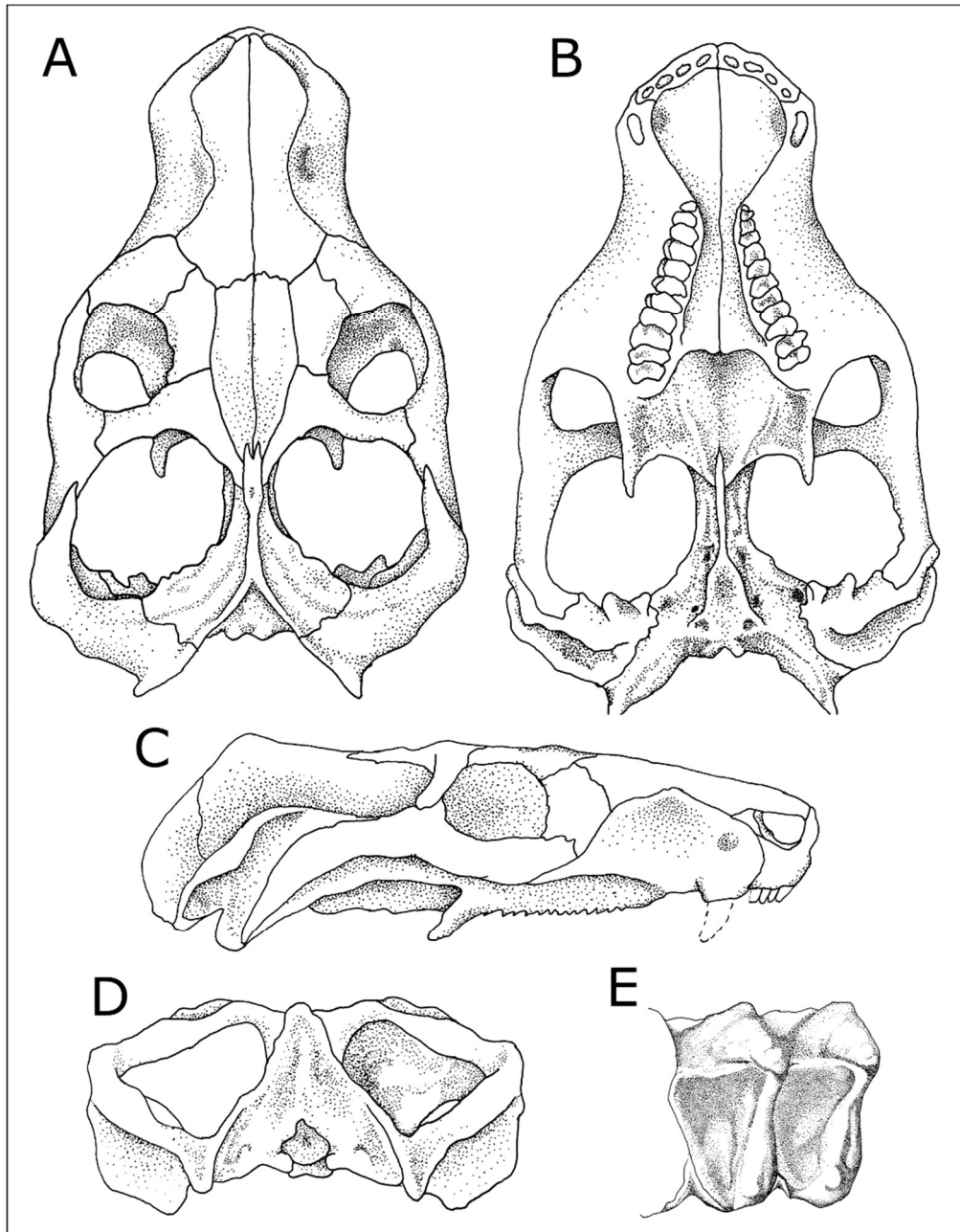


Figura 18. Espécime UFRGS-PV-0255-T, holótipo de *Massetognathus ochagaviae*. **A.** crânio em vista dorsal; **B.** crânio em vista ventral; **C.** crânio em vista lateral direita; **D.** crânio em vista occipital; **E.** detalhe dos pós-caninos superiores 9 e 10. O material foi perdido nos anos 1990. Modificado de Barberena (1981).

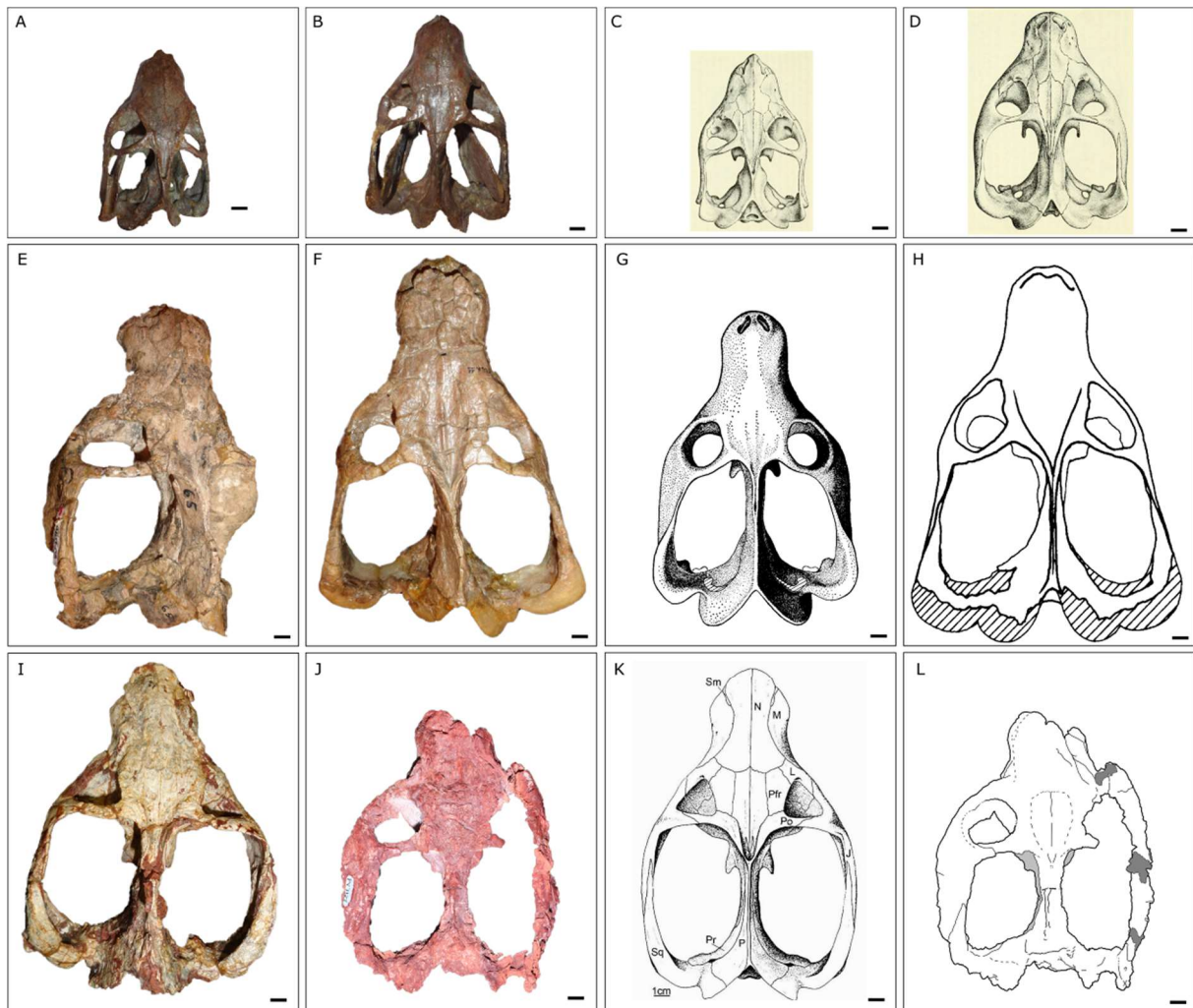


Figura 19. Espécimes e desenhos esquemáticos do gênero *Massetognathus*. **A, C** PULR-10 holótipo de *M. pascuali*, desenho retirado de Romer (1967); **B, D**, PULR-13 holótipo de *M. teruggii* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Romer (1967); **E, G**, PULR-02 holótipo de *Megagomphodon oligodens* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Romer (1972); **F, H**, PULR-11 holótipo de *M. major* (sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000), desenho retirado de Abdala e Giannini (2000); **I, K**, MCP-2871 neótipo de *M. ochagaviae*, desenho retirado de Liu, Soares e Reichel (2008); **J, L**, UFRGS-PV-0712-T estudado no presente trabalho.

Em relação ao esqueleto pós-craniano de *Massetognathus*, o trabalho de Jenkins (1970) foi o pioneiro, descrevendo o pós-crânio de *M. pascuali* (Figura 20). Para a espécie brasileira, apenas raros fragmentos pós-cranianos foram reportados por Liu, Soares e Reichel (2008) e Oliveira e Schultz (2008). Mais recentemente, Pavanatto et al. (2016) descreveram o esqueleto pós-craniano de *M. ochagaviae* com base no espécime UNIPAMPA 0625, coletado na localidade “Posto de Gasolina”, no município de Dona Francisca, ZA de *Dinodontosaurus*.

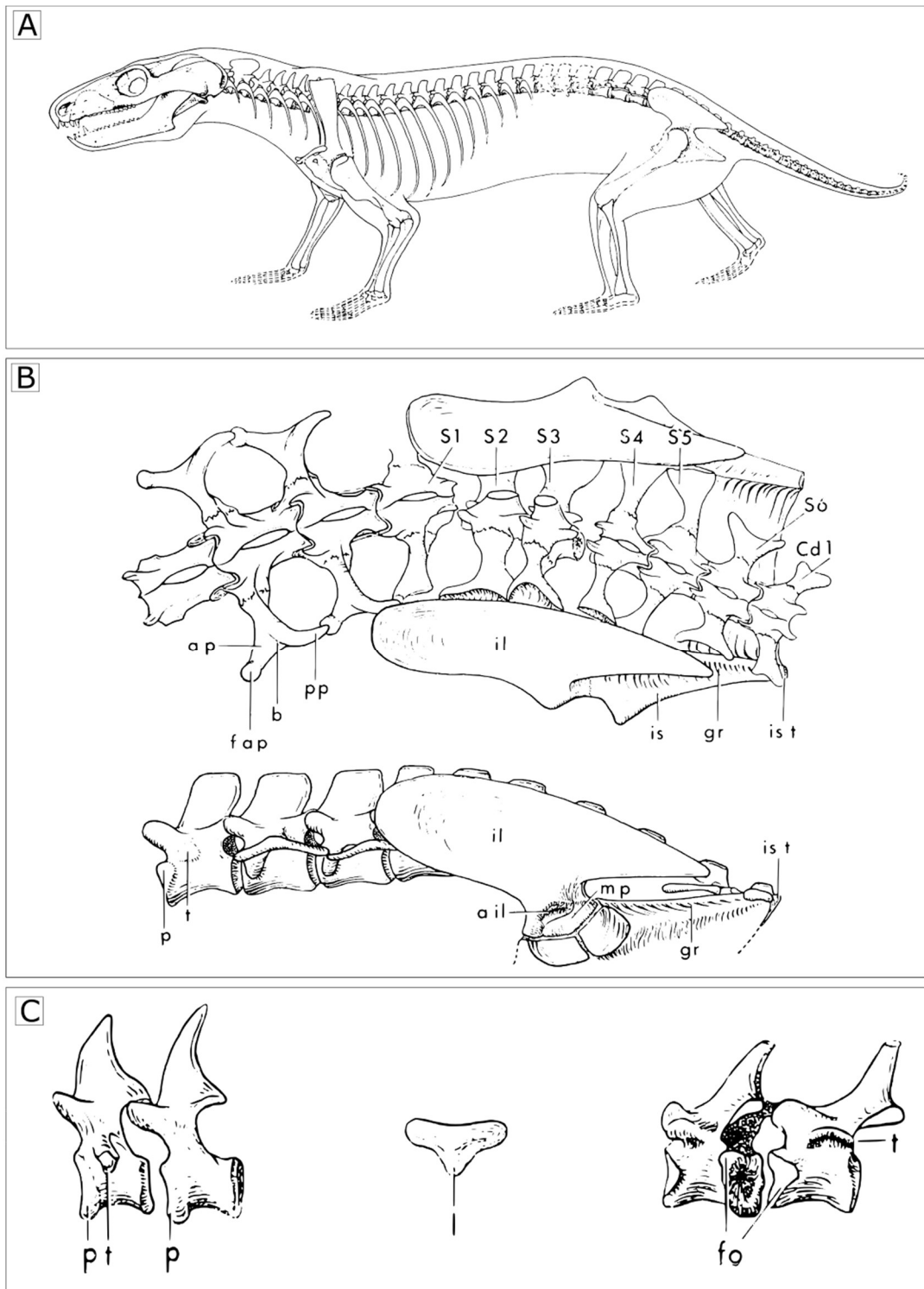


Figura 20. Desenhos do esqueleto pós-craniano de *M. pascuali*. **A.** Reconstrução do esqueleto de *M. pascuali*, as áreas pontilhadas indicam áreas de morfologia incerta; **B.** Reconstrução da região posterior e região lombar de *M. pascuali*; **C.** Vértex de *M. pascuali*. Modificado de Jenkins (1970).

Lai, Biewener e Pierce (2018) reconstruíram o membro peitoral de *Massetognathus pascuali* em três dimensões utilizando micro-tomografias e dados

de anatomia muscular obtida de organismos relacionados filogeneticamente. Os testes de amplitude máxima sugerem que a espécie possuía certo grau de mobilidade substancial do ombro e da articulação do cotovelo (Figura 21). De maneira geral, a musculatura do membro anterior de *M. pascuali* se aproxima bastante da encontrada em mamíferos.

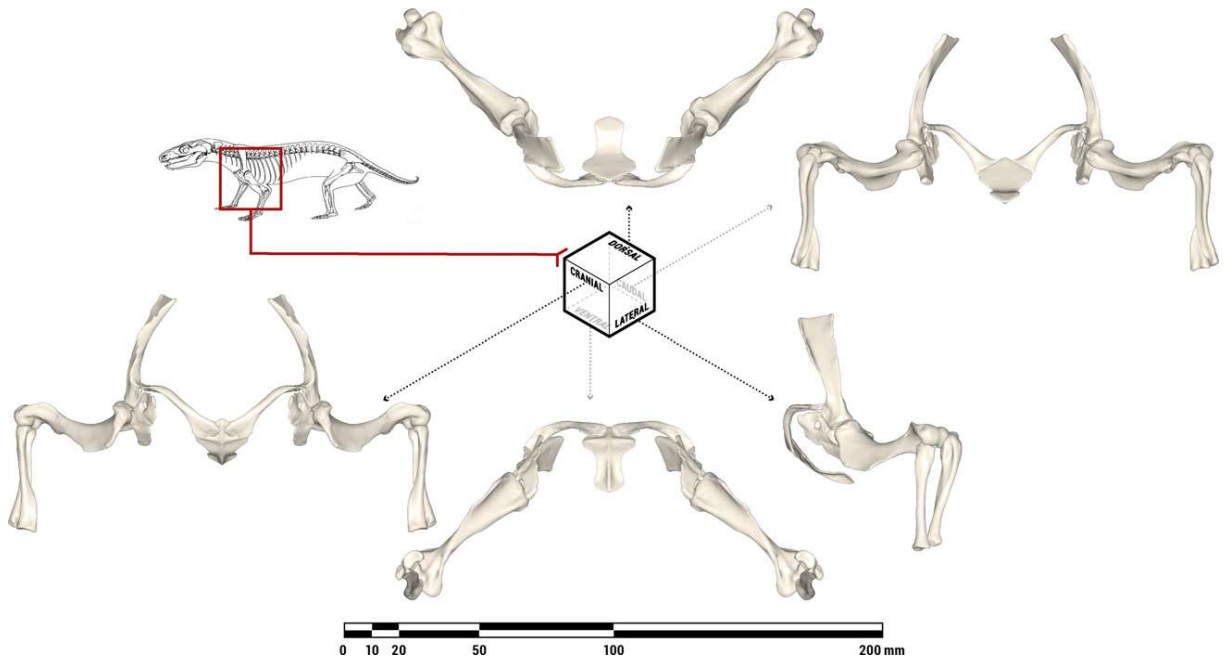


Figura 21. Vistas ortogonais do membro peitoral de *M. pascuali* em postura anatomicamente neutra (não in vivo). Retirado de Lai, Biewener e Pierce (2018).

Romer (1967), na descrição do gênero *Massetognathus* dá as seguintes características como diagnosticas do gênero: comprimento craniano (do focinho aos côndilos occipitais) variando de 82 a 138 mm; crânio curto e amplo; rostró expandido lateralmente, com a maxila amplamente exposta na porção ventral, lateralmente à fileira dentária maxilar; arco zigomático amplo, mas com uma base posterior constricta; arcos expandidos em todo o seu comprimento em uma linha paralela ao eixo do crânio; processo angular do dentário bem desenvolvido e com a borda ventral engrossada; processo angular do dentário não projetado posteriormente; ausência de processo suborbital do jugal; quatro incisivos superiores e três inferiores; caninos modestamente desenvolvidos; 12 a 15 dentes pós-caninos superiores, 11 a 13 pós-caninos inferiores dentre outras (ver ROMER, 1967).

A diagnose específica para *M. ochagaviae* proposta por Barberena (1981) é a seguinte: cinodonte gonfodonte com crânio de 12,7 cm de comprimento, bastante deprimido; focinho alargado; órbitas subcirculares, de orientação mais dorsal que nas demais espécies de *Massetognathus*; região interorbital larga. Quatro incisivos

biselados na pré-maxila; fileiras dentárias maxilares suavemente curvas; pós-caninos maxilares maiores dos que os presentes em *M. pascuali* e *M. teruggii*; *shouldering* menos pronunciado do que em *Exaeretodon*; 11 a 12 pós-caninos maxilares; bordo transversal separando uma pequena cavidade posterior, no PC9.

Sá-Teixeira (1987) ao descrever um novo espécime bem preservado *Massetognathus ochagaviae*, manteve a diagnose muito similar à de Barberena (1981). Porém, Liu, Soares e Reichel (2008) afirmaram que a maior parte dos caracteres elencados por Barberena (1981) eram compartilhados com *Massetognathus pascuali*, inferindo que baseada na diagnose específica de Barberena (1981) a espécie não poderia ser considerada válida. Porém, nas próprias observações dos autores, estes confirmam que há caracteres que distinguem as duas espécies, propondo a seguinte diagnose: traversodontideo diferindo de *Massetognathus pascuali* por ter crânio e mandíbula mais altos que *M. pascuali*; borda ventral do dentário levemente dorsalmente apontada sob o processo coronoide; pequena variação do número de pós-caninos; base lateral à margem labial dos pós-caninos superiores estendendo-se para fora formando um triângulo isósceles em vista oclusal (Figura 22); bacia quase triangular nos caninos superiores devido à crista lingual curta; caninos inferiores robustos e pós-caninos inferiores com formato sub-retangular.

De maneira geral, a morfologia craniana de *Massetognathus* pode ser definida como um crânio baixo, focinho alargado, fileira dentária levemente curta, *shouldering* nos pós-caninos menos desenvolvido do que em *Exaeretodon*, dentes pós-caninos com borda labial em formato de triângulo (pode ser variável), dentes pós caninos com três cúspides na borda setorial (como nos demais *Massetognathinae*), processo suborbital do jugal ausente entre outros.

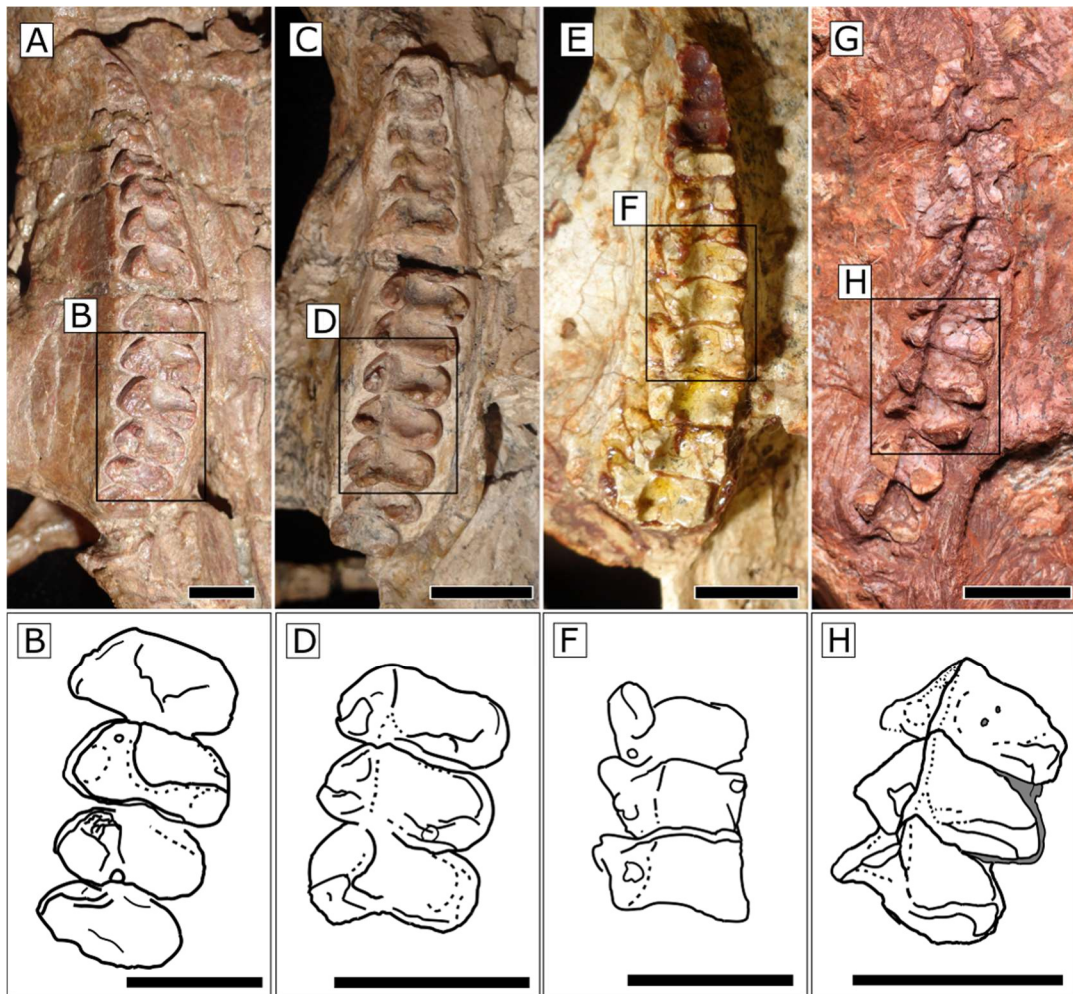


Figura 22. Comparação da morfologia dos pós-caninos superiores de *Massetognathus* em vista oclusal> A borda labial (esquerda) em *M. ochagaviae* é em formato de triângulo isósceles enquanto que em *M. pascuali* a forma é mais quadrangular. **A, B.** fileira dentária direita de PULR 011 (holótipo de *M. major*; sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000); **C, D.** fileira dentária esquerda (invertida) de PULR 002 (holótipo de *Megagomphodon oligodens*, sinônimo de *M. pascuali* de acordo com Abdala e Giannini, 2000); **E, F.** fileira dentária direita de MCP-3871, neótipo de *M. ochagaviae*; **G, H.** fileira dentária esquerda de UFRGS-PV-0712-T (invertida). As barras de escala correspondem a 1 cm.

