

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

Bruno de Amorim Arantes

**NOVOS MATERIAIS DE RHYNCHOCEPHALIA DA FORMAÇÃO
CATURRITA (TRIÁSSICO SUPERIOR) DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL:
ESTUDO ANATÔMICO E IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS.**

Porto Alegre

2011

Arantes, Bruno de Amorim

Novos materiais de Rynchocephalia da Formação Caturrita (triássico superior) do Rio Grande do Sul, Brasil: estudo anatômico e implicações filogenéticas. / Bruno de Amorim Arantes. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2011.

[92 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2011.

Orientação: Prof^a. Dr^a. Marina Bento Soares

1. Rynchocephalia. 2. Clevosauridae. 3. Clevosaurus. 4. Formação Caturrita. 5. Triássico Superior. Título

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Miriam Alves CRB 10/1947

Bruno de Amorim Arantes

**NOVOS MATERIAIS DE RHYNCHOCEPHALIA DA FORMAÇÃO
CATURRITA (TRIÁSSICO SUPERIOR) DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL:
ESTUDO ANATÔMICO E IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS.**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Geociências.

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre

2011

AGRADECIMENTOS

A minha família e amigos pelo apoio durante os estudos.

A professora Marina Bento Soares, por toda a orientação e confiança em meu trabalho.

Ao Dr. Juan Carlos Cisneros, pela ajuda na identificação e descrição das amostras e pelos artigos emprestados.

Ao Dr. Victor Hugo Reynoso, por disponibilizar seus artigos para consulta.

Dra. Ana Maria Ribeiro, pelo acesso à coleção de esfenodontes do Museu de Ciências Naturais da FZBRS.

Ao colega Téo Veiga de Oliveira, pelas referências emprestadas.

A Luiz Flávio Lopes, pelas fotografias que ilustram a dissertação.

A todos os colegas de laboratório, pela companhia e apoio.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGeo) do IGEO/UFRGS.

Muito obrigado.

Resumo

Os esfenodontes (Lepidosauria, Rhynchocephalia) formam um dos grupos mais abundantes da fauna da “Formação Caturrita” (Triássico Superior), do Rio Grande do Sul, e representam o registro mais antigo de Rhynchocephalia para a América do Sul. O primeiro espécime encontrado foi reportado por Ferigolo (2000) sem, entretanto, apresentar uma descrição formal do novo táxon. Posteriormente, Bonaparte & Sues, em 2006, descreveram dois crânios com mandíbulas articuladas (holótipo e material referido), determinando uma nova espécie, *Clevosaurus brasiliensis* e formalizando a Família Clevosauridae composta pelos gêneros *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon*. O presente trabalho apresenta a descrição anatômica de sete novos espécimes pertencentes à coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do IGEO/UFRGS, representados por materiais cranianos e mandibulares, com dentição. Constatou-se que todo o material estudado pode ser seguramente atribuído a *C. brasiliensis*, com base em sua diagnose original. A fim de testar a consistência da Família Clevosauridae e o posicionamento de *C. brasiliensis*, foi realizada uma análise filogenética com base em uma matriz de dados contendo 26 táxons e 67 caracteres. Na matriz os novos materiais descritos, bem como os materiais descritos por Arantes *et al.* (2009) e por Ferigolo (2000, 2009) foram codificados como *C. brasiliensis*. Os resultados da análise filogenética apontaram a coesão da Família Clevosauridae, e mostraram uma associação mais próxima da espécie brasileira com *Clevosaurus mcgilli* e *C. bairdi*. Sendo assim, conclui-se neste estudo que *C. brasiliensis* continua sendo a única espécie de Rhynchocephalia presente no Triássico do Rio Grande do Sul.

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

Abstract

The sphenodonts (Lepidosauria, Rhynchocephalia) form one of the most abundant groups in the fauna of the “Caturrita Formation” (Upper Triassic), on the Rio Grande do Sul state, Brazil, and represent the oldest record of Rhynchocephalia in South America. The first specimen was reported found by Ferigolo (2000) without, however, a formal description of the new taxon. Later, Bonaparte & Sues, in 2006, described two skulls with articulated mandibles (holotype and referred specimen), determining a new species, *Clevosaurus brasiliensis* and formalizing the family Clevosauridae, which comprises the genera *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon*. This work presents the anatomical description of seven new specimens from the collection from the Laboratory of Paleovertebrates, Department of Paleontology and Stratigraphy, IGEO / UFRGS, represented by cranial and mandibular material, with teeth. It was found that all of the material can be safely attributed to *C. brasiliensis*, based on their original diagnosis. In order to test the consistency of the family and the placement of *C. brasiliensis*, a phylogenetic analysis was performed based on a data matrix containing 26 taxa and 67 characters. In the matrix, the new materials described, as well as the materials described by Arantes *et al.* (2009) and Ferigolo (2000, 2009) were classified as *C. brasiliensis*. The results of the phylogenetic analysis showed the cohesion of the Clevosauridae, and a close association of the Brazilian species with *Clevosaurus mcgilli* and *C. bairdi*. Therefore, we conclude from this study that *C. brasiliensis* remains the only Rhynchocephalia species present in the Triassic from Rio Grande do Sul.

Keywords: Rhynchocephalia, Clevosauridae, *Clevosaurus*, Caturrita Formation, Upper Triassic.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. OBJETIVOS	13
3. RHYNCHOCEPHALIA	14
3.1. Rhynchocephalia Atuais	16
3.2. O Registro Fóssil de Rhynchocephalia.....	19
4. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE RHYNCHOCEPHALIA.....	23
4.1. O Gênero <i>Clevosaurus</i>	25
4.2. Relações Filogenéticas de <i>Clevosaurus</i>	33
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	37
6. ÁREA DE ESTUDO: GEOLOGIA E BIOESTRATIGRAFIA.....	40
7. DESCRIÇÃO ANATÔMICA.....	43
8. DISCUSSÃO	64
9. ANÁLISE FILOGENÉTICA	68
9.1. Caracteres Modificados	69
9.2. Lista de Caracteres.....	71
10. CONCLUSÕES	81
11. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	83
Apêndice 1.....	89
Apêndice 2.....	90

ÍNDICE DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Cladograma mostrando os principais grupos de Diapsida, adaptado de Pough (2003)..... 14
- Figura 2** - *Sphenodon*, único gênero atual de Rhynchocephalia. Foto disponível em <http://aes.eriophora.com.au/other/credits.html> Acesso em: 06 fev. 2011..... 16
- Figura 3** - Características típicas de esfenodontes. (a-c) crânio de *Sphenodon* em vistas: a) lateral, b) dorsal, c) ventral; (d) esqueleto de *Planocephalosaurus*, do Triássico Superior; (e) pé esquerdo do gênero *Homoosaurus*, do Jurássico (adaptado de Benton, 2008)..... 17
- Figura 4** - Crânio de *Clevosaurus hudsoni*. (a) vista dorsal, (b) vista lateral e (c) vista palatal. Abreviações: d, dentário; ect, ectopterigóide; f, frontal; j, jugal; mx, maxila; n, nasal; p, parietal; pal, palatino; pf, pós-frontal; pm, pré-maxila; po, pós-orbital; prf, pré-frontal; pt, pterigóide; sq, esquamosal; st, supratemporal. Escala = 1,0 cm. Adaptado de Fraser (1988)..... 27
- Figura 5** - Crânio de *Clevosaurus petilus*. (a) vista dorsal e (b) vista lateral. Abreviações: d, dentário; ec, ectopterigóide; f, frontal; j, jugal; m, maxila; p, parietal; pal, palatino; po, pós-orbital; pof, pós-frontal; prf, pré-frontal; sq, esquamosal; st, supratemporal. Escala = 5 mm. Adaptado de Wu (1994)..... 28
- Figura 6** - Crânio de *Clevosaurus mcgilli*. (a) vista dorsal, (b) vista ventral e (c) vista lateral. Abreviações: d, dentário; ec, ectopterigóide; f, frontal; j, jugal; m, maxila; n, nasal; p, parietal; pal, palatino; pm, pré-maxila; po, pós-orbital; pof, pós-frontal; prf, pré-frontal; pt, pterigóide; sq, esquamosal; st, supratemporal. Escala = 5 mm. Adaptado de Wu (1994)..... 29
- Figura 7** - Crânio de *Clevosaurus bairdi* em vista lateral, medindo aproximadamente 1,9cm. Retirado de Sues-Reisz (1995)..... 29
- Figura 8** - Elementos utilizados na descrição de *Clevosaurus convallis*. (a), parte da pré-maxila esquerda. (b), região medial da maxila esquerda. (c), parte da maxila direita. (d), extremidade anterior do dentário direito. (e), extremidade posterior do dentário direito. (f), extremidade posterior do dentário esquerdo. (g), parte do dentário direito. Retirado de Sällä (2005)..... 30

Figura 9 - Crânio de <i>Clevosaurus brasiliensis</i> (UFRGS-PV0974T) (escala = 5mm). (a), vista dorsal. (b), vista lateral. Retirado de Bonaparte & Sues (2006).....	31
Figura 10 – Crânio de <i>Clevosaurus brasiliensis</i> (UFRGS-PV0748T). Vistas lateral: a, b, c, g; Vista palatal: d; Vista dorsal: e, f. Abreviações: D, dentário; DMX, dentina do maxilar; FR, frontal; J, jugal; MX, maxila; N, nasal; PFR, pós-frontal; PMX, pré-maxila; PO, pós-orbital; PRF, pré-frontal; Q, quadrado; RP, processo retroarticular; SA, supra-angular; SD, dentina secundária; SM, marcas de entalhe; SQ, esquamosal. Escala = 5mm. Retirado de Bonaparte & Sues, 2006.....	32
Figura 11 - Cladograma proposto por Fraser (1988), agrupando <i>Clevosaurus</i> juntamente com <i>Palaeopleurosaurus</i> , <i>Kallimodon</i> e <i>Sapheosaurus</i> (nó F).....	33
Figura 12 – Cladograma proposto por Wu (1994), mostrando a posição do grupo informal ‘clevosaurs’	34
Figura 13 – Cladograma de Reynoso (1996), propondo um novo arranjo para o grupo ‘clevosaurs’	35
Figura 14 - Mapa de localização da área de estudo e perfil estratigráfico do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno. A fotografia mostra o nível de arenitos maços onde são encontrados os tetrápodes fósseis. Modificado de Bonaparte <i>et al.</i> (2003).....	40
Figura 15 - Cronoestratigrafia das unidades triássicas sul-rio-grandenses (modificado de Zerfass <i>et al.</i> , 2003).....	41
Figura 16 - Espécime UFRGS-PV-0735-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral direita. Escala = 5mm. Abreviações: COS - camada óssea secundária; D - dentário; DA - dentes adicionais; ESQ - esquamosal; J - jugal; MX - maxila; P - parietal; PCO - processo coronóide; Q - quadrado; ST – supratemporal	45
Figura 17 - Espécime UFRGS-PV-0740-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral direita; (c) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: EPT – ectopterigóide; ESQ – esquamosal; F – frontal; FL – forame lacrimal; J – jugal; MX – maxila; N – nasal; PFR – pós-frontal; PL – palatino; PRF – pré-frontal.....	3

Figura 18 - Espécime UFRGS-PV-0746-T, em vista ventral. Escala = 5mm. Abreviações: EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; J - jugal; MX - maxila; PMX - pré-maxila; PL - palatino; PT - pterigóide; V - vômer..... 49

Figura 19 - Espécime UFRGS-PV-0753-T, em vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: AN - angular; COS - camada óssea secundária; D - dentário; FM - forames maxilares; J - jugal; MX - maxila; N - nasal; PCO - processo coronóide..... 51

Figura 20 - Espécime UFRGS-PV-0972-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: D - dentário; DA - dentes adicionais; EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; F - frontal; FP - forame pineal; J - jugal; MX - maxila; N - nasal; P - parietal; PFR - pós-frontal; PO - pós-orbital; PRF - pré-frontal; Q - quadrado; SO - supraoccipital..... 53

Figura 21 - Espécime UFRGS-PV-0974-T. (a) vista lateral esquerda; (b) vista lateral direita. Escala = 5mm. Abreviações: AN - angular; COS - camada óssea secundária; D - dentário; DA - dentes adicionais; F - frontal; FL - forame lacrimal; FM - forames maxilares; J - jugal; MX, maxila; N - nasal; P - parietal; PFR - pós-frontal; PO - pós-orbital; PRF - pré-frontal; Q - quadrado; ST - supratemporal..... 57

Figura 22 - Espécime UFRGS-PV-1152-T. (a) vista dorsal; (b) vista ventral; (c) vista rostral, (d) vista lateral direita; (e) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviaturas: AN - angular; COS - camada óssea secundária; D - dentário; EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; FP - forame pineal; J - jugal; MX - maxila; N - nasal; P - parietal; PBS - complexo parabasisfenóide; PBP - processo basipterigóide do basisfenóide; PMX - pré-maxila; PFR - pós-frontal; PL - palatino; PO - pós-orbital; PRF - pré-frontal; PT - pterigóide; Q - quadrado; SO - supraoccipital; ST - supratemporal..... 60

Figura 23 - Detalhe do palatino, pterigóide e ectopterigóide direitos de UFRGS-PV-1152-T. Abreviaturas: EPT - ectopterigóide; PL - palatino; PT - pterigóide..... 62

Figura 24 - Espécime MCN-PV 2852. (a) vista dorsal, (b) vista ventral, (c) vista lateral direita. Abreviaturas: f - frontal; fp - forame pineal; j - jugal; m - maxila; n - nasal; p - parietal; pf - pré-frontal; pl - palatino; po - pós-orbital; pt - pterigóide; q - quadrado. sq - esquamosal..... 66

Figura 25 - Cladograma obtido pelo programa NONA e editado com Winclada (L = 166; CI= 54).
Clados: 1, Rhynchocephalia; 2, Sphenodontia; 4, Sphenodontidae; 5, Clevosauridae; 13, Sapheosauridae; 17, Sphenodontinae; 22, Opisthodontia (ver a lista de sinapomorfias de cada clado no Apêndice 2)..... 78

ÍNDICE DE QUADROS

Quadro 1 - Caracteres derivados de Rhynchocephalia baseados nos padrões mais primitivos dos gêneros do Triássico Superior (CAROLL & CURRIE, 1991).....	23
Quadro 2 - Família Clevosauridae, como proposta por Bonaparte & Sues (2006).....	36
Quadro 3 - Lista de espécimes utilizados nas descrições, indicando os elementos analisados em cada um.....	38

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 – Medidas realizadas em cada espécime descrito, exceto por UFRGS-PV-0735-T (todas as medidas em milímetros).....	43
Tabela 2 – Matriz de caracteres, na qual: ? = dado não disponível (<i>missing data</i>); * = polimorfismo (0 e 1); - = caráter não aplicável.....	76

1. INTRODUÇÃO

A porção basal da “Formação Caturrita” (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), correspondente ao topo da Sequência Santa Maria 2 de Zeffass *et al.* (2003), está relacionada ao Triássico Superior do Rio Grande do Sul e apresenta uma grande diversidade de tetrápodes, incluindo o dinossauriforme *Sacisaurus agudoensis* FERIGOLO & LANGER, 2006, o dinossauro terópode *Guaibasaurus candelariensis* BONAPARTE, FERIGOLO & RIBEIRO, 1999, o prossaurópode *Unaysaurus tolentinoi* LEAL, AZEVEDO, KELLNER & ROSA, 2003, o dicinodonte *Jachalera candelariensis* ARAÚJO & GONZAGA, 1980, um fitossauro indeterminado (KISCHLAT & LUCAS, 2003), um anfíbio lepospôndilo (DIAS DA SILVA *et al.*, 2009) e uma abundante paleofauna de pequenos vertebrados. Estes correspondem a cinodontes não-mamalianos derivados, estreitamente vinculados à origem dos mamíferos (*Riograndia guaibensis* BONAPARTE, FERIGOLO & RIBEIRO, 2001; *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis* BONAPARTE, MARTINELLI, SCHULTZ & RUBERT, 2003; *Irajatherium hernandesi* MARTINELLI, BONAPARTE, SCHULTZ & RUBERT, 2005), procolofonídeos (*Soturnia caliodon* CISNEROS & SCHULTZ, 2003) e esfenodontes (*Clevosaurus brasiliensis* BONAPARTE & SUES, 2006).

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

Um dos táxons mais abundantes na paleofauna da “Formação Caturrita” é o dos esfenodontes (Lepidosauria, Rhynchocephalia), configurando o mais antigo registro do grupo na América do Sul. O primeiro achado foi reportado por Ferigolo (2000) com base no espécime MCN-PV2852, um crânio pertencente ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS). Analisando as características anatômicas do novo espécime, o autor verificou uma semelhança com espécies do gênero *Clevosaurus*. No entanto, Ferigolo (2000) sugeriu que o material brasileiro estaria relacionado a um novo gênero, com base em alguns caracteres derivados não presentes no gênero *Clevosaurus*, como

a posição da fenestra interpterigóide e evidências de mastigação propalinal. Ferigolo (2009) voltou a apresentar um estudo sobre o crânio MCN-PV2852, sem, no entanto realizar uma descrição formal deste espécime.

Os materiais referentes a esfenodontes coletados pela equipe do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE) do Instituto de Geociências (IGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) consistem em mais de cinquenta espécimes. Entretanto, até o momento, apenas dois sincrânios (UFRGS-PV-0748-T, adulto, e UFRGS-PV-0613-T, juvenil) foram formalmente descritos (BONAPARTE & SUES, 2006), a partir dos quais foi erigida uma nova espécie, *Clevosaurus brasiliensis*, e formalizada a Família Clevosauridae.

De acordo com Bonaparte & Sues (2006), a vinculação de UFRGS-PV-0748-T e UFRGS-PV-0613-T ao gênero *Clevosaurus* se deu com base na exclusão da maxila da margem posterior da narina externa pelo processo posterior da pré-maxila. *C. brasiliensis* também compartilha com outras espécies de *Clevosaurus* a delimitação da fenestra suborbital apenas pelo ectopterigóide e palatino, e pela presença dos supratemporais.

Bonaparte e Sues (2006) não tiveram acesso ao espécime MCN-PV2852, descrito por Ferigolo (2000), o que lançou a dúvida se este corresponderia a um táxon distinto de *Clevosaurus brasiliensis* ou se pertenceria a esta espécie, já que, apesar de grandes semelhanças, as características derivadas sugeridas para este material não foram evidenciadas na descrição da espécie. Cabe enfatizar que durante este estudo tampouco foi possível o acesso a MCN-PV2852, assim, todas as considerações sobre o material foram feitas com base na literatura (FERIGOLO, 2000; 2009).

Em termos de material pós-craniano, Arantes *et al.* (2009), realizaram uma descrição dos mais completos espécimes da coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do IGEO/IUFRGS, incluindo-os em uma análise filogenética. Os autores concluíram que todos os materiais pós-cranianos avaliados podiam ser relacionados ao gênero *Clevosaurus* e pertenciam a um mesmo táxon o que confirmou as proposições de Bonaparte & Sues (2006).

Neste trabalho, novos materiais cranianos e mandibulares da coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do IGEO/IUFRGS são descritos, e uma análise filogenética abordando as relações de Rhyncocephalia, é apresentada.

2. OBJETIVOS

O objetivo geral deste estudo é dar continuidade às pesquisas sobre os esfenodontes da base da “Formação Caturrita” (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980). Para isso, pretende-se realizar um estudo anatômico detalhado dos materiais cranianos e mandibulares ainda não descritos da coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do IGEO/UFRGS, a fim de verificar a sua determinação taxonômica e vinculação ao gênero *Clevosaurus*, e a possível presença de diferentes estágios ontogenéticos, sempre observando-se também os espécimes (UFRGS- PV-0748-T e UFRGS-PV-0613-T), descritos por Bonaparte e Sues (2006), para comparações.

A fim de testar o posicionamento filogenético dos materiais estudados, será realizada uma análise filogenética, incluindo as novas informações anatômicas que venham a ser elucidadas pelas descrições, além de possíveis revisões de alguns dos caracteres previamente usados (ARANTES *et al.*, 2009).

Os objetivos específicos do presente projeto consistem em:

- Descrição anatômica (osteológica e dentária) dos materiais cranianos e mandibulares;
- Análise e comparação de traços que identifiquem diferentes estados ontogenéticos entre os espécimes, com base em materiais de crânio e mandíbula;
- Elaboração de uma análise filogenética de Rhynchocephalia, com base em materiais cranianos e pós-cranianos, incluindo os espécimes do Rio Grande do Sul;
- Testar a posição filogenética de *C. brasiliensis* e consistência da Família Clevosauridae Bonaparte e Sues, 2006.

3. RHYNCHOCEPHALIA

Os esfenodontes, répteis primitivos que surgiram no Triássico, compõem o clado Rhynchocephalia (Diapsida, Lepidosauria) que é considerado táxon-irmão de Squamata (Fig 1). O termo Rhynchocephalia (significando “cabeça com bico”, em alusão à estrutura formada pelos dentes pré-maxilares) foi proposto por Günther (1867) para incorporar *Sphenodon* (forma vivente) e os fósseis a ele relacionados, dentro dos Squamata. Posteriormente outros autores (e.g. HUXLEY, 1869 *apud* SUES *et al.*, 1994) adicionaram os rincossauros triássicos (Rhynchosauria) a este grupo, alegando principalmente uma homologia entre as estruturas em forma de bico formadas na extremidade das pré-maxilas. Mais tarde, Carroll (1977 *apud* SUES *et al.*, 1994) observou que os esfenodontes são de fato mais próximos dos Squamata, e argumentou que não haveriam evidências para suportar a inclusão dos rincossauros em Rhynchocephalia. A partir disso, ficou constatado por diversos autores que os esfenodontes são grupo irmão de Squamata e que os Rhynchosauria devem ser incluídos em Archosauromorpha.

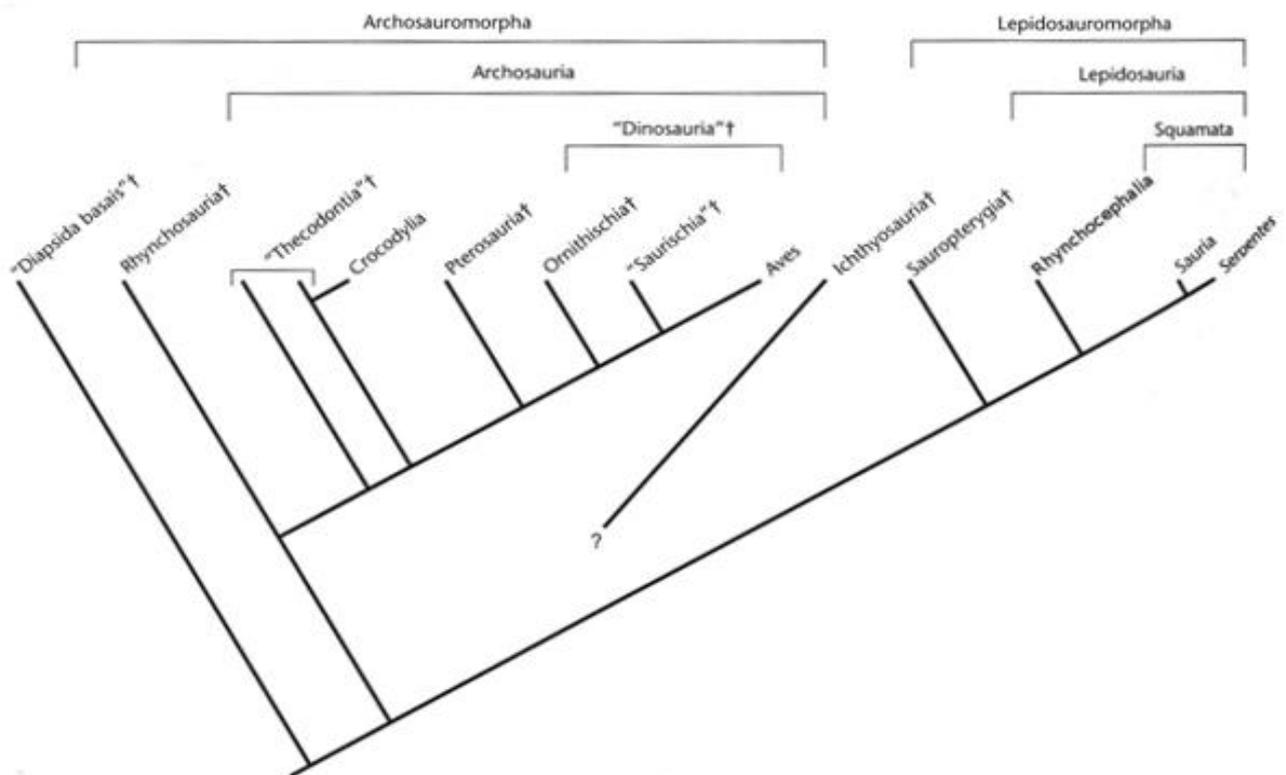


Figura 1- Cladograma mostrando os principais grupos de Diapsida, adaptado de Pough (2003).

No presente trabalho, utiliza-se o termo *Rhynchocephalia* Günther, 1867, como definido por Gauthier *et al.*(1988), para identificar todos os esfenodontes, incorporando *Sphenodon* e seus “parentes” fósseis. O termo mais recente, *Sphenodontia*, cunhado por Willinston (1925) como um agrupamento menos inclusivo, excluindo gêneros basais (como *Gephyrosaurus*), muitas vezes é utilizado em substituição a *Rhynchocephalia*, seguindo a interpretação de Estes (1983, *apud* FRASER, 1988), porém é usado aqui com seu significado original.

A análise cladística apresentada por Gauthier *et al.* (1988) identificou oito sinapomorfias de *Rhynchocephalia*, listadas a seguir:

- 1 – Pós-frontal sobreposto pelo pós-orbital;
- 2 – Quatro ou cinco dentes anteriores da fileira lateral do palatino alargados em relação aos demais;
- 3 – Processos pterigóides dos quadrados curtos, não se estendendo até o nível dos tubérculos esfenoccipitais;
- 4 – Ausência de contato entre pós-orbital e parietal (convergente com younginiformes);
- 5 – Dentário se estende posteriormente até mais da metade da distância entre o processo coronóide e o côndilo articular;
- 6 – Esplênial ausente;
- 7 – Côndilo articular da mandíbula tão longo quanto largo, com uma pronunciada crista ântero-posterior presente;
- 8 – Lacrimal pequeno.

Um levantamento mais aprofundado dos caracteres diagnósticos foi realizado por Carrol & Currie (1991) e está representado no Quadro 1 (capítulo 4).

Os registros mais antigos de *Rhynchocephalia* datam do Triássico Superior (e.g. *Diphydontosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Clevosaurus*), quando já se encontram representados diversos gêneros com ampla distribuição geográfica (CARROL & WILD, 1994). O declínio do grupo, a partir do Cretáceo, pode estar relacionado ao aumento e diversificação dos

Squamata (CARROL, 1988). Segundo Jones (2006a), esta relação pode ser interpretada como resultado da competição direta entre os dois grupos ou por diferenças na adaptação a um novo ambiente. No entanto, Apestegui & Novas (2003) argumentam, baseados na descoberta de numerosos exemplares de esfenodontes de grande porte (e.g. *Priosphenodon avelasi*) relativos ao Cretáceo Superior da Patagônia, que na América do Sul a substituição ecológica de Rhynchocephalia por Squamata teria sido atrasada até o início do Terciário.

3.1. Rhynchocephalia atuais

No Cenozóico, apenas o gênero *Sphenodon* (Fig. 2) é conhecido. Este apresenta caracteres bastante conservativos e, sendo o único remanescente de Rhynchocephalia, é geralmente referido como um “fóssil vivo” (BENTON, 1990). Sua distribuição geográfica é limitada a algumas ilhas menores da Nova Zelândia, pois a ocupação humana já os exterminou nas ilhas maiores e mais habitadas. *Sphenodon* é conhecido como Tuatara (“espinho nas costas”, no idioma Maori), e é representado por duas espécies, *S.punctatus* e *S.guntheri*. A espécie menos comum, *S.guntheri*, não foi incluída nos programas de preservação e hoje se restringe a apenas uma população, com cerca de 300 indivíduos adultos (POUGH *et al.*, 2003).