Alguns problemas ainda consistem na espécie brasileira, como exemplo os dentes incisivos superiores, mencionados como lábiolingualmente achatados por Barberena (1974, 1981) enquanto que o neótipo determinado por Liu, Soares e Reichel (2008) possui estes incisivos não achatados (Figura 23). Este problema foi tratado por Martinelli et al. (2014) e necessita de investigações futuras. Além deste, outros caracteres podem ser ontogenéticos, como o número de pós-caninos, e outros referirem-se a variações individuais, como a borda labial dos dentes pós-caninos superiores em forma de triângulo isósceles. O gênero é descrito com não

apresentando o processo suborbital do jugal, porém, em muitos espécimes é possível observar esta estrutura suavemente desenvolvida. Não tão evidente como no *Massetognathinae Santacruzodon* e em táxons mais derivados, como *Exaeretodon*, mas não totalmente ausente (Figura 24).

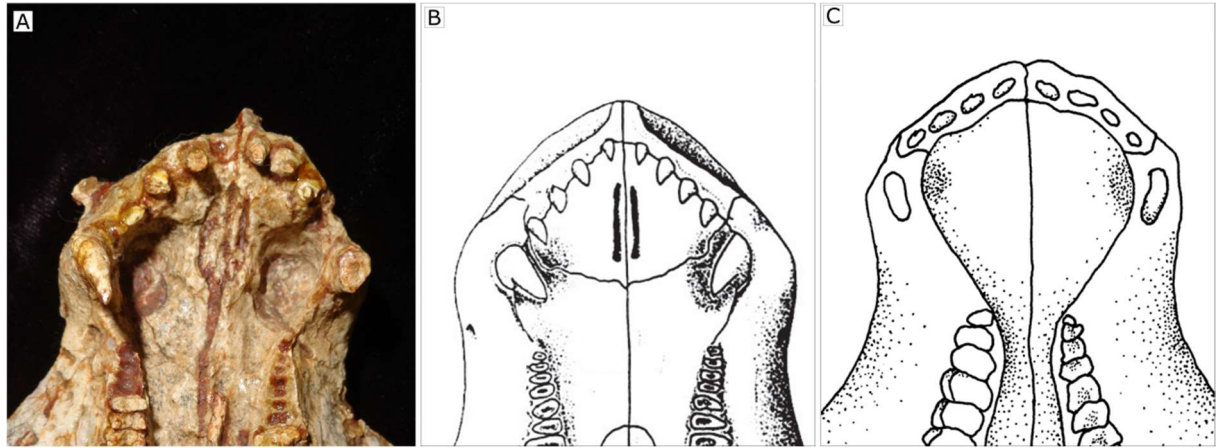


Figura 23. Comparação dos dentes incisivos em vista oclusal do **A, B.** neótipo de *M. ochagaviae* (de formato mais próximo de arredondado) e do **C.** holótipo da espécie (com forma achatada lábio-lingualmente). **B.** modificado de Sá-Teixeira (1995); **C.** modificado de Barberena (1981).

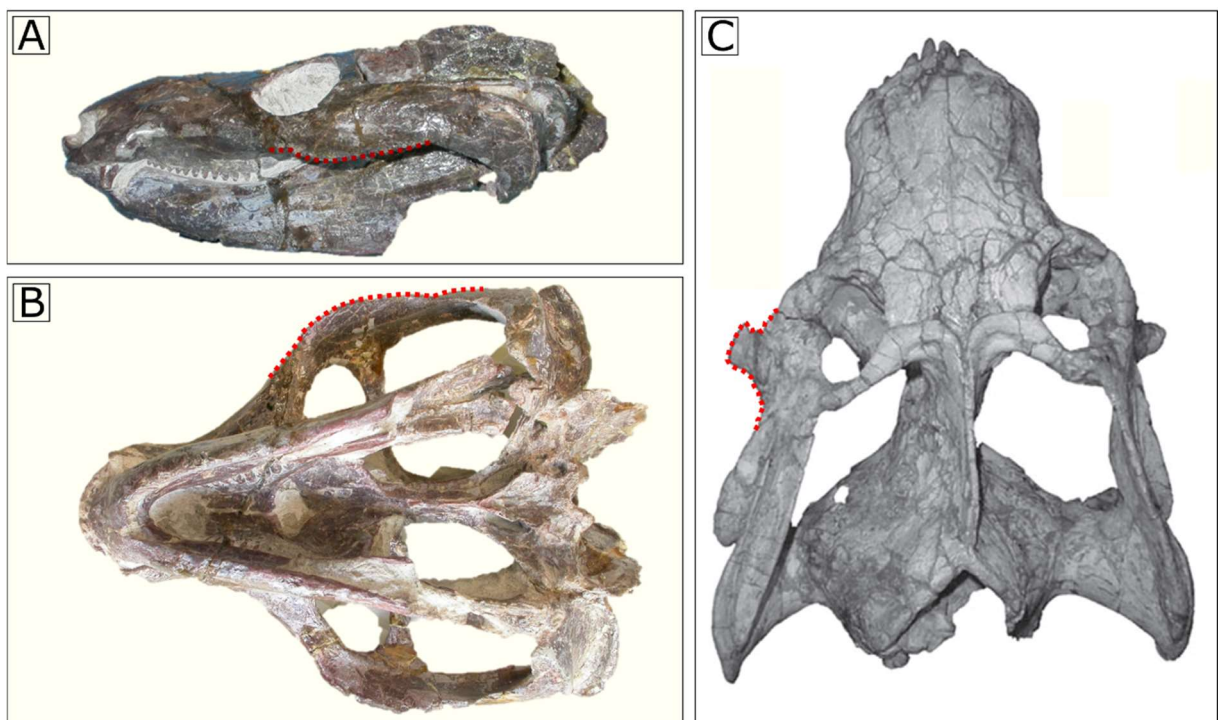


Figura 24. Comparação do do processo suborbital do jugal (destaque em vermelho) em *Massetognathus pascuali*, em que este é levemente desenvolvido (**A, B.** PVL 3671) e em *Exaeretodon riograndensis*, que é desenvolvido, tipo *ball-like* (**B,** retirado de Oliveira, Schultz e Soares, 2007).

6. DISCUSSÃO INTEGRADORA

O artigo “*On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (Synapsida, Cynodontia) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications*”, apresentado na segunda parte do corpo desta dissertação, submetido ao periódico *Journal of South American Earth Sciences*, descreve a primeira ocorrência de *Massetognathus ochagaviae* (UFRGS-PV-0712-T) na Zona de Associação de *Santacruzodon*, da Sequência Santa Cruz, Triássico Superior do Rio Grande do Sul.

Com base na descrição do material craniano e dentário e na comparação deste com outros traversodontídeos proximalmente relacionados, provenientes especialmente de camadas triássicas da Argentina e de Madagascar, chegamos às conclusões.

- O este espécime UFRGS-PV-0712-T apresenta semelhanças morfológicas com os membros da subfamília *Massetognathinae* (sensu KAMMERER et al., 2012), *Dadadon*, *Santacruzodon* e, principalmente, *Massetognathus*;
- A descrição e comparações anatômicas confirmaram a vinculação de UFRGS-PV-0712-T ao gênero *Massetognathus*, tratando-se de um exemplar do táxon brasileiro *M. ochagaviae*;
- Na análise filogenética conduzida, UFRGS-PV-0712-T foi recuperado como táxon-irmão de *M. ochagaviae*, corroborando a identificação taxonômica;
- Os clados *Traversodontidae* e *Gomphodontosuchinae* foram recuperados com a topologia constantemente apresentada em estudos anteriores, confirmando a sustentação destes clados;
- A subfamília *Massetognathinae* foi recuperada como monofilética, diferentemente de Melo, Martinelli e Soares (2017), porém se o espécime UFRGS-PV-0712-T for removido da análise, a subfamília apresenta uma polifilia;

- A presença de *Massetognathus* na Zona de Associação de *Santacruzodon* por si só não demonstra claramente uma problemática na bioestratigrafia, uma vez que este achado apontaria que o gênero *Massetognathus* possui um biocron maior do que o previamente estabelecido com base nos registros da Formação Chañares da Argentina e da ZA de *Dinodontosaurus* da Supersequência Santa Maria;
- Embora a ZA de *Santacruzodon*, compartilhe táxons com a ZA de *Dinodontosaurus*, subjacente, com faunas de unidades como o Grupo Isalo II, de Madagascar, e com as formações argentinas Chañares e Ischigualasto, de idades distintas, esta representa uma associação única, com alguns táxons endêmicos, que em conjunto representam uma fauna ainda não reconhecida em outras unidades triássicas.
- Coletas com controle bioestratigráfico e a identificação de novos táxons fósseis são necessários para o melhor entendimento desta associação faunística e suas relações com outras faunas triássicas carnianas.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F. et al. Strengthening Western Gondwanan correlations: a Brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. **Gondwana Research**, v. 23, n. 3, p. 1151-1162, abr 2013.

_____. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. **Palaeontology**, v. 50, p. 591-618, 2007.

_____, GIANNINI, N. P. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. **Palaeontology**, v. 45, p. 1151-1170, 2002.

_____, RIBEIRO, A.M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 286, p. 202-217, 2010.

_____, 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, p. 669-687, 2001.

_____; BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. 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, jun 2002.

_____; 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.

_____; 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, 2006.

_____; 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**, v. 139, n. 4, p. 529-545, 2003.

_____; SÁ-TEIXEIRA, A. M. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, v. 40, p. 11-22, 2004.

ALCOBER, O. A.; MARTINEZ, R. N. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. **ZooKeys**, v. 63, p. 55-81, 2010.

ALLIN, E. F. Evolution of the mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, v. 147, p. 403-438, 1975.

_____, HOPSON, J. A. Evolution of the auditory system in Synapsida ("Mammal-like Reptiles" and primitive Mammals) as seen in the fossil record In WESTER, D. B., FAY, R. R., POPPER, A. N. (eds.), **The Evolutionary Biology of Hearing**. Springer Verlag, New York, p. 587-6141, 1992.

ALVARENGA, J. G.; SOARES, M. B. Novas ocorrências de *Santacruzodon hopsoni* Abdala e Ribeiro, 2003 (Cynodontia, Traversodontidae) na Sequência Santa Maria 1 do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. **Salão UFRGS 2014: SIC – XXVI Salão de Iniciação Científica da UFRGS**, Porto Alegre, 2014.

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**. 1980. p. 659-673.

ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: II Congresso Argentino de Paleontologia y Biostratigrafía & I Congresso Latino-Americano de Paleontología. **Actas...** Buenos Aires, p. 159-174, 1980.

ARCUCCI, A.; MARSICANO, C. A. A distinctive new archosaur from the Middle Triassic (Los Chanares Formation) of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, p. 228-232, 1999.

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., **Anais...** Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Geologia, v. 1, p. 99-113, 1987.

_____; SCHULTZ, C. L.; BARBERENA, M. C. Novas evidências bioestratigráficas e paleoecológicas na análise de evolução explosiva dos rincossauros do Triássico. **Paula Coutiana**, Porto Alegre, n. 4, p. 23-33, 1990.

BARBERENA, M. C. **Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodonte (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil**. Tese de Livre Docência, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 194 p., 1974.

_____ et al. 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, v. 27, n. 2, p. 21-28, 1985.

_____ 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.

_____; BONAPARTE, J. F.; SÁ-TEIXEIRA, A. M. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrência de cinodontes Galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Rio de Janeiro, jul. 1987.

_____; 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, p. 295-306, 1981.

_____ Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. **Pesquisas em Geociências**, v. 7, n. 7, p. 111-129, 1977.

_____. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, v. 14, n. 14, p. 181-195, 1981a.

BATTAIL, B. Les cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogénie. **Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie**, v. 13, n. 1-2, p. 17-105, 1991.

BELTRÃO, R. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. **Ciência e Natura**, n. 2, p. 5-114, 1965.

BERTONI, R. S.; MARTINELLI, A. G.; RIBEIRO, A. M. Novas informações sobre *Chiniquodon* sp. da Zona de Assembléia de *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz, Supersequência Santa Maria), Triássico Médio-Superior do Brasil. In: X Simpósio de Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro. **Paleontologia em Destaque, Edição Especial**, p. 42, out 2016.

BONAPARTE J.F. et al. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, n. 3, p. 233-246, 2010.

_____ *Cynognathus minor* n. sp. (Therapsida-Cynodontia). Nueva evidencia de vinculación faunística Afro-Sudamericana a principios del Triásico. *Gondwana Stratigraphy*, I.U.G.S., **Coloquio Mar del Plata**, v. 1967, p. 273-281, 1969.

_____ 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, out. 1962.

_____ Dos nuevas "faunas" de reptiles triasicos de Argentina. **Gondwana Stratigraphy (IUGS Symposium, Buenos Aires)**, v. 2, p. 283-306, 1969.

_____ El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chaliminia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía / I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, v. 1, p. 123-133, 1980.

_____ et al. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 5, p. 5-27, 2003.

_____ Sobre nuevos terapsidos Triasicos hallados en el centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. **Acta Geologica Lilloana**, v. 8, p. 91-100, 1965.

_____, MARTINELLI, A. G., SCHULTZ, C.L. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, p. 25-46, 2005.

_____, SOARES, M. B., SCHULTZ, C.L. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. **Bulletin New Mexico Museum of Natural History & Science**, v. 37, p. 599-607, 2006.

_____, SOARES, M. B.; MARTINELLI, A. G. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. **Historia Natural, Tercera Serie**, v. 2, p. 5-30, 2012.

_____; 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, 1975.

_____; 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.

_____; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. **Paleontology**, v. 44, n. 4, p. 623-635, 2001.

_____; 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, jul 2006.

_____ Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina. **Opera Lilloana**, v. 22, p. 1-183, 1971.

BORTOLUZZI, C. A. Contribuição à Geologia da Região de Santa Maria Rio Grande do Sul Brasil. **Pesquisas em Geociências**, v. 4, n. 4, p. 7-86, 1974.

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, p. 477-492, 2007.

CABRERA, A. El primer hallazgo de terápsidos em la Argentina. **Notas del Museo de La Plata: Sección Paleontología**, v. 8, n. 55, p. 317-331, 1943.

CASAMIQUELA, R. M. Noticia preliminar sobre dos nuevos estagonolepoideos Argentinos. **Ameghiniana**, v. 2, p. 3-9, 1960.

CHATTERJEE, S. A new cynodont reptile from the Triassic of India. **Journal of Paleontology**, p. 203-214, 1982.

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, mar 2003.

COLBERT, E. H. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, v. 2405, p.1-39, 1970.

CROMPTON, A. W. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals; In THOMASON, J. (ed.), **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**. Cambridge University Press, New York, p. 55-75, 1995.

_____ Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. **British Museum (Natural History)**, v. 21, n. 2, p. 27-71, 1972.

_____, HYLANDER, W. L. Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. In HOTTON III, N., MACLEAN, P. D., ROTH, J. J., ROTH, E. C. (eds.), **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., p. 263-282, 1986.

_____; 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.

_____; On some Triassic cynodonts from Tanganyika. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 125, p. 617-669, 1955.

DESOJO, J. B.; EZCURRA, M. D.; SCHULTZ, C. L. An unusual new archosauriform from the Middle–Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 161, p. 839-871, 2011.

EZCURRA, M. D. et al. Early archosauromorph remains from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of north-eastern Uruguay. **PeerJ**, 3:e776, 2015. doi: 10.7717/peerj.776

_____ et al. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 10, p. 1477, 2017.

FACCINI, U. F. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais. **Porto Alegre. 121p. Dissertação de 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, p. 236-245, 2000.

FLYNN, John J. et al. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 3, p. 422-427, 2000.

FRANCA, M. A. G.; FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. Associated skeletons of a new middle Triassic "Rauisuchia" from Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 98, p. 389-395, 2011.

FURIN, S. et al. 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, dez 2006.

GAMERMANN, N. Formação Rosário do Sul. **Pesquisas em Geociências**, v. 2, n. 2, p. 5-35, 1973.

GAO, K. –Q. et al. 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, jun 2010.

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.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, n. 3, p. 221-238, 2016.

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.

_____; BROWN, R. Plantas Triássicas do Rio Grande do Sul. **Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia**, v. 54, p. 1-7, 1952.

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.

HAUGHTON, S. H. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. **Annals of the South African Museum**, v. 12, p. 323-497, 1924.

HOPSON, J. A. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the Cynognathus Assemblage Zone of South Africa: implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. **Palaeontologia Africana**, v. 41, p. 53-66, 2005.

_____. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. **Palaeontologia Africana**. V. 25, p. 181-201, 1984.

_____. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, v. 1982, n. 5, p. 285-299, 1985.

_____, KITCHING, J. W. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 156, p. 5-35, 2001.

_____, KITCHING, J. W. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologica Africana**, v. 14, p. 71–85, 1972.

_____; SUES, H, -D. A traversodont cynodont from the Middle Triassic (Ladinian) of Baden-Württemberg (Germany). **Palaeontologische Zeitschrift**, v. 80, n. 2, p. 124-129, 2006.

HORN, B. L. D. et al. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 55, p. 123-132, 2014.

HSIOU, A. S.; FRANÇA, M. A. G.; FERIGOLO, J. New data on the Clevosaurus (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of southern Brazil. **PloS ONE**, v. 10, n. 9, p. e0137523, 2015.

HUXLEY, T. H. On *Hyperodapedon*. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 25, n. 1-2, p. 138-152, 1869.

JENKINS Jr., F. A., The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). **Breviora**, v. 352, p. 1-28, 1970.

_____, The postcranial skeleton of African cynodonts. **Peabody Museum of Natural History, Bulletin**, v. 36, p. 1-216, 1971.

KAMMERER, C. F. et al. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 445-462, jun 2008.

_____ et al. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its phylogenetic relationships. **Fieldiana: Life and Earth Sciences**, n. 5, p. 112-125, out 2012.

KATOO, Y. **Conchostráceos mesozóicos do sul do Brasil: contribuição à estratigrafia das formações Santa Maria e Botucatu**. Porto Alegre, 87p. Dissertação (Mestrado em Geociências) Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1971.

KEMP, T. S. **Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals**. Londres: Academic Press Inc., 363 p., 1982.

_____ **The origin and evolution of mammals**. Oxford University Press on Demand, 2005.

_____ The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. **Journal of evolutionary biology**, v. 19, n. 4, p. 1231-1247, 2006.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., CIFELLI, R. L., LUO, Z.-X. **Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution, and Structure.** Columbia University Press, New York, p. 630, 2004.

KITCHING, J. W. The distribution of the Karoo vertebrate fauna. **Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Memoir**, v. 1, p. 1-131, 1977.

LACERDA, M. B., SCHULTZ, C. L., BERTONI-MACHADO, C. First 'Rauisuchian' archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. **PLoS One**, v. 10, n. 2, e0118563, 2015. doi: 10.1371/journal.pone.0118563

LAI, P. H.; BIEWENER, A. A.; PIERCE, S. E. Three-dimensional mobility and muscle attachments in the pectoral limb of the Triassic cynodont *Massetognathus pascuali* (Romer, 1967). **Journal of Anatomy**, v. 232, p. 383-406, 2018. doi: 10.1111/joa.12766

LANGER, M. C. et al. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. **Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science**, v. 41, p. 201-218, 2007.

_____; BENTON, M. J. Early dinosaurs: a phylogenetic study. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, n. 4, p. 309-358, 2006.

_____; RAMEZANI, J.; DA-ROSA, A. A. S. U-Pb age constraints on dinosaur rise from South Brazil. **Gondwana Research**, v. 57, p. 133-140, 2018.

LAVINA, E. L. *Procolophon pricei* sp. n., um novo réptil procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. **Iheringia, Série Geologia**, v. 9, n. 10, p. 51-79, 1983.

LEAL, L. A. et al. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil, **Zootaxa**, v. 690, p. 1-24, 2004.

LIU, J., OLSEN, P. E. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota, Synapsida). **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, p. 151-176, 2010.

_____, 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, 2008.

_____; ABDALA, F. Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae. In: KAMMERER, C. F., ANGIELCZYK, K. D., FRÖBISCH, J. (Ed) **Early evolutionary history of the Synapsida**. Springer, Dordrecht, p. 255-279, 2014.

LUCAS, S. G. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, v. 26, p. 30-38, dez 2001.

_____; KISCHLAT, E-E. A Phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 2, p. 464-467, jun 2003.

LUO, Z. -X. Transformation and diversification in the early mammalian evolution. **Nature**, v. 450, p. 1011-1019, 2007.

_____, Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: FRASER, N. C., SUES H. D. (eds), **In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods**. Cambridge University Press, Cambridge, New York, p. 98–128, 1994.

MARSICANO, C. A. et al. The precise temporal calibration of dinosaur origins. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, v. 113, p. 509-513, 2015.

MARTINELLI, A. G. et al. 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, p. 191-208, 2005.

_____ et al. *Massetognathus pascuali* and *Santacruzodon hopsoni* (Cynodontia, Traversodontidae) from the late Middle-early Late Triassic of South America: new insights on their premaxillary dentition. In: IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Vitória. **Anais...**, 2014.

_____ et al. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. **PLoS ONE**, v. 12, n. 6, e0177948, 2017.

_____, de la FUENTE, M., ABDALA, F. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, p. 852-862, 2009.

_____, ROUGIER, G. W. On *Chalimnia musteloides* Bonaparte (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 442–460, 2007.

_____; BONAPARTE, J. F. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. In: CALVO, J. et al. **Paleontología y dinosaurios desde América Latina**, Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, 2011.

_____; SOARES, M. B. Evolution of South American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynoontia). In: AGNOLIN, F. L. et al. (Ed.) **Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur**, Contribuciones del MACN, n. 6, 2016.

_____; SOARES, M. B.; SCHWANKE, C. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. **PloS one**, v. 11, n. 10, e0162945, 2016.

MARTINEZ, R. N. et al. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 1, p. 10-30, 2012.

_____; FERNANDEZ, E.; ALCOBER, O. A. A new non-mammaliaform euvynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 16, n. 1, p. 61-76, jan/abr 2013.

MATSUOKA, H.; KUSUHASHI, N.; CORFE, I. J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 36, n. 4, p. e1112289, 2016.