Figura 2 - *Sphenodon*, único gênero atual de Rhynchocephalia. Foto disponível em <<http://aes.eriophora.com.au/other/credits.html>> Acesso em: 06 fev. 2001

Os Tuatara alcançam até 60 cm de comprimento, apresentam as barras temporais completas, definindo bem as duas fenestras diápsidas, o que seria um caráter primitivo em contraste aos Lepidosauria atuais, os quais não apresentam a barra temporal inferior. Entretanto, na maioria dos fósseis de Rhynchocephalia esta barra encontra-se incompleta, o que sugere que seja secundariamente derivado em *Sphenodon* (WU, 1994), possivelmente resultado de processos heterocrônicos (FERIGOLO, 2000). Nos esfenodontes, ao contrário dos lagartos, a redução da barra temporal inferior não é associada à mobilidade do quadrado, que permanece fortemente ligado ao pterigóide. A evolução deste caráter pode ser associada a um maior desenvolvimento da musculatura adutora da mandíbula (RIEPEL & GRONOWSKI, 1981, *apud* FRASER, 1988). Nos gêneros em que ainda está presente (e.g. *Sphenodon*, *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon*), a barra temporal inferior é arqueada lateralmente, distanciando-se da mandíbula, o que pode determinar uma adaptação alternativa para a acomodação dos músculos, sugerindo que a presença da barra completa possa ser uma característica primitiva para o grupo (Fig. 3) (Fraser, 1988).

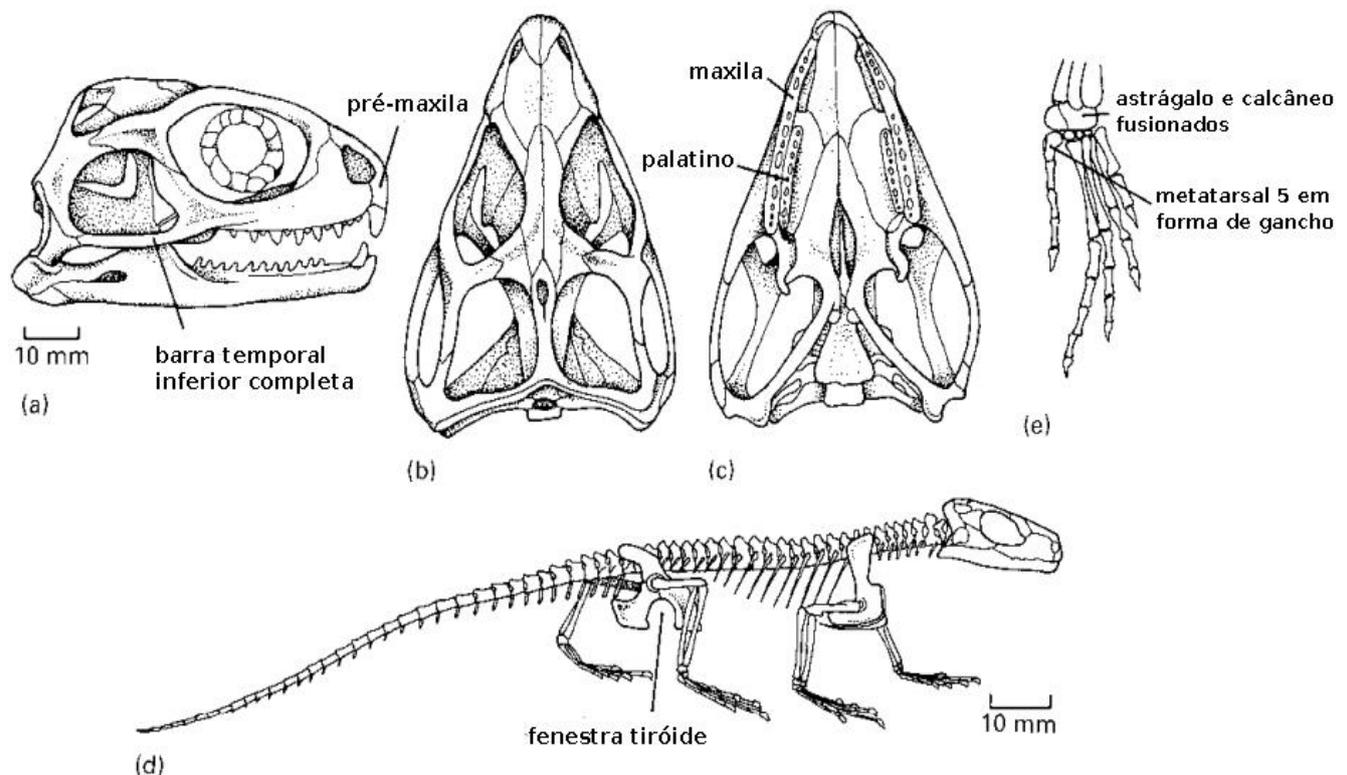


Figura 3 – Características típicas de esfenodontes. (a-c) crânio de *Sphenodon* em vistas: a) lateral, b) dorsal, c) ventral; (d) esqueleto de *Planocephalosaurus*, do Triássico Superior; (e) pé esquerdo do gênero *Homoeosaurus*, do Jurássico (adaptado de Benton, 2008).

Outras características típicas de esfenodontes são a presença da fenestra tiróide na cintura pélvica, o astrágalo fundido ao calcâneo e metatarsal 5 dobrado em forma de gancho (BENTON, 2008) (Fig.2). As duas espécies de *Sphenodon* atuais têm vértebras do tipo notocordal (anficélicas atravessadas pela notocorda), com intercentro, e costelas com apenas uma cabeça articular (caráter derivado em relação aos fósseis). Há evidências de autotomia caudal (ROMER, 1956). Nos membros, os carpos e tarsos não sofreram redução em relação aos exemplares fósseis, e os ossos longos têm epífises ósseas (caráter derivado em relação a outros répteis, exceto lagartos). Além disso, possuem gastrália e ossos escleróticos nas órbitas, características plesiomórficas.

Pode-se dizer que a principal característica dos esfenodontes é a dentição pré-maxilar modificada em forma de cunha (Fig. 2). A maioria das espécies extintas, assim como a atual, possuía dentes acrodontes (fundidos às maxilas), enquanto outras apresentavam dentição pleurodonte e alguns, mais antigos, dentição tecodonte (FERIGOLO, 2000). Em geral os dentes são dispostos em fileiras simples na maxila e mandíbula, e em uma fileira de dentes palatinos. As espécies do gênero *Sphenodon* apresentam mastigação propalinal, deslizando a fileira de dentes mandibulares para frente entre as fileiras de dentes maxilares e palatinos, assim cortando o alimento. Na maioria das espécies fósseis a mastigação é ortal, com a mandíbula realizando apenas os movimentos simples de abrir e fechar. Os tipos de dentes sugerem, em geral, uma dieta variada, com formas herbívoras e insetívoras (POUGH *et al.*, 2003). É bastante característico, ainda, o crescimento de uma camada óssea secundária nas margens da maxila e do dentário que, em indivíduos adultos, pode chegar a encobrir os dentes completamente (Fraser, 1988).

O sistema circulatório de *Sphenodon* é considerado o mais primitivo entre os répteis atuais. Possuem olho pineal, a cavidade nasal se abre diretamente na cavidade bucal, não têm tímpano e o ouvido médio é reduzido. A maturação sexual se dá, em média, aos 20 anos, sendo que podem viver até em torno de 100 anos, dado que têm uma taxa metabólica e de crescimento muito baixas (FERIGOLO, 2000)

Os tuatara têm hábitos noturnos, mas precisam aquecer-se à luz do Sol, como os lagartos. São relatadas temperaturas de 6 a 16°C, em períodos de atividade noturna, estando essa média abaixo da dos Squamata em geral. Ao se aquecerem durante o dia, atingem até 28°C. Vivem em tocas, habitadas também por algumas aves marinhas, ambiente que fornece recursos importantes à sua sobrevivência. Alimentam-se das aves, que estão mais vulneráveis

durante a noite, além de artrópodes (também noturnos) que são atraídos pelo guano e restos de alimento das colônias de aves. Além disso, sua alimentação pode incluir outros grupos de invertebrados, anfíbios e répteis. Este padrão de atividade e de termorregulação é, provavelmente, exclusiva de *Sphenodon*, em decorrência de seu hábitat, e não deve ser estendido aos gêneros fósseis. São territoriais e utilizam vocalização, exibições comportamentais e mudanças de coloração para interações sociais (POUGH *et al.*, 2003).

3.2. O registro fóssil de *Rhynchocephalia*

São conhecidos mais de 30 gêneros fósseis, com distribuição cosmopolita. Como já mencionado, são abundantes no início do Mesozóico, ocupando os mais variados hábitats, mas sofrem acentuada redução durante o Cretáceo (CARROLL, 1988). Muitos dos fósseis apresentam caracteres ainda mais primitivos em relação ao tuatara como, por exemplo, ausência de dentes em cunha no pré-maxilar, mais de uma fileira de dentes palatinos, osso supratemporal e movimento mastigatório do tipo ortal.

Segue-se uma lista dos principais táxons já descritos, com sua procedência e idade:

Triássico

- *Paleollanosaurus fraseri* Heckert, 2004 – Formação Tecovas, Triássico Superior (Carniano), Texas, EUA.
- *Brachyrhinodon taylori* Huene, 1910 – Formação Lossiemouth, Triássico Superior (Carniano), Escócia.
- *Polysphenodon sp.* Jaekel, 1911 – Formação Keuper, Triássico Superior (Carniano-Noriano), Hannover, Alemanha.
- *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006 – Formação Caturrita, Triássico Superior (Carniano-Noriano), Rio Grande do Sul, Brasil.
- *Whitakersaurus bermani* Heckert, Lucas, Rinehart & Hunt, 2008 – Formação Rock

Point, Triássico Superior (Noriano-Rhetiano), Novo México, EUA

- *Diphydontosaurus avonis* Whiteside, 1986 – Tytherington quarry, Triássico Superior (Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.
- *Planocephalosaurus robinsonae* Fraser, 1982 – Cromhall quarry, Triássico Superior (Noriano-Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.
- *Sigala sigmala* Fraser, 1986 – Cromhall quarry, Triássico Superior (Carniano-Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.
- *Pelecymala robustus* Fraser, 1986 – Cromhall quarry, Triássico Superior (Carniano-Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.
- *Clevosaurus hudsoni* Swinton, 1939 - Cromhall quarry, Triássico Superior (Carniano-Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.
- *Clevosaurus minor* Fraser, 1988- Cromhall quarry, Triássico Superior (Carniano-Rhetiano), South Gloucestershire, Inglaterra.

Jurássico

- *Gephyrosaurus bridensis* Evans 1980 – Pant quarry, Jurássico Inferior (?Hettangiano), South Glamorgan, País de Gales.
- *Clevosaurus bairdi* Sues, Shubin & Olsen. 1994 – Formação McCoy Brook, Jurássico Inferior (Hettangiano), Nova Scotia, Canadá.
- *Clevosaurus convallis* Säilä, 2005 – Pant quarry, Jurássico Inferior (?Hettangiano), South Glamorgan, País de Gales.
- *Palaeopleurosaurus posidoniae* Carroll 1985 – Formação Posidonia Shale, Jurássico Inferior (Toarciano), Holzmaden, Alemanha.
- *Rebbanasaurus jaini* Evans, Prasad & Manhas 2001 – Formação Kota, Jurássico Inferior (Toarciano), Índia.

- *Godavarisaurus lateefi* Evans, Prasad & Manhas 2001 - Formação Kota, Jurássico Inferior (Toarciano), Índia.
- *Cynosphenodon huizachalensis* Reynoso 1996 – Formação La Boca, Jurássico Inferior (Toarciano-Pliensbachiano), Tamaupilas, México.
- *Zapatadon ejidoensis* Reynoso & Clark 1998 – Formação La Boca, Jurássico Inferior (Toarciano-Pliensbachiano), Tamaupilas, México.
- *Sphenovipera jimmysjoyi* Reynoso 2005 – Formação La Boca, (Toarciano-Pliensbachiano), Jurássico Inferior, Tamaulipas, México.
- *Opisthias rarus* Gilmore 1909 - Formação Morrison, Jurássico Superior (Kimmeridgiano), EUA.
- *Eilenodon robustus* Rasmussen & Callison 1981 - Formação Morrison, Jurássico Superior (Kimmeridgiano), EUA.
- *Sapheosaurus thiollierei* Meyer 1850 – Formação Cerin, Jurássico Superior (Kimmeridgiano), França.
- *Theretairus antiquus* Simpson 1926 – Formação Morrison, Jurássico Superior (Kimmeridgiano), EUA.
- *Kallimodon pulchellus* Zittel 1887 - Formação Solnhofen, Jurássico Superior (Tithoniano), Bavaria, Alemanha.
- *Pleurosauros goldfussi* Meyer 1831 – Formação Solnhofen, Jurássico Superior (Tithoniano), Bavaria, Alemanha
- *Pleurosauros ginsburgi* Fabre 1974 – Formação Canjuers, Jurássico Superior (Tithoniano), França.
- *Homoeosaurus maximiliani* Meyer 1845 – Formação Solnhofen, Jurássico Superior (Tithoniano), Bavaria, Alemanha.

Cretáceo

- *Tingitana anoualae* Evans & Sigogneau-Russel 1997 – Formação Ksar Metlili, Cretáceo Inferior (Berriasiano), Marrocos.
- *Toxolophosaurus claudi* Olson, 1960 – Formação Kootenai, Cretáceo Inferior (Barremiano-Aptiano), Montana, EUA.
- *Pamizinsaurus tlayuaensis* Reynoso 1997 – Formação Tlayua, Cretáceo Inferior (Albiano), Puebla, México.
- *Ankylosphenodon pachyostosis* Reynoso, 2000 – Formação Tlayua, Cretáceo Inferior (Albiano), Puebla, México.
- *Kaikaifilusaurus calvoi* Simon & Kellner 2005 – Formação Candeleros, Cretáceo Superior (Cenomaniano), Neuquén, Argentina.
- *Priosphenodon avelasi* Apesteguía & Novas, 2003 – Formação Candeleros, Cretáceo Superior (Cenomaniano-Turoniano), Rio Negro, Argentina.
- *Lamarquesaurus cabazai* Apesteguía & Rougier, 2007 – Formação Allen, Cretáceo Superior (Campaniano), Rio Negro, Argentina.
- *Kawasphenodon spectatus* Apesteguía, 2005 – Formação Los Alamitos, Cretáceo Superior (Campaniano), Rio Negro, Argentina.

4. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE RHYNCHOCEPHALIA

O táxon Rhynchocephalia está inserido dentro de Lepidosauria, como grupo-irmão de Squamata (Fig. 1).

Carrol & Currie (1991), baseando-se em diversos autores, estabeleceram caracteres derivados para Rhynchocephalia, com base nos gêneros com padrão mais primitivo dentro do grupo, relativos ao Triássico Superior (Quadro 1).

Sinapomorfias de Lepidosauromorpha

- Pós-frontal contribui na margem da fenestra temporal superior;
- Centros das vértebras cervicais 3 a 5 vezes mais curtos do que centros das vértebras truncais;
- Comprimento reduzido do processo transversal das vértebras truncais;
- Costelas truncais holocefálicas;
- Grande esterno ossificado com o qual se articulam os coracóides;

Sinapomorfias de lagartos avançados e Sphenodontia *sensu* Willinston, 1925

- Centro caudal especializado para autotomia;
- Fenestra tiróide na pélvis;
- Fusão de astrágalo e calcâneo;
- Perda dos tarsais distais 1 e 5;
- Quinto metatarsal curto e em forma de gancho;

Autapomorfias de Sphenodontia *sensu* Willinston, 1925

- Padrão acrodonte de pelo menos alguns dos dentes marginais;
- Alargamento da fileira lateral de dentes palatinos;
- Oclusão precisa dos dentes marginais;
- Pequenos dentes juvenis na porção anterior da maxila e do dentário;
- Substituição de dentes acrodontes ocorrendo por adição na parte posterior da maxila e do dentário;
- Ausência de lacrimal;
- Dentário caracterizado por sua grande extensão posterior, processo coronóide e forame mandibular;
- Pré-frontal formando articulação sólida com a superfície dorsal do palatino;
- Forame quadrado-jugal muito amplo;
- Processo posterior do ísquio proeminente;

Quadro 1 - Caracteres derivados de Rhynchocephalia baseados nos padrões mais primitivos dos gêneros do Triássico Superior (adaptado de CAROLL & CURRIE, 1991).

Como mencionado anteriormente, os autores se dividem entre o uso dos termos Rhynchocephalia e Sphenodontia para designar a ordem dos esfenodontes. Favorece-se aqui o uso de Rhynchocephalia por ser o mais antigo e mais abrangente, além de mais comumente usado em trabalhos recentes sobre o tema (e.g. JONES 2006a; REYNOSO, 2005). Outros termos, como Sphenodontia, são utilizados para designar grupos menos inclusivos, seguindo a seguinte organização:

RHYNCHOCEPHALIA Günther, 1867 (*sensu* GAUTHIER *et al.*, 1988)

SPHENODONTIA Williston, 1925 (*sensu* BENTON, 1985)

SPHENODONTIDAE Cope, 1871 (*sensu* REYNOSO, 1996)

A partir de Sphenodontidae os táxons são divididos em famílias, algumas das quais já bem descritas e relativamente bem definidas.

- SPHENODONTINAE Cope, 1869

Grupo que inclui o gênero atual, *Sphenodon*, além de alguns gêneros fósseis (e.g. *Cynosphenodon*, *Sphenovipera*);

- PLEUROSAURIDAE Lydekker, 1888

Formas aquáticas com corpos alongados (e.g. *Pleurosaurus*, *Palaeopleurosaurus*);

- SAPHEOSAURIDAE Nopcsa, 1923

Formas aquáticas com corpos curtos (e.g. *Sapheosaurus*);

- EILENODONTINAE Rasmussen & Callison, 1981

Grandes herbívoros terrestres (e.g. *Eilenodon*, *Priosphenodon*).

- CLEVOSAURIDAE Bonaparte & Sues, 2006

Grupo que inclui o gênero *Clevosaurus* (estudado neste trabalho), além de *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon*.

Ainda assim o posicionamento de diversos gêneros conhecidos ainda é bastante incerto e sujeito a modificações, já que grande parte dos exemplares fósseis é incompleta, havendo até mesmo táxons descritos com base apenas em mandíbulas (e.g. *Sphenovipera jimmysjoyi*). Dentro deste contexto, o item seguir concentra-se no histórico do posicionamento do gênero *Clevosaurus*, até a formalização da família Clevosauridae.

4.1. O Gênero *Clevosaurus*

O gênero *Clevosaurus* foi erigido por Swinton, em 1939. Atualmente sabe-se que este era um gênero cosmopolita (JONES, 2006a), tendo sido registrados espécimes em quase todos os continentes, à exceção da Oceania. Relativas ao Triássico Superior, são conhecidas as espécies do Brasil (*C. brasiliensis*), Estados Unidos (*C. latidens*), Inglaterra (*C. latidens*, *C. hudsoni*, *C. minor*) e Bélgica (*Clevosaurus sp.*). Para o Jurássico Inferior, são descritas espécies do País de Gales (*C. convalis*), Inglaterra (*Clevosaurus sp.*), Canadá (*C. bairdi*), Zimbábue (*Clevosaurus sp.*), África do Sul (*Clevosaurus sp.*) e China (*C. petilus*, *C. wangi* e *C. mcgilli*).

De acordo com Fraser (1988), o gênero *Clevosaurus* exibe as seguintes sinapomorfias típicas de Lepidosauromorpha: pós-frontal entrando na borda da fossa temporal superior; articulações intervertebrais acessórias no arco neural; centro cervical mais curto do que os centros dorsais medianos e costelas dorsais holocefálicas. Além disso, *Clevosaurus* apresenta várias características ausentes em Arcosauromorpha: vértebras notocordais; ausência de processos transversos alongados nas vértebras dorsais; ocorrência de forame entepicondilar no úmero; ausência de articulações complexas entre astrágalo e calcâneo; presença do quinto metatarso em forma de gancho.

Alguns autores já trataram os esfenodontes do Triássico como um grupo separado das formas mais recentes (e.g. HOFFSTETTER, 1955; COCUBE-MICHEL, 1963 *apud* FRASER, 1988). No entanto, todas as apomorfias definidas por Carrol & Currie (1991) (Quadro 1) para esfenodontes, em relação a Lepidosauromorpha basais e Squamata, são observadas em *Clevosaurus*, o que suporta sua posição taxonômica dentro de Sphenodontia. Ao contrário de muitos esfenodontes do Triássico Superior (e.g. *Diphydontosaurus*,

Palaeopleurosaurus), a barra temporal inferior encontra-se completa em *Clevosaurus*. Além disso, apresenta duas fileiras de dentes pterigóides e é o único gênero Triássico que possui supratemporal, características consideradas primitivas dentro de Rhynchocephalia. Outros caracteres primitivos de esfenodontes, observados em *Clevosaurus* são: fusão entre astrágalo e calcâneo, forames proeminentes no úmero e fêmur com forma sigmóide (FRASER, 1988).

Entre os caracteres comumente tidos como diagnósticos para o gênero *Clevosaurus* (FRASER, 1988; WU, 1994; SÄILÄ, 2005; JONES, 2006a, 2006b; BONAPARTE & SUES, 2006) pode-se considerar o seguinte conjunto (caracteres numerados de 1 a 7, indicados na Figura 4):

- (1) A fenestra suborbital é limitada apenas pelo palatino e ectopterigóide;
- (2) Presença do supratemporal, embora tenham sido encontrados também em *Priosphenoson* (APESTEGUÍA & NOVAS, 2005) e *Zapatadon* (REYNOSO & CLARK, 1998);
- (3) Duas fileiras de dentes no pterigóide;
- (4) Região ânterorbital relativamente curta, com narinas quase verticais;
- (5) Um processo posterior na pré-maxila formando a margem posterior da narina externa (que geralmente seria formada pelo maxilar), apesar de já ter sido observada forma similar nos gêneros *Priosphenodon* (APESTEGUÍA & NOVAS, 2003) e *Godavarisaurus* (EVANS, 2001);
- (6) Ausência do processo pré-maxilar da maxila;
- (7) Dentes alongados, com forma de cones comprimidos lateralmente, possuindo flanges anteriores e posteriores.

Entre os principais representantes do gênero, *Clevosaurus hudsoni* (Fig. 4), proveniente da Inglaterra é descrito com detalhes por Fraser (1988), e interpretado como um réptil de aproximadamente 25 cm de comprimento, essencialmente insetívoro, mas que provavelmente apresentava também hábitos herbívoros. Pode ser diagnosticado, segundo Wu (1994), pelos frontais com complexa interdigitação, supratemporal cobrindo toda a margem póstero-medial do esquamosal, esquamosal entrando em contato com o jugal na porção póstero-ventral da fenestra inferior, e o teto craniano formando uma cristal sagital.

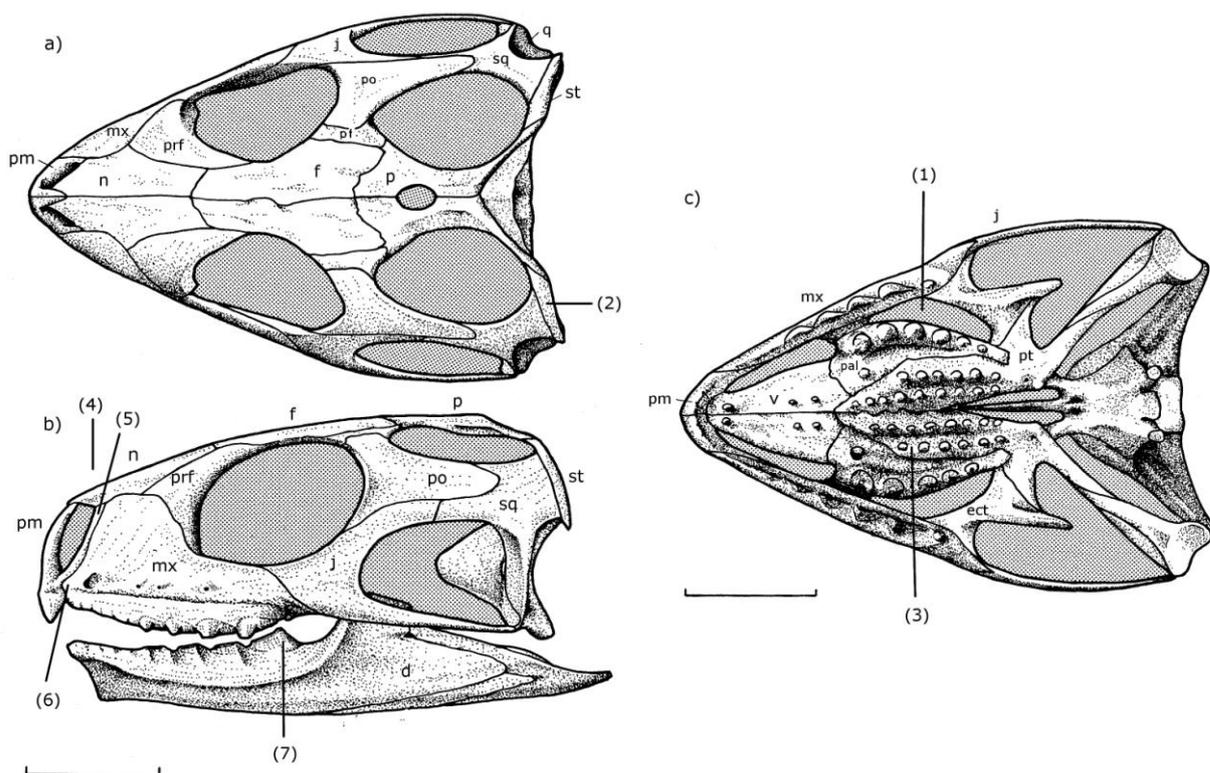


Figura 4 - Crânio de *Clevosaurus hudsoni*. (a) vista dorsal, (b) vista lateral e (c) vista palatal. Abreviações: d - dentário; ect - ectopterigóide; f - frontal; j - jugal; mx - maxila; n - nasal; p - parietal; pal - palatino; pf - pós-frontal; pm - pré-maxila; po - pós-orbital; prf - pré-frontal; pt - pterigóide; sq - esquamosal; st - supratemporal. Escala = 1,0 cm. Os números indicam as características listadas na página 25. Adaptado de Fraser (1988)

Na Formação Lufeng, na China, três espécies de *Clevosaurus* foram descritas por Wu (1994), embora sua validade seja contestada por alguns autores (e.g. SUES, 1994; JONES, 2006a). Seguindo-se a proposta de Sues (1994), consideramos neste trabalho *C. wangi* como sinônimo de *C. petilus*. Segundo a descrição de Wu (1994), *C. petilus* (Fig. 5) tem, como características diagnósticas, uma fenestra supratemporal oval orientada diagonalmente, perietais estreitos anteriormente, margem dorsal da maxila se eleva em direção ao seu contato com o jugal, jugal com um processo anterior curto, processo basipterigóide muito estreito, prearticular se estende anteriormente além da margem ventral do coronóide.