MELO, T. P.; MARTINELLI, A. G.; SOARES, M. B. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic Dinodontosaurus assemblage zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. **Palaeontology**, v. 60, n. 4, p. 571-582, 2017.

_____; ABDALA, F.; SOARES, M. B. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 6, p. e1002562, 2015.

MUKHERJEE, D.; RAY, S. A new *Hyperodapedon* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) from the Upper Triassic of India: implications for rhynchosaur phylogeny, v. 57, n. 6, p. 1241-1276, 2014.

MÜLLER, R. T.; LANGER, M., C.; DIAS-DA-SILVA, S. An exceptionally preserved association of complete dinosaur skeletons reveals the oldest long-necked sauropodomorphs. **Biology letters**, v. 14, n. 11, p. 20180633, 2018.

O'LEARY, M. A. et al. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. **Science**, v. 339, p. 662–667, 2013.

OLIVEIRA, T. V. et al. A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon barberenai* gen. et sp. nov. **Zootaxa**, v. 3027, p. 19-28, 2011.

_____, SCHULTZ, C. L. A cynodont pes from Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation, Therapsida Cenozoone): probable new data on *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981. In: Congresso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén (NE): Neuquén, **Libro de Resúmenes**. (Universidad Nacional del Comahue) vol. 3, p. 185, 2008.

_____; SCULTZ, 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, mai/ago 2007.

_____, SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). **Zootaxa**, v. 2382, p. 1-71, 2010.

PAVANATTO, A. E. B. et al. A new Upper Triassic cynodont-bearing fossiliferous site from southern Brazil, with taphonomic remarks and description of a new traversodontid taxon. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 88, p. 179-196, 2018.

_____ et al. New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae), from the Middle Triassic of Southern Brazil. **Historical Biology**, v. 26, n. 7, p. 978-989, 2016.

PHILIPP, R. P. et al. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Science**, v. 88, p. 216–237, 2018. doi: 10.1016/j.jsames.2018.08.018

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**, v. 5, n. 1, p. 75-87, 1956.

PRICE, L. I. Sobre um novo pseudosuquio do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia**, v. 120, p. 1-38. Rio de Janeiro, 1946.

_____ 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.

QUIROGA, J. C. The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Therapsida, Cynodontia). A correlative paleo-neoneurological approach to the neocortex at the reptilemammal transition. **Journal für Hirnforschung**, v. 21, p. 299-336, 1980.

RANIVOHARIMANANA, L. et al. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 6, p. 1292-1302, 2011.

RAUGUST, T. **Descrição osteológica e análise filogenética de um novo material de Rausuchia (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio Sul-Riograndense, Brasil**. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2014.

_____, 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**, v. 379, p. 303–318, 2013.

RAY, S. A new Late Triassic Traversodontid Cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from India. **Journal of Vertebrate Paleontology**, e930472, 2015.

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, 2009.

REIG, O. A. Primeros datos descriptivos sobre nuevos arcosaurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). **Rev. Asoc. Geol. Argentina**, v. 13, n. 4, p. 257-270, 1959.

ROGERS, R. R. et al. The Ischigualasto Tetrapod assemblage, Late Triassic, Argentina and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaurs origins. **Science**, v. 260, n. 5109, p. 794-797, mai 1993.

ROMER, A. S. Recent mounts of fossil reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Harvard University, v. 42, p. 331-338, 1943

_____ The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna XI. Two new longsnouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. **Breviora**, Cambridge, n. 379, p. 1-22, jun. 1971a.

_____ The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. **Breviora**, v. 373, p. 1-8, 1971b.

_____ The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, Cambridge, n. 264, p. 1-25, abr. 1967.

_____ The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. **Breviora**, Cambridge, n. 396, p. 1-9, nov. 1972.

_____; PRICE, L. L. *Stahleckeria lenzii*, a giant Triassic Brazilian Dicynodontia. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 93, n. 4, p. 463-491, mar. 1944.

ROWE, T. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, p. 241–264, 1988.

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.

RUTA, M. et al. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. **Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences**, v. 280, 20131865, 2013.

SÁ-TEIXEIRA, A. M. A família Traversodontidae (Therapsida, Cynodontia) no sul do Brasil e suas relações com formas afins no domínio gonduânico. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1995.

_____. Novas observações osteológicas e taxonômicas sobre *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Reptilia, Therapsida, Cynodontia). **Paula-Coutiana**, Porto Alegre, v. 1, p. 39-49, ago 1987.

_____. **Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1979. 71p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1979.

SCHERER, C. M. S. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária/RS. 1994. 100p. 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.

_____, LANGER, M. C. Tetrapodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CARVALHO, I. S. et al. **Paleontologia: Cenários de Vida**, Interciência, Rio de Janeiro, 2007, 277–290.

_____; 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,

_____; 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.

SEELEY, H. G. Researches on the structure, organization, and classification of the Fossil Reptilia. Part IX., Section 4. On the Gomphodontia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B**, v. 186, p. 1-57, 1895.

SIDOR, C. A.; HANCOX, P. J. *Elliotherium kersteni*, a new tritheledontid from the lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South Africa. **Journal of Paleontology**, v. 80, n. 2, p. 333-342, 2006.

_____; HOPSON, J. A. 1998. Ghost lineages and "mammalness": assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology**, v. 24, n. 2, p. 254-273, 1998.

SIMPSON, G. G. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, v. 26, n. 3, p. 281-297, 1971.

SOARES, M. B., MARTINELLI, A. G., OLIVEIRA, T. V. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic Riograndia Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** v. 86, n. 4, p. 1673-1691, 2014.

_____, F. ABDALA, F. & BERTONI, C. M. A sectorial toothed cynodont from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. **Geodiversitas**, v. 33, p. 265-278, 2011.

SUES, H. -D; OLSEN, P. E. Triassic Vertebrates of Gondwanan Aspect from the Richmond Basin of Virginia. **Science**, v. 249, p. 1020-1023, 1990.

_____; 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, 2010.

_____; 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, 1992.

TATARINOV, L. P.; MATCHENKO, E. N. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. **Paleontological Journal**, v. 33, n. 4, p. 422-428, 1999.

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.

von HUENE, F. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. Lieferung 2 (Cynodontia): 93–159. **Franz F. Heine, Tübingen**, 1936.

_____ Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. **Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, v. 1928, p. 251-270, 1928.

_____ Lieferung 1. Anomodontia [Part 1. Anomodontia]. *Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29*. C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München 1-82, 1935.

_____ Lieferungen 3/4. Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchosauridae und Schlussabschnitt *Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29* C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München 161-332, 1942.

_____; STAHLECKER, R. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. **Neues Jahrbuch für Geologie, Mineralogie und Paläontologie Abhandlungen Abteilung B**, v. 65, p. 1-82, 1931.

WATSON, D. M. S.; ROMER, A. S. A classification of therapsid reptiles. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 114, n. 2, p. 37-39, jan 1956.

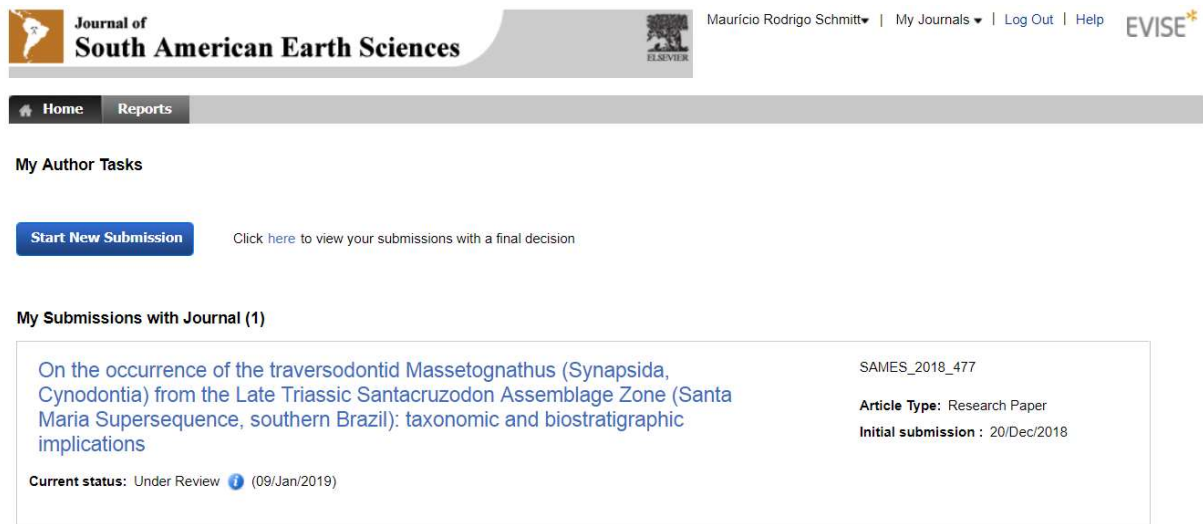
WHITE, I. C. Relatório sobre as coal measures e rochas associadas, do sul do Brasil. **Relatório final da Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, v. 1, p. 2-300, 1908.

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.

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 p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1982.

ZERFASS, H. et al. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, n. 1-2, p. 85-105, 2003

8. ARTIGO “On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (*Synapsida*, *Cynodontia*) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications” submetido ao *Journal of South American Earth Sciences*.



The screenshot shows the author dashboard for the Journal of South American Earth Sciences. At the top, there is a navigation bar with the journal logo, the name "Journal of South American Earth Sciences", the Elsevier logo, and user information: "Maurício Rodrigo Schmitt | My Journals | Log Out | Help" and the EVISE logo. Below the navigation bar, there are two tabs: "Home" and "Reports". The main section is titled "My Author Tasks" and contains a blue button labeled "Start New Submission" with the text "Click here to view your submissions with a final decision". Below this, there is a section titled "My Submissions with Journal (1)" which contains a single submission entry. The entry title is "On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (*Synapsida*, *Cynodontia*) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications". To the right of the title, the ID "SAMES_2018_477" is displayed. Below the title, the "Article Type" is "Research Paper" and the "Initial submission" date is "20/Dec/2018". At the bottom left of the entry, the "Current status" is "Under Review" with a blue information icon and the date "(09/Jan/2019)".

Journal of South American Earth Sciences

Maurício Rodrigo Schmitt | My Journals | Log Out | Help EVISE*

Home Reports

My Author Tasks

[Start New Submission](#) Click here to view your submissions with a final decision

My Submissions with Journal (1)

On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (*Synapsida*, *Cynodontia*) from the Late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications

SAMES_2018_477

Article Type: Research Paper

Initial submission : 20/Dec/2018

Current status: Under Review ⓘ (09/Jan/2019)

1 **On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (Synapsida, Cynodontia) from**
2 **the Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence,**
3 **southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications**

4

5 Maurício Rodrigo Schmitt^{a,*}, Agustín G. Martinelli^b, Tomaz Panceri Melo^a, Marina Bento
6 Soares^c

7

8 ^a Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal
9 do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto
10 Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil;

11

12 ^b CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ave. Ángel
13 Gallardo 470, C1405DJR CABA, Buenos Aires, Argentina;

14

15 ^c Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade
16 Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia,
17 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

18

19 * Corresponding author

20 Email addresses: mauricio.schmitt@yahoo.com.br (M. R. Schmitt),
21 agustin_martinelli@yahoo.com.ar (A. G. Martinelli), tomaz.melo@gmail.com (T. P. Melo),
22 marina.soares@ufrgs.br (M. B. Soares).

23

24 **Highlights**

- 25 1. First occurrence of *Massetognathus ochagaviae* in the *Santacruzodon* Assemblage Zone
26 2. The genus *Massetognathus* has a longer biochron than previously known

- 27 3. The *Santacruzodon* and *Dinodontosaurus* Assemblage Zones have some taxa in common
28 4. Lack of *Santacruzodon* and *Menadon* in Argentinean units make difficult biostratigraphic
29 correlation within South America AZs

30

31 **Abstract**

32 The traversodontid cynodont *Massetognathus* is reported for the first time in the
33 *Santacruzodon* Assemblage Zone (Carnian) of the Upper Santa Maria Supersequence of
34 Brazil. Previously to this record, the taxon was known from the *Massetognathus*-
35 *Chanaresuchus* AZ of the Chañares Formation, in Argentina and the *Dinodontosaurus* AZ of
36 the Santa Maria Supersequence, Brazil, both Late Ladinian in age. The new specimen,
37 referable to *M. ochagaviae*, was collected in the Schöenstatt outcrop in Santa Cruz do Sul
38 municipality, Rio Grande do Sul state. The attribution to the species *M. ochagaviae* is based
39 on the labial border of the upper postcanines teeth, and on characters shared with other
40 *Massetognathus* species as the general morphology of skull, with a lateral platform on the
41 maxilla, 10 to 12 upper postcanines teeth with posterior cingulum, and up to 11 lower
42 postcanines teeth with the transverse mesial width wider than the distal. A cladistic analysis
43 placed the new specimen as sister-group of *M. ochagaviae*. The Schöenstatt outcrop is the
44 best-studied fossil-bearing site of the *Santacruzodon* AZ, in which the traversodontid
45 cynodonts are the dominant faunal components, representing 82% of the collected specimens.
46 The *Santacruzodon* AZ, correlated to the Malagasy basal Isalo II group, also shares taxa with
47 the *Dinodontosaurus* AZ, the Chañares and Ischigualasto Formations, representing a unique
48 Triassic association. As a consequence, the *Santacruzodon* AZ represents a faunal association
49 still not recognized in the Ischigualasto-Villa Unión Basin. New data from the *Santacruzodon*
50 AZ is required to further address these questions.

51

52 **Keywords:** Eucynodontia, Traversodontidae, Santa Maria Supersequence, Late Triassic,
53 biostratigraphy.

54

55 1. Introduction

56 The clade Cynodontia (Synapsida, Therapsida) is the last therapsid group to appear in
57 the fossil record, in early late Permian. By the Early Triassic, cynodonts quickly radiated with
58 occurrences in all continents (Kemp, 2005; Abdala et al., 2006; Damiani et al., 2003; Ruta et
59 al., 2013). This clade includes the crown-group Mammalia, with thousands of fossils and the
60 extant species (Rowe, 1988; O’Leary et al., 2013) since its origin by the Early-Middle
61 Jurassic (Luo, 2007). Cynodontia is phylogenetically defined as the clade including
62 Mammalia and excluding *Bauria* (Hopson and Kitching, 2001). Particularly, the non-
63 mammaliaform cynodonts (Rowe, 1988; Kielan-Jaworowska et al., 2004) were diverse in the
64 Triassic. In Gondwanan landmasses, the best-represented groups were cynognathids,
65 diademodontids, trirachodontids, traversodontids, and a broad diversity of non-
66 mammaliaform probainognathians (Abdala and Ribeiro, 2010; Martinelli and Soares, 2016).

67 The family Traversodontidae was erected by von Huene (1936) and is included in the
68 clade Gomphodontia, which is characterized by labiolingually expanded upper and lower
69 postcanines (*e.g.* Crompton, 1972; Liu and Abdala, 2014; Abdala and Gaetano, 2018).
70 Traversodontids have relatively complex occlusal pattern (Crompton, 1972; Kemp, 1980;
71 Goñi and Goin, 1990), specialized for herbivorous/omnivorous diets (Crompton, 1972; Reisz
72 and Sues, 2000; Martinelli and Soares, 2016). Their fossils were recovered from the Middle to
73 the Upper Triassic rocks of almost all continents (with the exception of Antarctica and
74 Australia) (Bonaparte, 1962; Chatterjee, 1982; Gow and Hancox, 1993; Sues et al., 1999;
75 Battail and Surkov, 2000; Abdala et al., 2001; Kemp, 2005; Kammerer et al., 2008; Abdala
76 and Ribeiro, 2010), with four species in Argentina, 11 in Brazil, three in Tanzania, two in
77 Madagascar, and one in Zambia, Namibia, Lesotho and India.

78 Traversodontids are useful fossils in biostratigraphic correlations between Argentina
79 and Brazil; the genus *Massetognathus*, in particular, is considered an index taxon to correlate
80 Brazilian and Argentineans beds, occurring in the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ
81 (Chañares Formation) in Argentina and in the *Dinodontosaurus* AZ (Pinheiros-Chiniquá
82 Sequence, Santa Maria Supersequence) in Brazil.

83 In this contribution, we studied a traversodontid specimen (UFRGS-PV-0712-T) that
84 was originally identified as *Massetognathus* sp. from the *Santacruzodon* AZ (Santa Cruz
85 Sequence, Santa Maria Supersequence, Brazil) (Abdala et al., 2001; Schultz and Langer,
86 2007; Abdala and Ribeiro, 2010). This would be the only record of the genus for this AZ,
87 which is dominated by the traversodontids *Santacruzodon hopsoni* and *Menadon besairiei*
88 (Abdala and Ribeiro, 2010; Melo et al., 2015). The new specimen is here described,
89 compared, and included in a phylogenetic analysis. Based on osteological features, we
90 confirm the assignment of UFRGS-PV-0712-T to *Massetognathus*, and particularly to the
91 Brazilian species *M. ochagaviae*. We also discuss biostratigraphic implications of its
92 taxonomic referral based on comparisons with faunal assemblages of western Argentina and
93 southern Brazil, where the genus was registered.

94

95 1.1 Genus *Massetognathus*

96

97 The genus *Massetognathus* was described by Romer (1967) based on specimens
98 collected in the Chañares Formation of La Rioja province, western Argentina. Romer (1967)
99 recognized two species: *M. pascuali* (PULR 10, former MLP No. 65-XI-14-1) and *M. teruggii*
100 (PULR 13, former MLP No. 65-XI-14-2). Later on, Romer (1972) described a third new
101 species of the genus, *M. major* (PULR 11, former MLP No. 65-XI-14-15), and a close relative
102 form, “*Megagomphodon*” *oligodens* (PULR 02, former MLP No. 65-XI-14-16), from the
103 same locality. In the same year, Hopson and Kitching (1972) suggested the synonymy

104 between *M. pascuali* and *M. teruggii*, and posteriorly, Battail (1991) proposed the synonymy
105 of all described species for *Massetognathus*, also including “*Megagomphodon*” *oligodens*.
106 Abdala and Giannini (2000) corroborated the synonymy based in morphometric data,
107 considering *M. pascuali* as the only valid taxa for the Chañares Formation in western
108 Argentina.

109 In the Brazilian Triassic beds, the genus *Massetognathus* was first reported by
110 Barberena (1974, 1981) based on an isolated skull (UFRGS-PV-0255-T) found in General
111 Câmara region (Santa Maria Supersequence, *Dinodontosaurus* AZ; this locality was renamed
112 municipality of Vale Verde in 1995, after independence from General Câmara; see Raugust,
113 2014 and Martinelli et al., 2017a). Barberena (1981) recognized few differences in the
114 Brazilian specimen with respect to *M. pascuali*, mainly in the postcanine dentition, and
115 therefore erected a new species, *Massetognathus ochagaviae*. The Brazilian species differs
116 from *M. pascuali* by having the labial margin of the upper postcanine teeth extended outward
117 to form an isosceles triangle in occlusal view (Barberena, 1981). In contrast, the upper
118 postcanine teeth of *M. pascuali* have a rectangular shape (Liu et al., 2008). Later, Sá-Teixeira
119 (1987) described a well-preserved specimen of *M. ochagaviae* (refereed as 1600 MCPUCRS,
120 but actually MCP 3971-PV) from Agudo municipality, maintaining a similar diagnosis.
121 Additionally, Sá-Teixeira (1995) reported the occurrence of “*Megagomphodon*” *oligodens* in
122 Brazil based on a skull (MCP 3284-PV) from Candelária municipality. However, Liu et al.
123 (2008) based on morphometric analysis referred it to *M. pascuali*. Unfortunately, the holotype
124 (UFRGS-PV-0225-T) of *M. ochagaviae* was lost in the 1990’s. Liu et al. (2008) proposed a
125 neotype (specimen MCP 3971-PV), discovered in Rincão do Pinhal site, from the
126 *Dinodontosaurus* AZ. This locality is mentioned as being located in Paraíso do Sul (Reichel
127 et al., 2009), Candelária (Liu et al., 2008) and Agudo (Sá Teixeira, 1987), but the site is
128 actually located inside the limits of the Agudo municipality close to the town of Paraíso do
129 Sul (coordinates 29° 43’ 14.8” S; 53°13’ 46.8” W).

130 Outside the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ of Argentina and the
 131 *Dinodontosaurus* AZ of Brazil, the genus *Massetognathus* was also reported in the Brazilian
 132 *Santacruzodon* AZ, based on a single specimen UFRGS-PV-0712-T (Schultz and Langer,
 133 2007; Abdala and Ribeiro, 2010), not referred to any particular species, which is the base of
 134 the present contribution.

135 *Massetognathus* was considered an “intermediate” traversodontid cynodont regarding
 136 its dental and cranial morphology, between plesiomorphic forms, such as *Pascualgnathus* and
 137 *Scalenodon*, and derived ones, such as *Gomphodontosuchus* and *Exaeretodon* (Hopson 1984,
 138 1985; Abdala and Ribeiro, 2003). In most phylogenetic analyses, *Massetognathus* is
 139 recovered in a monophyletic group with *Santacruzodon* (Kammerer et al., 2008; Sues and
 140 Hopson, 2010; Liu and Abdala, 2014); while other studies have placed the genus in a
 141 polytomy with *Santacruzodon* and *Dadadon* (Melo et al., 2017). The clade including
 142 *Massetognathus*, *Santacruzodon*, and *Dadadon* was formally named *Massetognathinae*
 143 (Kammerer et al., 2012). This clade is usually positioned as the sister group of
 144 *Gomphodontosuchinae*, composed by (*Gomphodontosuchus* (*Menadon* (*Protuberum*
 145 (*Exaeretodon* and *Scalenodontoides*)))) (Kammerer et al., 2012). Nonetheless, other
 146 phylogenetic hypotheses recovered this clade as sister group to *Gomphodontosuchinae* +
 147 *Boreogomphodon/Arctotraversodon* (Liu and Abdala, 2014; Melo et al., 2017).

148

149 1.2 Institutional abbreviations

150

151 **PULR**, Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina;
 152 **PVL**, Vertebrate Paleontology, Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán,
 153 Tucumán, **MCN-PV**, Museu de Ciências Naturais (Paleovertebrate Collection), Fundação
 154 Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **MCP-PV**, Museu de Ciências e
 155 Tecnologia (Paleovertebrate Collection), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do

156 Sul, Porto Alegre, Brazil; **UFRGS-PV-T**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul
 157 (Paleovertebrate, Triassic Collection), Porto Alegre, Brazil. **NHM UK PV**, Natural History
 158 Museum, London, England; **UA**, University of Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

159

160 **2. Materials and Methods**

161

162 *2.1 Specimen and comparisons*

163 The studied specimen UFRGS-PV-0712-T includes the skull and lower jaws. It was
 164 collected in the Schönstatt outcrop, located in Santa Cruz do Sul municipally, Rio Grande do
 165 Sul state. The specimen has suffered taphonomical deformations and some parts are poorly
 166 preserved. UFRGS-PV-0712-T was preliminary identified as *Massetognathus* sp. (Schultz
 167 and Langer, 2007; Abdala and Ribeiro, 2010; Melo et al., 2015), but it was mentioned as
 168 *Santacruzodon hopsoni* by Ranivoharimanana et al. (2011). Comparisons with other taxa
 169 were conducted based on literature, photographs and personal observations.