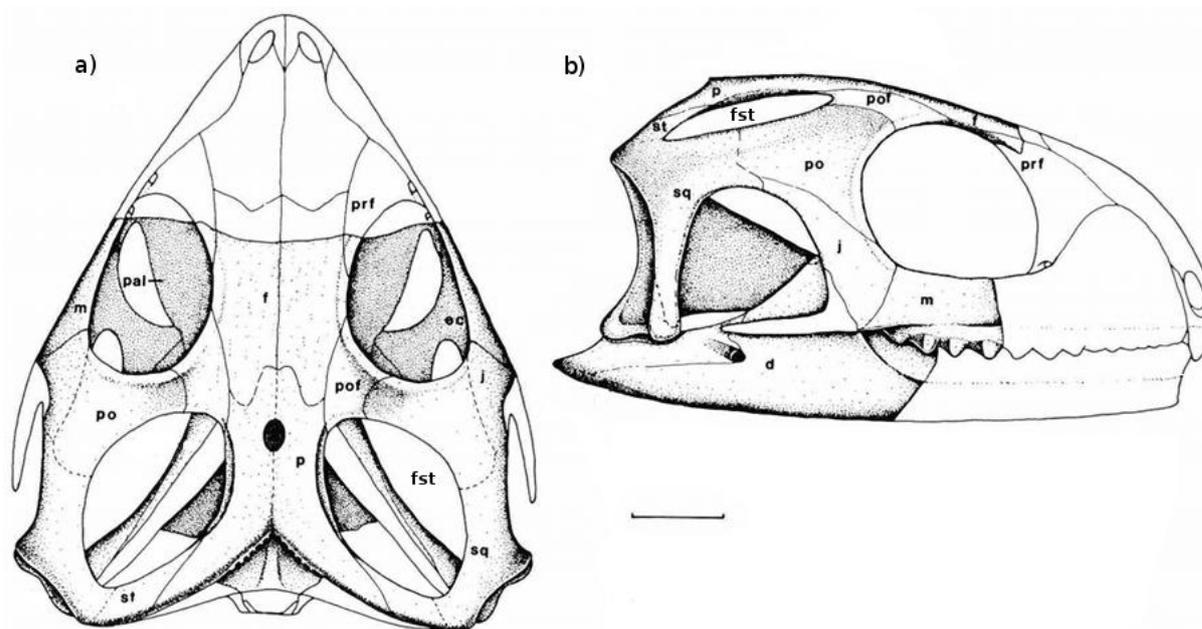


Figura 5 - Crânio de *Clevosaurus petilus*. (a) vista dorsal e (b) vista lateral. Abreviações: d, dentário; ec, ectopterigóide; f, frontal; fst, fenestra supratemporal; j, jugal; m, maxila; p, parietal; pal, palatino; po, pós-orbital; pof, pós-frontal; prf, pré-frontal; sq, esquamosal; st, supratemporal. Escala = 5 mm. Adaptado de Wu (1994)

O terceiro táxon chinês, *Clevosaurus mcgilli* (Fig. 6) foi definido como possuindo uma grande fileira de dentes palatinos subparalela aos dentes da maxila, palatino alargando-se posteriormente, resultando em uma fenestra suborbital em forma de “L”, jugal com um longo processo anterior que encontra o processo ventral do pré-frontal, processo dorsal do jugal expandido em sua extremidade, pós-orbital fortemente curvado ventralmente, supratemporal assimétrico em forma de “V”, e focinho muito curto, com menos de um quarto do comprimento do crânio.

Clevosaurus bairdi, descrito por Sues (1994), foi encontrado no Canadá, e foi diagnosticado como intimamente relacionado a *C. mcgilli*, diferindo deste pela presença de um único dente pré-maxilar, apenas três dentes adicionais na maxila, ausência da forma de “ampulheta” nos parietais e ausência da fenestra suborbital em forma de “L”. (Fig. 7)

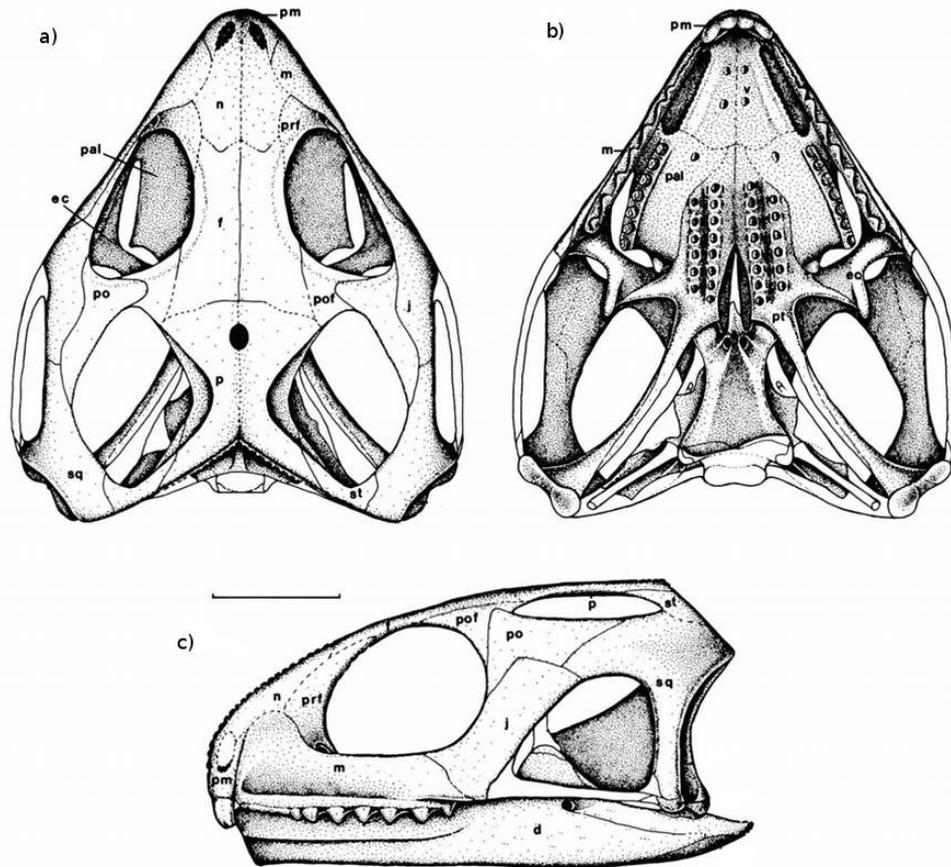


Figura 6 - Crânio de *Clevosaurus mcgilli*. (a) vista dorsal, (b) vista ventral e (c) vista lateral. Abreviações: d, dentário; ec, ectopterigóide; f, frontal; j, jugal; m, maxila; n, nasal; p, parietal; pal, palatino; pm, pré-maxila; po, pós-orbital; pof, pós-frontal; prf, pré-frontal; pt, pterigóide; sq, esquamosal; st, supratemporal. Escala = 5 mm. Adaptado de Wu (1994).

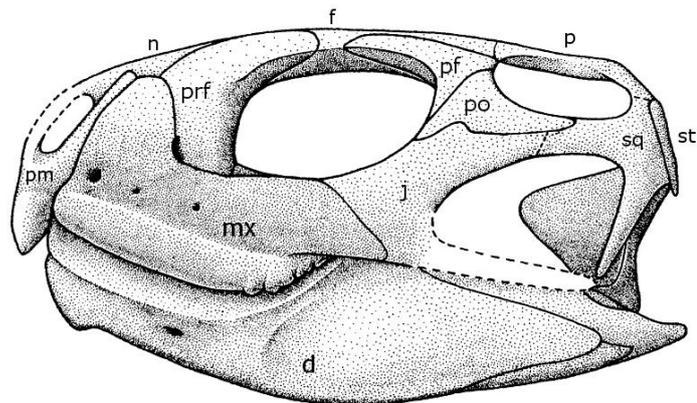


Figura 7 - Crânio de *Clevosaurus bairdi* em vista lateral, medindo aproximadamente 1,9cm. Abreviações: d, dentário; f, frontal; j, jugal; mx, maxila; n, nasal; p, parietal; pm, pré-maxila; po, pós-orbital; pf, pós-frontal; prf, pré-frontal; sq, esquamosal; st, supratemporal. Adaptado de Sues-Reisz (1995).

A espécie *Clevosaurus convallis*, diagnosticada por Säilä (2005) com base em alguns elementos do crânio e mandíbula (Fig. 8), se distingue de outros representantes do gênero por três caracteres: ausência da flange posterior horizontal do longo processo lateral da pré-maxila, presente em *C. hudsoni*; processo nasal da pré-maxila muito curto; seis dentes grandes adicionais no dentário e na maxila, seguidos por um ou dois dentes menores no dentário e por até quatro na maxila.

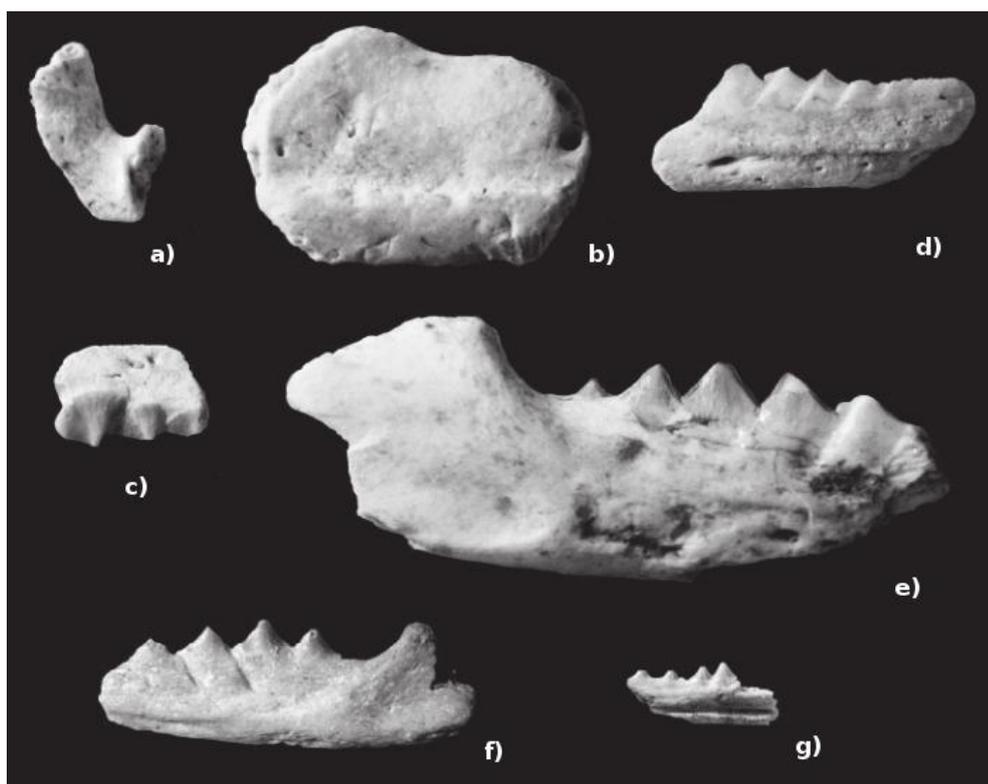


Figura 8 – Elementos utilizados na descrição de *Clevosaurus convallis*. (a), Parte da pré-maxila esquerda, em vista medial. (b), região medial da maxila esquerda, em vista lateral. (c), parte da maxila direita, em vista lateral. (d), extremidade anterior do dentário direito, em vista lateral. (e), extremidade posterior do dentário direito, em vista lateral. (f), extremidade posterior do dentário esquerdo, em vista lateral. (g) parte do dentário direito, em vista medial. Modificado de Säilä (2005).

Segundo Bonaparte & Sues (2006) *C. brasiliensis*, apresenta estrito vínculo com outras espécies de *Clevosaurus* do Triássico Superior da China (e.g. *Clevosaurus wangi* e *Clevosaurus mcgilli*) e do Jurássico Inferior do Canadá (e.g. *Clevosaurus bairdi*). Alguns caracteres que diferenciam *Clevosaurus brasiliensis* (Figs. 9 e 10) de outras espécies do gênero *Clevosaurus* são: região ânterorbital muito curta, correspondendo a 20% do comprimento total do crânio; pterigóide com duas fileiras longitudinais de dentes e três ou

quatro dentes situados póstero-lateralmente às fileiras laterais; maxila do adulto com dois dentes com flanges, seguidos por um ou dois dentes subcônicos menores.

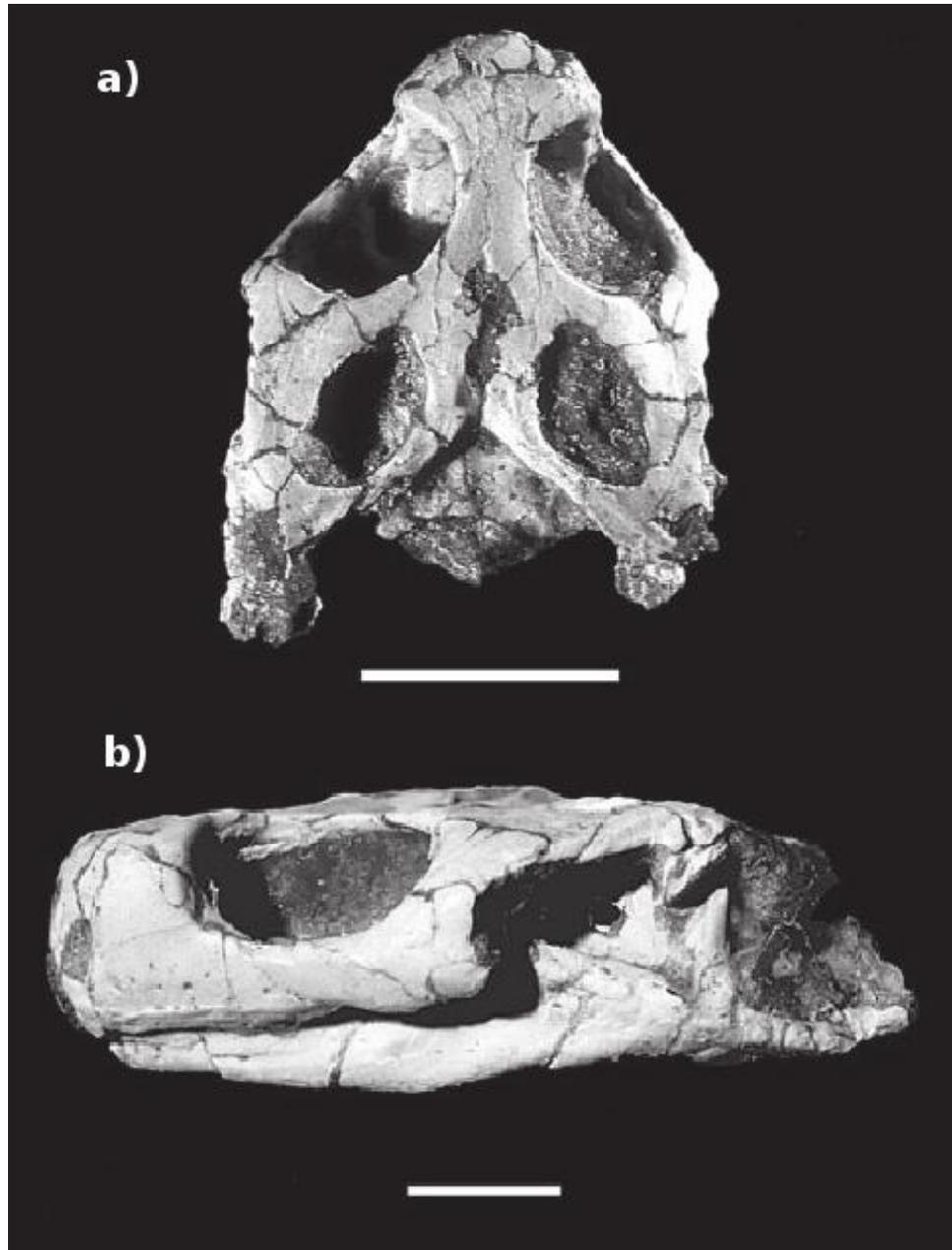


Figura 9 – Crânio de *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0974-T). (a) vista dorsal. (b), vista lateral. Escala = 5mm Retirado de Bonaparte & Sues (2006).

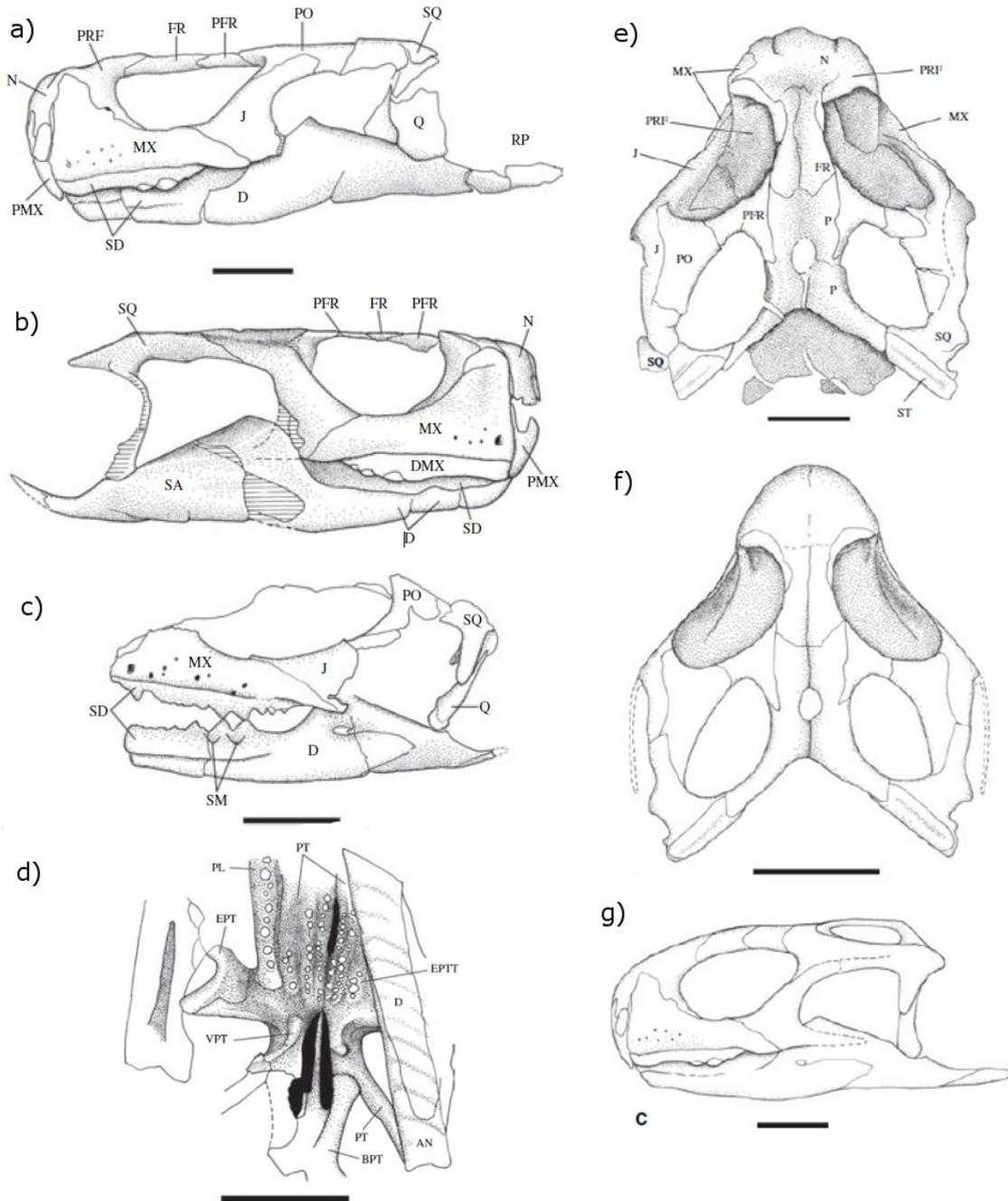


Figura 10 - Crânio de *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV0748T). Vistas lateral: a, b, c, g; Vista palatal: d; Vista dorsal: e, f. Abreviações: D, dentário; DMX, dentina do maxilar; FR, frontal; J, jugal; MX, maxila; N, nasal; PFR, pós-frontal; PMX, pré-maxila; PO, pós-orbital; PRF, pré-frontal; Q, quadrado; RP, processo retroarticular; SA, supra-angular; SD, dentina secundária; SM, marcas de entalhe; SQ, esquamosal. Escala = 5mm. Retirado de Bonaparte & Sues, 2006.

4.2. Relações filogenéticas de *Clevosaurus*

Fraser (1988), baseado principalmente no estreitamento dos parietais e nos dentes adicionais alongados posteriormente incluiu *Clevosaurus* em um grupo com descendência mal resolvida juntamente com *Palaeopleurosaurus*, *Sapheosaurus* e *Kallimodon* (Fig. 11).

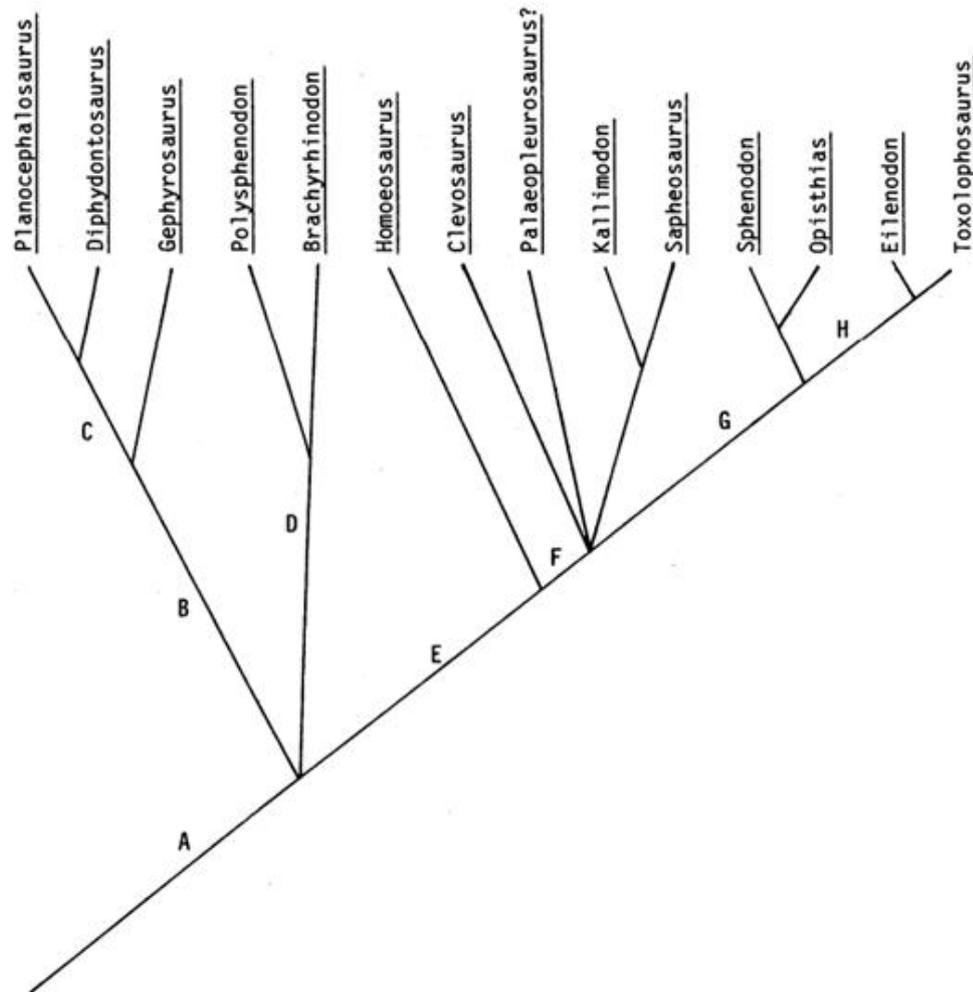


Figura 11 - Cladograma proposto por Fraser (1988), agrupando *Clevosaurus* juntamente com *Palaeopleurosaurus*, *Kallimodon* e *Sapheosaurus* (nó F).

Wu (1994), através de análises filogenéticas utilizando os onze gêneros de esfenodontes mais bem conhecidos, estabeleceu o grupo monofilético informal ‘clevosaurs’, reunindo os gêneros *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon* (Fig. 12). Segundo essa análise, que envolveu apenas caracteres cranianos, as sinapomorfias deste grupo são: processo dorsal do jugal estreito e alongado e região ânterorbital menor que um terço do comprimento

do crânio. Na configuração proposta, *Clevosaurus* e *Brachyrhinodon* são mais relacionados entre si do que com *Polysphenodon*, por apresentarem em comum a fenestra temporal inferior maior que um quarto do comprimento do crânio.

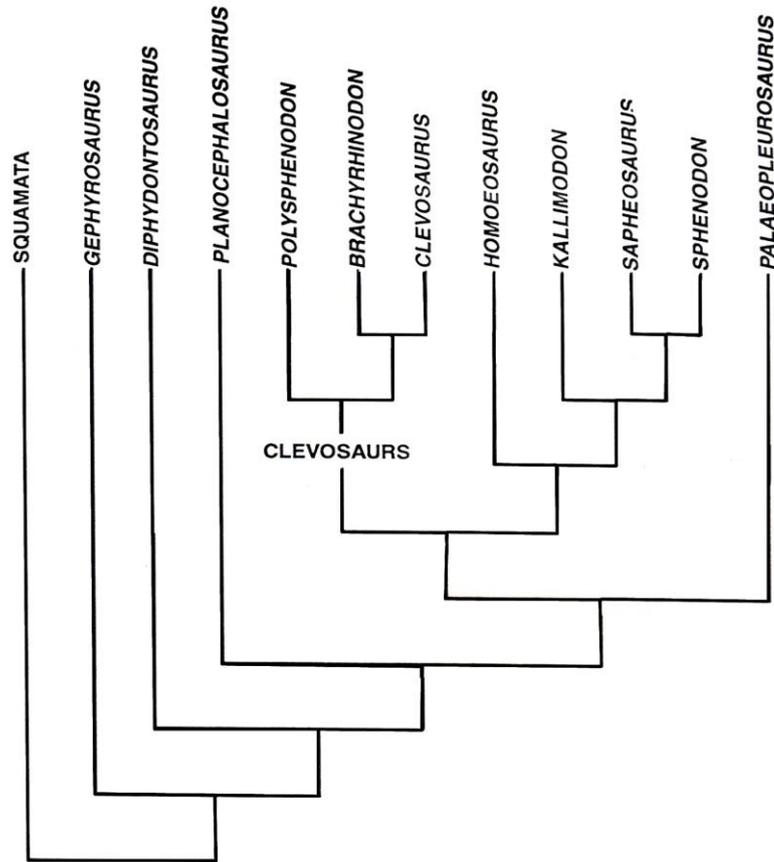


Figura 12 - Cladograma proposto por Wu (1994), mostrando a posição do grupo informal 'clevosaurs'.

Reynoso (1996, 1997, REYNOSO & CLARK, 1998) analisou as relações entre os esfenodontes com base em caracteres cranianos e pós-cranianos, e reutiliza o grupo informal 'clevosaurs' (Fig. 13). Segundo Reynoso (1996) a relação de táxons-irmãos entre *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon* é suportada por dois caracteres: região ânterorbital menor que um quarto do comprimento do crânio e dentes maxilares com um pequeno flange medial. Por outro lado a relação entre *Clevosaurus* e *Brachyrhinodon* é suportada por apenas um caráter - fenestra temporal inferior maior que um quarto do comprimento do crânio -, o mesmo citado por Wu (1994).

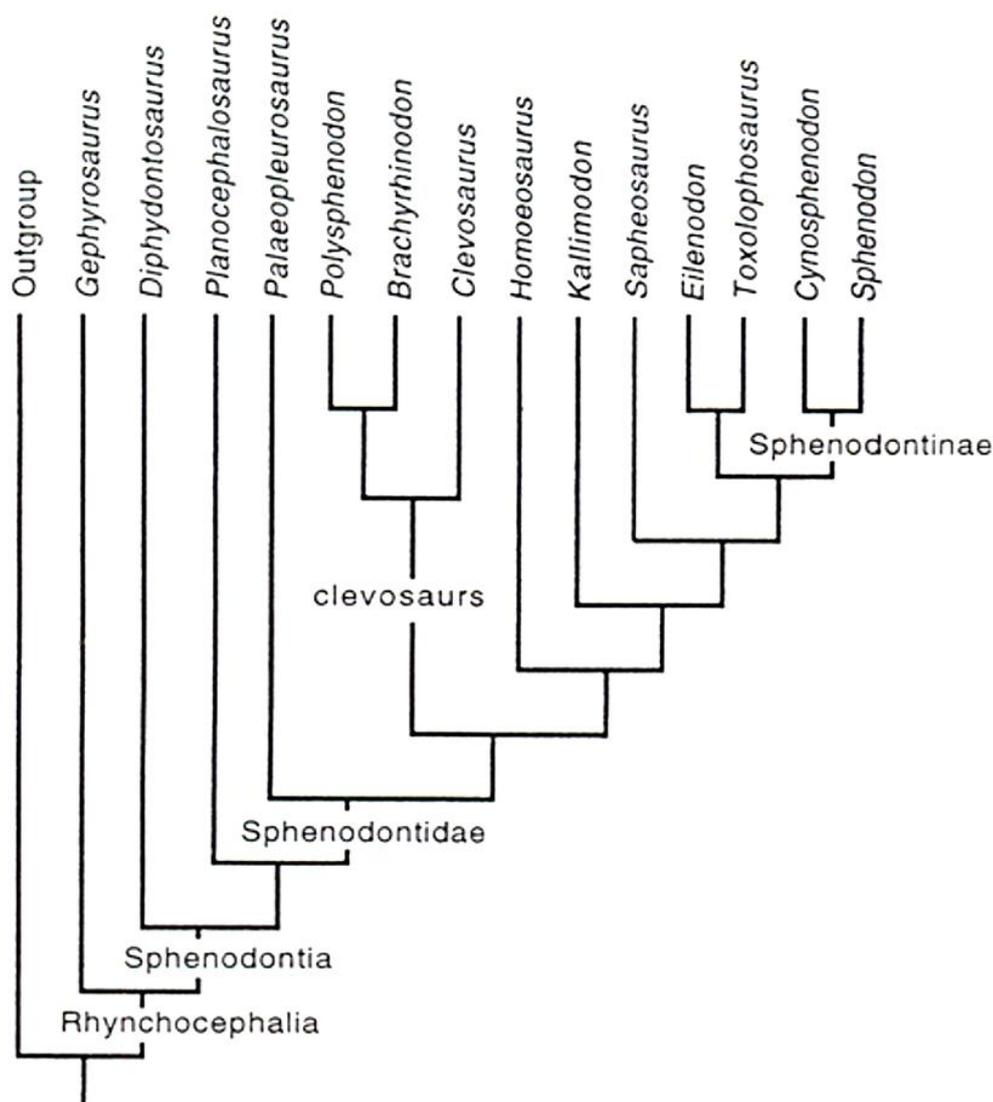


Figura 13- Cladograma de Reynoso (1996), propondo um novo arranjo para o grupo ‘clevosaurus’.