170

171 *2.2 Phylogenetic analysis*

172 The phylogenetic affinities of UFRGS-PV-0712-T were tested based on the data
 173 matrix of Liu and Abdala (2014) with modifications made by Melo et al. (2015, 2017) and
 174 Pavanatto et al. (2018). The matrix comprises 78 character and 33 terminal units, representing
 175 the most inclusive dataset of traversodontid cynodonts (see Supplementary files). The
 176 character 13 (*i.e.*, zygomatic process of the jugal) was modified in *M. pascuali* and *M.*
 177 *ochagaviae*, from absent (2) to little projected (0), based on personal observations (PULR-
 178 002; PULR; 010; PULR-011; PULR-013; PVL-3671; PVL-3902; PVL-3906; PVL-4613;
 179 PVL-4729; UFRGS-PV-0968-T; MCP-3871; NHM UK PV 8429; NHM UK PV 8430).

180

The data matrix was managed with Mesquite 3.5 and analyzed using TNT 1.5
 181 (Goloboff and Catalano, 2016). The terminal taxon JSM100 (Council for Geoscience,

182 Pretoria, South Africa) refers to a juvenile gomphodont, described by Hopson (2005). All
 183 characters were treated as non-addictive. A heuristic search of 500 replicates of Wagner
 184 trees, followed by TBR (Tree Bisection Reconnection) holding 10 trees per replication was
 185 performed. Finally, Bremer support (Bremer, 1994) values were calculated.

186

187 2.3 Anatomical abbreviations:

188

189 **aalc**, anterior accessory labial cusps; **ac**, anterior cingular crest; **al**, alveolus; **ba**, occlusion
 190 basin; **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **c**, canine tooth; **caep**, cavum epiptericum; **cr**, crest;
 191 **d**, dentary; **di**, diastema; **f**, frontal; **fj**, jugular foramen; **fm**, foramen magnum; **fo**, fenestra
 192 ovalis; **fpi**, pineal foramen **i**, incisor; **ju**, jugal; **lac**, lacrimal; **lic**, lingual cusp; **max**, maxilla;
 193 **mlc**, main labial cusp; **na**, nasal; **oc**, exoccipital condyle; **pal**, palatine; **par**, parietal; **pc**,
 194 postcanine tooth; **pci**, posterior cingulum; **pfo**, paracanine fossa; **plc**, palatine crest; **pmx**,
 195 premaxilla; **po**, postorbital; **pop**, paraoccipital process; **prf**, prefrontal; **ptc**, post-temporal
 196 canal; **ptg**, pterygoid; **q**, quadrate; **r**, root; **sq**, squamosal; **v**, vomer.

197

198 3. Geological Setting

199 Paraná Basin is a large intracratonic sedimentary unit that crops out in east-center
 200 South America ranging in age from Ordovician to Cretaceous (Holz et al., 2010). Triassic
 201 sediments are found in southern Brazil represented by the Sanga do Cabral Supersequence
 202 (Olenekian), and Santa Maria Supersequence (Ladinian to Rhaetian) (Horn et al., 2014;
 203 Philipp et al., 2018).

204 The Santa Maria Supersequence is a package of rocks with a remarkable fossil record
 205 of tetrapods (e.g., Schultz et al., 2000; Zerfass et al., 2003; Langer et al., 2007; Bonaparte et
 206 al., 2010; Soares et al., 2011 a, b; Martinelli et al., 2017a), which characterize four distinctive
 207 Assemblage Zones (AZ) are: *Dinodontosaurus* AZ, *Santacruzodon* AZ, *Hyperodapedon* AZ

208 and *Riograndia* AZ (Soares et al., 2011a; Horn et al., 2014). The fossil record of these AZs is
209 noticeably diverse, comprising stereospondyl amphibians, lepidosauromorphs, parareptiles,
210 several groups of archosauromorphs (*e.g.*, rhynchosaurs, protherochampsids, aetosaurs,
211 phytosaurs, dinosaurs) and synapsids (dicynodonts and cynodonts) (*e.g.*, von Huene, 1942;
212 Barberena, 1977; Schultz et al., 2000, 2016; Langer et al., 2007; Cisneros, 2008; Dias-da-
213 Silva et al., 2009, 2011; Bonaparte et al., 2010; Abdala and Ribeiro, 2010; Soares et al.,
214 2011b, 2014; Horn et al., 2015; Lacerda et al., 2015; Martinelli and Soares 2016; Martinelli et
215 al., 2016, 2017a, b). Amongst these faunal components, archosauromorphs and cynodonts are
216 the most diversified groups of these AZs, bearing disparate morphologies and an abundant
217 fossil record.

218 The Schönstatt outcrop was discovered in 1998 in Santa Cruz do Sul municipally, at
219 the side of road RS 471, Rio Grande do Sul state (52°27'0.5" W; 29°44'26.2" S) (Fig. 1a).
220 Abdala et al. (2001) and Bertoni-Machado and Holz (2006) described this outcrop as 20 m of
221 massive pelite, being the last 5 m rich in carbonatic concretions, vertebrate fossils, coprolites
222 and rizolites, overlapped by 15 m of fine sandstone with cross and laminated stratification,
223 presenting concretions and rizolites. Because of the dominance of traversodontid cynodonts,
224 Abdala et al. (2001) named this association as Biozone of Traversodontids. Later on, this
225 association was referred as *Santacruzodon* AZ (Abdala and Ribeiro, 2010), which was
226 formalized by Soares et al. (2011a) within the southern Brazilian Triassic biostratigraphic
227 scheme. Horn et al. (2014) performed geological study of the unit bearing this AZ and
228 proposed a new sequence, Santa Cruz Sequence, placed between the Pinheiros-Chiniquá
229 Sequence (below) and the Candelária Sequence (above). Therefore, the *Santacruzodon* AZ is
230 emplaced between the *Dinodontosaurus* AZ of the Pinheiros-Chiniquá Sequence and the
231 *Hyperodapedon* AZ Candelária Sequence (Fig. 1b). The fossil association of Schönstatt site
232 was taphonomically studied by Bertoni-Machado and Holz (2006). They suggested that this
233 biogenic fossil concentration was probably caused by selective predation and the bones were

234 accumulated at the margin of an ephemeral lake. The control of shoreline position was given
 235 by groundwater table movements in wet and dry seasons.

236 Based on a few outcrops located in Santa Cruz do Sul and Venâncio Aires, the fossil
 237 record of the *Santacruzodon* AZ includes the cynodonts *Santacruzodon hopsoni*, *Menadon*
 238 *besairiei*, *Massetognathus* sp., *Santacruzognathus abdalai*, *Chiniquodon* sp., a putative
 239 dicynodont (a tusk-fragment of ?*Dinodontosaurus*), the proterochampsid *Chanaresuchus*
 240 *bonapartei* (considered an indeterminate radinosuchid by Ezcura et al., 2015) and the
 241 “rauisuchian” *Dagasuchus santacruzensis* (Abdala et al., 2001; Abdala and Ribeiro, 2003;
 242 Bertoni-Machado and Kischlat, 2003; Schultz and Langer, 2007; Abdala and Ribeiro, 2010;
 243 Raugust et al., 2013; Melo et al., 2015; Lacerda et al., 2015; Martinelli et al., 2016). Based on
 244 its fossiliferous content, Abdala et al. (2001) and Melo et al. (2015) related this faunal
 245 assemblage with that of the Isalo II Group, from Madagascar (Flynn et al., 2000), indicating a
 246 late Ladinian to early Carnian age. Recently, the Santa Cruz Sequence was radioisotopically
 247 dated (Philipp et al., 2018); the detrital zircon LA-MC-ICPMS U-Pb dates indicate a
 248 maximum deposition age of 237 ± 1.5 Ma (early Carnian). However, Philipp et al. (2018)
 249 positioned the *Santacruzodon* AZ within an old chrono- and biostratigraphic scheme (see
 250 Figure 5 in Philipp et al., 2018), and ascribed a Ladinian age for this AZ.

251

252 **4. Systematic Paleontology**

253 THERAPSIDA Broom, 1905

254 CYNODONTIA Owen, 1861

255 EUCYNODONTIA Kemp, 1982

256 TRAVERSODONTIDAE von Huene, 1936 (*sensu* Liu and Abdala, 2014)

257 MASSETOGNATHINAE Kammerer et al. 2012

258 *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981

259 **Neotype** – MCP 3871-PV, near complete skull (Liu et al., 2008).

260 **New referred specimen** – UFRGS-PV-0712-T (Figs. 2, 3 and 4), skull and lower jaws.

261 **Geographic provenance and age** – Neotype specimen was found in Agudo municipally and
262 belongs to the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone, Pinheiros-Chiniquá Sequence, Santa
263 Maria Supersequence, Late Ladinian / Early Carnian (Liu and Abdala, 2014; Martinelli et al.,
264 2016). UFRGS-PV-0712-T was found in the Schönstatt outcrop, Santa Cruz do Sul
265 municipally, and belongs to the *Santacruzodon* AZ, Santa Cruz Sequence, Santa Maria
266 Formation, Early Carnian (Horn et al., 2014; Philipp et al., 2018).

267

268 **5. Anatomical Description**

269 *5.1 General morphology*

270 The specimen UFRGS-PV-0712-T consists of a near complete skull and paired lower
271 jaws. The skull is 168 mm in preserved total length and lacks right premaxillae, right
272 postorbital bar, right upper canine tooth. Other portions of the skull were severely damaged,
273 especially on the right side, precluding the observation of most cranial sutures.

274 The skull is short and low, as in massetognathines, differing from the deeper skull of
275 most gomphodontosuchines (Kammerer et al., 2012). The skull proportions of UFRGS-PV-
276 0712-T are similar to that of *M. ochagaviae* and *M. pascuali*.

277 The lower jaws were preserved in association with the skull, directly adhered by the
278 symphysis to the lateral border of the left maxilla (Fig. 2) in position perpendicular to the
279 skull (during specimen preparation, skull and lower jaws were separated). The mandibles
280 preserve the dentary with partial dentition; lacking all the postdentary bones. The left dentary
281 is better preserved than the right one, exhibiting most of the coronoid process, but, in general,
282 both have suffered dorsoventral post-mortem deformation. In overall aspect, the lower jaws of
283 UFRGS-PV-0712-T are similar to other *Massetognathus* specimens (e.g., Romer, 1967; Liu et
284 al., 2008).

285

286 5.2 *Rostrum*

287 The rostrum is short, representing 27.6% (Fig. 3) of total skull length, and transversely
288 broad. The left premaxilla is preserved and the right one is absent; the preserved portion is
289 much deformed and the incisors are not visible. Some fragments are possibly pieces of
290 incisors (Fig. 3c,d) but were not identified properly. In dorsal view (Fig. 3a,b), the rostrum is
291 composed by the maxilla and nasal, but the largest portion of the rostrum is occupied by the
292 maxilla, with a lateral platform, a feature common in most traversodontids (e.g., Barberena,
293 1981; Liu and Abdala, 2013). The central portion of rostrum shows one depressed area,
294 probably caused by the collapse of the nasal cavity.

295 In ventral view, the palate is composed by the palatine, maxilla and fragments of the
296 left premaxilla. The left maxilla preserves a fragmented canine tooth, and 11 +1? postcanine
297 teeth. The right maxilla has 12 +1? postcanines, and the canine is missing (Fig. 3c, d). The
298 paracanine fossa is deep and slightly antero-posteriorly enlarged, placed lateral to the canine
299 tooth, similar to others massetognathines. On both sides, the maxillae are broken at the lateral
300 borders and dorsoventrally crushed, particularly on the right side.

301 In left lateral view, a concave area is visible in front of the anterior border of the
302 zygomatic arch, where the anterior region of the jaw initially adhered. Thus, this depression is
303 a product of taphonomic deformation.

304

305 4.3 *Palate*

306 The secondary palate is closed in the midline of the skull, with participation of
307 premaxillae, maxillae and palatines, extending to the rear the level of the antepenultimate
308 postcanine tooth (Fig. 3c,d). Palatines and pterygoids form the exposed part of the primary
309 palate. The vomer is not visible because it is covered by the palatines and by sediments that
310 filled the choanal region. The pterygoids are broad anteriorly and then narrow posteriorly.
311 They extend posteriorly towards the basicranium, but their contact with the basisphenoid is

312 obscured by fractures. Both transverse processess (= pterygoid wings) were broken off. The
313 palatine crests converge posteriorly, with the pterygoids, contacting the basis of the cultriform
314 process, which is not well discerned in the specimen. Also, the palatine crest is covered
315 laterally by the quadrate ramus of the pterygoid.

316

317 4.4 *Basicranium*

318 This area is preserved on the left side and affected by the dorso-ventral compression,
319 distorting some structures. The basisphenoid is “V” shaped (Fig. 3c,d). The cavum
320 epiptericum is seen on both sides of the basisphenoid, but better preserved on the left side.
321 The fenestra ovalis has rounded shape, with conspicuous rim. The limits of bones for this
322 structure are not clearly visible.

323 The jugular foramen is better preserved on the right side; it has a rounded shape and
324 faces ventrally. The jugular foramen is located postero-medially to the fenestra ovalis and
325 laterally to the occipital condyles. Because other openings are not visible, we interpret the
326 fenestra rotunda and the hypoglossal foramina are confluent with the jugular foramen, similar
327 to most traversodontids (Rougier et al., 1992). Sutures between the prootic and opistotic
328 bones were not defined. The occipital condyles are dorsoventrally deformed, with elongated
329 shape, but, in comparison with other specimens of *Massetognathus*, they are more rounded
330 and larger. Parts of the quadrates are preserved on both sides, albeit fragmented.

331

332 4.5 *Skull roof*

333 Despite lack of clear sutures, we infer that the maximum width of the skull roof is at
334 the level of nasal-frontal contact, which coincides with the anterior border of orbits and the
335 root of zygomatic arches. The minimum width of the skull roof occurs at the mid portion of
336 the parietals, in the middle portion of the parietal crest. Between the parietals there is evidence
337 of a reduced pineal foramen, covered by sediments. The parietal crest (Fig. 3a,b) starts at the

338 anterior border of the temporal fenestra and ends when it meets the lambdoidal crests, which
339 are projected postero-laterally over the occipital plate. The parietal crest appears low, despite
340 the taphonomic deformation and dorsal fragmentation. A large portion of the skull roof and
341 both lateral wall is covered by concretions, hampering the observation of their bones and
342 structures.

343

344 4.6 *Orbital region and zygomatic arch*

345 The left zygomatic arch is preserved but extensively deformed; breaking caused parts
346 to be missing, therefore the description of this structure is based on the right zygomatic arch.
347 In dorsal view (Fig. 3a,b), the skull is widest at the level of the postorbital bar, which confers
348 to it a rounded morphology. The zygomatic arch is composed mostly by the jugal, in the
349 anterior, ventral and lateral portions, while the squamosal occupies the posterior and postero-
350 dorsal portion.

351 The specimen has a crest-like process (i.e., suborbital process) in the anterior base of
352 the zygomatic arch at the level of the postorbital bar, which is conspicuously developed and
353 ventrolaterally projected, similar to *M. pascuali*. The maximum depth of the zygomatic arch
354 occurs at the level of the postorbital bar and suborbital process of the jugal.

355 The left orbit is well preserved, whereas the zygomatic arch is dislocated on the right
356 side (Fig. 3a,b), separating the lateral margin of the orbit from the postorbital bar, medial and
357 anterior margins. Due to deformation, the orbits are located dorsally in the skull but were
358 originally likely placed in a dorso-lateral position. In dorsal view, the orbits are delimited by
359 the postorbital bar, composed by the descendant process of the postorbital bone and by the
360 superposed ascending process of the jugal. Each process delimits approximately half of the
361 posterior rim of the orbit, when viewed in dorsal view. The jugal delimits the orbit laterally
362 and postero-laterally, while the pre-frontal and lacrimal delimit the medial and anterior sides.

363

364 4.7 *Occiput*

365 Little can be seen from the occiput, due to dorsoventral deformation of skull. In
366 general, the skull presents a “W” shape with an open angle in occipital view (Fig. 4a, b). The
367 lambdoid crests are flattened, project posteriorly over the occiput, bordering dorso-laterally
368 the occipital area. The occipital plate presents, in posterior view, an approximate triangular
369 shape. The post-temporal canal can be seen in the left side, but very compressed and covered
370 by sediment. The left occipital condyle is preserved but the right is only partly preserved. The
371 foramen magnum is deformed and displaced to the left side (Fig. 4a, b).

372

373 4.8 *Lower jaw*

374 The lower jaw has 147 mm in preserved length (Fig. 5). The dentaries are tingly fused
375 at the symphysis and are dorsoventrally compressed. The left dentary is better preserved in
376 comparison to the right one (Fig. 5a,b), bearing an almost complete coronoid process. The
377 three procumbent incisors are poorly preserved (see below). The symphysis is antero-
378 posteriorly long, occupying about 15% of jaw length. There is no a chin-like projection (Fig.
379 5e, f) in the anterior portion. Between the canine and the first postcanine there is a small
380 diastema, not observed between the incisors and canine.

381 The masseteric fossa is conspicuous and reaches anteriorly the level of the penultimate
382 postcanine (Fig. 5e,,f). The coronoid process is prominent, with an anterior broad margin. It
383 starts laterally to the level of the penultimate postcanine and projects posterodorsally with an
384 inclination of approximately 30° in relation to the horizontal ramus (Fig. 5e,,f). This structure
385 is affected by the dorsoventral compression, probably being, originally, deeper and inclined in
386 a steeper angle.

387

388 4.9 *Upper dentition*

389 As mentioned, the incisors and the right canine are not preserved, and the left canine
390 only preserves the root. Based on the root shape, the canine was oval, labio-lingually
391 flattened, and relatively small (Fig. 3c,d), as in *Massetognathus* (Liu et al., 2008).

392 There is a small diastema between the canine and the first postcanine. Both upper
393 tooth rows are closer to one another at the anterior portion of the snout (separated only 16.5
394 mm) and then diverge posteriorly (separated 31 mm at the level of the last postcanine teeth;
395 Fig. 6a,b). The teeth rows extend posteriorly to the anterior edge of the orbit and laterally to
396 the subtemporal fossa.

397 The left postcanine tooth row is better preserved than the right one (Fig. 6a,b). The
398 first has 11 erupted postcanines and possibly one more, in process of eruption at the rear. The
399 right side has 12 erupted postcanines and plus the space for other teeth at the rear (Fig. 6a,b).
400 This number of teeth is similar to that found in the holotype of *M. ochagaviae* (11; Barberena,
401 1981), but subtly different from *M. pascuali* (12 to 15; Romer, 1967), *Santacruzodon* (7 to 10;
402 Abdala and Ribeiro, 2003) and *Dadadon* (9 to 11; Flynn et al., 2000) holotypes. But we
403 emphasize that the number of postcanines is imprecise in gomphodont cynodonts due to their
404 dental replacement pattern, in which new teeth are added posteriorly while the anterior ones
405 can be lost, reabsorbed or kept. This process causes a natural variation in the number of teeth
406 along the ontogenetic series of each species (e.g., Crompton, 1955; Hopson, 1971; Barberena,
407 1974; Goñi, 1986; Abdala and Giannini, 2000).

408 The postcanines are enlarged labiolingually, possessing the typical gomphodont
409 pattern of traversodontids. The crown of the anterior postcanines (PC1 to PC4) has a
410 quadrangular shape in occlusal view, while the posterior ones (PC5 to PC11) are more
411 rectangular, being most labio-lingually developed. Most of the teeth are poorly preserved or
412 worn out, but in some of the posterior ones the crown morphology can be observed.

413 Little shouldering interlocking is present between each tooth. Nevertheless, the
414 shouldering is more developed than basal traversodontids (e.g., *Pascualgnathus*, Martinelli,

415 2010; *Mandagomphodon*, Hopson, 2013), but less expressive than *Exaeretodon* (Abdala et al.,
416 2002). The postcanines are slightly obliquely implanted in relation to the alveolar line. As a
417 result of the eruption order, the postcanines tend to display an anterior to posterior wear
418 gradient. Because of this, the morphology of the crown is more recognizable in the posterior
419 teeth. Thus, left seventh (pc7) and eighth (pc8) postcanine teeth were used for description
420 (Fig. 6c,d).

421 In occlusal view, the upper postcanines have a large occlusal basin placed on the
422 mesial half of the crown that is delimited labially by the labial sectorial crest and distally by
423 the transverse crest (Fig. 6c,d). The occlusal basin is mesio-distally concave, indicative of the
424 occlusion with the transverse crest of the lower postcanines. The sectorial labial crest bears
425 three cusps: the main labial cusp is the largest, distally placed and occupying more than half
426 of the crest; the two mesial cusps are progressively smaller, similar to *M. pascuali* (Romer,
427 1967). The transverse crest is located in the distal portion of the crown, near the distal edge of
428 the crown. The transverse crest is mesio-distally wide in its lingual side and narrows labially.
429 In the mesiolingual portion of the crown, there is a low anterior cingulum, clearly seen in
430 PC9. In the distal portion of the crown, there is a low posterior cingulum, distal to the
431 transverse crest. The labial portion the crown in each postcanine, labially to the sectorial crest,
432 has an isosceles triangle format, a feature defined by Barberena (1981) as an autapomorphy of
433 *M. ochagaviae*. There are three cusps in the labial border, the biggest main labial cusp (mlc),
434 placed in the posterior portion and occupying more than half of sectorial ridge - and two
435 anterior accessory labial cusps located in the mesial portion of the sectorial crest (Fig. 5c,d).

436

437 4.9 Lower dentition

438 The dentary has three incisors on each side (Fig. 5a,b), as most gomphodont cynodonts
439 (Liu et al., 2008). The incisors are covered by concretions and fine details of their
440 morphology were not observed due to recrystallization. They are labiolingually compressed

441 and procumbent, as in some gomphodonts (e.g. *Massetognathus*, *Dadadon*, *Santacruzodon*),
442 with leaf-shaped morphology, as other massetognathines. There is no diastema between the
443 canine and the incisors as in *Massetognathus* and *Exaeretodon*.

444 Both canines are preserved but were not observed completely, because they are
445 covered by concretions; nevertheless, they are similar in size to the incisors. A diastema is
446 present between the canine and the pc1.