Reynoso (2000) verificou ainda que o posicionamento de *Clevosaurus* é ambíguo, pois, em sua análise, caracteres relacionados às proporções dos membros indicam dois estados diferentes: enquanto as características do úmero vinculam este táxon a *Sapeosaurus*, a anatomia do fêmur o relaciona a *Homoeosaurus* (REYNOSO, 2000; caráter 42).

Baseando-se nessas hipóteses filogenéticas que reúnem *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus*, Bonaparte & Sues (2006) estabeleceram um grupo taxonômico formal, a família Clevosauridae, compreendendo os três gêneros citados. Segundo

os autores, a Família Clevosauridae, monofilética, agrupa o último ancestral comum de *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus* e todos seus descendentes (Quadro 2).

Segundo Bonaparte & Sues (2006), caracteres diagnósticos para a Família são: comprimento da região ânterorbital correspondente a um quarto ou menos do comprimento total do crânio; comprimento da fenestra temporal inferior correspondente a mais de um quarto do comprimento do crânio; processo anterior da maxila pequeno ou ausente (maxila excluída da margem posterior da narina externa em *Clevosaurus*; condição incerta em *Brachyrhinodon*, segundo Fraser & Benton 1989).

<p>Família Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006</p>
<p>Gênero <i>Clevosaurus</i> Swinton, 1939</p> <p><i>C. hudsoni</i> Swinton*, 1939</p> <p><i>C. minor</i> Fraser & Walkden, 1983</p> <p><i>C. petilus</i> Young, 1982</p> <p><i>C. latidens</i> Fraser, 1993</p> <p><i>C. mcgilli</i> Wu, 1994</p> <p><i>C. bairdi</i> Sues, Shubin & Olsen, 1994</p> <p><i>C. convalis</i> Säilä, 2005</p> <p><i>C. brasiliensis</i> Bonaparte & Sues, 2006</p>
<p>Gênero <i>Brachyrhinodon</i> Huene, 1910</p> <p><i>B. taylori</i> Fraser & Benton, 1989</p>
<p>Gênero <i>Polysphenodon</i> Jaekel, 1911</p> <p><i>P. mulleri</i> Fraser & Benton, 1989</p>

Quadro 2 - Família Clevosauridae, como proposta por Bonaparte & Sues (2006).

5. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram selecionados, dentre os espécimes de esfenodontes que integram a coleção do Laboratório de Paleovertebrados do IGEO/UFRGS, os materiais cranianos e mandibulares mais bem preservados (Quadro 3), todos provenientes do afloramento Linha São Luiz, localizado no município de Faxinal do Soturno (ver capítulo 6).

Os sete espécimes selecionados foram submetidos a preparação mecânica, com o auxílio, basicamente, de agulhas histológicas, lupa binocular e cola. As fotografias foram feitas no Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, com uma câmera Sony DSC-W1. As medidas foram realizadas utilizando-se paquímetro.

A nomenclatura anatômica utilizada baseou-se em Romer (1956). O reconhecimento dos caracteres de importância filogenética presentes nos espécimes foi feito, principalmente, seguindo-se Fraser (1988) e Fraser & Walkden (1984).

Na análise cladística os espécimes aqui estudados (UFRGS PV0748T, UFRGS PV0613T, UFRGS PV0735T, UFRGS PV0740T, UFRGS PV0746T, UFRGS PV0753T, UFRGS PV0972T, UFRGS PV0974T, UFRGS PV1152T), juntamente com os espécimes estudados por Arantes *et al.* (2009) e por Ferigolo (2000; 2009), foram codificados com um único táxon, *Clevosaurus brasiliensis* (ver capítulo 8). Para a matriz de dados foram utilizados 67 caracteres (capítulo 9, item 9.2) retirados de Apesteguía & Novas (2003) que, por sua vez, congrega grande parte dos caracteres utilizados por Reynoso (1996, 1997, 2005), Reynoso & Clark (1998) e Wu (1994). Alguns dos caracteres foram reformulados em relação ao modo em que foram apresentados anteriormente (ARANTES *et al.*, 2009) de modo a tornar suas descrições mais objetivas (ver capítulo 9). A matriz de dados foi composta por 26 táxons: Squamata (designado como grupo externo), *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus*, *Brachyrhinodon*, *Homoeosaurus*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Palaeopleurosaurus*, *Polysphenodon*, *Clevosaurus hudsoni*, *Clevosaurus bairdi*, *Clevosaurus petilus*, *Clevosaurus mcgilli*, *Clevosaurus brasiliensis*, *Pamizinsaurus*, *Ankylosphenodon*, *Senovipera*, *Theretairus*, *Zapatadon*, *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Opisthias*, *Toxolophosaurus*, *Eilenodon* e *Priosphenodon*, formando o grupo interno.

UFRGS-PV-0735-T	Mandíbula Maxila Jugal Esquamosal Quadrado Supratemporal	
UFRGS-PV-0740-T	Nasal Pré-frontal Frontal Maxila Jugal	
UFRGS-PV-0746-T	Pré-maxila Maxila Jugal Vômer	Palatino Pterigóide Ectopterigóide
UFRGS-PV-0753-T	Maxila Nasal Jugal Mandíbula	
UFRGS-PV-0972-T	Nasal Pré-frontal Frontal Pós-frontal Pós-orbital Parietal Maxila	Jugal Esquamosal Quadrado Ectopterigóide Supraoccipital Mandíbula
UFRGS PV-0974-T	Nasal Maxila Jugal Pré-frontal Frontal Pós-frontal	Pós-orbital Parietal Esquamosal Quadrado Mandíbula
UFRGS-PV-1152-T	Pré-maxila Nasal Maxila Pós-frontal Jugal Esquamosal	Parietal Pterigóide Ectopterigóide Palatino Neurocrânio Mandíbula

Quadro 3 – Lista de espécimes utilizados nas descrições, indicando os elementos analisados em cada um.

As abreviações institucionais dos espécimes estudados referem-se a:

MCN-PV – MCN: Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS); PV: Paleovertebrados.

UFRGS-PV-T – UFRGS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; PV: Paleovertebrados; T: Triássico.

A análise cladística foi feita utilizando-se o programa NONA versão 2.0 (GOLOBOFF, 1993), com busca heurística com 90 replicações e algoritmos TBR mult*max* (*multiple tree bisection-reconnection*). Os caracteres não foram pesados e os caracteres multi-estado foram tratados como não ordenados. Autapomorfias para os táxons terminais foram excluídas da análise. As mudanças de estados de caráter foram traçadas utilizando a opção DELTRAN (*delayed transformation option*). A árvore obtida foi lida através da interface WINCLADA (NIXON, 1999-2002) (Apêndice 1).

6. ÁREA DE ESTUDO: GEOLOGIA E BIOESTRATIGRAFIA

O material estudado procede do afloramento Linha São Luiz (29° 33' 29" S; 53° 26' 55" W), localizado a 2km da cidade de Faxinal do Soturno, na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 14), atribuído à base da “Formação Caturrita” (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980). No município de Candelária também ocorrem afloramentos relacionados a esta unidade estratigráfica. Materiais atribuídos a Rhyncocephalia (tombados na coleção do MCN-FZBRS) foram encontrados no afloramento Sesmaria do Pinhal 1.

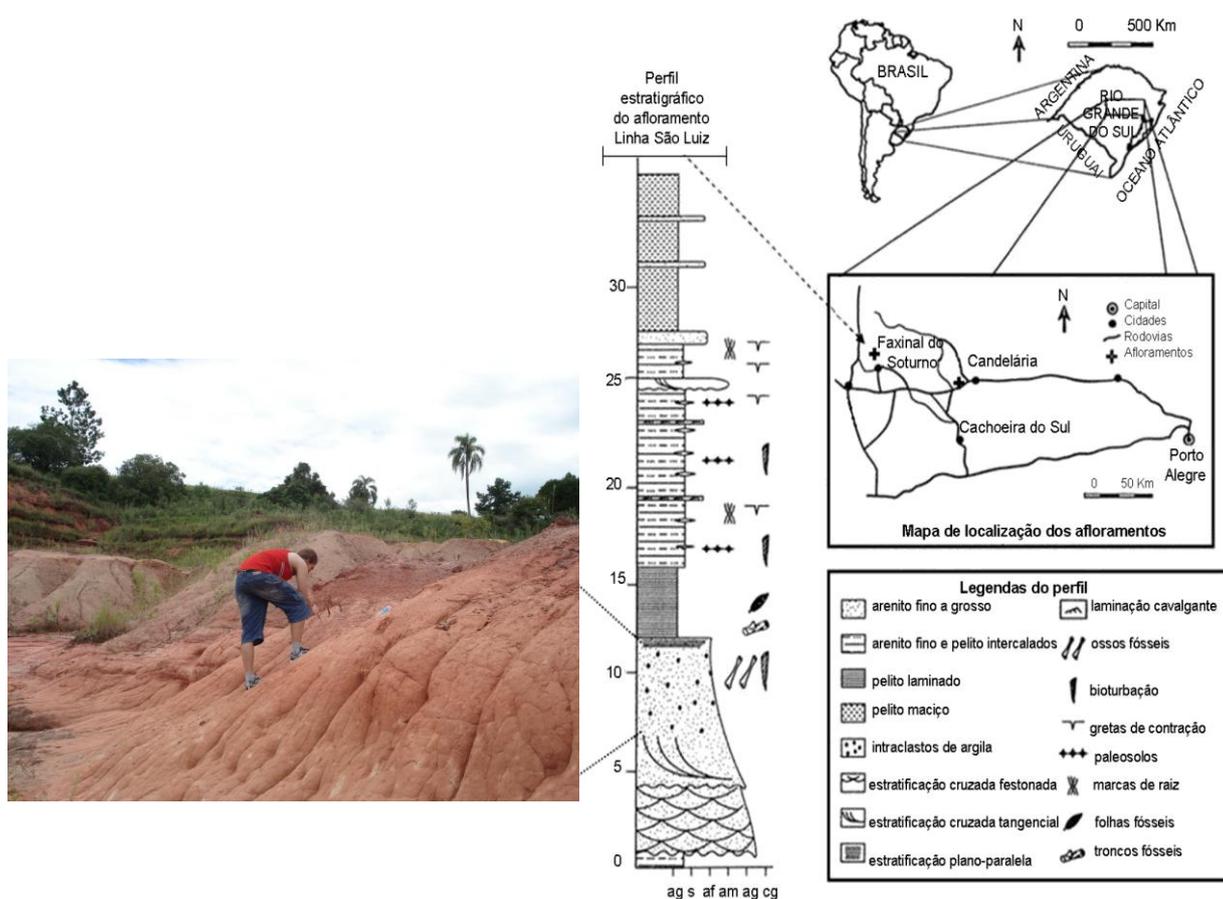


Figura 14 – Mapa de localização e perfil estratigráfico do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno. A fotografia mostra o nível de arenitos maciços onde são encontrados os tetrápodes fósseis. Modificado de Bonaparte *et al.* (2003).

Esta unidade é relacionada a um trato de sistema de nível alto (LANGER *et al.*, 2007), e se inclui nos níveis mais altos da Sequência Santa Maria 2 de Zeffass *et al.* (2003) (Fig. 15). No topo da Sequencia Santa Maria 2 ocorre um aumento na proporção de depósitos arenosos em relação dos depósitos finos em comparação ao Membro Alemoa da Formação Santa Maria. O ambiente é interpretado como uma progressiva substituição do sistema fluvial anastomosado efêmero por um sistema fluvial entrelaçado mais perene, indicando um aumento nas condições de umidade no final do Triássico (SCHERER & HOLZ, 1995; LANGER *et al.*, 2007).

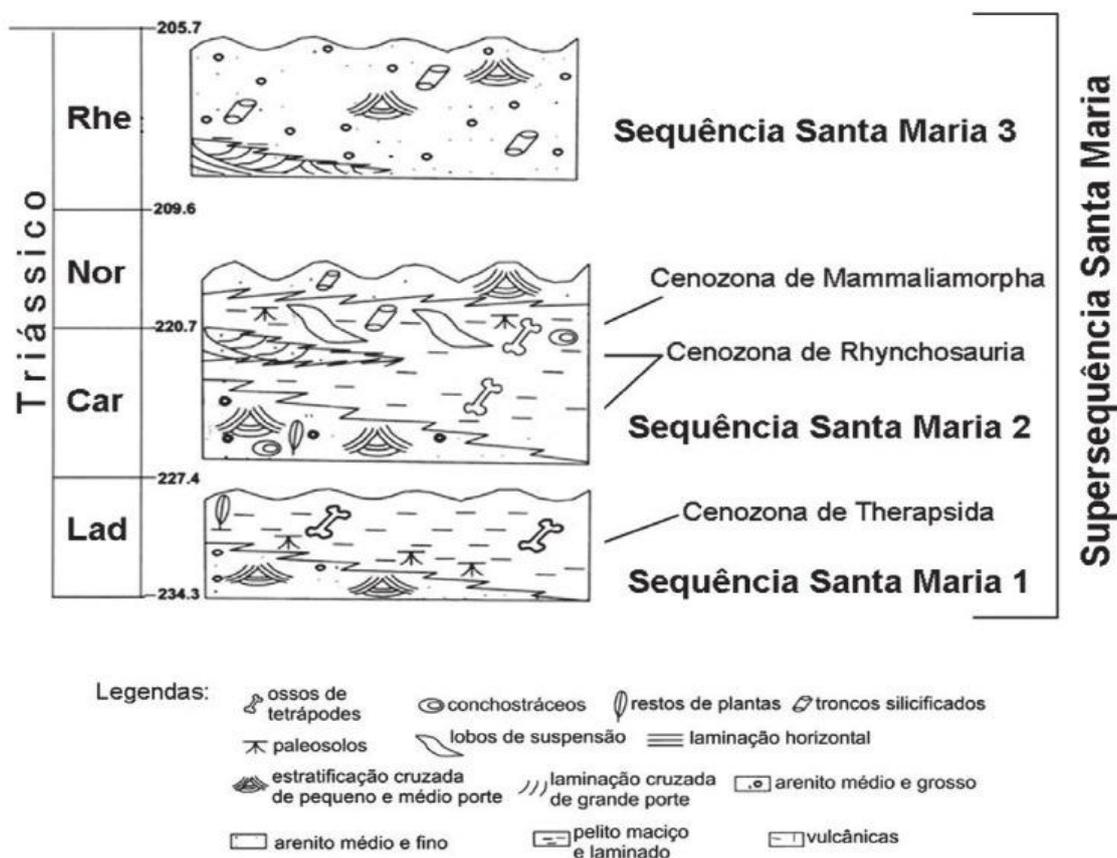


Figura 15 – Cronoestratigrafia das unidades triássicas sul-rio-grandenses (modificado de Zeffass *et al.*, 2003). Os fósseis de Rhynchocephalia ocorrem na Cenozona de Mammaliamorpha.

Nos afloramentos correspondentes ao topo da Sequencia Santa Maria 2 foi identificado o predomínio das seguintes associações de fácies (RUBERT & SCHULTZ, 2004): Arenitos em Lençol Amalgamados, Arenitos Tabulares Sobrepostos, Intercalações de

Pelitos, Siltitos e Arenitos Laminados e Lentes de Arenito Sobrepostas. Estas feições indicam que durante a deposição desse pacote predominou um sistema fluvial entrelaçado de baixo confinamento e de baixa sinuosidade, com canais instáveis, associados a depósitos de material arenoso por meio de raras descargas desconfinadas e instantâneas, numa planície aluvial arenosa. A presença de corpos de arenitos amalgamados com vários metros de espessura, com geometria tabular e lenticular é um indício de sedimentação gerada por inundações instantâneas, típicas de rios efêmeros. Nas porções distais das planícies aluviais, ocorria, de maneira restrita, a deposição de areias finas por suspensão, com posterior exposição subaérea e precipitação de concreções carbonáticas em sub-superfície. Nestes depósitos, com presença de intraclastos de argila dentro dos lobos de arenito fino, é que se encontram os fósseis de tetrápodes (RUBERT & SCHULTZ, 2004) (Fig. 14).

Em um contexto bioestratigráfico, Scherer *et al.* (1995) constatou que a fauna do afloramento Botucaraí, de Candelária (e.g. *Jachaleria candelariensis* e dentes de arcossauros), era distinta daquela da Cenozona de Rhynchosauria da Formação Santa Maria, propondo uma unidade bioestratigráfica informal para a Formação Caturrita denominada “Intervalo de *Jachaleria*”. Com novos achados fósseis em outros afloramentos de Candelária (e.g. Sesmaria do Pinhal) e de Faxinal do Soturno (e.g. Linha São Luiz), Rubert e Schultz (2004) propuseram um novo horizonte bioestratigráfico para o topo da Sequência 2, chamado Zona-de-Associação de Ictidosauria (em referência ao cinodonte “ictidossauro” *Riograndia guaibensis*), que pode ser correlacionado com o estágio faunal Coloradense Inferior da Argentina, correspondente ao Neo-Carniano/Eo-Noriano da Europa. Esta unidade bioestratigráfica formal substituiu o antigo “Intervalo de *Jachaleria*”. Posteriormente, Schultz e Soares (2006), propuseram a substituição do nome Cenozona de Ictidosauria (RUBERT & SCHULTZ, 2004) por Cenozona de Mammaliamorpha por entender que este último nome refletia melhor a riqueza de táxons de cinodontes não-mamalianos derivados (e.g. *Riograndia*, *Irajatherium*, *Brasilodon*, *Brasilitherium*) encontrados nos afloramentos associados à Formação Caturrita (Fig. 15). Mais recentemente, Abdala & Ribeiro (2010), definiram esta biozona como Zona-de-Associação de *Riograndia*, e atribuíram à Formação Caturrita uma idade entre o Neo-Noriano e o Rhetiano, baseando-se em relações entre alguns táxons locais e táxons de grupos irmãos em outras localidades da Argentina, África, América do Norte e Europa correspondentes a este intervalo de tempo.

7. DESCRIÇÃO ANATÔMICA

Segue-se uma descrição anatômica detalhada de cada espécime analisado. As medidas possíveis de serem feitas em cada caso estão relacionadas na Tabela 1.

Tabela 1 – Medidas realizadas em cada espécime descrito, exceto por UFRGS-PV-0735-T, por apresentar todas suas extremidades fraturadas. (todas as medidas em milímetros)

	Comprimento total	Comprimento medial ventral	Comprimento medial dorsal	Comprimento Anterorbital	Comprimento da órbita	Largura interorbital	Largura Intertemporal	Fenestra supratemporal	Fenestra temporal inferior	Comprimento da mandíbula	Altura do processo coronóide
UFRGS PV0740T	-	-	-	6,5	9,6	4	-	-	-	-	-
UFRGS PV0746T	-	10,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UFRGS PV0753T	-	-	-	6,9	9,1	-	-	-	-	26,4	9,8
UFRGS PV0972T	18,4	-	16	4,9	6,9	2,6	4,5	4,4	4,2	19,8	4,2
UFRGS PV0974T	21,6	-	-	5	8,4	2,6	-	-	6,4	23	6,5
UFRGS PV1152T	28,7	26,5	23,3	7,8	10,9	-	4,8	-	10,6	-	28,3

UFRGS- PV-0735-T

Este espécime apresenta alguns elementos articulados, todos referentes ao lado direito de um sínclânio. Entre os mais bem preservados estão a mandíbula, partes da maxila, jugal, esquamosal, um fragmento do quadrado e o supratemporal completo (Fig. 16)

A maxila direita encontra-se com sua extremidade anterior fraturada, estando ausente o processo ascendente. Apresenta uma camada óssea secundária na margem ventral e, logo acima, uma fileira de quatro forames na região mais anterior e um forame mais isolado

posteriormente. Estão presentes na região posterior um dente grande fraturado, o mais posterior da série adicional, seguido por dois dentes cônicos bastante menores, representando uma segunda série de dentes adicionais (WU 1994).

A extremidade posterior da maxila está articulada com o fragmento da extremidade anterior de jugal, formando uma linha diagonal ântero-dorsal. Observa-se ainda um fragmento separado relativo ao processo dorsal do jugal que se projeta dorso-posteriormente. A extremidade distal desse processo está em contato com um outro pequeno fragmento, possivelmente relativo ao osso pós-orbital.

O esquamosal direito está presente, porém com seus processos anterior e ventral fragmentados. Apresenta uma região ampla, aproximadamente quadrilátera, a partir da qual se projetariam os referidos processos. Sua margem posterior está inteiramente em contato com o supratemporal. A porção mais proximal do processo ventral do esquamosal está bastante evidente, mas é impossível determinar sua extensão total ou qualquer contato com outro elemento.

Na região medial do teto craniano encontra-se parte do parietal direito. Sua extremidade anterior está fragmentada, não sendo possível precisar sua extensão ou contato com outros elementos, mas é evidente que forma pelo menos grande parte da margem medial da fenestra temporal superior. Posteriormente apresenta um processo longo que se projeta póstero-lateralmente até entrar em contato com o supratemporal, formando assim toda a margem posterior da fenestra temporal superior (Fig. 16a).

Na extremidade mais póstero-lateral do crânio, em vista dorsal, está presente o osso supratemporal, neste exemplar preservado apenas do lado direito. É um elemento alongado transversalmente, com sua margem anterior em contato exclusivamente com o esquamosal e sua extremidade medial articulada com o processo posterior do parietal. Ao longo de sua extensão apresenta uma leve depressão medial na superfície dorsal.

Em vista lateral pode-se observar o ectopterigóide direito articulando-se com a face medial do jugal e da maxila. (Fig. 16 b)

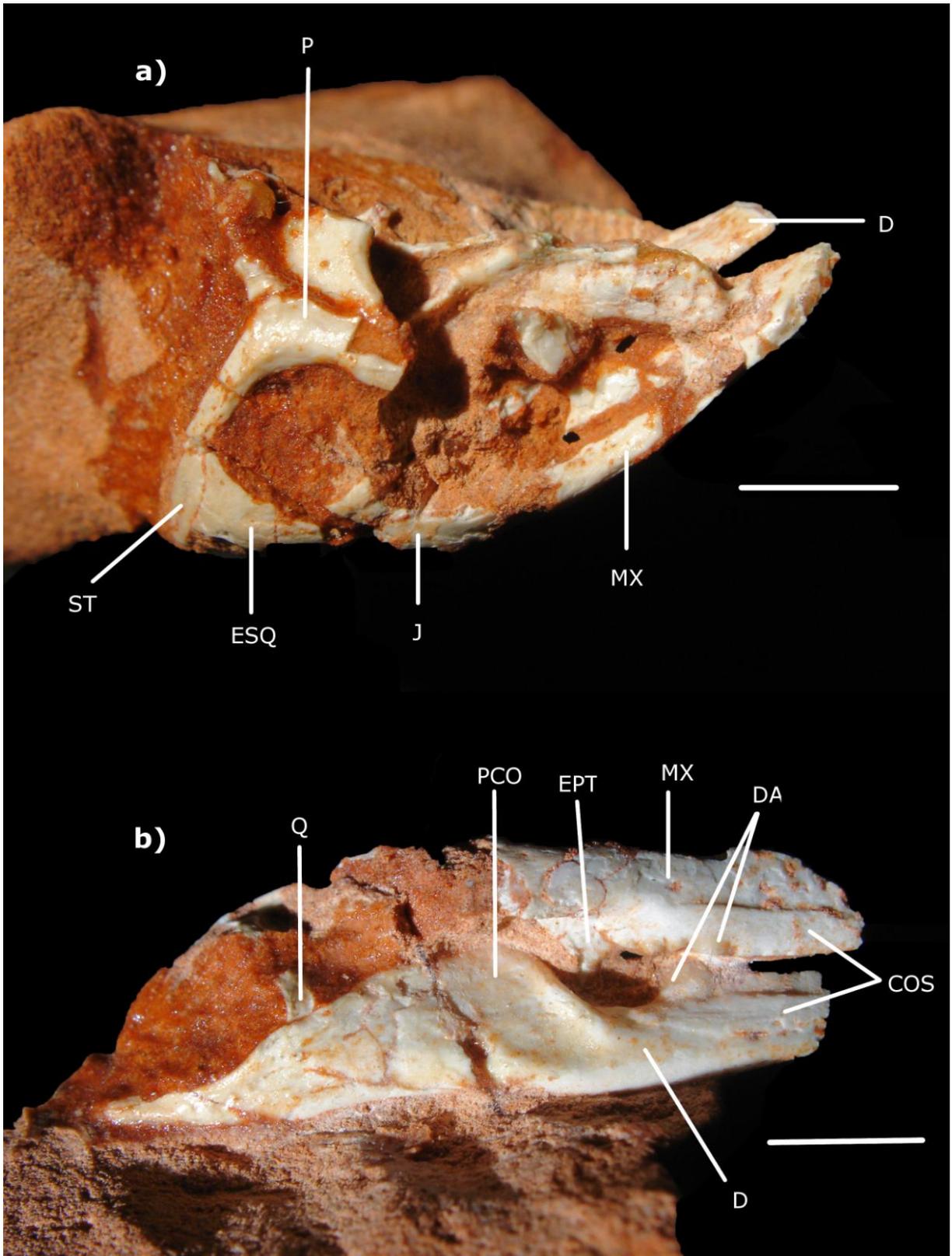


Figura 16 – Espécime UFRGS-PV-0735-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral direita. Escala = 5mm. Abreviações: COS - camada óssea secundária; D - dentário; DA - dentes adicionais; ESQ - esquamosal; J - jugal; MX - maxila; P - parietal; PCO - processo coronóide; Q - quadrado; ST - supratemporal

A mandíbula direita encontra-se quase completa, exceto pela extremidade anterior fraturada. Além disso o processo coronóide do dentário está parcialmente encoberto por sedimento e por ossos do crânio. Da face medial, apenas uma parte do dentário está visível, com o canal meckeliano bastante evidente, paralelo à margem ventral da mandíbula. Em vista lateral o grande número de rachaduras dificulta a identificação precisa das linhas de sutura entre os ossos.

No dentário ainda está presente o que seria provavelmente o dente mais posterior da fileira de dentes adicionais mandibulares, maior do que aqueles presentes na maxila deste espécime (Fig. 16 b). Posteriormente a este dente o dentário sofre uma leve depressão ventral, para logo depois formar o processo coronóide. Assim como na maxila, não é possível identificar uma camada secundária de osso neste espécime. Na região da fossa glenóide encontra-se um fragmento do osso quadrado.

UFRGS-PV-0740-T

O exemplar está composto pela porção mais anterior do crânio, compreendendo os nasais, pré-frontais, frontais, maxilas e jugais, todos presentes em ambos os lados. Está depositado com a face ventral voltada para o sedimento, sendo impossível verificar a presença de elementos palatais (Fig. 17)

As maxilas estão praticamente completas, exceto por algumas fragmentações em suas regiões mais anteriores. Na maxila direita observa-se a camada secundária de osso ao longo da margem ventral, e não há nenhum dente visível. Logo acima desta camada encontra-se uma fileira de pelo menos cinco forames. O elemento esquerdo está parcialmente encoberto por sedimento, não sendo possível observar as mesmas características. Anteriormente projetam-se em direção dorsal, formando um processo ascendente com aproximadamente o dobro da altura de sua porção mais posterior. Este processo entra em contato dorsal com o nasal e póstero-dorsal com o pré-frontal. A extremidade posterior da maxila articula-se com o jugal.

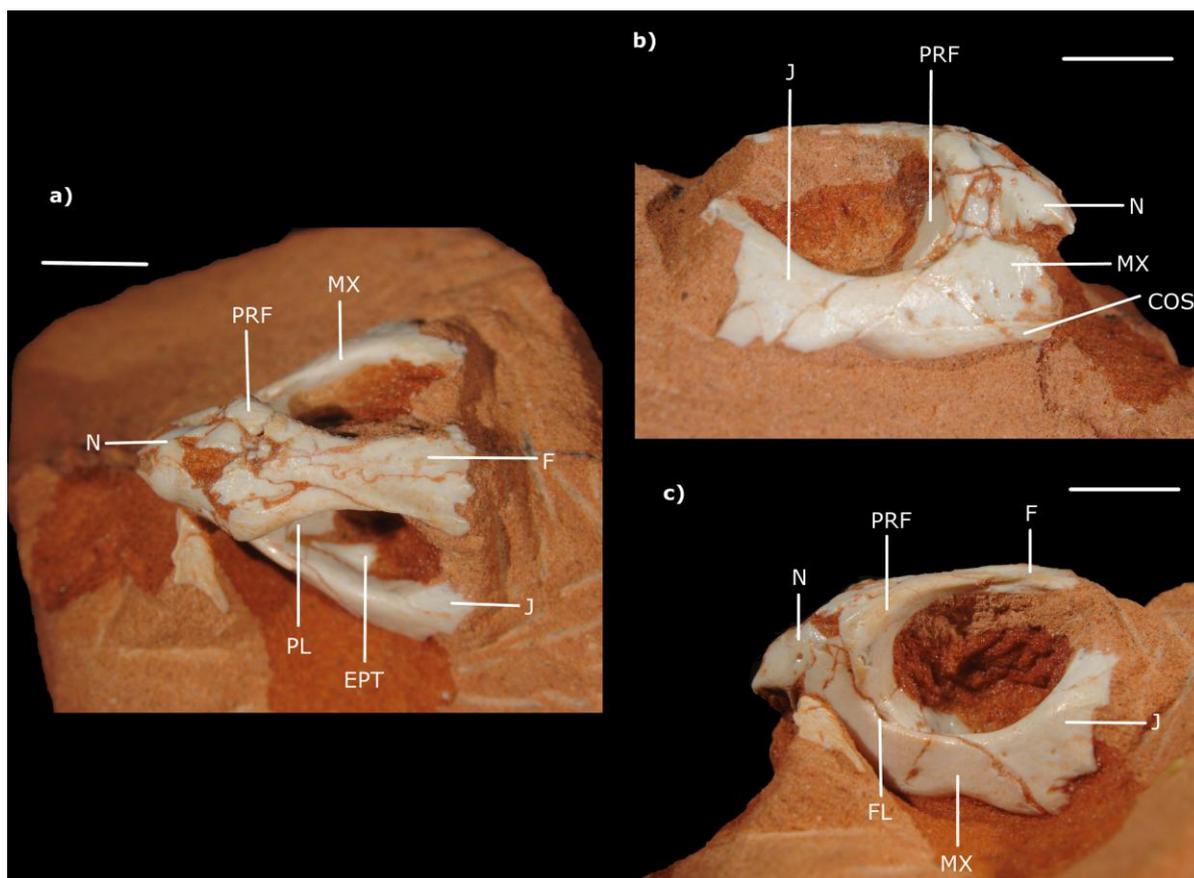


Figura 17 – Espécime UFRGS-PV-0740-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral direita; (c) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: EPT – ectopterigóide; ESQ – esquamosal; F – frontal; FL – forame lacrimal; J – jugal; MX – maxila; N – nasal; PFR – pós-frontal; PL – palatino; PRF – pré-frontal.

Os nasais encontram-se bastante fragmentados. São elementos alongados ântero-posteriormente que se afinam em abas as extremidades. É possível ver a articulação ventral com a maxila, em vista lateral, assim como os contatos da extremidade posterior, que se coloca entre o pré-frontal, lateralmente, e o frontal, medialmente. Sua extremidade anterior é responsável por formar toda a margem dorsal da narina.

Os dois pré-frontais estão presentes e articulados, em contato com os frontais dorsalmente e com os nasais ântero-dorsalmente. São elementos curvos, com a concavidade voltada posteriormente, formando toda a margem anterior das órbitas. Em vista lateral, cada pré-frontal faz contato ântero-ventralmente com o processo ascendente da maxila. Em vista dorsal é possível ver o contato ventral com o palatino. O forame lacrimal encontra-se no ponto mais ventral de contato entre o pré-frontal e o maxilar, em vista lateral, estando bastante evidente em ambos os lados neste exemplar.

Os frontais são alongados ântero-posteriormente, e formam a margem dorsal das órbitas. A porção anterior é mais estreita na região em que se encontra entre os dois pré-frontais. As extremidades anterior e posterior estão fragmentadas impossibilitando a observação das áreas de articulações com outros elementos. A sutura medial entre os frontais apresenta interdigitações, ao contrário de uma linha retilínea como ocorre em outras amostras.

Somente a porção mais anterior dos jugais está presente, sem as ramificações posteriores. Têm contato anterior com as maxilas, formando uma linha de sutura diagonal ântero-dorsal. Na mesma região em que a sutura acaba posteriormente há a expansão dorsal do jugal, que daria origem a um processo póstero-dorsal, não preservado neste espécime. Um processo anterior projeta-se além da linha de sutura com a maxila, ao longo de sua face medial, até um contato com o pré-frontal. Em vista dorsal observa-se o processo lateral do ectopterigóide em contato com a face medial do jugal e da maxila.

UFRGS-PV-0746-T

Este espécime encontra-se depositado sobre o sedimento de forma que os elementos podem ser observados somente em vista palatal. São visíveis as pré-maxilas, maxilas, jugal esquerdo, vômeres, palatinos, pterigóides e ectopterigóides (Fig. 18). No mesmo bloco encontra-se ainda uma vértebra dorsal e fragmentos de ossos longos.

As pré-maxilas formam a extremidade anterior do crânio e articulam-se com as maxilas látero-posteriormente. Nenhum destes dois elementos apresenta dentes nessa amostra. No lado esquerdo ainda encontra-se parte do jugal, articulado anteriormente com a porção posterior da maxila, e apresentando um processo que se projeta anteriormente ao longo da face medial da maxila. Parte do processo posterior do jugal também está presente, responsável por formar a barra temporal inferior.

Os vomers são elementos pareados curtos e triangulares, unidos medialmente. Não é possível observar o ponto de contato de sua extremidade anterior com as pré-maxilas nesse espécime. A margem posterior, mais larga, articula-se com os palatinos e pterigóides. Suas margens laterais formam a borda medial das coanas. Pode-se ver ainda alguns dentes muito pequenos na metade posterior dos vômeres.

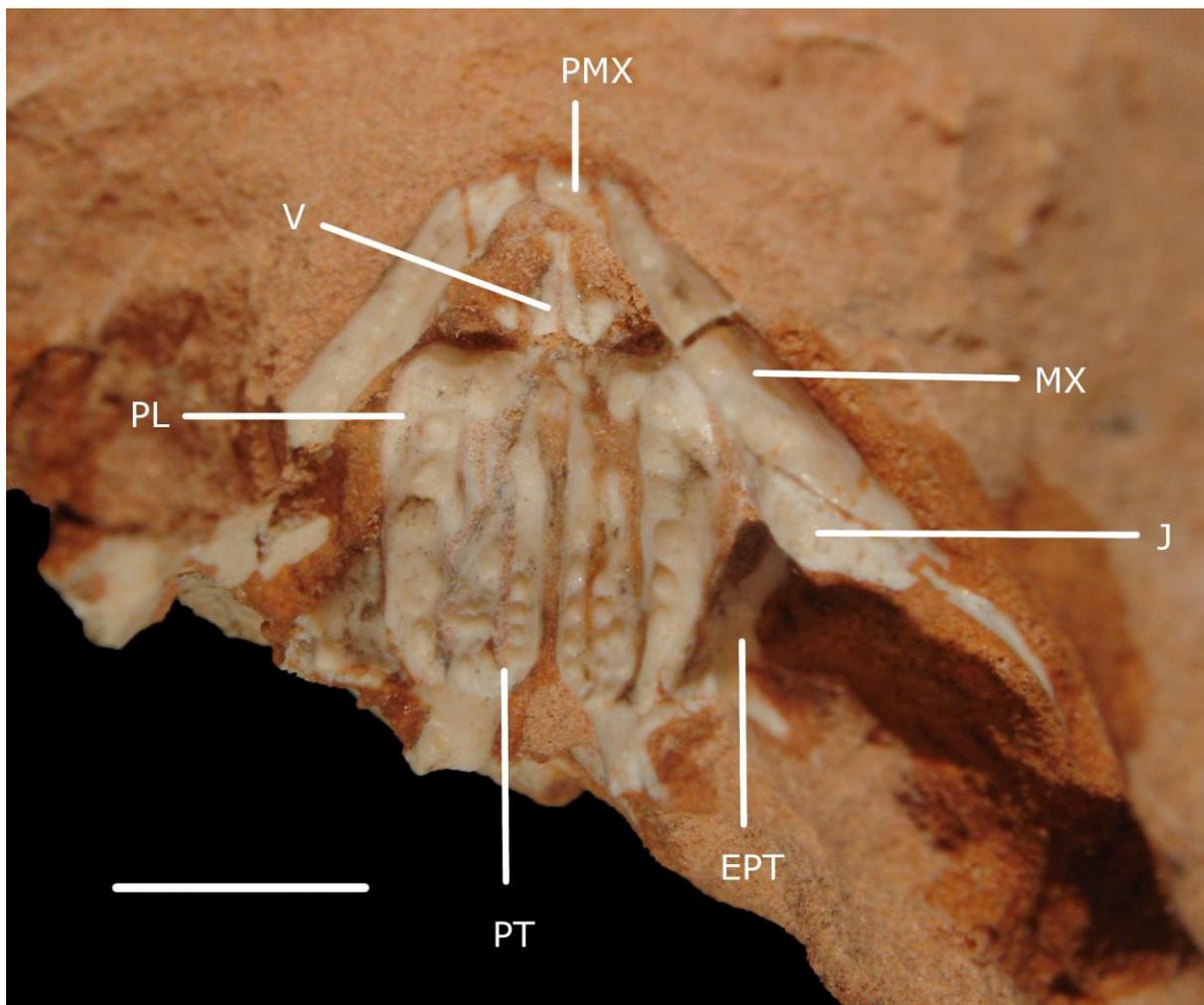


Figura 18 – Espécime UFRGS-PV-0746-T, em vista ventral. Escala = 5mm. Abreviações: EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; J - jugal; MX - maxila; PMX - pré-maxila; PL - palatino; PT - pterigóide; V - vômer.

O palatino é um elemento alongado longitudinalmente, mais largo em sua extremidade anterior, onde forma a margem posterior da coana. Posteriormente torna-se progressivamente mais fino, estando em contato com o pterigóide ao longo de toda a sua margem medial e posterior. Lateralmente formam a margem medial da fenestra suborbital. Apresentam uma fileira única de cinco a seis dentes cônicos, todos com aproximadamente o mesmo tamanho, exceto pelo dente mais posterior, que é claramente menor em relação aos outros.

O pterigóide apresenta um processo transversal curto, um processo quadrado direcionado póstero-lateralmente e um processo palatal anterior, mais largo. O processo transversal entra em contato com a extremidade posterior do palatino e com a margem medial do ectopterigóide. O processo quadrado está fraturado em sua base neste exemplar,

impossibilitando a análise de sua extensão total. O processo palatal apresenta duas fileiras paralelas de dentes cônicos, separadas por um sulco, além de alguns dentes extras posicionados lateralmente à extremidade posterior das outras fileiras. Os dois pterigóides estão em contato um com o outro medialmente e com os palatinos lateralmente.

O ectopterigóide articula-se medialmente com o processo transversal pterigóide, junto à base dos palatinos, de onde se projeta um ramo ântero-lateral que se expande e entra em contato com o jugal e, possivelmente, parte da mandíbula. Há ainda uma ramificação pósterolateral, aparentemente sem contato com qualquer outro elemento.

UFRGS-PV-0753-T

O exemplar representa a porção anterior esquerda de um sínocrânio, estando presentes a maxila, o nasal, parte do jugal e a mandíbula completa (Fig. 19). O espécime está depositado sobre o sedimento, com os elementos articulados, e apenas com a face lateral exposta para observação. Todos os elementos estão com a superfície bastante fragmentada, dificultando a identificação de caracteres e mesmo dos limites entre os diferentes ossos.

A maxila apresenta uma camada secundária de osso e não é possível observar nenhum dente. São visíveis pelo menos dois forames bem definidos, logo acima da camada secundária. Seu processo ascendente, na porção anterior, é bastante alto, tendo aproximadamente o dobro do tamanho de sua porção mais posterior. Está em contato com o nasal dorso-anteriormente e com o jugal posteriormente, embora não se possa identificar o local dessa articulação.

Somente a porção mais anterior do nasal está presente, articulando-se ventralmente com a maxila e com a extremidade anterior formando o que seria a margem dorsal da narina. Alguns pequenos fragmentos encontram-se no que seria a margem anterior da órbita, ao longo da margem posterior do processo ascendente da maxila, podendo estar relacionados ao pré-frontal.

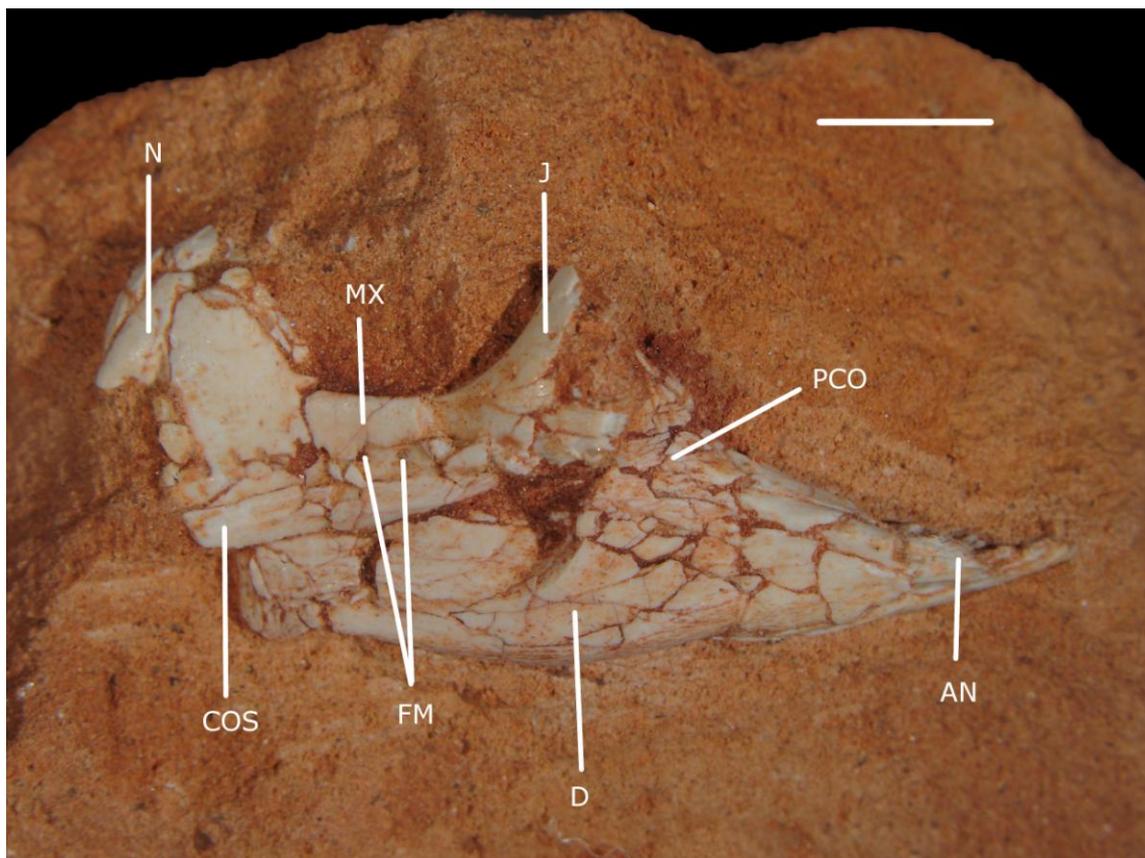


Figura 19 – Espécime UFRGS-PV-0753-T, em vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: AN – angular; COS – camada óssea secundária; D – dentário; FM – forames maxilares; J – jugal; MX – maxila; N – nasal; PCO – processo coronóide.

O jugal está representado apenas por sua porção mais anterior, em contato com a maxila. Apenas as bases dos ramos posteriores estão presentes.

A mandíbula está completa e parcialmente encoberta pela maxila em sua região anterior, o que impossibilita a observação da região de implantação dentária. É possível ver uma leve projeção ventral na região da sínfise mandibular. O processo coronóide, formado pelo dentário, é bastante alto. Na região posterior da mandíbula pode-se identificar a extremidade posterior do angular, ocupando parte da face ventral e lateral, após o fim do dentário.

UFRGS-PV-0972-T

Este espécime é o menor entre todos os analisados, com aproximadamente metade do tamanho de UFRGS-PV-1152-T, além de possuir algumas características evidentemente

diferenciadas, assemelhando-se muito ao espécime UFRGS-PV-0613-T, analisado na descrição original da espécie (BONAPARTE & SUES, 2006) e identificado como um indivíduo juvenil. Estão presentes os nasais, pré-frontal esquerdo, frontais, pós-frontais, pós-orbitais, parietais, maxila esquerda, jugal esquerdo, esquamosais, quadrados, ectopterigóide esquerdo, supraoccipital e mandíbula esquerda (Fig. 20).

A maxila esquerda está preservada, porém com a superfície bastante danificada. Seu processo ascendente, na porção anterior, entra em contato dorsal com o nasal, e pósterodorsal com o pré-frontal. Alongando-se posteriormente, forma praticamente toda a margem ventral da órbita, e na sua extremidade posterior articula-se com o jugal. Devido aos danos na superfície não se pode verificar com precisão a presença de forames ou da camada óssea secundária, vistos em outros exemplares. Cinco dentes são bem visíveis, dois maiores, mais anteriores, seguidos por três dentes menores, todos aparentando um formato achatado bucolingualmente.

Os nasais encontram-se fragmentados, sendo possível distinguir alguns contatos com outros elementos apenas no lado direito. São elementos alongados ântero-posteriormente, fazendo contato entre si medialmente. Sua extremidade anterior forma a margem dorsal da narina. Além disso têm contato ventral com o processo ascendente da maxila, póstero-ventral com o pré-frontal e posterior com o frontal.

O pré-frontal esquerdo está presente, com algum nível de fragmentação em sua superfície. Estende-se por toda a margem anterior da órbita, apresentando uma curvatura com a concavidade voltada posteriormente. Dorso-anteriormente está em contato com o nasal e dorso-posteriormente com o frontal. Ântero-ventralmente articula-se com a maxila. Neste exemplar não é possível identificar o forame lacrimal, que em outros espécimes se encontra no limite entre estes ossos.

Os dois frontais estão presentes e bem preservados. São alongados ântero-posteriormente, sendo que suas extremidades são mais alargadas lateralmente, especialmente a posterior. Estão em contato entre si ao longo de toda a margem medial, unidos por uma sutura retilínea, sem qualquer sinal de interdigitações. Anteriormente articulam-se com os nasais e látero-anteriormente com os pós-frontais. Sua margem lateral forma parte do limite dorsal das órbitas. Látero-posteriormente estão em contato com os pós-frontais. A extremidade posterior dos frontais está no mesmo nível do limite anterior das fenestras supratemporais, estando portanto numa posição mais posterior do que aquela descrita no holótipo, no qual encontra-se ainda na região interorbital (Bonaparte & Sues, 2006). Cada frontal

articula-se ao parietal correspondente por uma sutura que se alonga póstero-lateralmente, e que parece apresentar algumas interdigitações.

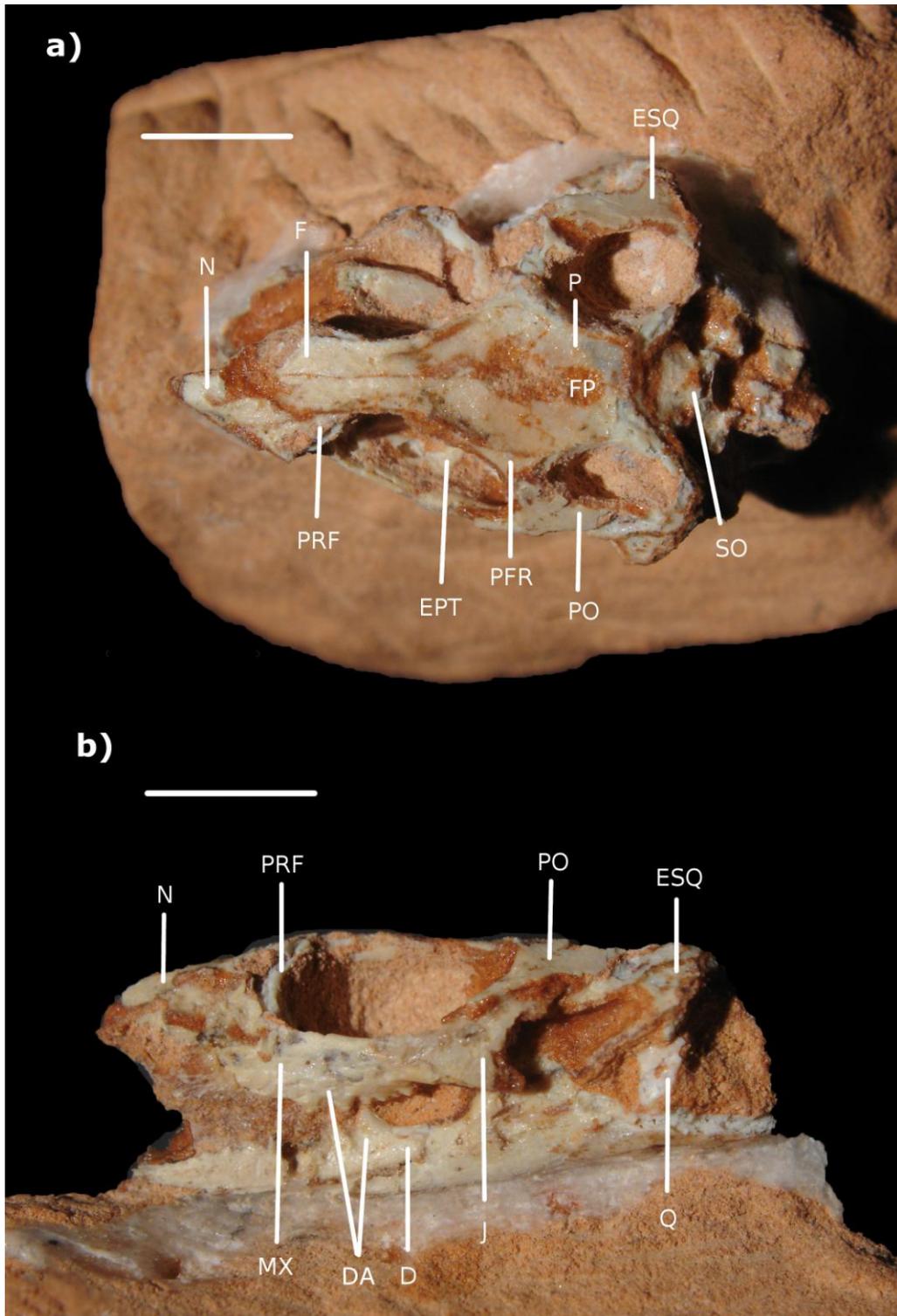


Figura 20 – Espécime UFRGS-PV-0972-T. (a) vista dorsal; (b) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviações: D - dentário; DA - dentes adicionais; EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; F - frontal; FP - forame pineal; J - jugal; MX - maxila; N - nasal; P - parietal; PFR - pós-frontal; PO - pós-orbital; PRF - pré-frontal; Q - quadrado; SO - supraoccipital.

Os pós-frontais encontram-se levemente fragmentados. São elementos com formato aproximadamente triangular, com a margem maior voltada medialmente, em contato com os frontais. Tornam-se mais finos lateralmente e entram em contato com os pós-orbitais. No entanto a zona de contato não é visível neste exemplar.

Ambos os pós-orbitais estão presentes, embora o direito encontre-se bastante fragmentado. É um elemento mais largo na porção anterior, onde apresenta uma curvatura com a concavidade voltada anteriormente, formando parte da margem posterior da órbita. Nesta região faz contato medial com o pós-frontal e lateral com o jugal. Alonga-se posteriormente, tornado-se também mais fino. Nesta porção mais posterior, está em contato lateral com o esquamosal, e medialmente forma a margem lateral da fenestra temporal superior. Está excluído da margem da fenestra temporal inferior pelos ossos jugal e esquamosal. Juntos, o pós-orbital e o pós frontal são responsáveis por formar a margem posterior da órbita, assim como a margem anterior da fenestra temporal superior.

O jugal esquerdo está preservado, com sua porção central articulando-se com a extremidade posterior da maxila. A partir daí projeta-se um processo anterior, que passa ao longo da superfície medial da maxila, mas é impossível precisar seu limite anterior neste espécime. Um segundo processo projeta-se dorso-posteriormente, ao longo da margem ventral do pós-orbital, até entrar em contato com o esquamosal. Neste exemplar não há barra temporal inferior preservada, embora haja indícios de fratura no local de sua origem.

Os dois esquamosais são visíveis, presentes nas extremidades póstero-laterais do crânio. Possuem um processo anterior que entra em contato com o processo póstero-dorsal do jugal, participando da barra temporal superior e excluindo o pós-orbital da margem da fenestra temporal inferior. O processo ventral projeta-se ao longo da face lateral do quadrado, tornando-se mais fino distalmente, com sua extensão total chegando a aproximadamente metade da altura do quadrado. O quadrado está presente em ambos os lados do crânio, mas apenas parte das superfícies laterais estão expostas, impossibilitando a identificação de quaisquer caracteres de importância.

Os parietais são elementos pareados, bastante curtos ântero-posteriormente neste exemplar, se comparados aos outros analisados. Na região central a linha de sutura medial entre os dois elementos é interrompida pela presença de um forame pineal bem definido. De cada um dos parietais projeta-se um processo póstero-lateral alongado que se estende até a extremidade posterior do crânio, articulando-se com o supratemporal.

Em vista occipital pode-se ver parte da caixa craniana. O supraoccipital é um elemento convexo dorsalmente, poicionado logo abaixo dos parietais. Sua borda inferior forma a margem dorsal do forame magno. É possível identificar parte do opistótico, embora mal preservado, o que impossibilita analisar suas feições, assim como a sutura entre esses elementos.

Em vista dorsal observa-se, por dentro da órbita esquerda, o contato do ectopterigóide com a face medial do jugal e da maxila, assim como o palatino, que se articula anteriormente com o pré-frontal.

Os dois o ramos da mandíbula encontram-se bastante danificados na superfície e fraturados em diversos pontos. No lado esquerdo são visíveis dois dentes grandes, maiores do que qualquer um daqueles encontrados na maxila. Aparentam ser os mais posteriores nesta fileira de dentes, pois segue-se a eles uma porção bem preservada e sem dentes que se estende até o processo coronóide. Estão posicionados aproximadamente na metade da distância entre a extremidade anterior da mandíbula e o processo coronóide. Anteriormente a eles o osso está fraturado, sendo impossível identificar outros dentes. Os limites posteriores entre os ossos da mandíbula não são visíveis, o que se deve em parte à fragmentação sofrida na superfície.