447 Both upper postcanine tooth rows are poorly preserved, but in a general way they
448 exhibit small size in comparison to other traversodontids (e.g., *Pascualgnathus* and
449 *Exaeretodon*). The right dentary has 8 functional postcanines plus one empty alveolus,
450 whereas the left side has 13 + 1 postcanines plus one more in process of eruption at the rear
451 (Fig. 7a,b). The lower postcanines have quadrangular crown shape, slightly differing from the
452 shape described by Romer (1967) for *M. pascuali*, and similar to *M. ochagaviae* described by
453 Barberena (1981). The anterior postcanines, from pc1 to pc3, are broken at their bases. From
454 pc4 to pc7, a sub-conical worn-out crown is observed, and the posterior ones, pc8 to pc13,
455 become larger and quadrangular in occlusal view. The last two postcanines are markedly
456 larger than the previous ones. The crown of each tooth is delimited anteriorly by the
457 transverse crest, labially by the sectorial ridge and posteriorly by a “heel” (Fig. 7c,d). The
458 transverse crest forms the mesial edge of the crown and bears two cusps. Postcanines of
459 specimen UFRGS-PV-0712-T are more rectangular, differing from those found in *M.*
460 *pascuali* and *Santacruzodon*, which have the mesiolingual cusp more projected lingually. The
461 sectorial ridge, that delimits the labial corner, has two tiny cusps that are worn out in most
462 teeth. Each postcanine contacts transversely the following one, forming a continuous unit,
463 with a kind of interlocking in the labio-distal edge of some postcanines, more visible in pc8,
464 pc9 and pc10 (Fig. 7c, d). The last postcanine is covered laterally by the coronoid process.

465

466 5. Discussion

467 **5.1 Taxonomic assignment of UFRGS-PV-0712-T**

468 This specimen is identified as a Massetognathinae cynodont (according to Kammerer
469 et al., 2012), due the morphology of the teeth, with three cusps in the labial margin of the
470 upper postcanines, the reduced canine tooth (based on the preserved root) (compared to basal
471 traversodontids, such as *Pascualgnathus*) and the low and flattened skull.

472 The specimen has most of the specific diagnostic features provided by Barberena
473 (1981) for *M. ochagaviae*: enlarged rostrum, very depressed skull, subcircular orbits more
474 dorsally oriented than in *M. pascuali*, large interorbital region, upper postcanines tooth row
475 slightly curved, postcanines teeth larger than that of *M. pascuali* and the presence of a
476 posterior cingulum in the upper postcanines. Compared with the emended diagnosis of Liu et
477 al. (2008), UFRGS-PV-0712-T is identified as *M. ochagaviae* because the base of the labial
478 margin of upper postcanines extends outward to form an isosceles triangle in occlusal view,
479 the subrectangular shape and the presence of a short lingual ridge in the lower postcanines.

480 The upper incisors are not preserved in UFRGS-PV-0712-T. However, the shape of
481 the upper incisors is conflictive in this species. In the holotype description, Barberena (1981)
482 mentioned labiolingually flattened incisors, as in *M. pascuali*, but in the neotype (Liu et al.,
483 2008) the incisors have a rounded crown (see also Martinelli et al., 2014).

484 The lower dentition is unknown both for the holotype and neotype of *M. ochagaviae*.
485 In the specimen here studied, the morphology of the lower postcanines has some differences
486 with regard to *M. pascuali*. In UFRGS-PV-0712-T, the lower postcanines show a nearly
487 quadrate shape, whereas in *M. pascuali* the mesio-lingual cusp is more lingually projected.
488 This forms a lingual curved edge in *M. pascuali* and a distolabially oblique and straight
489 lingual border in *M. ochagaviae*. The lower incisors are poorly preserved in UFRGS-PV-
490 0712-T but it is clearly observed that they are labiolingually flattened, as in *M. pascuali*
491 (Romer, 1967; Martinelli et al., 2014).

492

493 **5.2 Comparisons**

494 **5.2.1 Comparisons with *Santacruzodon hopsoni***

495 The main difference between UFRGS-PV-0712-T and *Santacruzodon* lies in the
496 suborbital process of the jugal. In *Santacruzodon* there is a well defined ball-shaped
497 suborbital process (Abdala and Ribeiro, 2003), whereas in UFRGS-PV-0712-T, the process is
498 a crest-like conspicuous projection. Worthy to mention, *Massetognathus* is commonly
499 described as lacking a suborbital process. Nonetheless, we consider that *Massetognathus* has a
500 crest-like process of the jugal which is conspicuously developed and ventrolaterally projected,
501 based on first hand observations (*e.g.*, specimens PULR-002; PULR; 010; PULR-011; PULR-
502 013; PVL-3671; PVL-3902; PVL-3906; PVL-4613; PVL-4729; UFRGS-PV-0243-T;
503 UFRGS-PV-0245-T; UFRGS-PV-0968-T; MCP-3871; NHM UK PV 8429; NHM UK PV
504 8430). Regarding postcanines, the upper ones of *Santacruzodon hopsoni* show differences
505 between the anterior teeth, with triangular occlusal outline, and the posterior ones, with more
506 rectangular shape (Abdala and Ribeiro, 2003). However, the upper postcanines of UFRGS-
507 PV-0712-T have a homogenous shape (*i.e.*, rectangular) along the tooth row, changing mainly
508 in size but not in shape.

509 The lower postcanine teeth in *Santacruzodon* show the mesiolingual cusp more
510 projected lingually forming a curved lingual edge in occlusal view, similar to the shape
511 observed in *M. pascuali*. However, UFRGS-PV-0712-T has postcanines with more
512 rectangular shape.

513

514 **5.2.2 Comparisons with *Dadadon isaloi***

515 *Dadadon isaloi* has a ball-like sub-orbital process of jugal (Flynn et al., 2000), as in
516 *Santacruzodon* (Abdala and Ribeiro, 2003), differing from the specimen studied here. Besides
517 that, *Dadadon* differs from UFRGS-PV-0712-T due the fewer number of upper postcanines.
518 Despite resemblance of skull anatomical features, the number of the postcanines was used to

519 differentiate *Dadadon* of *M. pascuali* (Flynn et al., 2000). Nonetheless, this is a feature that
 520 can change during ontogeny in gomphodonts.

521 The postcanine teeth of *Dadadon* is imbricated from front to back (Flynn et al., 2000),
 522 as in *Menadon*, *Exaeretodon* and *Gomphodontosuchus*, but not in *Massetognathus* and
 523 UFRGS-PV-0712-T. The postcanines become progressively larger and transverse posteriorly;
 524 the first three are much smaller and simpler than the succeeding teeth in *Dadadon*, as well as
 525 UFRGS-PV-0712-T, but this character is common to all gomphodont cynodonts.

526 Other important trait in upper postcanine teeth of *Dadadon* is the presence of a labial
 527 cingulum in the mesial margin (external to the sectorial ridge), which is absent in UFRGS-
 528 PV-0712-T. The absence of this cingulum is also shared with *Massetognathus* species.
 529 Moreover, the upper postcanine teeth of *Dadadon* have two cusps in the sectorial border
 530 (Flynn et al., 2000), while UFRGS-PV-0712-T has three, as in *Santacruzodon* and
 531 *Massetognathus*.

532

533 **5.2.3 Comparisons with *Massetognathus pascuali***

534 The lower postcanine teeth of *M. pascuali*, as mentioned, have a curved lingual edge
 535 of the crown, due to the more lingually projected mesiolingual cusp. In UFRGS-PV-0712-T,
 536 the mesiolingual cusp is also lingually projected but posteriorly the lingual edge of the crown
 537 projects mesiolabially in a straight way. The size of the mesial cusps in the lower postcanines
 538 is also different in both taxa, the mesiolabial cusp is lower than the mesiolingual one in *M.*
 539 *pascuali* whereas in *M. ochagaviae* the mesiolabial is higher than the mesiolingual. The snout
 540 in *M. pascuali* is subequal in relation to temporal region, while in *M. ochagaviae* and UFRG-
 541 PV-0712-T the snout is slightly shorter than the temporal region.

542

543 **5.3 Phylogenetic analysis**

544 The analysis resulted in three most parsimonious trees of 223 steps ($Ci = 0.430$ and Ri
545 $= 0.729$). A consensus tree is shown in Figure 8. The specimen UFRGS-PV-0712-T is
546 grouped to *M. ochagaviae*, showing its close relation, but with a low Bremer support ($= 1$) for
547 this clade. In this analysis, the Massetognathinae clade is not collapsed as in previous studies
548 (Ranivoharimanana et al., 2011; Melo et al., 2017). However, after pruning UFRGS-PV-
549 0712-T of the data matrix, the Massetognathinae forms a polytomy again. Consequently,
550 more analyses and new characters are needed for improvement of their relationships. The
551 Bremer support is low ($= 1$) in most of the recovered clades, demonstrating the problematic
552 relations among them. The relationships of the basal traversodontids are known to be
553 inconstant, whereas relationships of derived taxa, as gomphodontosuchines, are more
554 consistent (e.g. Kammerer et al., 2012; Liu and Abdala, 2014; Gaetano and Abdala, 2015;
555 Melo et al., 2017), with higher Bremer values (see Fig. 8). Our results are similar to Melo et
556 al. (2017) and Pavanatto et al. (2018), but further studies are required.

557

558 **5.4 Biostratigraphic implications**

559 **5.4.1 Schöenstatt outcrop and biostratigraphic comments**

560 The Schöenstatt outcrop is the best-studied and sampled fossil-bearing site of the
561 *Santacruzodon* AZ. The specimen UFRGS-PV-0712-T here studied was found in association
562 with numerous specimens of *Menadon besairiei* and *Santacruzodon hopsoni*, and a much
563 smaller number of probainognathian (*Chiniquodon* sp. and *Santacruzognathus abdalai*) and
564 archosauromorphs. Considering the published specimens from this outcrop and those
565 deposited (unpublished) in the Paleontological Collection of UFRGS (Porto Alegre), we
566 estimate the relative abundance of each main taxon (Fig. 9). Traversodontids cynodonts are
567 the most abundant group, representing 82%, with *Santacruzodon* and *Menadon* have similar
568 percentage (42% and 40%, respectively). The putative record of *M. ochagaviae* is
569 conspicuously least abundant with only one specimen. The same occurs for the record of the

570 probainognathid cynodont *Santacruzgnathus* and the supposed (?) *Chanaresuhus*
571 proterochampsid and the “rauisuchian” *Dagasuchus*, which are based upon one specimen
572 each. We believe the relative percentage for each taxon/group for this outcrop is not fully
573 representative of the *Santacruzodon* AZ, as a whole, but it could illustrate that *Santacruzodon*
574 and *Menadon* (*i.e.*, traversodontids) are really the dominant taxa.

575 The *Santacruzodon* AZ was defined due the occurrence in the Schönstatt outcrop
576 (Santa Cruz do Sul) of the diagnostic taxon *Santacruzodon hopsoni* representing, in this way,
577 an Amplitude Zone. Some outcrops, including those from Venâncio Aires, were also are
578 referred to the *Santacruzodon* AZ due to the presence of *Menadon* shared with Schönstatt.
579 However, functionally, the occurrence of one of these two taxa defines the mentioned AZ. As
580 such, this is not an Assemblage Zone per se, but instead the *Santacruzodon* AZ would be
581 better interpreted as an Amplitude Zone. At this time, the taxonomical diversity is low in
582 comparison to other AZs (*e.g.*, *Dinodontosaurus* and *Hyperodapedon* AZs) of the Santa
583 Maria Supersequence and, consequently, limited for the understanding the biota dynamic at
584 the time of deposition of the Santa Cruz Sequence and consequently the establishment of the
585 *Santacruzodon* AZ. The new occurrence of the *M. ochagaviae* (typical of the
586 *Dinodontosaurus* AZ) in the *Santacruzodon* AZ does not represent a biostratigraphic
587 problem; however, it extends the biochron of the species previously thought to be restricted to
588 *Dinodontosaurus* AZ. This assumed occurrence does not imply that the Schönstatt outcrop
589 can be related to the *Dinodontosaurus* AZ, once its other representative taxa
590 (*Dinodontosaurus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Aleodon cromptoni*, *Chiniquodon theotonicus*)
591 do not occur in the referred outcrop. The fragmentary tusk material of a probable
592 *Dinodontosaurus* (UFRGS-PV-0589-T) from the *Santacruzodon* AZ requires additional
593 specimens to assign the taxon properly. In addition, this putative *Dinodontosaurus* specimen
594 is located in Venâncio Aires, not in Schönstatt outcrop (Martinelli et al., 2016).

595 The material from Schönstatt that was referred to *Chanaresuchus bonapartei*
596 (Raugust et al., 2013) was reinterpreted as an indeterminate radinosuchinae (Ezcurra et al.,
597 2015, 2017), making weaker the relationship of this record with the ones from the Chañares
598 Formation. Moreover, the raiisuchian *Dagasuchus santacruzensis* seems to be different from
599 the raiisuchians from the *Dinodontosaurus* AZ (e.g., *Prestosuchus chiniquensis*) (Lacerda et
600 al., 2015). Also, due to the lack of overlapping bone elements *Dagasuchus* cannot be
601 compared with *Luperosuchus fractus*, from the Chañares Formation (Nesbitt and Desojo,
602 2017).

603 *Santacruzgnathus abdalai* was considered as a derived non-mammaliaform
604 probainognathian cynodont, and this taxon does not occur in *Dinodontosaurus* AZ or
605 Chañares Formation. About *Chiniquodon* sp. from Schönstatt it seems different from the
606 *Chiniquodon* species recovered from the *Dinodontosaurus* AZ and Chañares Formation
607 (Bertoni et al., 2016). Besides that, this genus has a long biochron (up to the Ischigualasto
608 Formation; Martínez and Forster, 1996; Abdala and Gianinni, 2002) and its systematics is
609 little understood (see Martinelli et al., 2017a). Also, *Santacruzodon* and *Menadon* are absent
610 from sites referred to the *Dinodontosaurus* AZ and the Chañares Formation.

611 Taking these data in consideration, the biostratigraphic relationship of *Santacruzodon*
612 AZ with the Brazilian *Dinodontosaurus* AZ and the Argentinean Chañares Formation remains
613 poorly understood (Fig. 10).

614 Recently, the *Santacruzodon* AZ was dated with U-Pb detrital zircons, recovering a
615 maximum depositional age of 237 ± 1.5 Ma (Philipp et al., 2018), that is early Carnian
616 according to ICS (Cohen et al., 2013, updated; Philipp et al., 2018 used an old
617 chronostratigraphic scheme). Radioisotopic dates for the Chañares Formation indicates also
618 an early Carnian age (236.1 ± 0.6 Ma, Marsicano et al., 2015; 236 ± 0.3 Ma for the basal
619 portion and 233 ± 0.4 Ma for the middle portion; Ezcurra et al., 2017), representing a similar
620 age to *Santacruzodon* AZ. Although the similar age obtained with detrital zircons, the absence

621 of *Santacruzodon* and *Menadon* in the well-sampled lower half of the Chañares Formation is
622 indicative of difference in age between these associations. Alternatively, *Santacruzodon* AZ
623 represents an ecological spot with a conspicuous fauna not recovered in western Argentina.
624 The two AZs of the Chañares Formation (i.e., *Tarjadia* AZ and *Massetognathus*-
625 *Chanaresuchus* AZ) are placed in the lower half of the sequence (Ezcurra et al., 2017), and
626 from this package until the lower portion of the overlapped Ischigualasto Formation (e.g.,
627 Martínez et al., 2013), there is considerable amount of time (encompassing the upper half of
628 the Chañares Formation and the whole Los Rastros Formation). Consequently, the recent
629 obtained age for the *Santacruzodon* AZ should be taken with caution, since its tetrapod
630 components could represent a faunal association placed between the *Massetognathus*-
631 *Chanaresuchus* AZ of Chañares Formation and the base of the Ischigualasto Formation. If the
632 ages for *Santacruzodon* AZ and Chañares Formation are correct, we assume a faunal
633 distinctiveness between both units, which makes the biostratigraphic correlation weak.
634 However, it is quite difficult to explain because *Menadon*, apart be recorded in *Santacruzodon*
635 AZ it also occurs in Isalo II, Madagascar (Flynn et al., 2000; Kammerer et al., 2012), younger
636 than Chañares Formation and *Dinodontosaurus* AZ.

637 The occurrence of *Chiniquodon* sp. and *Massetognathus* in both *Dinodontosaurus* and
638 *Santacruzodon* AZs, the close phylogenetic relationship between *Santacruzodon* and
639 *Massetognathus* (Kammerer et al., 2012; Liu and Abdala, 2014) and between the
640 “rauisuchians” *Dagasuchus* and *Prestosuchus* (Lacerda et al., 2015), plus the occurrence of a
641 *Dinodontosaurus*-like specimen in the *Santacruzodon* AZ affect the distinctiveness of each
642 assemblage zone. Nonetheless, such phylogenetic relationships are better representing a close
643 age between both AZs but not a solely AZ. As discussed in previous contributions (see
644 Langer et al., 2007; Martinelli et al., 2017a; Ezcurra et al., 2017), the *Dinodontosaurus* AZ
645 possibly includes two subzones related to the two assemblages recognized in the lower half of

646 the Chañares Formation. Therefore, the *Santacruzodon* AZ could represent a successive
647 association, still not recognized in the Argentinean Ischigualasto-Villa Unión Basin.

648 On the other hand, if we consider that the putative occurrence of one specimen of
649 *Massetognathus ochagaviae* in the *Santacruzodon* AZ supports direct biostratigraphic
650 correlation between this AZ and the *Dinodontosaurus* AZ, and consequently with the
651 Chañares Formation, the exclusive presence of *Menadon* and *Santacruzodon* in the
652 *Santacruzodon* AZ may have been caused by environmental variations. However, due to the
653 large amount of specimens known for *Dinodontosaurus* AZ and Chañares Formation, which
654 does not include any *Menadon* and *Santacruzodon*, this seems an incorrect explanation.

655 Anyway, due to the peculiar fossil record of the *Santacruzodon* AZ with the (1)
656 presence of endemic taxa as *Santacruzodon*, *Santacruzognathus* and *Dagasuchus*, and (2) taxa
657 as *Massetognathus* and *Menadon* which lead to distinct biostratigraphical correlations,
658 respectively with the Chañares Formation and the Isalo II, new paleontological data are
659 needed for elucidating the questions discussed above, with the main focus in the Schönstatt
660 outcrop.

661

662 **Acknowledgements**

663 We thank Cesar L. Schultz (UFRGS), M. B. de Andrade (MCT), A. M. Ribeiro and
664 Jorge Ferigolo (MCN), Jaime Powell (in memoriam) and Rodrigo González (PVL), Gabriela
665 Cisterna and Emilio Vaccari (PULR), Sandra Chapman, Mike Day, and Pamela Gill (NHM
666 UK) for access to collections; L. F. Lopes for the photographs and Léo A. Hartmann for
667 helpful suggestions concerning the manuscript. This research was supported by Coordenação
668 de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brazilian Government, with
669 scholarship to MRS (n° 1701322) and TPM (n° 1767392), and Conselho Nacional de
670 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) with grant to MBS (n° 312387/2016-4).
671 We acknowledge Willi Henning Society for free access to use software TNT.

672

673 **References**

- 674 Abdala, F. and Giannini, N.P. 2002. Chiniquodontid cynodonts: Systematic and
675 morphometric considerations. *Palaeontology*, 45(6), 1151-1170.
- 676 Abdala, F., Barberena, M.C., Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid
677 cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of
678 southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 313-325.
- 679 Abdala, F., Cisneros, J.C., Smith, R.M.H., 2006. Faunal aggregation in the Early Triassic
680 Karoo Basin: Earliest evidence of shelter-sharing behavior among tetrapods. *Palaios*, 21,
681 507–512.
- 682 Abdala, F., Gaetano, L.C., 2018. The Late Triassic record of Cynodonts: Time of innovations
683 in the Mammalian lineage. In: Tanner, L. H. (ed.). *The Late Triassic World. Topics in*
684 *Geobiology* 46, 407–445. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_11
- 685 Abdala, F., Giannini, N.P., 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the
686 analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3), 501–506.
- 687 Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria
688 Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of
689 Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139, 529–545.
- 690 Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts
691 (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*
692 *Palaeoecology*, 286, 202–217. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.01.01
- 693 Abdala, F., Ribeiro, A.M., Schultz, C.L., 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul,
694 Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), in southern Brazil. *Neues Jahrbuch für*
695 *Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 11, 669–687.
- 696 Barberena, M.C., 1974. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes
697 (Cynosontia, Tritylodontoidea) do Brasil. Livre Docência Thesis, Universidade Federal

- 698 do Rio Grande do Sul, 194 pp.
- 699 Barberena, M.C., 1977. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. Pesquisas
700 (UFRGS), 7, 111–129.
- 701 Barberena, M.C., 1981. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*,
702 sp.nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. Pesquisas (UFRGS),
703 14(14), 181–195.
- 704 Battail, B., Surkov, M.V., 2000. Mammal-like reptiles from Russia. In: Benton, M.J.,
705 Shishkin, M.A., Unwin, D.M. and Kurochkin, E.N. (eds.), The Age of Dinosaurs in
706 Russia and Mongolia. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 86–119.
- 707 Battail, B., 1991. Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogenie. Bulletin du
708 Muséum National d’Histoire Naturelle Paris, 13, 17–105.
- 709 Bertoni, R.S.; Martinelli, A.G.; Ribeiro, A.M. 2016. Novas informações sobre *Chiniquodon*
710 sp. da Zona de Assembleia de *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz, Supersequência
711 Santa Maria), Triássico Médio-Superior do Brasil. In: X Simpósio Brasileiro de
712 Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro. Boletim de Resumos, pag. 42.
- 713 Bertoni-Machado, C., Holz, M., 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an
714 example of a cynodont taphocenosis from the middle Triassic of Southern Brazil.
715 Revista Brasileira de Paleontologia, 9(3), 273–282.
- 716 Bertoni-Machado, C., Kischlat, E.E., 2003. Novo registro de Radinosuchidae
717 (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. Paleontologia em
718 Destaque: Resumos da PALEO 2003, 44, 48.
- 719 Bonaparte, J.F., 1962. Descripción del craneo y mandibula de *Exaeretodon frenguelli*
720 Cabrera, y su comparacion con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes
721 sudamericanos. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional
722 de Mar del Plata, 1, 135–202.
- 723 Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Soares, M.B., Martinelli, A.G., 2010. The Faxinal do Soturno

- 724 local fauna, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de*
725 *Paleontologia*, 13, 233–246.
- 726 Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.
- 727 Chatterjee, S., 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of*
728 *Paleontology*, 56, 203–214.
- 729 Cisneros, J.C., 2008. Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks
730 on their geological record. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6, 345–366.
- 731 Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; updated). The ICS International
732 Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36, 199-204.
- 733 Crompton, A.W. 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the*
734 *Zoological Society of London*, 125, 617-669.
- 735 Crompton, A.W., 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. *Bulletin of the*
736 *British Museum (Natural History), Geology*, 21, 29–71.
- 737 Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J., 2003. Earliest evidence of cynodont
738 burrowing. *Proceedings of The Royal Society of London B*, 270, 1747–1751. doi:
739 10.1098/rspb.2003.2427
- 740 Dias-da-Silva, S., Cabreira, S.F., da Silva, L.R., 2011. Occurrence of giant stereospondyl
741 remains in the Santa Maria Formation (Middle/Upper Triassic of southern Brazil).
742 *Alcheringa*, 35, 11–19.
- 743 Dias-da-Silva, S., Dias, E.V., Schultz, C.L., 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda,
744 Temnospondyli) in the Upper Triassic of southern Brazil. *Gondwana Research*, 15, 131–
745 136.
- 746 Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Martinelli, A.G., Rocher, S., von Baczko, M.B., Ezpeleta, M.,
747 Taborda, J.R.A., Hechenleitner, E.M., Trotteyn, M.J., Desojo, J.B., 2017. Deep faunistic
748 turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology &*
749 *Evolution*, 1, 1477–1483. doi:10.1038/s41559-017-0305-5

- 750 Ezcurra, M.S., Velozo, P. Meneghel, M., Piñeiro, G., 2015. Early archosauromorph remains
751 from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of north-eastern Uruguay. PeerJ,
752 3:e776. doi: 10.7717/peerj.776
- 753 Felsestein, J. 1985. Phylogenies and the comparative methods. *The American Naturalist*, 125,
754 1-15.
- 755 Flynn, J.J., Parrish, M., Rakotosamimanana, B., Ranivoharimanana, L., Simpson, W.F., Wyss,
756 A.R., 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of
757 Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3), 422–427.
- 758 Gaetano, L.C., Abdala, F. 2015. The stapes of gomphodont cynodonts: insights into the
759 middle ear structure of non-mammaliaform cynodonts. *PloS One*, 10, e0131174.
- 760 Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of
761 phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32, 221–238.
- 762 Goñi, R. 1986. Reemplazo de dientes postcaninos en *Andescynodon mendozensis* Bonaparte
763 (Cynodontia, Traversodontidae). In: *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología*
764 *y Bioestratigrafía*. pag. 7-14.
- 765 Goñi, R., Goin, F.J., 1990. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes
766 (Reptilia, Therapsida) del Triasico argentino; II, *Exaeretodon frenguelli* Cabrera;
767 *Traversodontidae*. *Ameghiniana*, 27, 327–336.
- 768 Gow, C.E., Hancox, P.J., 1993. First complete skull of the Late Triassic *Scalenodontoides*
769 (Reptilia, Cynodontia) from Southern Africa. *New Mexico Museum of Natural History*
770 *and Science Bulletin*, 3, 161–168.
- 771 Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Ianuzzi, R., Rohn, R. 2010. A stratigraphic chart of the
772 Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil,
773 South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29, 381-399.
- 774 Hopson, J.A. 1971. Postcanine replacement in the gomphodont cynodont *Diademodon*.
775 *Zoological Journal of the Linnean Society*, 50(1), 1-21.