UFRGS-PV-0974-T

O espécime encontra-se bastante completo, porém comprimido lateralmente e com algum nível de fragmentação. A extremidade anterior está fragmentada estando ausentes as pré-maxilas e a região da sínfise mandibular. Estão presentes parte do nasal esquerdo, maxilas com dentes, jugais, pré-frontais, frontais, pós-frontal direito, pós-orbitais, parietais, esquamosais, quadrados e todos os ossos das mandíbulas (Fig. 21).

Devido ao exemplar estar comprimido lateralmente os elementos mais dorsais do crânio sofreram algum tipo de deslocamento. Além disso os elementos do lado direito estão consideravelmente melhor preservados do que os do lado esquerdo, que parecem ter sofrido alguma forma de abrasão.

A maxila apresenta um processo ascendente anterior bem definido, ocupando aproximadamente metade da extensão ântero-posterior do osso e com quase o dobro da altura da porção posterior. Este processo está em contato dorso-anterior com o nasal e posterior com

o pré-orbital. Anteriormente não é possível ver o contato com as pré-maxilas, ausentes neste exemplar. Não é possível distinguir a camada secundária de osso junto à margem ventral tão claramente quanto em outros exemplares, mas esta parece estar presente em certo grau. Paralelamente à margem ventral há uma fileira de pelo menos seis forames. Posteriormente a maxila articula-se com o jugal, embora a forma e posição exatas da linha de sutura não possam ser verificadas neste exemplar devido à fragmentação da superfície nesta região, em ambos os lados.

Na maxila direita são visíveis quatro dentes. Os dois mais anteriores, maiores e achatados buco-lingualmente, pertencem à série de dentes adicionais, e são seguidos por dois dentes menores, de formato aproximadamente cônico. Na maxila esquerda pode-se distinguir apenas dois dentes, um menor, anteriormente, e um maior, posteriormente, ambos pertencentes à série adicional. Não parece haver qualquer sobreposição entre os dentes.

Os nasais encontram-se bastante fragmentados, mas ainda é possível observar algumas características no elemento do lado esquerdo. A análise em vista lateral mostra que o nasal é um elemento alongado ântero-posteriormente, com sua porção ântero-ventral sendo responsável pela margem dorsal da narina. Posteriormente apresenta um contato ventral com o processo ascendente da maxila e sua extremidade posterior está em contato póstero-ventral com o pré-frontal. Não é possível ver o contato medial entre os nasais pois o elemento do lado direito está praticamente ausente. Da mesma forma, não se pode ver o contato com os frontais, que estão deslocados de sua posição original devido à deformação sofrida por este espécime.

O pré-frontal estende-se por toda a margem anterior da órbita, apresentando uma curvatura com a concavidade voltada posteriormente. Dorsalmente aparenta um contato com o frontal. Ântero-dorsalmente está articulado com o nasal e ântero-ventralmente com o ramo ascendente da maxila. O forame lacrimal encontra-se no ponto mais ventral de contato entre o pré-frontal e a maxila, em vista lateral.

O par de frontais encontra-se articulado por uma sutura medial com interdigitações. São elementos alongados ântero-posteriormente, formando praticamente toda a margem dorsal das órbitas. Os limites das extremidades anterior e posterior não podem ser precisados devido ao deslocamento sofrido pelo conjunto. Ainda assim pode-se observar o contato com o pré-frontal, ântero-lateralmente, e com o pós-frontal, póstero-lateralmente.

O pós-orbital está presente dos dois lados do crânio, porém em ambos a porção mais

posterior está ausente. Faz contato ventral com o jugal e dorsalmente com o pós-frontal. O pós-frontal do lado direito está presente como um diminuto osso alongado em sentido ântero-medial a póstero-lateral, posicionado entre o frontal e o pós-orbital. A região de contato com o parietal está fraturada. Juntos, o pós-orbital e o pós frontal são responsáveis por formar a margem posterior da órbita, assim como a margem anterior da fenestra temporal superior.

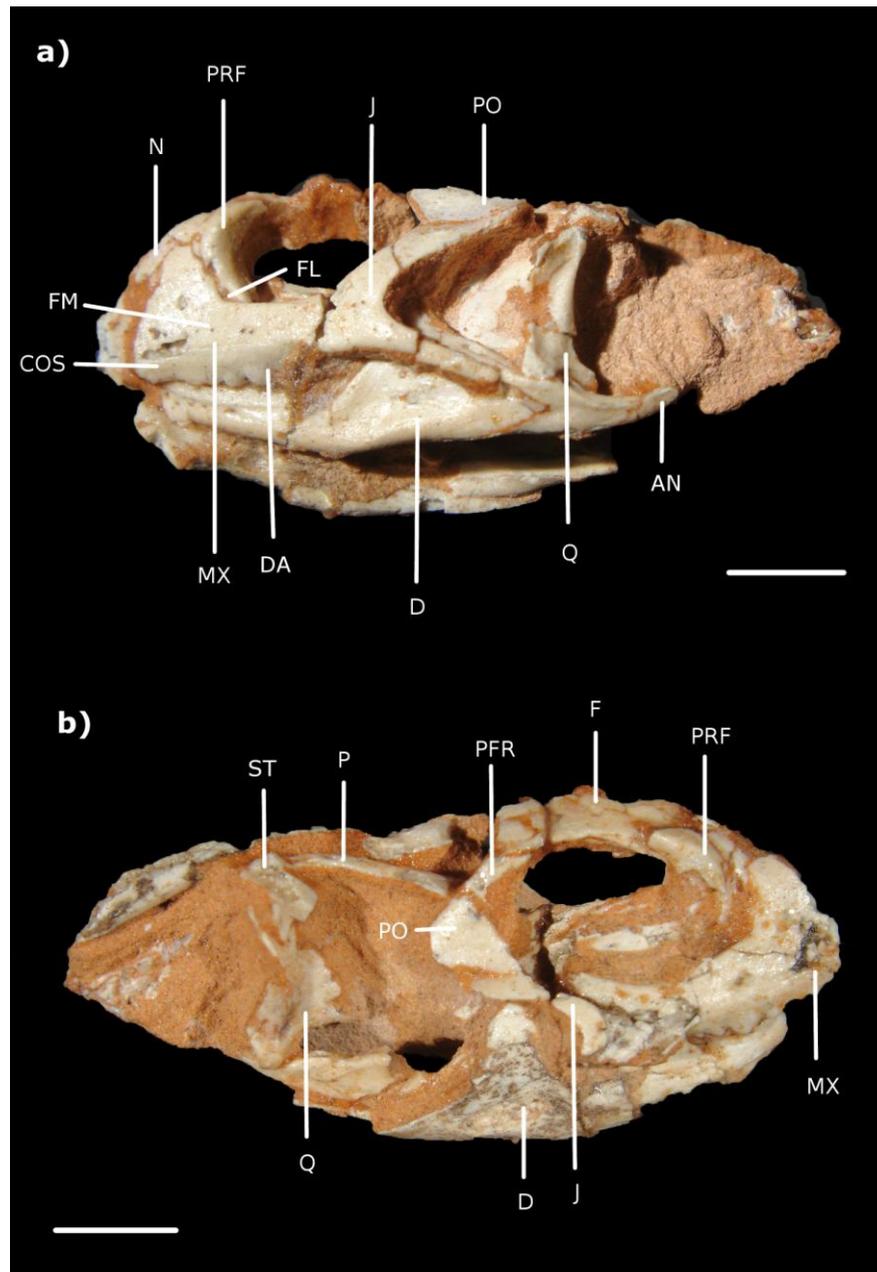


Figura 21- Espécime UFRGS-PV-0974-T. (a) vista lateral esquerda; (b) vista lateral direita. Escala = 5mm. Abreviações: AN - angular; COS - camada óssea secundária; D - dentário; DA - dentes adicionais; F - frontal; FL - forame lacrimal; FM - forames maxilares; J - jugal; MX, maxila; N - nasal; P - parietal; PFR - pós-frontal; PO - pós-orbital; PRF – pré-frontal; Q - quadrado; ST - supratemporal.

Posteriormente à maxila, encontra-se o jugal. O processo anterior, que se projeta junto à face medial da maxila está encoberto neste exemplar. De sua porção central surgem ainda outras duas ramificações. A primeira projeta-se dorso-posteriormente e entra em contato dorsal com o pós-orbital. A extremidade posterior deste ramo está fraturada, impossibilitando a análise de seu contato com o esquamosal. A outra ramificação, mais fina e mais ventral, projeta-se posteriormente, e constitui a barra temporal inferior. Neste espécime sua extensão não atinge o osso quadrado, ao contrário do que ocorre no espécime UFRGS-PV-1152-T, levando a crer que essa condição possa ser resultante de uma fratura de sua extremidade posterior.

O par de parietais encontra-se fragmentado e deslocado de sua posição original. Estão desarticulados entre si, com o elemento esquerdo sobrepondo-se parcialmente ao direito, tornando impossível a visualização do forame pineal. São alongados ântero-posteriormente, com a extremidade anterior mais larga e a região central mais estreita. Posteriormente, a partir do ponto em que acaba o contato medial entre os parietais, projeta-se um processo pósterolateral de cada um dos elementos. São responsáveis por formar toda a margem medial das fenestras temporais superiores. O supratemporal direito está presente, embora bastante danificado, com sua extremidade medial articulando-se com o processo posterior do parietal, ao passo que sua margem anterior está em contato com o esquamosal. Apenas fragmentos dos esquamosais estão presentes em ambos os lados. Pode-se identificar apenas sua parte mais central, de formato aproximadamente triangular, articulando-se com o quadrado, ventralmente, e com o supratemporal, dorso-posteriormente. Não estão presentes o processo anterior e o ventral.

O conjunto formado pelo quadrado e quadrado-jugal, fundidos, forma um elemento robusto posicionado na extremidade mais posterior do crânio. Apresenta dois côndilos na base, para articulação com a fossa glenóide na mandíbula, sendo o medial levemente maior do que o lateral. Um largo processo pterigóide projeta-se ântero-medialmente, mas não se pode precisar seu contato com outros elementos.

O par de mandíbulas está preservado quase que completamente, excetuando-se por suas extremidades anteriores, onde se encontraria a sínfise mandibular. Não é possível verificar a presença de dentes devido à oclusão pelas maxilas. A descrição se baseia no ramo direito, que se apresenta melhor preservado. O dentário apresenta uma camada óssea secundária que se estende longitudinalmente pela superfície lateral na região mais anterior. Paralelamente a esta camada, encontra-se uma fileira de quatro forames. Posteriormente à

região de implantação dos dentes, o dentário projeta-se dorsalmente para formar a face lateral do processo coronóide. Em seguida torna-se progressivamente mais fino dorso-ventralmente.

Pode-se distinguir a presença do osso angular, que na região mais anterior da mandíbula projeta-se ao longo da face medial do dentário e posteriormente curva-se para a face ventral, à medida que o dentário diminui, com sua extremidade final chegando a aparecer na superfície lateral. Os limites posteriores do angular não são distinguíveis, assim como os limites entre os ossos formadores do processo retroarticular.

UFRGS-PV-1152-T

Este espécime é o maior entre todos os crânios presentes na coleção, inclusive o holótipo da espécie. Apresenta-se parcialmente comprimido dorso-ventralmente, com alguns dos ossos mais dorsais ausentes ou muito fragmentados. Além disso grande parte das linhas de sutura entre os ossos não são visíveis. Estão presentes as pré-maxilas, nasais, maxilas, pós-frontal esquerdo, jugais, esquamais, parietais, pterigóide, ectopterigóide e palatino direitos, parte do neurocrânio e ambas as mandíbulas (Fig. 22).

As pré-maxilas apresentam um processo pósterodorsal que se projeta ao longo da margem anterior da maxila, excluindo-a da formação da borda posterior da narina. Um processo internarinal se projeta dorsalmente na região de contato medial entre as pré-maxilas, responsável por formar a margem anterior da narina, e se sobrepõe ao nasal em sua extremidade distal. Além disso, cada pré-maxila apresenta um dente incisivo em forma de cunha, presente apenas no lado esquerdo neste exemplar.

O nasal, presente em ambos os lados, é um elemento alongado ântero-posteriormente. Sua extremidade anterior apresenta uma leve curvatura ventral, formando toda a margem dorsal da narina e articulando-se com os processos da pré-maxila. A seguir entra em contato pósterodorsal com o processo ascendente da maxila. As extremidades posteriores dos dois nasais desta amostra estão fragmentadas, impedindo a análise dos contatos com outros elementos.

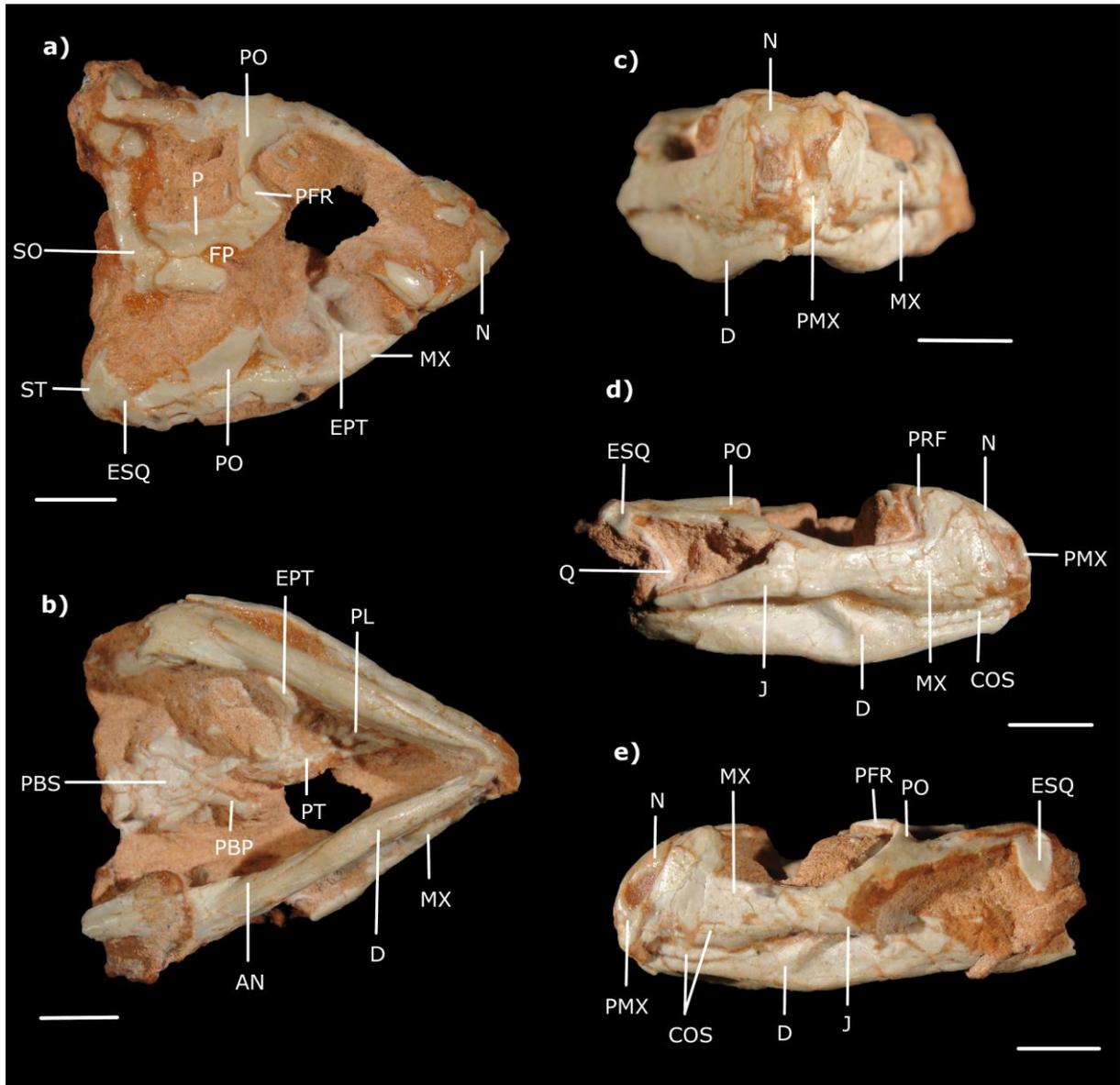


Figura 22 – Espécime UFRGS-PV-1152-T. (a) vista dorsal; (b) vista ventral; (c) vista rostral, (d) vista lateral direita; (e) vista lateral esquerda. Escala = 5mm. Abreviaturas: AN - angular; COS - camada óssea secundária; D - dentário; EPT - ectopterigóide; ESQ - esquamosal; FP - forame pineal; J - jugal; MX - maxila; N - nasal; P - parietal; PBS - complexo parabasisfenóide; PBP - processo basipterigóide do basisfenóide; PMX - pré-maxila; PFR - pós-frontal; PL - palatino; PO - pós-orbital; PRF - pré-frontal; PT - pterigóide; Q - quadrado; SO - supraoccipital; ST - supratemporal.

A maxila é um elemento grande com a região anterior mais alta em contato com a pré-maxila anteriormente e com o nasal e o pré-frontal dorsalmente. Sua extremidade posterior articula-se com o jugal, embora não seja possível identificar uma linha de sutura neste exemplar. Na superfície lateral, ao longo da margem inferior, está presente uma camada óssea secundária bem desenvolvida, junto à fileira de dentes, e logo acima, uma série de forames.

Em vista dorsal pode ser visto o contato do ectopterigóide com a face medial maxila. Em ambos os lados há vestígios de pelo menos um dos dentes maiores, situados na porção posterior da fileira dentária, estando bastante encobertos pela camada óssea secundária, além de provavelmente desgastados, assumindo-se, portanto, uma idade adulta para o espécime.

Apenas fragmentos dos pré-frontais e do frontal direito estão presentes, impossibilitando uma descrição apropriada destes elementos.

O pós-frontal esquerdo está preservado, com uma margem medial maior fazendo contato com o parietal e uma extremidade lateral articulando-se com o pós-orbital. Forma, portanto, parte da margem posterior da órbita e da margem anterior da fenestra temporal superior. O pós-orbital apresenta uma curvatura em sua margem ântero-medial, responsável por parte do limite posterior da órbita, culminando num contato medial com o pós-frontal. Ventralmente articula-se com o processo póstero-dorsal do jugal, embora a linha de sutura não seja visível. Estende-se posteriormente para um contato com o esquamosal, contribuindo para a formação de uma larga barra temporal superior.

O jugal se estende anteriormente formando parte da margem ventral da órbita e entrando em contato com a maxila. Recebe também o contato do ectopterigóide medialmente. Uma projeção dorsal, em contato com pós-orbital e esquamosal, participa da porção mais anterior da barra temporal superior e exclui o pós-orbital da margem da fenestra temporal inferior. Neste espécime, ao contrário do que ocorre no holótipo da espécie, a barra temporal inferior está preservada por completo no elemento do lado direito, estando em contato com um fragmento do quadrado em sua extremidade posterior.

O esquamosal é um osso largo que forma, que exhibe um processo anterior responsável por formar a porção posterior da barra temporal superior. Articula-se anteriormente com o jugal e ântero-dorsalmente com o pós-orbital. Posteriormente entra em contato com o supratemporal. Um proceso ventral se projeta de sua porção mais posterior, tornando-se mais fino distalmente, estendendo-se por aproximadamente metade da altura do crânio.

Os parietais são alongados ântero-posteriormente, posicionados na região intertemporal do crânio, formando toda a margem medial das fenestras temporais superiores. Pode-se ver no elemento esquerdo a articulação ântero-posterior com o pós-frontal. Na região de contato medial entre os dois parietais forma-se um forame pineal bastante evidente. Na porção posterior, com o fim do contato medial, projetam-se látero-posteriormente, mas os processos estão fraturados neste espécime. Posteriormente pode-se ver parte do

supraoccipital, surgindo abaixo dos parietais, e parte do opistótico esquerdo, projetando-se lateralmente.

Em vista ventral é possível observar parte do pterigóide direito, contendo duas fileiras de dentes além de alguns dentes adicionais, posicionados látero-posteriormente (Fig. 23). Além do ramo anterior, contendo os dentes, o pterigóide apresenta ainda um ramo lateral, que se articula ao ectopterigóide, e um ramo póstero-lateral, fragmentado neste espécime. O ectopterigóide está parcialmente preservado, podendo se observar a articulação medial com o pterigóide e a expansão na extremidade lateral.

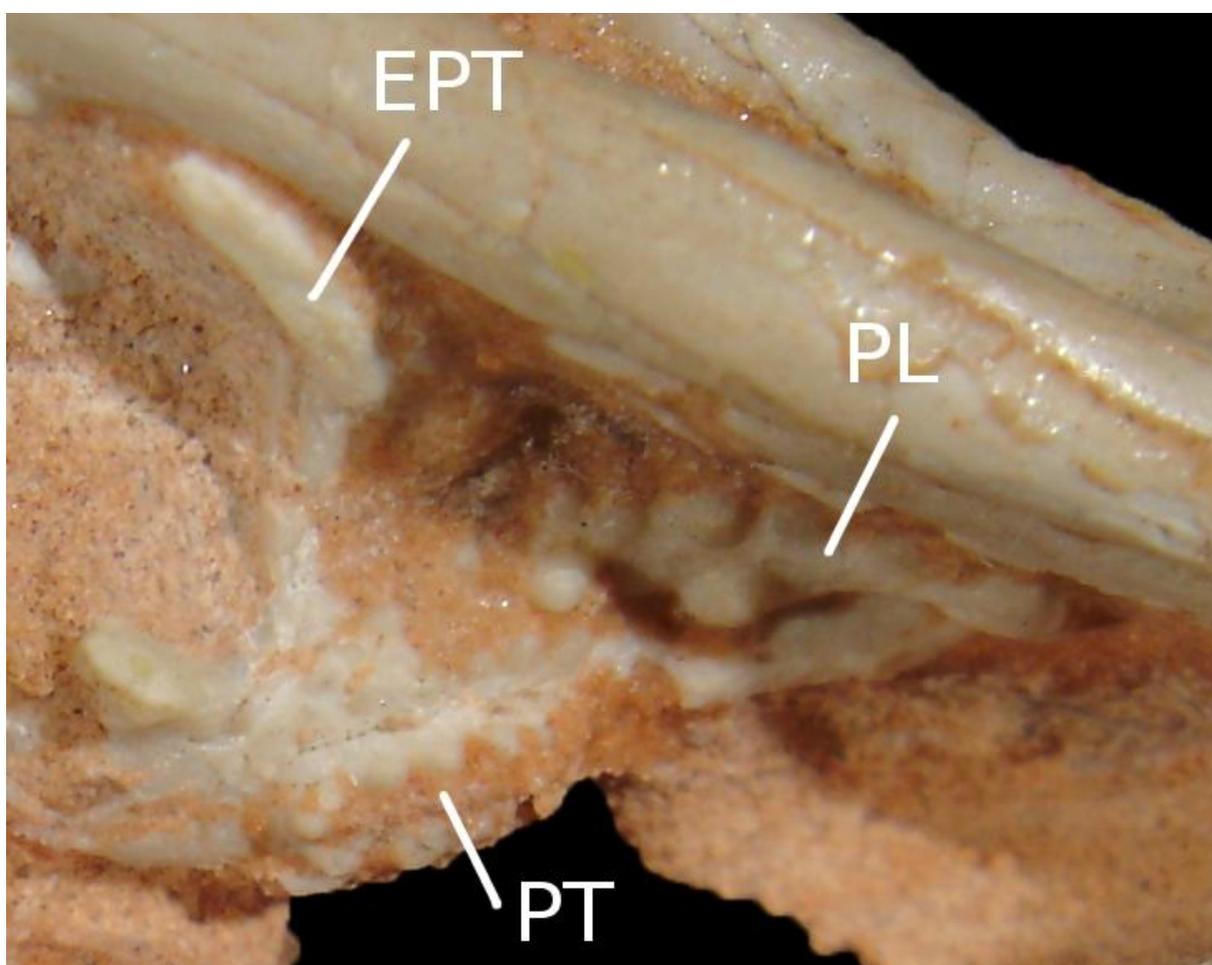


Figura 23 – Detalhe do palatino, pterigóide e ectopterigóide direitos de UFRGS-PV-1152-T. Abreviações: EPT – ectopterigóide; PL – palatino; PT – pterigóide.

Também é possível verificar a presença de alguns dentes, maiores do que aqueles presentes no pterigóide, em um fragmento do palatino direito, posicionado lateralmente ao

ramo anterior do pterigóide.

Em vista ventral observa-se o basicrânio, composto pelo basisfenóide e parasfenóide fundidos, formando o complexo parabasisfenóide, além do basioccipital; as linhas de sutura não estão evidenciadas entre os ossos. A partir do basisfenóide projetam-se, ântero-lateralmente, dois processos basipterigóides, alcançando a margem posterior dos pterigóides. O processo cultriforme não foi preservado. A superfície ventral do complexo é constricta logo posteriormente aos basipterigóides, e se alarga posteriormente. São visíveis, ainda, largas projeções do parasfenóide que se projetam dorso-lateralmente. No limite posterior encontra-se parte do basioccipital formando o côndilo occipital.

Os dois ramos da mandíbula estão presentes. O dentário, em sua extremidade anterior, se curva medialmente para formar a sínfise mandibular, e apresenta uma leve projeção ventral. Em vista lateral observa-se que a margem dorsal, na região de implantação dentária, está encoberta pela oclusão das maxilas, em ambos os lados, mas ainda pode-se verificar a presença da camada óssea secundária bastante evidente. Na face medial pode-se identificar o canal meckeliano estendendo-se longitudinalmente. Na região posterior, o dentário projeta-se dorsalmente formando o processo coronóide. O angular projeta-se anteriormente ao longo da face medial do dentário e, posteriormente, curva-se ocupando parte da face ventral da mandíbula, com sua extremidade posterior chegando à face lateral. As linhas de sutura entre estes ossos e os elementos formadores do processo retroarticular, na porção posterior da mandíbula, não são visíveis, assim como nos outros espécimes.

8. DISCUSSÃO

Todos os espécimes analisados neste estudo apresentam características típicas do gênero *Clevosaurus*. Em todos os exemplares, observa-se uma região ânterorbital bastante curta, com aproximadamente 25% do comprimento do crânio. A pré-maxila é raramente preservada, mas em todos os exemplares verifica-se a ausência de um processo pré-maxilar na maxila. No espécime UFRGS-PV-1152-T as duas pré-maxilas estão bem preservadas, e observa-se claramente a presença do processo posterior que exclui a maxila da margem das narinas.

Nos espécimes UFRGS-PV-0746-T e UFRGS-PV-1152-T podem-se observar as duas fileiras de dentes do pterigóide, enquanto o osso supratemporal está claramente visível no espécime UFRGS-PV-0735-T, além de haver indícios de sua presença em UFRGS-PV-0972-T e UFRGS-PV-0974-T. Em nenhum dos espécimes é possível ver com clareza o contato lateral entre ectopterigóide e palatino, o que excluiria a maxila da fenestra suborbital, mas há indícios do ectopterigóide se projetando anteriormente, ao longo da face medial da maxila, nos espécimes UFRGS-PV-740-T, UFRGS-PV-746-T, UFRGS-PV-972-T e UFRGS-PV-1152-T. É importante observar, ainda, que os dentes, em todos os espécimes em que se encontram bem preservados, encaixam-se dentro da tendência para ‘clevosaurs’, segundo Jones (2006b), apresentado formato de cones comprimidos lateralmente.

Todas as amostras podem, ainda, ser seguramente relacionadas à espécie *Clevosaurus brasiliensis*, como descrita por Bonaparte & Sues (2006), apresentando os caracteres diagnósticos para o táxon sempre que as estruturas envolvidas encontrem-se bem preservadas. Nos exemplares UFRGS-PV-0746-T e UFRGS-PV-1152-T, por exemplo, observa-se claramente a presença de alguns dentes adicionais posicionados lateralmente às fileiras de dentes do pterigóide, de forma idêntica à descrita para o holótipo. No entanto, Jones (2006a) alega que, apesar de nenhum dos representantes de *Clevosaurus* da China possuírem um pterigóide completo, ou dentes do pterigóide facilmente discerníveis, há evidências de duas fileiras parasagittais, mas também alguma indicação de uma terceira que seria contínua com a fileira do palatino. Até que este fato seja comprovado, o caráter permanece exclusivamente diagnóstico da espécie brasileira.

A maioria dos espécimes apresenta algum grau de quebra ou deformação, o que pode afetar a precisão das medições realizadas. Talvez em consequência disso, mesmo nos espécimes aparentemente mais bem preservados, a relação entre o comprimento ânterorbital e

o comprimento total do crânio ultrapassa os 20% tidos como diagnósticos da espécie, exceto por uma ocasião duvidosa (UFRGS-PV-0974-T). Por outro lado, ao se analisar o holótipo (UFRGS-PV-0748-T), observa-se que este apresenta um certo nível de achatamento dorso-ventral, além de prováveis deformações na região anterior, denunciadas por linhas de quebra nos ossos nasais e pré-maxilares, o que coloca em dúvida a utilização desta medida como diagnóstica, sendo mais seguro utilizar a definição do estado de caráter 1(2), região ânterorbital um quarto ou menos do comprimento total do crânio (ver capítulo 9, item 9.2).

Nos espécimes UFRGS-PV-0735-T e UFRGS-PV-0974-T, considerados como indivíduos adultos, a disposição dos dentes maxilares está em conformação com a diagnose da espécie (maxila adulta com dois dentes com flanges, da série adicional, seguidos por um ou dois dentes menores, subcônicos) (BONAPARTE & SUES, 2006). O primeiro apresenta um dente maior, sendo o mais posterior da série adicional, seguido por dois dentes menores. O segundo apresenta os dois dentes maiores adicionais, seguidos por dois dentes menores, de forma idêntica ao encontrado no holótipo. Nos demais espécimes os dentes estão ausentes, ou desgastados e encobertos pela camada óssea secundária.

O espécime UFRGS-PV-0972-T foi o único dos exemplares aqui descritos a ser seguramente identificado como um indivíduo juvenil, bastante similar ao espécime referido UFRGS-PV-0613-T, da descrição de Bonaparte & Sues (2006). Não foi possível encontrar diferenças significativas nas proporções cranianas entre este espécime e os demais. Além disso, todos os elementos encontram-se bem ossificados e já estão presentes os dentes adicionais na maxila, mas que ainda estão bem expostos, sem a cobertura da camada óssea secundária. Características similares foram encontradas por Reynoso (1997) em sua descrição da espécie *Zapatadon ejidoensis*, e indicam um estágio ontogenético sub-adulto, porém já acima do estágio T (equivalente a um neonato) como definido por Howes e Swinnerton (1901).

Através do estudo anatômico deste material craniano, até então inédito, pôde-se comprovar que a barra temporal inferior é completa em *C. brasiliensis*. Ambos os espécimes examinados na descrição original da espécie (BONAPARTE & SUES, 2006) não possuíam o processo posterior do jugal completo, mas sua presença já havia sido inferida pelos autores. Aqui, os espécimes UFRGS-PV-0974-T e UFRGS-PV-1152-T apresentam a barra completa, chegando ao nível do quadrado.

A única diferença marcante encontrada entre os materiais descritos é a presença de uma sutura medial interdigitada nos frontais nas amostras UFRGS-PV-0740-T e UFRGS-PV-0974-

T, enquanto o indivíduo juvenil UFRGS-PV-0972-T apresenta uma linha de sutura retilínea entre estes elementos. Nos demais espécimes os frontais se não encontram preservados. Percebe-se que o holótipo da espécie também apresenta estas interdigitações, embora aparentemente em menor grau. Fraser (1988) descreve as mesmas interdigitações para *Clevosaurus hudsoni*, enquanto estão ausentes nas espécies da China (WU, 1994), e *Clevosaurus bairdi* é descrito como possuindo uma sutura quase reta (SÄILÄ, 2005). Uma amostragem maior de indivíduos de diferentes espécies seria necessária para definir se esta variação deve-se à ontogenia, diferenças individuais ou características específicas de cada táxon.

As informações publicadas até o momento quanto ao espécime MCN-PV2852 (FERIGOLO, 2000, 2009), proveniente também de Faxinal do Soturno, não permitem fazer nenhuma distinção clara entre este espécime e os demais aqui descritos. As descrições apresentadas, assim como as imagens (desenhos e fotografias), permitem observar a presença do processo posterior da pré-maxila, assim como o provável contato lateral entre ectopterigóide e palatino e a presença do supratemporal, caracteres típicos de *Clevosaurus* (Fig. 24). Pode-se ver, ainda, a presença de dentes adicionais posicionados póstero-lateralmente às duas fileiras de dentes dos pterigóides, diagnósticos para a espécie *C. brasiliensis*.

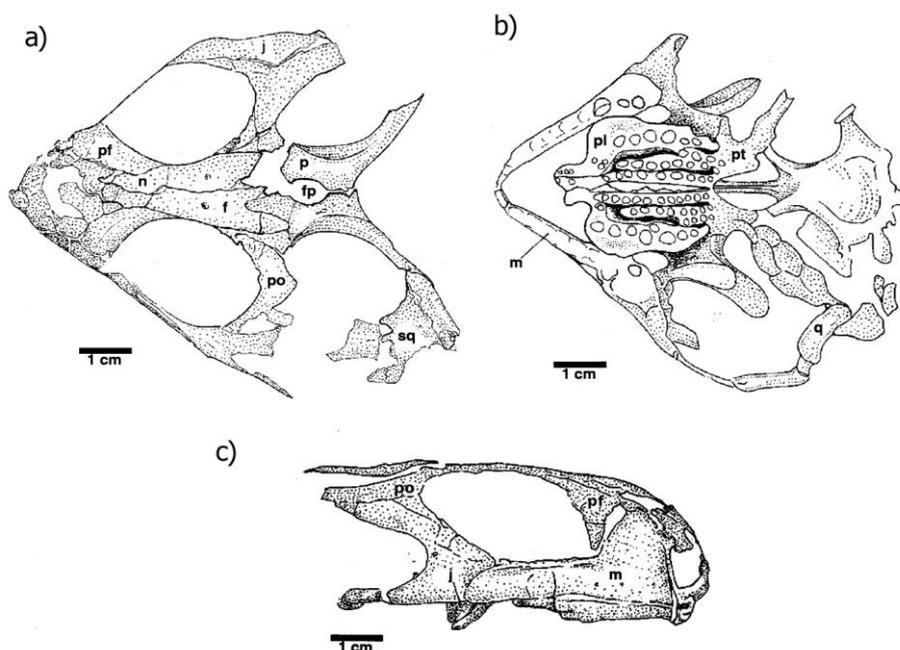


Figura 24 – Espécime MCN-PV 2852. (a) vista dorsal, (b) vista ventral, (c) vista lateral direita. Abreviações: f – frontal; fp – forame pineal; j – jugal; m – maxila; n – nasal; p – parietal; pf – pré-frontal; pl – palatino; po – pós-orbital; pt – pterigóide; q – quadrado. sq – squamosal;

Quanto à inferência de um movimento mastigatório propalinal em MCN-PV2852, defendido por Ferigolo (2000), a principal característica de diagnose nos esfenodontes é a extensão pela qual o palatino se mantém paralelo à maxila. Apenas os gêneros *Sphenodon*, *Opisthias* e *Priosphenodon* possuem as fileiras de dentes do palatino e da maxila paralelas por toda sua extensão, indicando a presença de eupropalinia. As espécies do gênero *Clevosaurus* assim como a maioria dos outros gêneros em que se pode verificar essa condição, apresentam apenas a metade anterior do palatino paralela à maxila. MCN-PV2852, assim como os demais espécimes estudados da coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do IGEO/UFRGS, encaixa-se neste padrão, apresentando a fileira de dentes palatinos alargada, acompanhando a maxila por metade de sua própria extensão (Fig. 24), o que não caracteriza a propalinia. No entanto, cabe lembrar que as conclusões referentes a MCN-PV2852 foram baseadas na literatura (FERIGOLO, 2000; 2009) e que, para conclusões mais sólidas haveria a necessidade de uma observação direta do material. Também é importante salientar que se faz necessária uma descrição formal deste espécime que defina finalmente sua identidade taxonômica e que discuta com mais profundidade sua anatomia morfo-funcional.

Com base nas considerações acima, assume-se aqui que todos os espécimes estudados (UFRGS-PV-0740-T, UFRGS-PV-0746-T, UFRGS-PV-0753-T, UFRGS-PV-0972-T, UFRGS-PV0974T, UFRGS-PV-1152-T), bem como MCN-PV2852, pertençam a *Clevosaurus brasiliensis* e, portanto, assim foram codificados na matriz de dados da análise filogenética, conforme discutido a seguir.

9. ANÁLISE FILOGENÉTICA

A presente análise buscou aprimorar os resultados obtidos anteriormente por ARANTES *et al* (2009), por meio de uma verificação mais aprofundada dos caracteres craninos e mandibulares de *Clevosaurus brasiliensis*, obtida através da descrição anatômica de novos espécimes, além da modificação nas definições de alguns caracteres e inclusão de novos táxons (*Gephyrosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Clevosaurus bairdi*, *Clevosaurus petilus*, *Clevosaurus mcgilli*, *Ankylosphenodon*, *Sphenovipera* e *Theretairus*).

Das três espécies de *Clevosaurus* descritas por Wu (1994), optou-se por utilizar os táxons *Clevosaurus petilus* e *Clevosaurus mcgilli*, seguindo-se as observações de Sues *et al.* (1994), que consideram a terceira espécie, *Clevosaurus wangi*, como sinônima de *C. petilus*. Argumenta-se que os caracteres descritos por Wu (1994) como distinguidores entre *C. wangi* e *C. petilus*, tais como a presença de uma fenestra supratemporal oval orientada diagonalmente e um jugal com um processo anterior muito curto, podem claramente decorrer de deformações e quebras pós-morte.

Embora a análise filogenética aqui apresentada mantenha as espécies *C. petilus* e *C. mcgilli*, deve-se levar em conta as considerações de Jones (2006a) que, ao descrever novamente os espécimes analisados por Wu (1994), afirma que os caracteres utilizados na descrição original para distinguir o material entre três espécies distintas são questionáveis e podem ter se originado por problemas na preservação, quebra e possibilidades de variação ontogenética, preferindo, portanto, tratá-los apenas por *Clevosaurus sp.* até que sejam descritos novos materiais que possam elucidar a questão.

Os estados de caráter referentes a *Gephyrosaurus* e *Planocephalosaurus* são os mesmos utilizados por Reynoso (1996, 1997, 2000), Reynoso & Clark (1998) e Sues *et al.* (1994). Os de *C. bairdi*, *C. petilus* e *C. mcgilli* são aqueles utilizados por Sues *et al.* (1994) e foram complementados com base em descrições e ilustrações apresentadas por Sues *et al.* (1994), Wu (1994) e Jones (2006a). Os dados de *Ankylosphenodon* são retirados de Reynoso (2000), e os de *Sphenovipera* e *Theretairus* são aqueles utilizados em Reynoso (2005).

9.1. Caracteres modificados

Como já mencionado, alguns dos caracteres utilizados sofreram modificações em sua descrição, em relação à análise realizada anteriormente (ARANTES *et al.*, 2009), numa tentativa de torná-los mais claros e objetivos. Todos foram testados de modo que os estados de caráter de cada táxon não precisassem ser alterados. Estão aqui relacionados aqueles que sofreram mudanças mais significativas:

Caráter 6. *Processo pré-maxilar da maxila: alongado, participando da margem inferior da narina (0), reduzido ou ausente (1).*

Versão original: *Processo pré-maxilar da maxila: alongado (0), reduzido (1).* (REYNOSO, 1996, caráter 4; WU, 1994, caráter 1; SUES *et al.*, 1994, caráter 2)

A descrição do estado (0) foi complementada, adicionando-se uma nova informação (participação do processo na margem inferior da narina) que melhor o distingue da condição derivada.

Caráter 8. *Altura máxima da porção posterior da maxila, em relação à altura no nível do processo ascendente: menos da metade da altura (0), igual ou maior à metade da altura (1).*

Versão original: *Porção posterior da maxila: afinando gradualmente ou muito estreita (0), larga (1).* (REYNOSO, 1996, caráter 5; WU, 1994, caráter.2)

A descrição dos estados de caráter, que anteriormente eram de natureza contínua, foi modificada para uma medida mais exata, que delimita as duas condições.

Caráter 18. *Ângulo entre a linha de sutura medial e a margem posterior dos processos póstero-laterais dos parietais: maior que 90 graus (0), aproximadamente 90 graus (1), menor que 90 graus (2).*

Versão original: *Margem posterior do parietal: muito encurvada (0), levemente encurvada (1), convexa (2).* (REYNOSO, 1996, caráter.12; WU, 1994, caráter.8)

A descrição deste caráter foi completamente remodelada, de modo que os estados, que

anteriormente dependiam de uma interpretação subjetiva, possam agora ser determinados a partir de medidas exatas

Caráter 23. *Comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide, em relação ao comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais: ausente (0), menor que a metade (1), igual ou maior que a metade (2).*

Versão original: *Contato entre pterigóides medialmente: ausente (0), pequeno contato (1), contato amplo (2).* (REYNOSO, 1997, caráter 48)

Os estados de caráter originais, pela sua natureza contínua, estavam sujeitos a interpretações subjetivas. Portanto, buscou-se identificar uma relação entre medidas exatas que refletisse, em dados objetivos, os estados originais.

Caráter 25. *Região central do pterigóide entre os três ramos: ocupando até 1/3 da extensão ântero-posterior dos pterigóides (0), ocupando mais de 1/3 (1).*

Versão original: *Região central do pterigóide entre os três ramos: curta (0), alongada (1).* (REYNOSO, 1996, caráter.17; WU, 1994, caráter.34; SUES *et al.*, 1994, caráter.30)

Neste caráter, da mesma forma, optou-se por adotar medidas exatas que se correlacionassem com exatidão com os estados contínuos apresentados anteriormente.

Caráter 43. *Implantação dentária: pleurodonte (0), um grau de acrodontia posterior (1), totalmente acrodonte (2), anquilotecodonte (3)*

Versão original: *Implantação dentária: pleurodonte (0), um grau de acrodontia (1), totalmente acrodonte (2).* (REYNOSO, 1996, caráter 26; WU, 1994, caráter 21; SUES *et al.*, 1994, caráter 19)

Aqui foi adicionado o estado (3), como determinado por Reynoso (2000), exclusivo ao gênero *Ankylosphenodon*, também incluído na análise atual.

Caráter 46. *Dentes caniniformes anteriores no dentário ou na maxila: ausentes (0), um dente (1) dois dentes (2).*

Versão original: *Dentes caniniformes anteriores no dentário ou na maxila: ausentes (0), presentes (1).* (REYNOSO, 1996, caráter 31; GAUTHIER *et al.*, 1988, caráter 51)

Foi adicionado o estado (2), como determinado por Reynoso (2005), compartilhado pelos gêneros *Sphenovipera* e *Theretairus*, ambos incluídos também na análise atual.

9.2. Lista de caracteres

Estão relacionados, abaixo, os caracteres utilizados na construção da matriz de dados:

1. Razão região ânterorbital / comprimento do crânio: um terço ou mais (0); entre um quarto e um terço (1); um quarto ou menos (2).

2. Órbita um terço do comprimento total do crânio ou maior (0); menor do que um terço do comprimento do crânio (1).

3. Razão fenestra supratemporal / comprimento da órbita: menos de um quarto (0); mais de um quarto (1).

4. Razão fenestra supratemporal / comprimento do crânio: um quarto ou menos (0); mais de um quarto (1).

5. Razão fenestra temporal inferior / comprimento do crânio: um quarto ou menos (0); mais de um quarto (1).

6. Processo pré-maxilar da maxila: alongado, participando da margem inferior da narina (0); reduzido ou ausente (1).

7. Processo pósterodorsal da pré-maxila, excluindo a maxila da margem posterior da narina: ausente (0); presente (1).

8. Altura máxima da porção posterior da maxila, em relação à altura no nível do processo ascendente: menos da metade da altura (0); igual ou maior à metade da altura (1).

9. Lacrimal: presente (0); ausente (1).

10. Processo dorsal do jugal: largo e curto (0); estreito e alongado (1).

11. Pré-frontal e pós-frontal profusamente esculpidos: ausente(0); presente(1).
12. Contato pré-frontal – jugal: ausente (0); presente (1)
13. Pós-orbital com crista dorsal e profunda concavidade ventro-lateral: ausente (0); presente (1).
14. Frontais: separados (0); fusionados (1).
15. Parietais: separados (0); fusionados (1).
16. Largura intertemporal dos parietais: mais larga do que largura interorbital (0); mais estreita (1).
17. Crista parietal: ausente (0); presente (1).
18. Ângulo entre a linha de sutura medial e a margem posterior dos processos pósterolaterais dos parietais: maior que 90 graus (0); aproximadamente 90 graus (1); menor que 90 graus (2).
19. Posição do forame parietal: posterior à margem anterior da fenestra supratemporal (0); no mesmo nível ou anterior (1).
20. Barra temporal inferior: alinhada com a fileira de dentes maxilares (0); curvada lateralmente (1)
21. Barra temporal inferior: incompleta (0); completa (1).
22. Forma posterior do palatino: afina-se posteriormente (0); relativamente largo posteriormente(1).
23. Comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide, em relação ao comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais: ausente (0); menor que a metade (1); igual ou maior que a metade (2).
24. Abertura posterior da vacuidade interpterigóide ou separação relativa dos processos pósteromediais do pterigóide: mais larga que a largura máxima da vacuidade (0); tão larga quanto a vacuidade (1); mais estreita que a vacuidade (2).
25. Região central do pterigóide entre os três ramos: ocupando até 1/3 da extensão ântero-posterior dos pterigóides (0); ocupando mais de 1/3 (1).

26. Pterigóide: formando a margem da fenestra suborbital (0); excluído da fenestra suborbital (1).

27. Fenestra suborbital: maxila formando a margem da fenestra suborbital (0); maxila excluída (1).

28. Forame do quadrado-quadradojugal: pequeno (0); alargado (1).

29. Forame do quadrado-quadradojugal: entre o quadrado e o quadradojugal (0); inteiramente dentro do quadrado (1).

30. Emarginação do quadrado-quadradojugal: pronunciada (0); reduzida (1).

31. Supratemporal: presente (0); fusionado ou ausente (1).

32. Movimento da mandíbula: ortal (0); propalinal (1).

33. Grau de propalínia, medido pela extensão da fileira de dentes palatinos ou o comprimento em que os palatinos se mantêm paralelos à maxila: fileira palatal pequena, linha paralela restrita à região anterior (0); fileira alargada, palatinos acompanhando a maxila por metade de sua própria extensão (1); palatinos acompanhando a maxila por toda sua extensão, 'eupropalínia' (2).

34. Região anterior da mandíbula: com dentes (0); edentatada (1).

35. Comprimento ântero-posterior da sínfise mandibular: fina (0); larga (1); larga com um agudo processo póstero-ventral (2); larga com um processo ventro-medial arredondado mas bem definido (3).

36. Sínfise mandibular: sínfise vertical, desprovida de projeções ventrais (0); sínfise projetada ântero-dorsalmente, com a margem rostral formando um ângulo com mais de 120 graus com a margem ventral do dentário (1); sínfise vertical, mas com diversas projeções ventrais (2).

37. Desenvolvimento dorsal da sínfise mandibular: moderadamente desenvolvida (0); bem projetada ântero-dorsalmente, comparável a um caniniforme (1).

38. Forame mandibular: pequeno (0); grande (1).

39. Cavidade glenóide: superfície lisa, sem uma crista central ântero-posterior (0); superfície alongada e assimétrica, com uma forte crista central ântero-posterior (1); faceta simétrica com uma forte crista central ântero-posterior (2).

40. Processo coronóide: ausente ou fraco, menos da metade da mandíbula (0); pronunciado, aproximadamente metade da mandíbula (1); tão alto quanto a mandíbula (2).

41. Processo retroarticular: pronunciado (0); reduzido, projetado em direção caudal (1); reduzido, dorsalmente curvado (2).

42. Processo posterior do dentário: curto, não atingindo o nível da glenóide (0); alongado, atingindo o nível da glenóide (1); alongado, atingindo o final da glenóide (2).

43. Implantação dentária: pleurodonte (0), um grau de acrodonia posterior (1); totalmente acrodonte (2); anquilotecodonte (3)

44. Substituição de dentes: alternada (0); adição de dentes atrás da mandíbula (1).

45. Regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na região anterior da maxila e do dentário: ausente, somente dentes pleurodonte (0); presente, com dentes pleurodonte juvenis (1); presente, com dentes juvenis adicionais acrodonte (2); ausente, somente dentes acrodonte adicionais (3).

46. Dentes caniniformes anteriores no dentário ou na maxila: ausentes (0); um dente (1); dois dentes (2).

47. Facetas de desgaste laterais e mediais em dentes marginais: ausentes ou pouco desenvolvidas (0); bem estabelecidas (1).

48. Largura dos dentes marginais: forma circular, igual ou menor do que o comprimento (0); forma quadrada, expandidos médio-lateralmente (1); forma retangular, transversalmente achatados (2).

49. Número de dentes pré-maxilares: mais do que sete (0); de sete a quatro (1); três ou menos (2).

50. Dentes pré-maxilares: separados (0); formando uma estrutura em forma de cunha em indivíduos maduros (1).

51. Forma dos dentes maxilares posteriores: cones simples (0); com flanges pósteromediais pequenas em pelo menos um dente (1); com flanges extensivos (2).

52. Dentes maxilares com flanges ânterolaterais: ausentes (0); presentes (1).

53. Número de fileiras de dentes palatinos: mais do que uma (0); apenas uma, mais um dente isolado relictual (1); uma única fileira lateral de dentes (2).

- 54.** Flanges na fileira de dentes palatinos: ausentes (0); presentes em alguns (1).
- 55.** Região anterior do palatino com dentes hipertrofiados: ausente (0); presente (1).
- 56.** Número de fileiras de dentes no pterigóide: três ou mais (0); duas (1); uma ou ausente (2).
- 57.** Flanges ântero-laterais nos dentes do dentário: ausentes (0); presentes em pelo menos um dente (1).
- 58.** Dentes mandibulares com flanges ântero-mediais: ausente (0); presente (1).
- 59.** Cristas dentárias em dentes adicionais adultos: ausente (0); presente (1).
- 60.** Processo posterior nas costelas da segunda vértebra sacral: pequeno (0); proeminente (1); ausente (2).
- 61.** Margem posterior do ísquio: não interrompida do acetábulo à sínfise mediana (0); tubérculo na margem posterior (1); processo posterior proeminente (2).
- 62.** Tamanho do úmero em relação ao comprimento da coluna vertebral pré-sacral: 0,2 ou menos (0); mais de 0,2 (1).
- 63.** Tamanho da tíbia em relação ao comprimento da coluna vertebral pré-sacral: 0,25 ou menos (0); mais de 0,25 (1).
- 64.** Tamanho do fêmur em relação ao comprimento da coluna vertebral pré-sacral: menos de 0,3 (0); igual ou mais de 0,3 (1).
- 65.** Tamanho do rádio em relação ao comprimento da coluna vertebral pré-sacral: menos de 0,15 (0); igual ou mais de 0,15 (1).
- 66.** Comprimento do crânio: menor do que 30 mm (0); 30-90 mm (1); igual ou maior do que 100 mm (2).
- 67.** Forma dorsal das zigapófises: achatadas (0); protuberantes (1).

A matriz de dados obtida pela análise contém 67 caracteres e 26 táxons (Tabela 2). Através do programa Nona (GOLOBOFF, 1993) foi gerado um cladograma (Fig. 25) com número de passos (L) igual a 166 e índice de consistência (IC) igual a 54.

Tabela 2 – Matriz de caracteres, na qual: ? = dado não disponível (*missing data*); * = polimorfismo (0 e 1); - = caráter não aplicável.

	1									2									3														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	
Squamata	0	*	*	0	*	0	?	0	0	*	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	?	0
<i>Gephyrosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Diphydontosaurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Brachyrhinodon</i>	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Homoeosaurus</i>	0	*	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	*	1	1	1	1	2	0	0	1	0	?	?	?	?	1	
<i>Kallimodon</i>	0	1	1	1	0	?	0	1	1	?	0	0	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	?	?	?	?	?	1
<i>Sapheosaurus</i>	1	1	?	1	0	0	?	1	?	0	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Planocephalosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Palaeopleurosaurus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Polysphenodon</i>	2	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	?	1	?	?	?	?	?	0		
<i>Clevosaurus hudsoni</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>C. bairdi</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	?	?	0	1	1	?	0	0	0	0	0
<i>C. petilus</i>	1	?	1	?	?	1	1	?	1	1	0	0	?	0	?	0	0	0	0	1	?	0	?	?	1	1	1	?	0	0	0	0	0
<i>C. mcgilli</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	0	?	0	0	0	0	1	?	1	?	?	?	0	1	1	?	?	?	0	0	0
<i>C. brasiliensis</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	?	?	?	0	0	0	0
<i>Pamizinsaurus</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ankylosphenodon</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Sphenovipera</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Theretairus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Zapatadon</i>	1	0	-	0	1	?	?	0	1	?	?	1	?	?	1	?	1	?	1	?	1	0	2	2	1	0	?	1	0	1	0	1	1
<i>Sphenodon</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Cynosphenodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Opisthias</i>	?	1	?	?	?	1	1	1	1	?	1	1	0	0	1	1	?	1	1	?	1	2	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Toxolophosaurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Eilenodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Priosphenodon</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	1

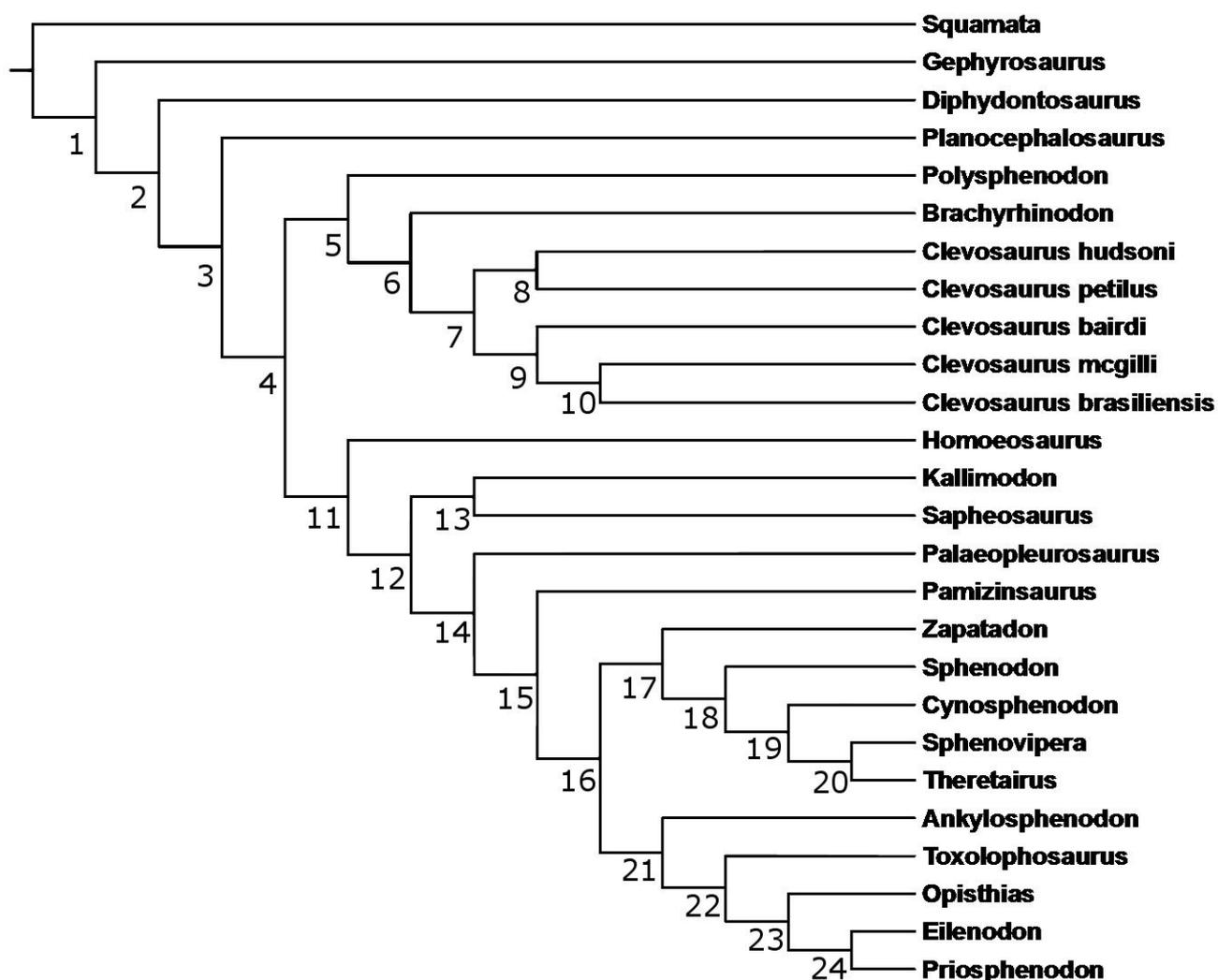


Figura 25 Cladograma obtido pelo programa NONA e editado com Winclada (L = 166; CI= 54). Clados: 1, Rhynchocephalia; 2, Sphenodontia; 4, Sphenodontidae; 5, Clevosauridae; 13, Sappeosauridae; 17, Sphenodontinae; 22, Opisthodontia (ver a lista de sinapomorfias de cada clado no Apêndice 2).