- 776 Hopson, J.A., 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and Southern
777 Africa. *Palaeontologia Africana*, 25, 181–201.
- 778 Hopson, J.A., 1985. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von
779 Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. *Neues*
780 *Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1985(5), 285–299.
- 781 Hopson, J.A., Kitching, J.W., 1972. A revised classification of Cynodont (Reptilia-
782 Therapsida). *Palaeontologia Africana*, 14, 71–85.
- 783 Hopson, J.A., Kitching, J.W., 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the
784 phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative*
785 *Zoology*, 156, 5–35.
- 786 Hopson, J.A. 2014. The traversodontid cynodont *Mandagomphodon hirschoni* from the
787 Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D.,
788 Fröbisch, J. (eds.). 2014. *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, 233–253.
- 789 Horn, B.L.D., Melo, T.M., Schultz, C.L., Philipp, R.P., Kloss, H.P., Goldberg, K., 2014. A
790 new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná
791 Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological
792 data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55, 123–132.
- 793 Horn, B.L.D., Schultz, C.L., de Figueiredo, A.E.Q., Motta, F.A., 2015. Recognition of the
794 *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Late Triassic) in a relictual occurrence over the Sul-
795 rio-grandense Shield. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 18, 91–96.
- 796 Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R., 2008. New material of
797 *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar.
798 *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 445–462.
- 799 Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R., 2012. Ontogeny in the
800 Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its phylogenetic
801 relationships. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, 5, 112–125.

- 802 Kemp, T.S., 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic
803 cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*, 191, 193–239.
- 804 Kemp, T.S., 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. Oxford University Press, Oxford,
805 U.K., 331 pp.
- 806 Kielan-Jaworowska, Z.; Cifelli, R.L., Luo, Z.X., 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs:
807 Origins, Evolution and Structure*. Columbia University Press. 700 pp.
- 808 Lacerda, M.B., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C., 2015. First ‘Rauisuchian’ archosaur
809 (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone
810 (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. *PLoS One*, 10(2),
811 e0118563. doi: 10.1371/journal.pone.0118563
- 812 Langer, M.C.M., Ribeiro, A.A.M., Schultz, C.L., Ferrigolo, J., 2007. The continental
813 tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History &
814 Science Bulletin*, 41, 201–218.
- 815 Liu, J., Abdala, F., 2014. Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae . In: Kammerer,
816 C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (eds.) *Early evolutionary history of the Synapsida*.
817 Springer, 255–279.
- 818 Liu, J., Soares, M.B., Reichel, M., 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae)
819 from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(1),
820 27–36.
- 821 Luo, Z.X., 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*,
822 450(13), 1011–1019.
- 823 Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundil, R., Chemale, F., 2016. The precise
824 temporal calibration of dinosaur origins. *PNAS*, 113(3), 509–513
825 <https://doi.org/10.1073/pnas.1512541112> PMID: 26644579
- 826 Martinelli, A.G. 2010. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte
827 (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *Geobios*, 43,

- 828 629-638.
- 829 Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Melo, T.P., Gaetano, L.C., Soares, M.B., Fiorelli, L.E.,
830 Desojo, J.B. 2014. *Massetognathus pascuali* and *Santacruzodon hopsoni* (Cynodontia,
831 Traversodontidae) from the late Middle-early Late Triassic of South America: new
832 insights on their premaxillary dentition. In: IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de
833 Vertebrados, Vitória. Boletim de Resumos, pag. 80
- 834 Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Paes-Neto, V.D., Ribeiro, A.M., Da-Rosa,
835 A.A.S., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2017a. The African cynodont *Aleodon*
836 (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic
837 significance. PLoS ONE 12(6), e0177948. doi:
838 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177948>
- 839 Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2016. Evolution of South American non-mammaliaform
840 cynodont (Therapsida, Cynodontia) In: Agnolini, F. L., Lio, G. L., Brissón Egli, F.,
841 Chimento, N. R., Novas, F. E., 2016. Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los
842 vertebrados de América del Sur. Contribuciones del MACN, 6, 183–197.
- 843 Martinelli, A.G., Soares, M.B., de Oliveira, T.V., Rodrigues, P.G., Schultz, C.L., 2017b. The
844 Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem
845 prozostrodontians. Acta Palaeontologica Polonica, 62(3), 527–542.
- 846 Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schwanke, C., 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from
847 the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American
848 Probainognathians. PLoS One, 11, e0162945. doi:
849 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162945>
- 850 Martinez, R.N., Forster, C.A. 1996. The skull of *Probelesodon sanjuanensis* sp. nov., from the
851 Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology,
852 16(2), 285-291.
- 853 Melo, T.P., Abdala, F., Soares, M.B., 2015. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei*

- 854 (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle-Upper Triassic of Brazil. *Journal of*
855 *Vertebrate Paleontology*, e1002562. doi: 10.1080/02724634.2014.1002562
- 856 Melo, T.P., Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2017. A new gomphodont cynodont
857 (Traversodontidae) from the Middle-Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of
858 the Santa Maria Supersequence, Brazil. *Palaeontology*, pag. 1-12. doi:
859 10.1111/pala.12302
- 860 Nesbitt, S., Desojo, J.B. 2017. The Osteology and Phylogenetic Position of *Luperosuchus*
861 *fractus* (Archosauria: Loricata) from the Latest Middle Triassic of Earliest Triassic of
862 Argentina. *Ameghiniana*, 54(3), 261-282.
- 863 O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Giannini, N.P.,
864 Goldberg, S.L., Kraatz, B.P., Luo, Z.X., Meng, J., Ni, X., Novacek, M.J., Perini, F.A.,
865 Randall, Z.S., Rougier, G.W., Sargis, E.J., Silcox, M.T., Simmons, N.B., Spaulding, M.,
866 Velazco, P.M., Weksler, M., Wible, J.R., Cirranello, A.L. 2013. The Placental Mammal
867 Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science*, 339, 662-667.
- 868 Pavanatto, A.E.B., Preto, F.A., Kerber, L., Müller, R.T., Da-Rosa, A.A.S., Dias-da-Silva, S.,
869 2018. A new Upper Triassic cynodont-bearing fossiliferous site from southern Brazil,
870 with taphonomic remarks and description of a new traversodontid taxon. *Journal of*
871 *South American Earth Sciences*, 88, 179–196. doi: 10.1016/j.jsames.2018.08.016
- 872 Philipp, R.P.; Schultz, C.L.; Kloss, H.P.; Horn, B.L.D.; Soares, M.B., Basei, M.A.S., 2018.
873 Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by
874 integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná
875 Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Science*, 88, 216–237. doi:
876 10.1016/j.jsames.2018.08.018
- 877 Ranivoharimanana, L., Kammerer, C.F., Flynn, C.F., Wyss, A.R., 2011. New material of
878 *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar.
879 *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(6), 1292–1302.

- 880 Raugust, T., 2014. Descrição osteológica e análise filogenética de um novo material de
881 *Rauisuchia* (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio Sul-
882 Rio-Grandense, Brasil. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
883 Alegre.
- 884 Raugust, T., Lacerda, M., Schultz, C.L., 2013. The first occurrence of *Chanaresuchus*
885 *bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of
886 Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná
887 Basin). Geological Society, Special Publications, 379, 303–318.
- 888 Reichel, M.; Schultz, C.L., Soares, M.B., 2009. A new traversodontid cynodont (Therapsida,
889 Eucynodontia) from the middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul.
890 Palaeontology, 52(1), 229–250.
- 891 Reisz, R.R., Sues, H.D., 2000. Herbivory in Late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates.
892 In: Sues, H. D. (ed.) Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates. Cambridge
893 University Press, New York, 9–41.
- 894 Romer, A.S., 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new
895 Gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. Breviora, 264, 1–25.
- 896 Romer, A.S., 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares
897 gomphodonts. Breviora, 396, 1–9.
- 898 Rougier, G.W., Wible, J.R., Hopson, J.A. 1992. Reconstruction of the cranial vessels in the
899 Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the evolution of
900 the mammalian cranial vascular system. Journal of Vertebrate Paleontology, 12(2), 188-
901 216.
- 902 Rowe, T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. Journal of Vertebrate
903 Paleontology, 8, 241–264.
- 904 Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S. A., Benton, M. J., 2013. The radiation of cynodonts of
905 cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proceedings of

- 906 the Royal Society B, 280, 20131865.
- 907 Sá-Teixeira, A.M. 1987. Novas observações osteológicas e taxonômicas sobre
908 *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Reptilia, Therapsida, Cynodontia). Paula-
909 Coutiana, 1, 39–49.
- 910 Sá-Teixeira, A.M., 1995. A família Traversodontidae (Therapsida, Cynodontia) no sul do
911 Brasil e suas relações com formas afins no domínio gonduânico. Programa de Pós-
912 Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Doctoral
913 Dissertation, 144 p.
- 914 Schultz, C.L., Langer, M.C., 2007. Tetrapodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil.. In:
915 Paleontologia: Cenários de Vida, Interciência, Rio de Janeiro, 277–290.
- 916 Schultz, C.L., Langer, M.C., Montefeltro, F.C., 2016. A new rhynchosaur from south Brazil
917 (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late
918 Triassic boundary. Paläontologische Zeitschrift, 90, 593–609.
- 919 Schultz, C.L., Scherer, C.M., Barberena, M.C., 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian
920 Middle-Upper Triassic. Revista Brasileira de Geociências, 30, 495–498.
- 921 Soares, M.B., Abdala, F., Bertoni-Machado, C. 2011b, A sectorial toothed cynodont
922 (Therapsida) from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation,
923 Southern Brazil. Geodiversitas, 33, 265–278.
- 924 Soares, M.B., Martinelli, A.G., Oliveira, T.V., 2014. A new prozostrodonian cynodont
925 (Therapsida) from the Late Triassic Riograndia Assemblage Zone (Santa Maria
926 Supersequence) of Southern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 86,
927 1673–1691.
- 928 Soares, M.B., Schultz, C.L., Horn, B.L.D., 2011a. New information on *Riograndia guaibensis*
929 Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late
930 Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. Anais da
931 Academia Brasileira de Ciências, 83(1), 329–354.

- 932 Sues, H.D., Hopson, J.A., 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon*
 933 *jeffersoni* (Cynodontia, Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of*
 934 *Vertebrate Paleontology*, 30, 1202–1220.
- 935 Sues, H.D., Olsen, P.E., Carter, J. G., 1999. A late Triassic traversodont cynodont from the
 936 Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 351–354.
- 937 von Huene, F., 1936. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes.
 938 *Ergebnisse der Sauriegrabungen in Südbrasilien 1928-29: Lieferung 2.* Verlag Franz F.
 939 Heine, Tübingen, 93–159.
- 940 von Huene, F., 1942. 3–4. Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchosauridae und Schlussabschnitt.
 941 161–332. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Ergebnisse der*
 942 *Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29.* C. H. Beck, Munich.
- 943 Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F., Chemale, F., 2003.
 944 Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a
 945 contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate.
 946 *Sedimentary Geology*, 161, 85–105.

947

948 **Figure Captions**

949

950 Figure 1. Map of the central region of Rio Grande do Sul state with location of the
 951 Schönstatt outcrop in Santa Cruz do Sul municipally (A) and chrono- and
 952 biostratigraphic scheme of the Brazilian Triassic units with vertebrate assemblage zones.
 953 Ages of column follow Cohen et al. (2013, updated).

954 Figure 2. Specimen UFRGS-PV-0712-T referred to *Massetognathus ochagaviae* from the
 955 *Santacruzodon* Assamble Zone. Skull and jaws as originally found. Scale bar equals 20
 956 mm.

957 Figure 3. Skull of UFRGS-PV-0712-T and schematic drawings. A, B, dorsal views. C, D,

958 ventral views. Light grey areas represent sediment cover and dark grey, broken parts.
 959 Abbreviations: max, maxilla; na, nasal; lac, lacrimal; prf, prefrontal; f, frontal; po,
 960 postorbital; ju, jugal; sq, squamosal; par, parietal; pfo, paracanine fossae; C, canine; pal,
 961 palate; plc, palatine crest; bs/ps, basisphenoid/parasphenoid; bo, basioccipital; oc,
 962 occipital condile; caep, cavum epiptericum; fo, fenestra ovalis; jf, jugular foramen. Scale
 963 bar equals 10 mm.

964 Figure 4. Skull UFRGS-PV-0712-T in occipital view and schematic drawing. Grey areas
 965 represent second plane structures. Abbreviations: ptc, post-temporal canal; fm, foramen
 966 magnum; oc, occipital condiles. Scale bar equals 10 mm.

967 Figure 5. Jaw of UFRGS-PV-0712-T and schematic drawings. A, B, dorsal views; C, D,
 968 ventral views; E, F, left lateral views. Light grey areas are broken areas, sediment cover
 969 and second plane structures. Abbreviations: d, dentary; pc, postcanine; c, canine; i,
 970 incisive. Scale bar equals 10 mm.

971 Figure 6. Upper dentition of UFRGS-PV-0712-T and schematic drawings. A, B, pair of dental
 972 teeth row. C, D, detail of left postcanine teeth. Grey areas represent sediment cover.
 973 Abbreviations: ptg, pterygoid; pc, postcanine; pal, palate; max, maxilla; di, diastema;
 974 pfo, paracanine fossae; c, canine; ac, anterior crest; pci, posterior cingulum; lic, lingual
 975 cusp; cr, crest; ba, basin; mlc, main labial cusp; aalc, anterior accessory labial cusps; r,
 976 root; lin., lingual; ant., anterior. Scale bar equals 10 mm (A, B) and 5 mm (C, D).

977 Figure 7. Lower dentition of UFRGS-PV-0712-T and schematic drawings. A, B, left teeth
 978 row; C, D, detail of left teeth row. Grey areas represent second plane structures or
 979 sediment. Abbreviations: al., alveolus; d., dentary; di., diastema; sh., shouldering; cusp.,
 980 cuspid (s); cr., crest; ba., basin; ant., anterior; lin., lingual. Scale bar equals 10 mm.

981 Figure 8. Strict consensus of three most parsimonious trees showing the placement of
 982 UFRGS-PV-0712-T within gomphodont cynodonts. Number at nodes indicates Bremer
 983 support value.

984 Figure 9. Faunistic composition of the Schönstatt outcrop based on published specimens and
985 specimens deposited in the UFRGS Paleovertebrate Collection (Porto Alegre, Brazil).
986 *Massetognathus ochagaviae*, *Santacruzodon hopsoni* and *Menadon besairiei* are
987 included in the clade Traversodontidae.

988 Figure 10. Fauna of *Dinodontosaurus* and *Santacruzodon* Assemblage Zones and
989 biostratigraphical implications with Argentinian units. The radiometric dating in
990 *Santacruzodon* AZ follows Philipp et al. (2018), in Ischigualasto-Villa Unión Basin
991 column, the radiometric dates follow Ezcurra et al. (2017). Ages of column follows
992 Cohen et al. (2013, updated). Abbreviations: Rha, Rhaetian; Nor, Norian; Car, Carnian;
993 Lad, Ladinian; Ani, Anisian.