O resultado obtido através da análise filogenética mantém a configuração geral obtida no estudo anterior (ARANTES *et al.*, 2009) e é consistente com as tendências gerais demonstradas pelos resultados obtidos por Apesteguía & Novas (2003). As sinapomorfias diagnósticas de cada clado encontram-se relacionadas no Apêndice 2. Os novos táxons incluídos (*Gephyrosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Clevosaurus bairdi*, *Clevosaurus petilus*, *Clevosaurus mcgilli*, *Ankylosphenodon*, *Sphenovipera* e *Theretaurus*) ficaram distribuídos de acordo com as tendências esperadas com base em outras análises (SUES *et al.* 1994,

REYNOSO, 1996, 2000, 2005), não interferindo na configuração geral do cladograma obtido anteriormente (ARANTES *et al.*, 2009). Pode-se dizer, ainda, que as relações entre estes novos táxons e seus relativos mais próximos ficou melhor resolvida em relação às tentativas realizadas nos trabalhos citados, nos quais freqüentemente encontravam-se dispostos em politomias.

A Família Clevosauridae, reunindo os gêneros *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon* e *Clevosaurus*, permanece bem definida, e fica diagnosticada pelas sinapomorfias não ambíguas: 1(2), região ânterorbital um quarto ou menos do comprimento total do crânio; 53(1), uma fileira de dentes palatinos, mais um dente isolado relictual. Servem de diagnóstico ainda duas sinapomorfias ambíguas: 10(1), processo dorsal do jugal estreito e alongado; 24(1), abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade.

A inclusão de novas espécies de *Clevosaurus*, por sua vez, veio fornecer informações mais detalhadas quanto às relações entre os representantes desse gênero. A espécie aqui estudada, *C. brasiliensis*, ficou agrupada junto *C. mcgilli* e *C. bairdi*, corroborando a afirmação de Bonaparte & Sues (2006) de que estes táxons seriam mais relacionados entre si.

Todas as espécies do gênero *Clevosaurus* ficaram consistentemente agrupadas. O gênero foi definido pela sinapomorfia não ambígua 27(1), maxila excluída da margem da fenestra suborbital. Outras quatro sinapomorfias ambíguas definem o agrupamento: 7(1), presença do processo pósterodorsal da pré-maxila que exclui a maxila da margem posterior da narina; 23(2), comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide igual ou maior que a metade do comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais; 31(0), supratemporal presente, e 35(2) sínfise mandibular larga, com um agudo processo pósteroventral.

Dentro do gênero pode-se distinguir dois agrupamentos distintos. Um deles reúne as espécies *Clevosaurus hudsoni* e *C. petilus*, associadas entre si com base na sinapomorfia ambígua 1(1), região ânterorbital entre um quarto e um terço do comprimento total do crânio. O outro grupo é composto por *Clevosaurus bairdi*, *C. mcgilli* e *C. brasiliensis*, que foram reunidos pela presença da sinapomorfia ambígua 12(1), presença de um contato entre o pré-frontal e o jugal.

A espécie *C. bairdi* foi diferenciada de *C. mcgilli* e *C. brasiliensis* por possuir a sinapomorfia ambígua 16(1), largura intertemporal dos parietais mais estreita do que a largura interorbital, um dos estados de caráter responsáveis, também, pela definição da espécie *C.*

hudsoni. O estado de caráter que define *Clevosaurus mcgilli*, a sinapomorfia ambígua 22(1), palatino relativamente largo posteriormente, é contestado por Jones (2006a) por ter sido diagnosticado a partir de um exemplar mal preservado, em que o elemento identificado na posição do palatino consistiria num fragmento de osso isolado.

A espécie *Clevosaurus brasiliensis* ficou definida com base em três sinapomorfias ambíguas: 2(0), órbita um terço do comprimento total do crânio ou maior; 4(0) fenestra supratemporal um quarto ou menos do comprimento total do crânio; 59(0) cristas dentárias ausentes. A condição deste último caráter, elaborado por Apesteguia & Novas (2005) é desconhecida para os outros exemplares do gênero, exceto por *C. hudsoni*, o qual apresenta condição contrária a esta. São notáveis, ainda, algumas características não codificadas como caracteres que diferenciam a espécie brasileira de *Clevosaurus mcgilli*, a espécie mais próxima segundo os resultados da análise, que pode ser distinta claramente pela presença de supratemporais em forma de “V”, além do alargamento posterior dos palatinos, que conferem à fenestra sub-orbital uma forma em “L”, ambos comprovadamente ausentes em *Clevosaurus brasiliensis*.

A nova análise filogenética mostra que *C. brasiliensis* está mais proximamente relacionado à *C. mcgilli*, do Jurássico Inferior da China, e *C. bairdi*, do Jurássico Inferior do Canadá. No entanto, a possibilidade de uma unificação das espécies da Formação Lufeng, como sugerida por Jones (2006a), potencialmente implicaria num rearranjo das relações dentro de *Clevosaurus*.

10. CONCLUSÕES

- Todos os espécimes analisados neste estudo, pertencentes ao Laboratório do Setor de Paleovertebrados do IGEO/UFRGS, coletados no município de Faxinal do Soturno, no afloramento Linha São Luiz, referente à “Formação Caturrita” (Triássico Superior), podem ser atribuídos a *Clevosaurus brasiliensis* com base nos seguintes caracteres: região ânterorbital curta, com aproximadamente um quarto do comprimento do crânio; duas fileiras de dentes no pterigóide, com dentes adicionais posicionados lateralmente a estes; maxila com dois dentes grandes, da série adicional, seguidos por dois ou três dentes menores.

- O espécime MCN-PV2852 é considerado como pertencente ao gênero *Clevosaurus* pela presença do processo posterior da pré-maxila e pelo contato lateral entre ectopterigóide e palatino. Pode, ainda, ser vinculado a *C. brasiliensis*, com base na presença dos dentes adicionais no pterigóide, laterais às duas fileiras de dentes.

- Com exceção de UFRGS-PV-0972-T e de UFRGS-PV-0613-T (BONAPARTE & SUES, 2006), os materiais analisados correspondem a indivíduos adultos. O estado sub-adulto dos primeiros é inferido com base em seu menor tamanho, além da ausência da camada óssea secundária na maxila e no dentário.

- Até o momento apenas um táxon de esfenodonte é registrado para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul (Formação Caturrita), *C. brasiliensis*.

- A Família Clevosauridae permanece coesa, reunindo os gêneros *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus*, e *C. brasiliensis* está mais relacionado a *Clevosaurus mcgilli* e *Clevosaurus bairdi*, entre os representantes do gênero.

- A diagnose da Família Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006 passa a ser: região ânterorbital com um quarto ou menos do comprimento total do crânio; fenestra temporal inferior com pelo menos um quarto do comprimento total do crânio; processo pré-maxilar da maxila pequeno ou ausente; uma fileira de dentes palatinos, mais um dente isolado relictual.

11. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, F. & RIBEIRO, A.M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 286, n. 3-4, p. 202-217.
- ANDREIS, R.; BOSSI, G. & MONTARDO, D. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Anais Congresso Soc. Bras. Geologia*. 31, Camboriú, v. 2, p. 659-673.
- APESTEGUIA, S., & NOVAS, F. N. 2003. Large Cretaceous sphenodontia from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana: *Nature*, v. 425, p. 609-612.
- ARANTES, B.A.; SOARES, M.B. & SCHULTZ, C.L. 2009. *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: anatomia pós-craniana e relações filogenéticas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 12, p. 43-54.
- ARAÚJO, D.C. & GONZAGA, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, II CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA 1, 1980. Actas, Buenos Aires, UBA, p. 159-174.
- BENTON, M.J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 84, p. 97-164.
- BENTON, M.J. 1990. *Vertebrate Palaeontology*. Harper Collins Academic, London, 363 p.
- BENTON, M.J. 2008. *Paleontologia dos Vertebrados*. 1ª ed. Atheneu Editora São Paulo, São Paulo, 464 p.
- BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *National Sciences Museum Monographs*. v. 15, p. 89-109.

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

BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.; SCHULTZ, C.L. & RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. v. 5, n. 5-27.

BONAPARTE, J.F. & SUES, H.D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, v. 49, p.917-923.

CARROLL, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W.H. Freeman and Company, New York, 698 p.

CARROLL, R.L. & CURRIE, P.J. 1991. The Early Radiation of Diapsid Reptiles. In: Schultze, H.P. & Trueb, L. (ed.), *Origins of the Higher Groups of Tetrapods*. Comstock Publishing Associates. p. 354-424.

CARROLL, R.L. & WILD, R. 1994. Marine members of the Sphenodontia. In: *In the Shadow of the Dinosaurs, Early Mesozoic Tetrapods*. Edited by Nicholas C. Fraser and Hans-Dieter Sues, Cambridge University Press, p. 70-83.

CISNEROS, J.C. & SCHULTZ, C.L. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. v. 227, p. 365-380.

DIAS-DA-SILVA, S.; DIAS, E.V. & SCHULTZ, C. L. 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*, v. 15, p. 131-136.

EVANS, S.E.; PRASAD, G.V.R. & MANHAS, B.K. 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. *Zoological Journal of the Linnean*

Society. v. 133, n. 3, p. 309-334.

FERIGOLO, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: HOLZ, M. & ROS, L. F. . *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS/CIGO, Porto Alegre, p. 236-245.

FERIGOLO, J. 2009. Esfenodontes: os répteis mais primitivos do mundo no Rio Grande do Sul. In: DA-ROSA, A.A.S. (Org.). *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Santa Maria: Universidade Federal de Santa Maria, p. 89-105

FERIGOLO, J. & LANGER, M.C. 2006. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology*, v. 19, n. 1, p. 23-33.

FRASER, N.C. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia:Sphenodontida). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*. v. 321, n. 1204, p. 125-178.

FRASER, N.C. & BENTON, M.J. 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and relationships of the sphenodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*. v. 96, p. 413-45.

FRASER, N.C. & WALKDEN, G.M. 1984. The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. *Palaeontology*, v. 27, part 3, p. 575 – 595.

GAUTHIER, J.; ESTES, R. & DE QUEIROZ, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: ESTES, R. & PREGILL, G (eds.): *The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*, Stanford University Press, Palo Alto, p. 15-98.

GÜNTHER, A. 1867. Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen), *Philosophical Transactions of the Royal Society*, v.157, p. 595-629.

GOLOBOFF, P.A. 1993. “NONA”, *Version 2.0 Program and Documentation*.

HOWES, G. B. & SWINNERTON, H.H. 1901. On the Development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with Remarks on the Egg, on the Hatching, and on the Hatched Young. *The Transactions of the Zoological Society of London*, v. 16, n. 1, p. 1–84.

JONES, M.E.H. 2006a. The Early Jurassic clevosauroids from China (Diapsida: Lepidosauria). In: Harris et al., *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 37, p. 548-562.

JONES, M.E.H. 2006b. Tooth diversity and function in the Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). In: BARRET, P.M.; EVANS, S.E. (eds) *Ninth International symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota*. London, UK: Natural History Museum. p. 55-58.

KISCHLAT, E-E. & LUCAS, S. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 23, n. 2, p. 464-467.

LANGER, M.C.; RIBEIRO, A.M.; SCHULTZ, C.L. & FERIGOLO, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, v. 41, p. 201-218.

LEAL, L.A.; AZEVEDO, S.K.; KELLNER, A.W. & DA ROSA, A.S. 2003. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa*. v. 690, p. 1-24.

MARTINELLI, A.; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L. & RUBERT, R. 2005. A new tritheledontid from the Late Triassic of Brazil and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*. v. 42, p. 191-208.

NIXON, K.C. 1999-2002. WinClada ver 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.

POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A Vida dos Vertebrados*. 3ª ed. Atheneu Editora, São Paulo. 699 pp.

REYNOSO, V.-H. 1996. A Middle Jurassic Sphenodon-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 16, p. 210-221.

REYNOSO, V.-H. 1997. A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 17, p.52-59.

REYNOSO, V.-H, AND J. M. CLARK. 1998. A dwarf sphenodontian from the Huizachal Formation of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 18, p. 333-339.

REYNOSO, V.-H. 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia:Diapsida) from the Tlayua formation (Albian), Central Mexico. *Journal of Paleontology*. v. 74, n. 1, p. 133-148.

REYNOSO, V.-H. 2005. Possible evidence of a venom apparatus in a Middle Jurassic sphenodontian from the Huizachal red beds of Taumaupilas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. v. 25, n. 3, p. 646-654.

ROMER, A.S. 1956. *The Osteology of the Reptiles*, University of Chicago Press. 722p.

RUBERT, R.R. & SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, v. 31, n. 1, p. 71-88.

SÄILÄ, L. K. 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. *Palaeontology*, v. 48, p. 817-831.

SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; BARBERENA, M.C.; SCHULTZ, C.L. & LAVINA, E.L. 1995. Bioestratigrafia da Formação Santa Maria: utilização das cenozonas como horizontes de correlação. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, UBEA/PUCRS, Série Ciências da Terra*, v. 1, p. 43-50.

SCHERER C.M.S. & HOLZ, M. 1995. Aspectos climáticos do Triássico Superior: uma visão global. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia*. UBEA/PUCRS, ser. Ciências da Terra, n.1, p. 33-42.

SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria, do Triássico Superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. *In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS*, 5, Santa Maria, *Boletim de Resumos*, p. 41.

SUES, H.-D., SHUBIN, N.H. & OLSEN, P.E. 1994. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhyncocephalia) from the McCoy Brook formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 14(3): 327-340.

SUES, H.-D & REISZ R.R. 1995. First record of the early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhyncocephalia) from the southern hemisphere. *Journal of Paleontology*. Vol. 69, No. 1, pp. 123-126.

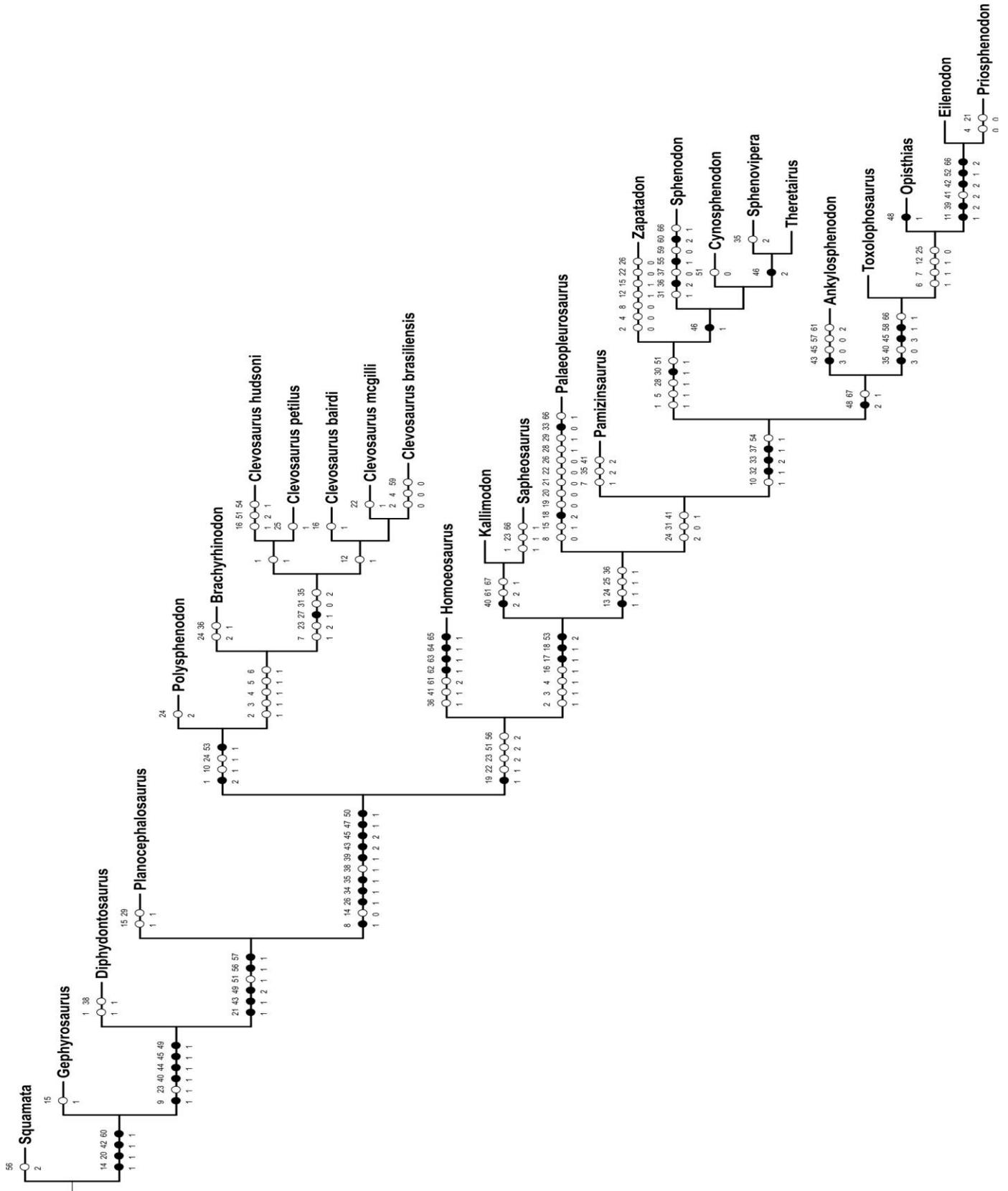
WILLISTON, S.W. 1925. *The osteology of the reptiles*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

WU, X-C., 1994, Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia: In: *In the Shadow of the Dinosaurs, Early Mesozoic Tetrapods*. Edited by Nicholas C. Fraser and Hans-Dieter Sues, Cambridge University Press, p. 38-69.

ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.G.V., FACCINI, U.F. & CHEMALE JR, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of the southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*. V. 161, p. 85-105.

APÊNDICE 1

Cladograma obtido, representado com todos os caracteres e seus estados, bem como sinapomorfias (pontos negros) e homoplasias (pontos brancos). L = 166; IC = 54.



APÊNDICE 2

Diagnose dos cladogramas segundo árvore de consenso estrito: o asterisco (*) indica estados de caráter homoplásticos.

Clado 1. Rhynchocephalia: 14(1) frontais fusionados; 20(1) barra temporal inferior curvada lateralmente; 42(1) processo posterior do dentário alongado, atingindo o nível da glenóide; 60(1) processo posterior nas costelas da segunda vértebra sacral proeminente.

Clado 2. Sphenodontia: 9(1) lacrimal ausente; 23(1)* Comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide menor do que a metade do comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais (conv. *Sapheosaurus*); 40(1) processo coronóide pronunciado, aproximadamente metade da mandíbula; 44(1) substituição de dentes por adição de dentes atrás da mandíbula; 45(1) regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na extremidade anterior da maxila e do dentário presente, com dentes pleurodontes juvenis; 49(1) de sete a quatro dentes pré-maxilares.

Clado 3. 21(1) barra temporal inferior completa; 43(1) um grau de acrodontia na porção posterior das fileiras de dentes; 49(2) número de dentes pré-maxilares igual a três ou menos; 51(1)* dentes maxilares posteriores com flanges póstero-mediais em pelo menos um dente (conv. Sphenodontinae); 56(1) duas fileiras de dentes no pterigóide; 57(1) flanges ântero-laterais nos dentes do dentário presentes em pelo menos um dente.

Clado 4. Sphenodontidae: 8(1) porção posterior da maxila, igual ou maior à metade da altura no nível do processo ascendente; 14(0) frontais separados; 26(1) pterigóide excluído da fenestra suborbital; 34(1) região anterior da mandíbula edentada; 35(1) sínfise mandibular larga ântero-posteriormente; 38(1)* forame mandibular grande; 39(1) cavidade glenóide alongada e assimétrica, com uma forte crista central ântero-posterior; 43(2) implantação dentária totalmente acrodonte; 45(2) regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na extremidade anterior da maxila e do dentário presente, com dentes juvenis adicionais acrodontes; 47(1) facetas de desgaste mediais e laterais em dentes marginais bem

estabelecidas; 50(1) dentes pré-maxilares formando uma estrutura em forma de cunha em indivíduos maduros.

Clado 5. *Clevosauridae*: 1(2) região ânterorbital um quarto ou menos do comprimento total do crânio; 10(1)* processo dorsal do jugal estreito e alongado (conv. clado 16); 24(1)* abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade (conv. clado 14); 53(1) uma fileira de dentes palatinos, com um dente isolado relictual.

Clado 6. *Brachyrhinodon* + *Clevosaurus*: 2(1)* órbita menor do que um terço do comprimento total do crânio (conv. clado 12); 3(1)* fenestra supratemporal com mais de um quarto do comprimento da órbita (conv. clado 12); 4(1)* fenestra supratemporal com mais de um quarto do comprimento do crânio (conv. clado 12); 5(1)* fenestra temporal inferior com mais de um quarto do comprimento do crânio (conv. *Sphenodontinae*); 6(1)* processo pré-maxilar da maxila reduzido ou ausente (conv. clado 23).

Clado 7. *Clevosaurus*: 7(1)* processo póstero-dorsal da pré-maxila excluindo a maxila da margem posterior da narina, presente (conv. *Pamizinsaurus*, clado 23); 23(2)* Comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide igual ou maior que a metade do comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais (conv. clado 11); 27(1) maxila excluída da fenestra suborbital; 31(0)* supratemporal presente (conv. clado 15); 35(2)* sínfise mandibular larga, com um agudo processo pósteroventral (conv. *Pamizinsaurus*).

Clado 8. *Clevosaurus hudsoni* + *Clevosaurus petilus*: 1(1)* região ânterorbital entr um quarto e um terço do comprimento do crânio (conv. *Sapheosaurus*, *Sphenodontinae*).

Clado 9. *Clevosaurus bairdi* + *Clevosaurus mcgilli* + *Clevosaurus brasiliensis*: 12(1)* contato entre pré-frontal e jugal presente (conv. clado 23).

Clado 11. 19(1) forame parietal no mesmo nível ou anterior à margem anterior da fenestra supratemporal; 22(1)* palatino relativamente largo posteriormente(conv. *Clevosaurus mcgilli*); 23(2)* Comprimento do contato medial entre os pterigóides anterior à vacuidade interpterigóide igual ou maior que a metade do comprimento entre a extremidade anterior dos pterigóides e o nível da margem anterior dos processos laterais (conv. *Clevosaurus*); 51(2)*

dentes maxilares posteriores com flanges extensivos (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 56(2)* uma fileira de dentes no pterigóide, ou ausentes (conv. Squamata).

Clado 12. 2(1)* órbita menor do que um terço do comprimento total do crânio (conv. clado 6); 3(1)* fenestra supratemporal com mais de um quarto do comprimento da órbita (conv. clado 6); 4(1)* fenestra supratemporal com mais de um quarto do comprimento do crânio (conv. clado 6); 16(1)* largura intertemporal dos parietais mais estreita do que a largura interorbital (conv. *Clevosaurus hudsoni*); 17(1) crista parietal presente; 18(1) Ângulo de aproximadamente 90° entre a linha de sutura medial e a margem posterior dos processos póstero-laterais dos parietais; 53(2) uma única fileira de dentes no palatino.

Clado 13. Sapeosauridae: 40(2) processo coronóide tão alto quanto a mandíbula; 61(2) processo posterior proeminente na margem posterior do ísquio (conv. *Ankylosphenodon*)*; 67(1)* zigapófises achatadas dorsalmente (conv. clado 21).

Clado 14.: 13(1) pós-orbital com crista dorsal e profunda cavidade ventro-lateral; 24(1)* abertura posterior da vacuidade interpterigóide tão larga quanto a vacuidade (conv. Clevoosauridae); 25(1)* Região central do pterigóide entre os três ramos ocupando mais de 1/3 da extensão ântero-posterior dos pterigóides (conv. *Clevosaurus petilus*); 36(1)* sínfise mandibular projetada ântero-dorsalmente, com a margem rostral formando um ângulo com mais de 120 graus com a margem ventral do dentário (conv. *Brachyrhinodon*).

Clado 15. 24(2)* abertura posterior da vacuidade interpterigóide mais estreita que a vacuidade (conv. *Brachyrhinodon*); 31(0)* supratemporal presente (conv. *Clevosaurus*); 41(1)* processo retroarticular reduzido, projetado em direção caudal (conv. *Homoeosaurus*)

Clado 16. 10(1)* processo dorsal do jugal estreito e alongado (conv. Clevoosauridae); 32(1) movimento propalinal da mandíbula; 33(2) palatinos acompanhando a maxila por toda sua extensão, indicando 'eupropalinia'; 37(1) sínfise mandibular bem projetada ântero-dorsalmente, comparável a um caniniforme; 54(1)* flanges presentes em alguns dentes palatinos (conv. *Clevosaurus hudsoni*).

Clado 17. Sphenodontinae: 1(1)* região ânterorbital entre um quarto e um terço do comprimento do crânio (conv. clado 8); 5(1)* fenestra temporal inferior com mais de um

quarto do comprimento do crânio (conv. clado 6); 28(1)*(conv. *Palaeopleurosaurus*); 30(1) emarginação do quadrado-quadradojugal reduzida; 51(1)* dentes maxilares posteriores com flanges póstero-mediais em pelo menos um dente (conv. clado 3).

Clado 18. 46(1) um dente caniniforme anterior no dentário ou na maxila.

Clado 20. 46(2) dois dentes caniniformes anteriores no dentário ou na maxila.

Clado 21. 48(2) dentes marginais transversalmente achatados; 67(1)* zigapófises achatadas dorsalmente (conv. Sapeosauridae).

Clado 22. Opisthodontia: 35(3) sínfise mandibular larga, com um processo ventro-medial arredondado; 40(0)* processo coronóide ausente ou fraco; 45(3) regionalização dentária com dentes juvenis pequenos na extremidade anterior da maxila e do dentário ausente, comente com dentes adicionais acrodontes; 58(1) dentes mandibulares com flanges ântero-mediais; 66(1)* comprimento do crânio de 30 a 90mm (conv. *Sphenodon*).

Clado 23. 6(1)* processo pré-maxilar da maxila reduzido ou ausente (conv. clado 6); 7(1)* processo póstero-dorsal da pré-maxila excluindo a maxila da margem posterior da narina, presente (conv. *Pamizinsaurus*, clado 7); 12(1)* contato entre pré-frontal e jugal presente (conv. clado 9); 25(0)* região central do pterigóide entre os três ramos: ocupando até 1/3 da extensão ântero-posterior dos pterigóide..

Clado 24. 11(1) pré-frontal e pós-frontal profusamente esculpido; 39(2) cavidade glenóide simétrica, com uma forte crista medial ântero-posterior; 41(2)* processo retroarticular reduzido, curvado dorsalmente (conv. *Pamizinsaurus*); 42(2) processoposterior do dentário alongado, atingindo o final da glenóide; 52(1) dentes maxilares com flanges ântero-laterais; 66(2) crânio com 100mm ou mais.