Figure 1. double column

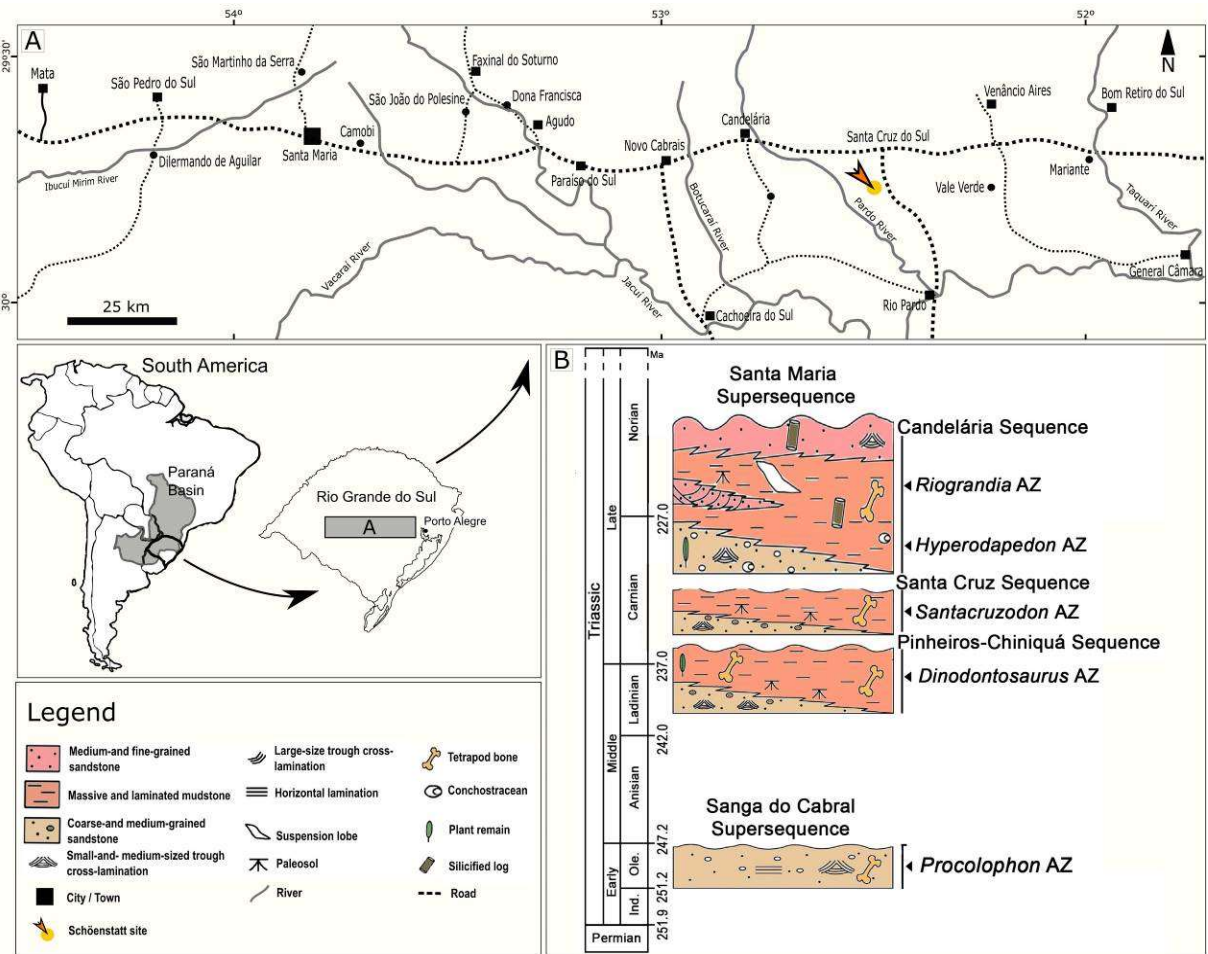


Figure 2. 1.5 column



Figure 3. double column

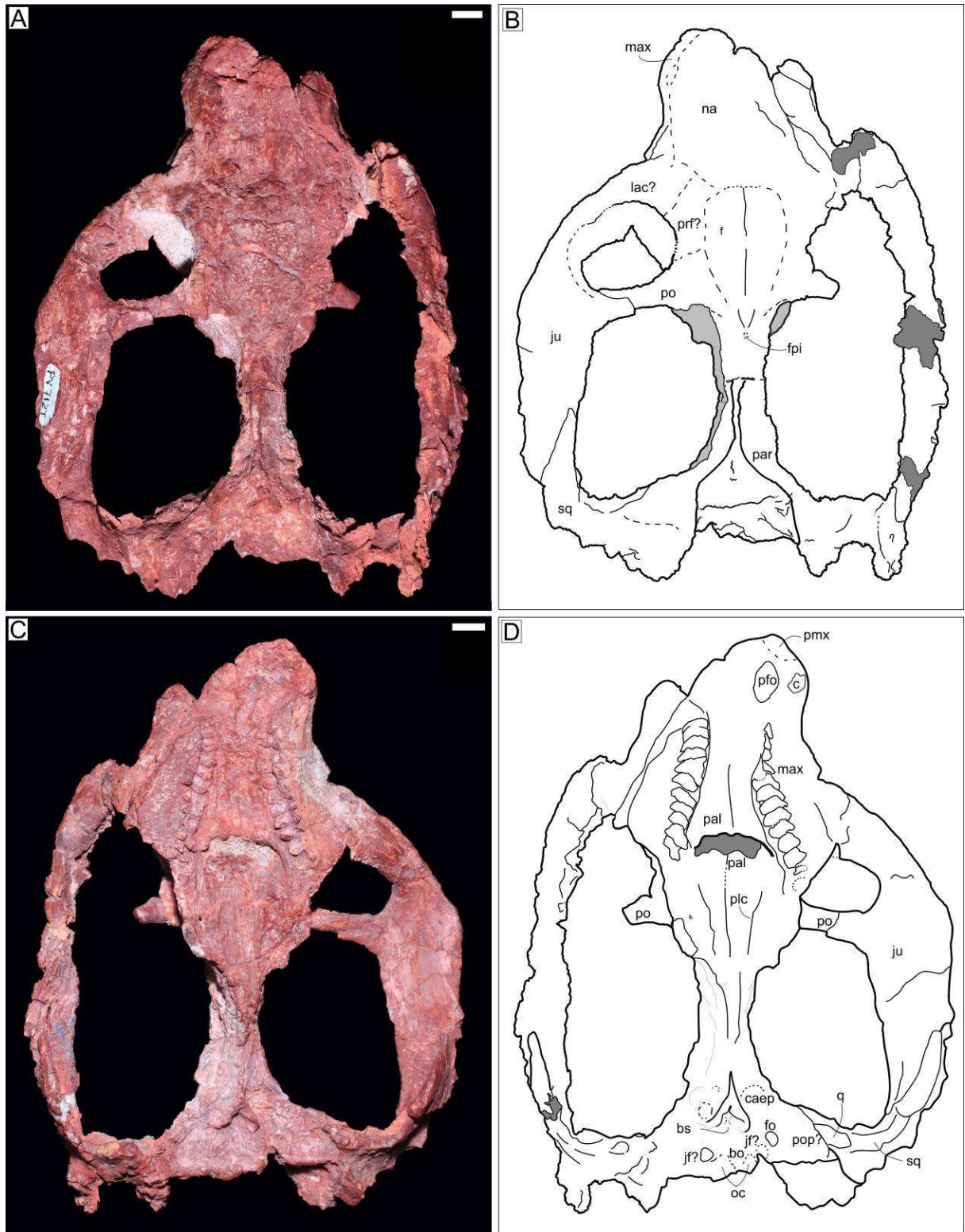


Figure 4. double column

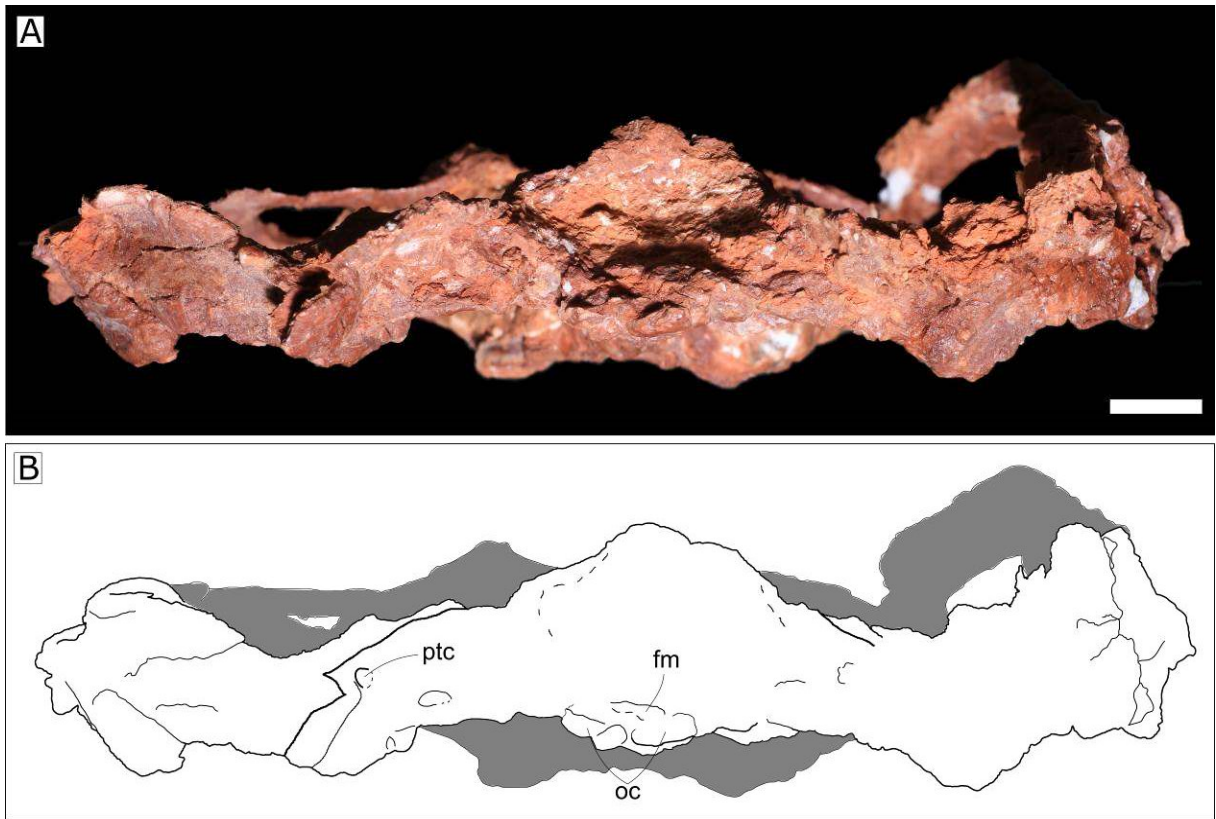


Figure 5. double column

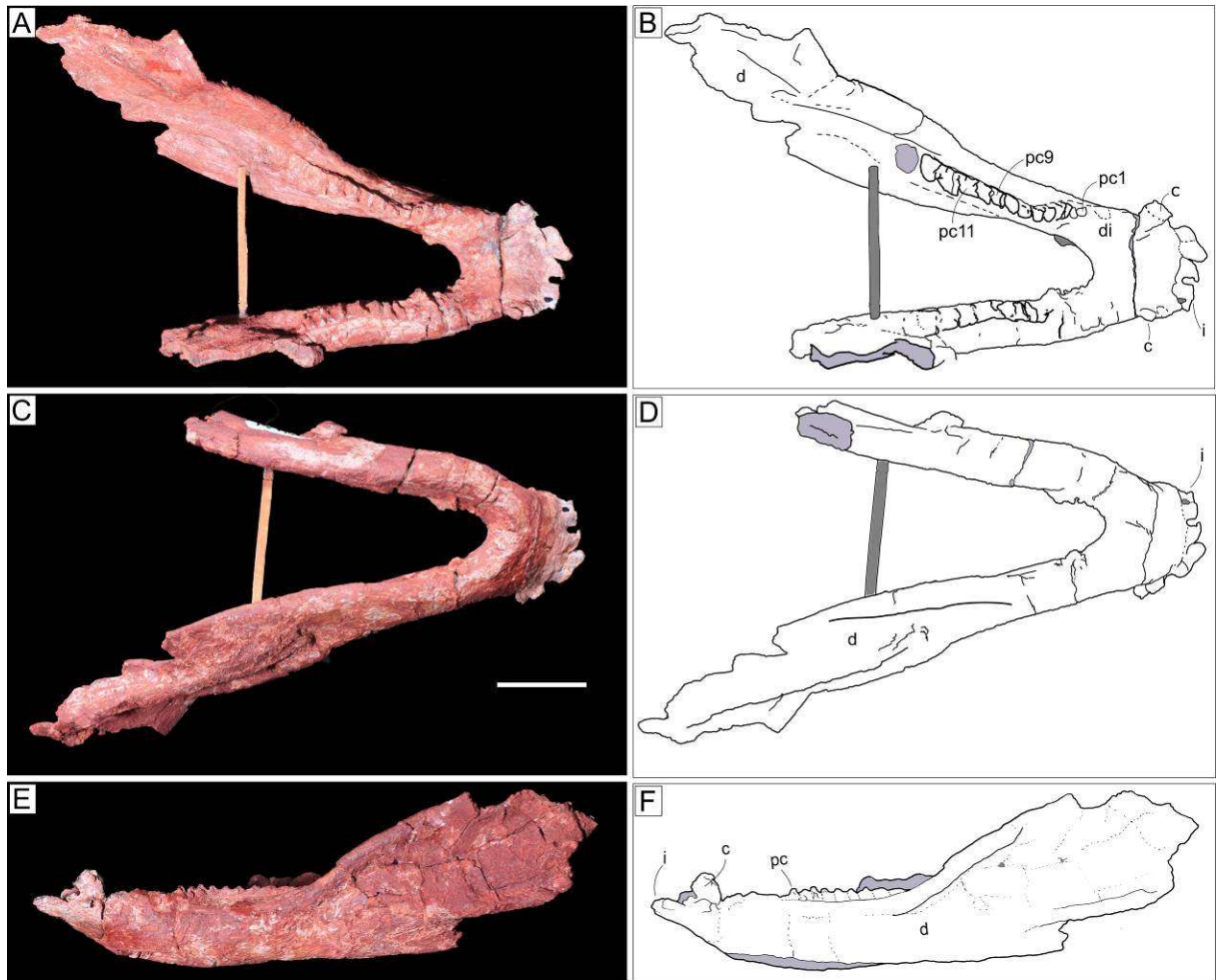


Figure 6. double column

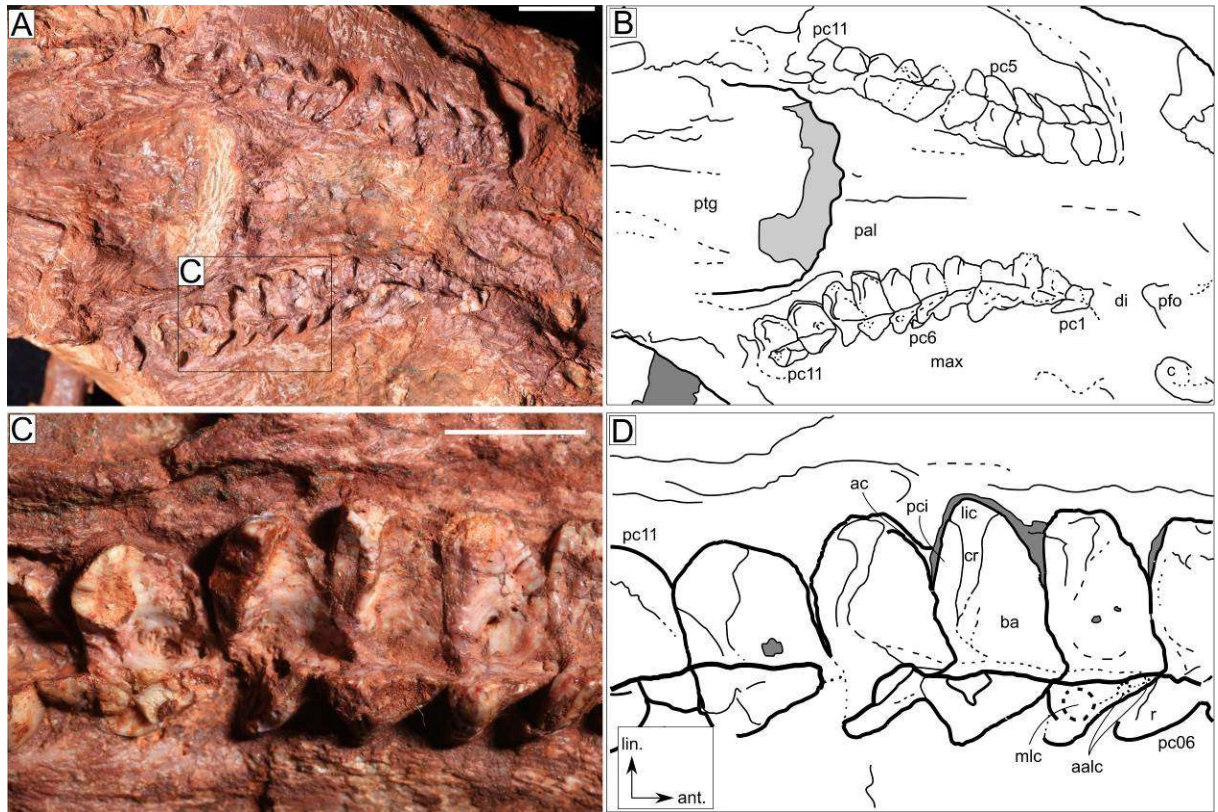


Figure 7. double column

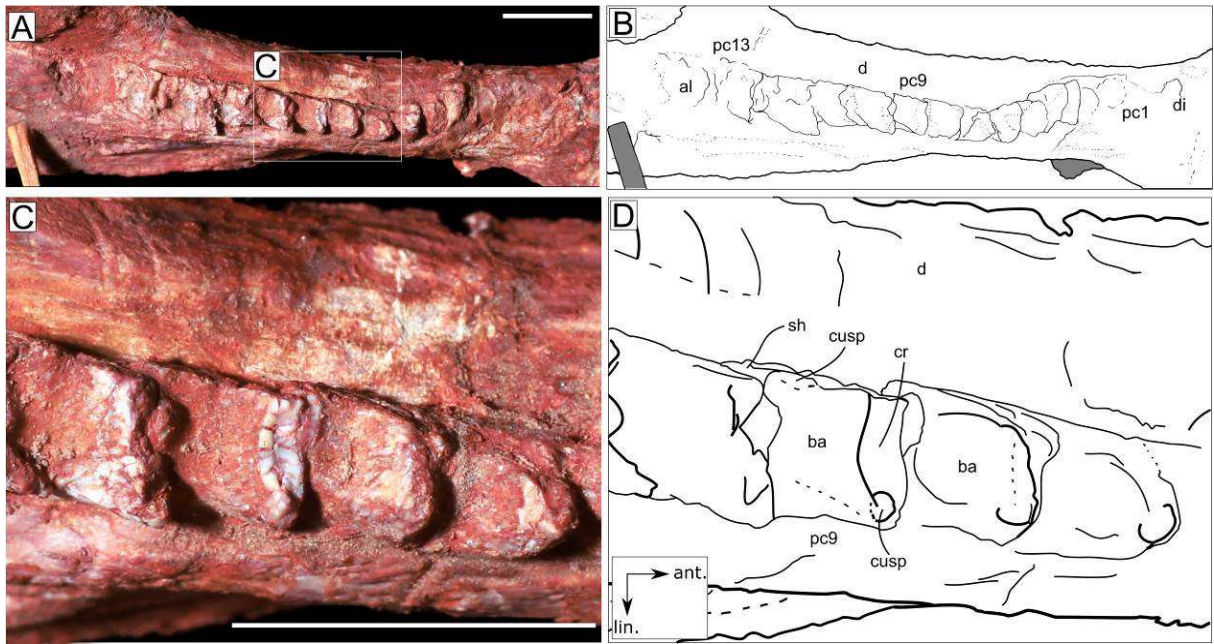


Figure 8. double column

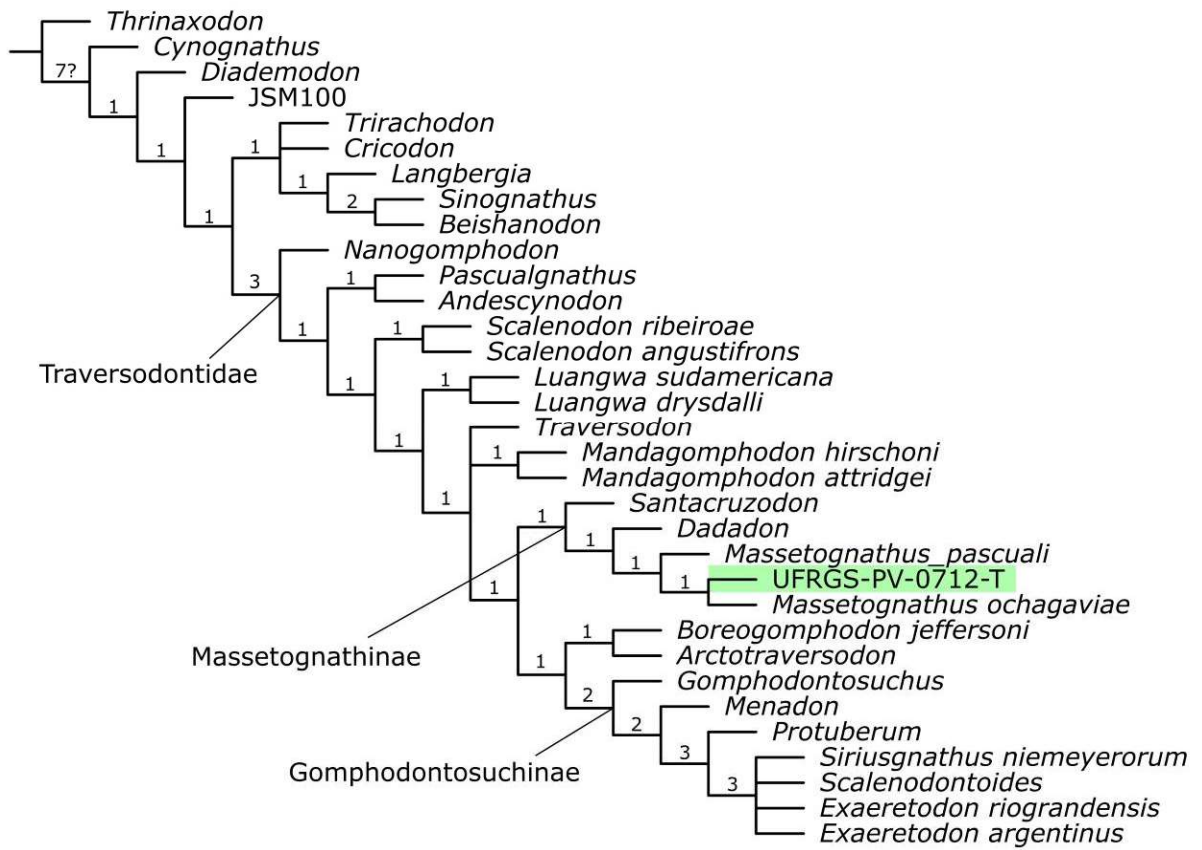


Figure 9. single column

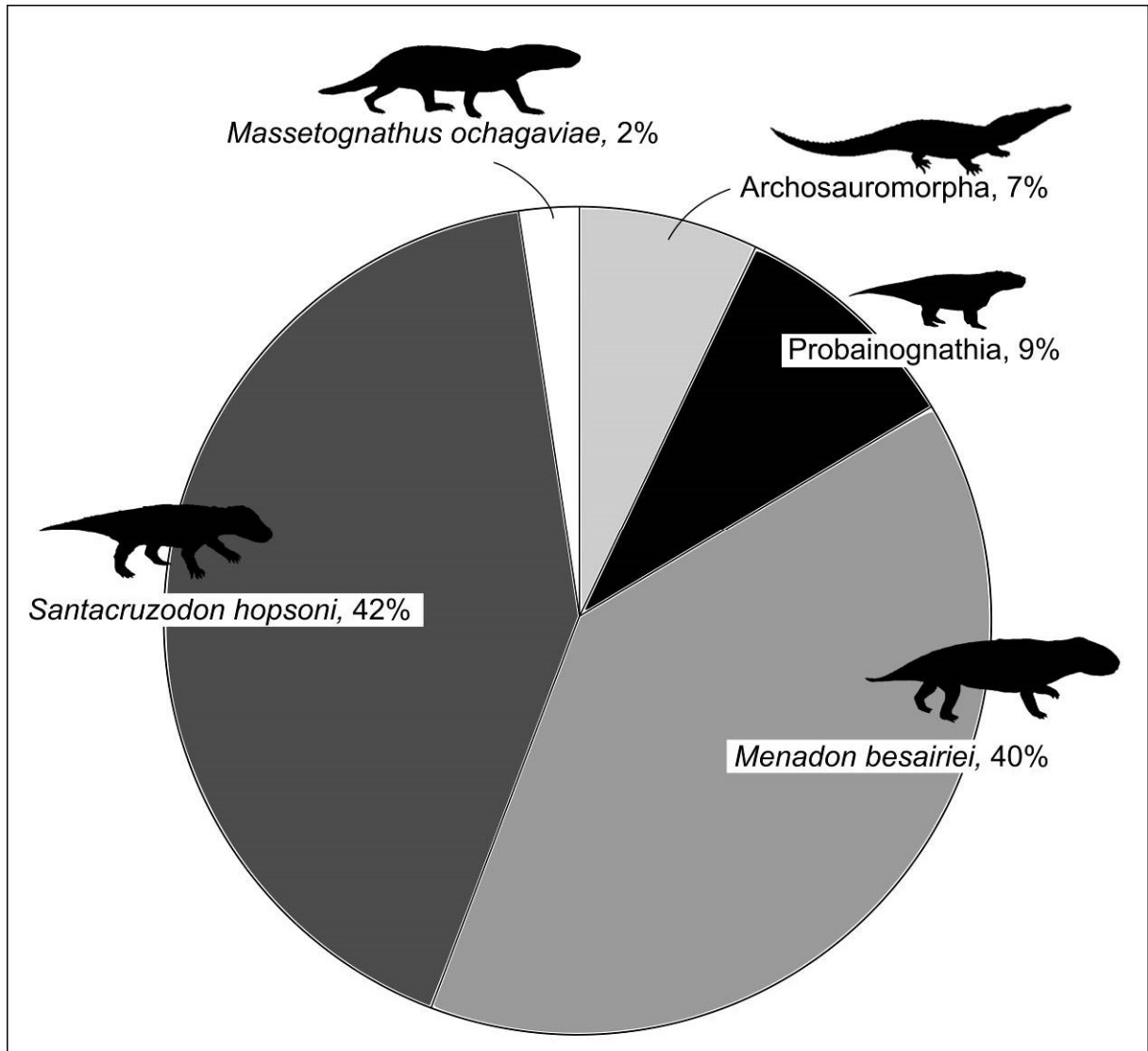
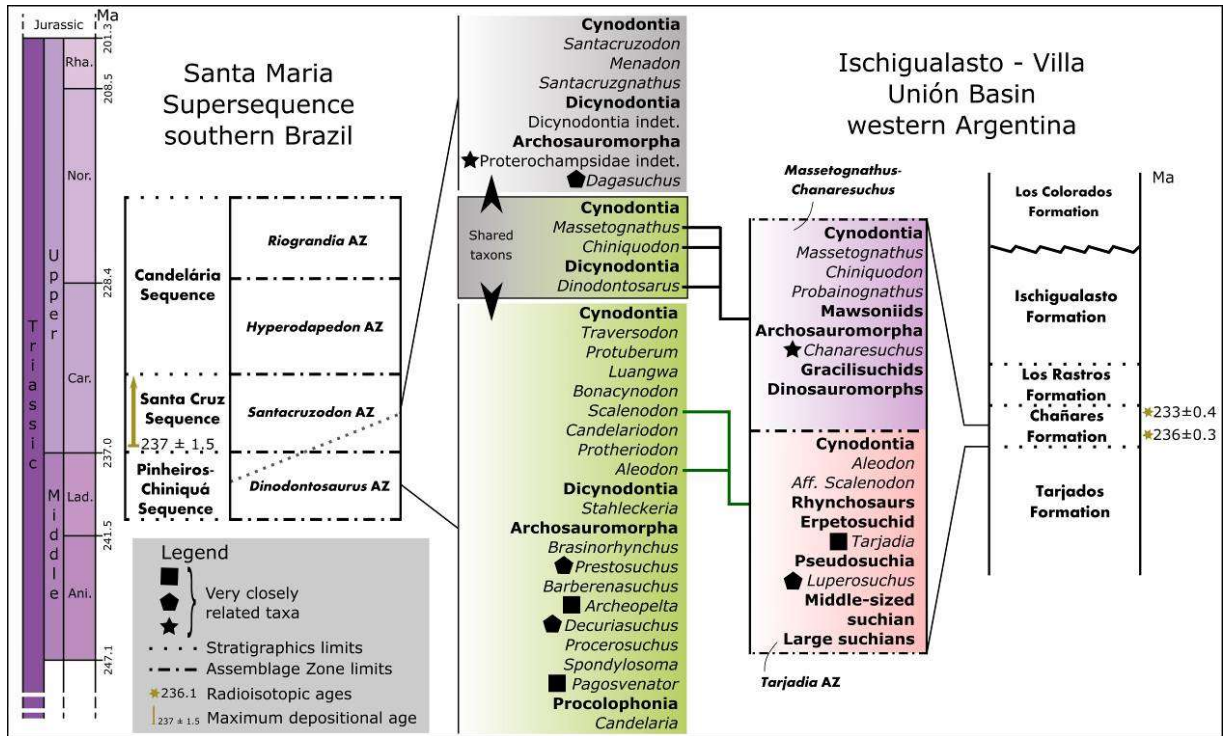
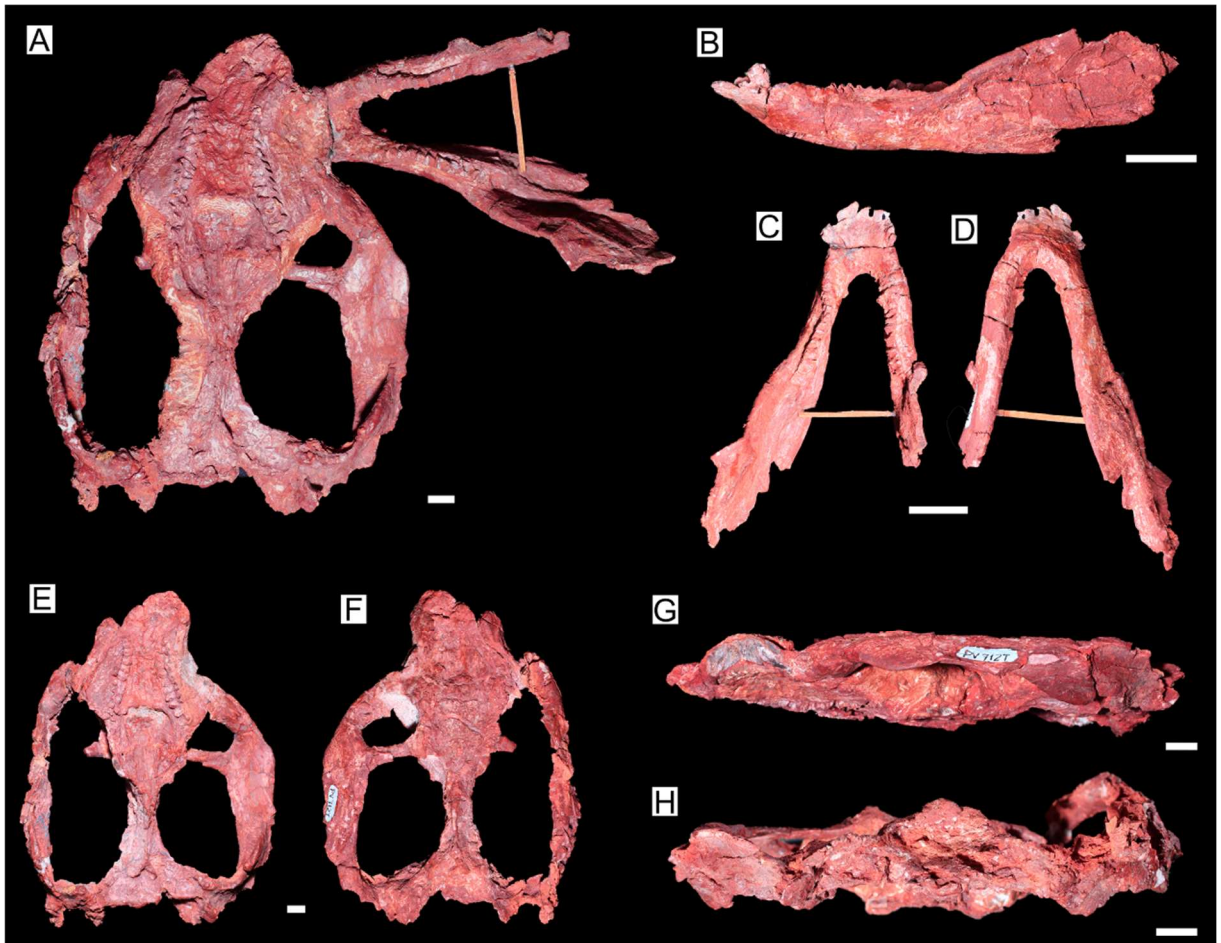


Figure 10. double column



Supplementary file 1



Supplementary file 2

Riograndia AZ	Cynodontia Owen, 1861
	<i>Riograndia guaibensis</i> Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 2001
	<i>Brasilodon quadrangularis</i> Bonaparte, Martinelli, Schultz and Rubert, 2003
	<i>Brasilitherium riograndensis</i> Bonaparte, Martinelli, Schultz and Rubert, 2003
	<i>Irajatherium hernandezi</i> Martinelli, Bonaparte, Schultz and Rubert, 2005
	<i>Minicynodon maieri</i> Bonaparte, Schultz, Soares and Martinelli, 2010
	<i>Botucaraitherium belarminoi</i> Soares, Martinelli and Oliveira, 2014
	Dicynodontia Owen, 1859
	<i>Jachaleria candelariensis</i> Araujo and Gonzaga, 1980
	Archosauromorpha von Huene, 1946
	<i>Faxinalipterus minima</i> Bonaparte, Schultz and Soares, 2010
	<i>Guaibasaurus candelariensis</i> Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 1999
	<i>Unaysaurus tolentinoi</i> Leal, Azevedo, Kellner and Da-Rosa, 2004

	<p><i>Sacisaurus agudoensis</i> Ferigolo and Langer, 2007</p> <p>Procolophonidae Lydekker, 1889</p> <p><i>Soturnia caliodon</i> Cisneros and Schultz, 2003</p> <p>Lepidosauria Haeckel, 1866</p> <p><i>Carginia enigmatica</i> Bonaparte, Schultz, Soares and Martinelli, 2010</p> <p><i>Clevosaurus brasiliensis</i> Bonaparte and Sues, 2006</p>
<p><i>Hyperodapedon</i> AZ</p>	<p>Cynodontia Owen, 1861</p> <p><i>Exaeretodon riograndensis</i> Abdala, Barberena and Dornelles, 2002</p> <p><i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i> von Huene, 1929</p> <p><i>Therioherpeton cargini</i> Bonaparte and Barberena, 1975</p> <p><i>Prozostrodon brasiliensis</i> Bonaparte and Barberena, 2001</p> <p><i>Charruodon tetracuspidatus</i> Abdala and Ribeiro, 2000</p> <p><i>Trucidocynodon riograndensis</i> Oliveira, Soares and Schultz, 2010</p> <p><i>Alemoatherium huebneri</i> Martinelli, Eltink, Da-Rosa and Langer, 2017</p>

Archosauromorpha von Huene, 1946*Hyperodapedon mariensis* Tupi-Caldas, 1933*Hyperodapedon huenei* Langer and Schultz, 2000*Hyperodapedon sanjuanensis* Sill, 1970*Teyumbaita sulcognathus* Azevedo and Schultz, 1987*Proterochampsa nodosa* Barberena, 1982*Rauisuchus tiradentis* von Huene, 1942***Hyperodapedon*
AZ***Hoplitosuchus rai* von Huene, 1942*Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946*Rhadinosuchus gracilis* von Huene, 1942*Aetobarbakinoides brasiliensis* Desojo, Ezcurra and Kischlat, 2012*Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960*Polesinesuchus aurelioi* Roberto-da-Silva, Desojo, Cabreira, Aires, Müller, Pacheco and Dias-da-Silva, 2014*Ixalerpeton polesinensis* Cabreira, Kellner, Dias-da-Silva, Roberto-da-Silva, Bronzati, Marsola, Müller, Bittencourt, Batista, Raugust, Carrilho, Brodt and Langer, 2016*Buriolestes schultzi* Cabreira, Kellner, Dias-da-Silva, Roberto-da-Silva, Bronzati, Marsola, Müller, Bittencourt, Batista, Raugust, Carrilho, Brodt and Langer, 2016*Bagualosaurus agudoensis* Pretto, Langer and Schultz, 2018

Pampadromaeus barberenai Cabreira, Schultz, Bittencourt, Soares, Fortier, Roberto-da-Silva and Langer, 2011

Saturnalia tupiniquim Langer, Abdala, Richter and Benton , 1999

Staurikosaurus pricei Colbert, 1970

Temnospondyli von Zittel, 1887

Compsocerops sp. Sengupta, 1995

Cynodontia Owen, 1861

Massetognathus sp. Romer, 1967

Menadon besairiei Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana, Simpson and Wyss, 2000

Santacruzodon hopsoni Abdala and Ribeiro, 2003

Chiniquodon sp. von Huene, 1936

Santacruzodon AZ *Santacruzgnathus abdalai* Martinelli, Soares and Schwanke, 2016

Dicynodontia Owen, 1859

Dicynodontia indet.

Archosauromorpha von Huene, 1946

Dagasuchus santacruzensis Lacerda, Schultz and Bertoni-Machado, 2015

Cynodontia Owen, 1861

Luangwa sudamericana Abdala and Sá-Teixeira, 2004

Massetognathus ochagaviae Barberena, 1981

Massetognathus pascuali Romer, 1967

Protuberum cabralensis Reichel, Schultz and Soares, 2009

Scalenodon ribeiroae Melo, Martinelli and Soares, 2017

Traversodon stahleckeri von Huene, 1936

Aleodon cromptoni Martinelli, Kammerer, Melo, Paes-Neto, Ribeiro, Da-Rosa, Schultz and Soares, 2017

Chiniquodon theotonicus von Huene, 1936

***Dinodontosaurus*
AZ**

Bonacynodon schultzi Martinelli, Soares and Schwanke, 2016

Candelariodon barberenai Oliveira, Schultz, Soares, and Schultz, 2011

Protheriodon estudianti Bonaparte, Soares and Schultz, 2006

Dicynodontia Owen, 1859

Dinodontosaurus pedroanum Tupi-Caldas, 1936

Stahleckeria potens von Huene, 1935

<i>Dinodontosaurus</i> AZ	Archosauromorpha von Huene, 1946
	<i>Brasinorhynchus mariantensis</i> Schultz, Langer and Montefeltro, 2016
	<i>Archeopelta arborensis</i> Desojo, Ezcurra and Schultz, 2011
	Spondylosoma absconditum von Huene, 1942
	<i>Barberenasuchus brasiliensis</i> Mattar, 1987
	<i>Pagosvenator candelariensis</i> Lacerda, França and Schultz, 2018
	<i>Prestosuchus chiniquensis</i> von Huene, 1942
	<i>Decuriasuchus quartacolonía</i> França, Ferigolo and Langer, 2011
	Owenettidae Broom, 1939
	<i>Candelaria barbouri</i> Price, 1947

9. ANEXOS

Anexo 9.1 Matriz de datos

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	00[01]1000000	0001000000	-000?00000	000??0100	00010000
<i>Beishanodon</i>	0210?00101	002000??1?	??0000?10	10??0?0?0?	0??0?0000?	?000?000??	?????0?0??	???????1
<i>Cricodon</i>	1??0??0???	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??	???????0
<i>Sinognathus</i>	121??1?101	00200??10	0000000010	1011101010	00?2000001	0110?00010	10??0?0?0?	???????0
<i>Trirachodon</i>	1110100[01]01	0010001010	0000000010	10[01]1100000	0002000001	[01]11[02]?00010	100??0100	000000?0
JSM100	1??0??00??1	?0?0??0???	0000?00000	?0?1??0?0?	0012100001	1110?00020	100??0?0??	???????0
<i>Andescynodon</i>	11001101?1	00000??10	0000000010	2101000010	0003101000	-101?11021	011101110?	?111111?
<i>Arctotraversodon</i>	0?????????	?????????1	0?11??0??	???10?0021	??3?01011	0?120?0?21	121?001???	???????0
<i>Boreogomphodon jeffersoni</i>	112??101?2	002001?10	0111000010	2111000010	001220[01]111	1[02]12010121	[01]111[01]0101?	112??0?11
<i>Dadadon</i>	11101?01?1	?0300??1?	??0110?11	21?100?010	0?13111111	10120101??	?????1?1??	???????0
<i>Exaeretodon argentinus</i>	0001111111	111111?110	1100211011	2201010111	011310121?	-00-111121	021111101?	1?111110
<i>Exaeretodon riograndensis</i>	0001111111	111111?110	1100211?11	2201010111	011310121-	-00-111121	021111101?	?????1110
<i>Gomphodontosuchus</i>	?????1?0??	?1??0??0??	1?00110011	2001000?10	111310111?	-??-011121	02111?1???	???????0
<i>Luangwa drysdalli</i>	101??000??	00110?0010	1100000111	2101000000	0003010011	1[02]12000121	0101001101	0001110?
<i>Luangwa sudamericana</i>	1????000?1	?001?????1	1100000111	2101100000	0003010011	1002000121	01010?1???	???????0
<i>Massetognathus ochagaviae</i>	1211110112	000001?01?	?000110011	2[12]010000?0	0013101111	12120?0121	02?1101?1?	???????0
<i>Massetognathus pascuali</i>	1111110111	0000010010	000011001[01]	2[12]01000020	1113101111	1212000121	020010100?	11111110
<i>Menadon</i>	10111?01?0	11210??10	1100111010	1001000111	1103101110	-01-111121	021--1101?	1?0111??
<i>Pascualgnathus</i>	110011?1?1	00000?0010	0000000010	2101010010	0013000000	-101?11021	0?????1101	00?0011?
<i>Protuberum</i>	101?111011	111111?1?1	??0211?11	22?101?111	1?131?1110	-0121111??	?????110?	???????0
<i>Santacruzodon</i>	1????0?0??	?03???????	1100000011	2101000020	??13201111	1212000121	0201011???	???????0
<i>Scalenodon angustifrons</i>	110??000??	?0200??10	?000000010	2001000000	0003011011	111[02]010021	0100001???	??000?0?
<i>Mandagomphodon attridgei</i>	??0110??1	????0?????	??0000?11	21?101?010	0?13100011	10121011??	?????1?1??	???????0
<i>Mandagomphodon hirschoni</i>	1??0110?11	?0?001?1?0	0?00000011	2101011011	1013100011	1012100121	0100001???	???????0
<i>Scalenodontoides</i>	012??11?1	11?11??11	?10021101?	2201010111	?1?310121?	-00-?11121	0211111???	???????0
<i>Traversodon</i>	1??1?00?1	?1110??11	1100000011	2101000010	0013110011	1?02000121	02?0?01?01	11??0?1?
<i>Nanogomphodon</i>	??????????	??????????	??????????	???10?????	??????????	?????????21	1101101???	???????0
<i>Scalenodon ribeiroae</i>	1??1?0?0??1	?02?0?????	????110?10	21?100?0?0	1??3010011	111[02]0000??	?????1?1??	???????0
<i>Siriusgnathus niemeyerorum</i>	0?0?111112	1101????10	1100211111	22010?1111	011310121?	?00?111121	0211111???	???????0
UFRGS PV 0712 T	121?????11	0?20?1?010	0?01?00011	21010?00?0	??3101111	1212000121	02??101???	???????0

Anexo 9.2 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 in 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: posterolateral (0), lateral (1), anterolateral (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 extent relative to anterior margin of the subtemporal fossa in adult: anterior (0), at the same level (1), posterior (2).
33. Coronoid process of the mandible: covers 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: absent (0); present (1).
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).
57. Anterior transverse crest on upper postcanines: absent or low (0), high (1).
58. Lingual ridge on upper postcanines: absent (0), present (1).
59. Overall morphology of the lower gomphodont postcanines in occlusal view: circular (0), ovoid-ellipsoid (1), quadrangular (2).
60. Transverse crest in lower postcanines: central (0), anterior (1).

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

ATA Nº 850

A comissão abaixo assinada tendo examinado a Dissertação de Mestrado do aluno **Maurício Rodrigo Schmitt**, intitulada **“SOBRE A PRESENÇA DE *MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE* (CYNODONTIA: TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE SANTACRUZODON (TRIÁSSICO SUPERIOR) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, BRASIL”**, atribuem os seguintes conceitos:

Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul)
CONCEITO: "A" (EXCELENTE)

Prof. Dr. Leandro Gaetano (Universidad de Buenos Aires)
CONCEITO: "B" (BOM)

Prof. Dr. Pablo Gusmão Rodrigues (UFRGS)
CONCEITO: "A" (EXCELENTE)

de de 2019.

Homologação pela Comissão de Pós-Graduação,	
Ata nº	Data:
Conceito Final:	
Rubrica:	

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

Sobre a presença de *Massetognathus ochagaviae* (Cynodontia, Traversodontidae) na Zona de Associação de *Santacruzodon* (Triássico Superior) da Supersequência Santa Maria, Brasil

Área de Concentração: PALEONTOLOGIA

Autor: Maurício Rodrigo Schmitt

Orientador: Dra. Marina Bento Soares

Coorientador: Dr. Agustín Martinelli

Examinador: Dra. Ana Maria Ribeiro

Data: 21/02/2019

Conceito:

A

PARECER:

A dissertação do estudante Maurício Rodrigo Schmitt é uma importante contribuição para o melhor conhecimento dos cinodontes Traversodontidae da Zona de Associação de *Santacruzodon*, bem como sobre a fauna triássica do Rio Grande do Sul. São informações relevantes para estudos comparativos e bioestratigráficos com as faunas triássicas da Argentina, e de outros países de fora da América do Sul.

Na parte I, o texto integrador é abrangente e informativo. Apesar dos objetivos específicos serem pertinentes e exequíveis, não é claro quais são os objetivos gerais da dissertação. A metodologia está detalhada e o contexto geológico e estratigráfico se apresenta bem embasado e com informações atualizadas. As informações sobre grupo Cynodontia são bem desenvolvidas, esclarecedoras e atualizadas. A discussão integradora informa os resultados e conclusões obtidos.

Na parte II, o estudante apresenta o manuscrito elaborado durante a dissertação. É intitulado "On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus* (Synapsida, Cynodontia) from the Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): taxonomic and biostratigraphic implications" e foi submetido para uma importante revista da área das geociências: *Journal of South American Earth Sciences* (Qualis Capes B1, Geociências; Q2_Scimago). O manuscrito apresenta informações originais, cuja introdução tem boa qualificação do problema, e claros objetivos. A metodologia está bem detalhada, assim como a descrição. A discussão é pertinente e fundamentada, principalmente análise bioestratigráfica que está bem suportada. As referências são atualizadas. O manuscrito necessita revisão, como por

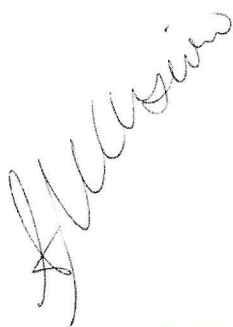
exemplo, erros de grafia e gramática, porém são menores e não desmerece em nada o seu conteúdo e originalidade. Certamente o autor terá oportunidade de revisá-lo, quando retornar dos revisores *ad hoc* da revista.

Na parte III, os anexos são apresentados de forma satisfatória.

Considero a dissertação excelente e a minha nota é "A".

Assinatura do examinador:

Data: 21.02.2019

A handwritten signature in cursive script, appearing to read 'A. M. S. S. S.', is written over the signature line.

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação:

**“SOBRE A PRESENÇA DE MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE
(CYNODONTIA: TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE
SANTACRUZODON (TRIÁSSICO SUPERIOR) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA
MARIA, BRASIL”**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Maurício Rodrigo Schmitt**

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Dr. Leandro Gaetano

Data: 14-02-2019

Conceito: B (BOM)

PARECER:

This work is very interesting as it adds to the knowledge of South American Triassic terrestrial assemblages and their biostratigraphy. All the sections are well structured and informative. The images are pertinent and of good quality. Hence I recommend that the Dissertação de Mestrado by Maurício Rodrigo Schmitt is approved in order to obtain the Título de Mestre em Geociências.

Assinatura:

Data:

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação:

**“SOBRE A PRESENÇA DE MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE
(CYNODONTIA: TRAVERSODONTIDAE) NA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE
SANTACRUZODON (TRIÁSSICO SUPERIOR) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA
MARIA, BRASIL”**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Maurício Rodrigo Schmitt**

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Dr. Pablo Gusmão Rodrigues

Data:

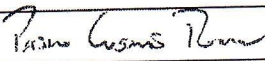
12/02/2019

Conceito:

A (Excelente)**PARECER:**

A dissertação apresentada traz, fundamentalmente, um dado de relevante implicação bioestratigráfica, *i.e.*, a ocorrência de *M. ochagaviae* na Z.A. de *Santacruzodon*. Para tanto, o autor realizou um projeto pesquisa bastante satisfatório, incluindo a descrição do material, comparação, identificação taxonômica e análise cladística. A metodologia e bibliografia utilizada foram adequadas, o texto, em geral, é bem escrito e as ilustrações são pertinentes e bem elaboradas. O artigo que integra o trabalho também está bem escrito e ilustrado, e deverá ser aceito para publicado sem maiores alterações.

A leitura suscitou algumas observações pontuais (em anexo) como sugestão e, por vezes, como correção, tanto em termos de conteúdo, quanto alguns poucos aspectos de redação. De modo geral, o autor demonstra ter domínio dos assuntos abordados e de seu campo de estudo, com relação ao que sugeriríamos apenas uma atenção especial no que tange à forma de referência aos grupos taxonômicos enquanto clados, a fim de evitar ambiguidades conceituais.

Assinatura: 

Data: 15/02/2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: