

LA FAUNA LOCAL DE FAXINAL DO SOTURNO, TRIÁSICO TARDÍO DE RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

JOSE F. BONAPARTE

Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Calle 26, n° 512, 6600, Mercedes, Buenos Aires, Argentina.
bonajf@speedy.com.ar

CESAR L. SCHULTZ, MARINA B. SOARES

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
marina.soares@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

AGUSTÍN G. MARTINELLI

Laboratório de Geologia, FACIP, UFU, Av. José João Dib, 2545, 38300-132, Ituiutaba, MG, Brasil.
agustin_martinelli@yahoo.com.ar

ABSTRACT – THE FAXINAL DO SOTURNO LOCAL FAUNA, LATE TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL. The rich assemblage of small size tetrapods recorded in a fine sandstone package from the locality of Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brazil, provides the opportunity to know several synchronous *taxa* that would integrate a real faunistic association. The non-mammalian cynodonts are the most taxonomically diverse group, being represented by the ictidosaur *Riograndia guaibensis*, the tritheledontid *Irajatherium hernandezi* and the brasilodontids *Brasilodon quadrangularis* and *Brasilitherium riograndensis*. Beyond these little cynodonts, a new one was discovered, *Minicynodon maieri* gen. et sp. nov., that is still closest related to mammaliformes than the brasilodontids cited. The parareptilia are represented by *Soturnia caliodon*, a procolophonid vinculated to *Hypsognathus*. Sphenodontia is represented by *Clevosaurus brasiliensis* which represents the oldest record of the group for South America. A new Lepidosauria non-rhynchocephalian, *Cargninia enigmatica* gen. et sp. nov., was also discovered in this locality. The basal saurischia dinosaur *Guaibasaurus candelariensis* is the biggest animal from this fossil association. The study of the fauna of Faxinal do Soturno has brought relevant information about anatomic and evolutionary implications concerning the represented groups, as well biochronological, paleoecological and paleobiogeographic aspects.

Key words: Upper Triassic, Procolophonia, Lepidosauria, Sphenodontia, Dinosauria, Cynodontia.

RESUMO – A rica associação de pequenos tetrápodes encontrada em um pacote de arenitos finos na localidade de Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brasil, oferece a oportunidade de conhecer um conjunto de táxons contemporâneos, que integrariam uma real associação faunística. Os cinodontes não-mamalianos constituem o grupo mais diverso, estando representados pelo ictidossauro *Riograndia guaibensis*, pelo triteledonte *Irajatherium hernandezi* e pelos brasilodontes *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis*. Além destes, um novo táxon foi descoberto, *Minicynodon maieri* gen. et sp. nov., ainda mais relacionado aos mamíferos do que os brasilodontes citados. Os pararrépteis estão representados por *Soturnia caliodon*, um procolofonídeo relacionado a *Hypsognathus*. Sphenodontia está representado por *Clevosaurus brasiliensis*, que representa o registro mais antigo deste grupo na América do Sul. Um novo lepidossauro não-rincocefálio, *Cargninia enigmatica* gen. et sp. nov., que tem afinidade com *Icarosaurus*, foi também descoberto nesta localidade. O dinossauro saurísquio basal, *Guaibasaurus candelariensis* é o maior animal desta associação fóssil. O estudo da Fauna de Faxinal do Soturno tem trazido informações muito relevantes acerca das implicações anatômicas e evolutivas relacionadas aos grupos ali representados, além de aportes biocronológicos, paleoecológicos e paleobiogeográficos.

Palavras-chave: Triássico Superior, Procolophonia, Lepidosauria, Sphenodontia, Dinosauria, Cynodontia.

INTRODUCCIÓN

Las características saltuarias de los afloramientos fosilíferos Triásicos del sur de Brasil sumado a las condiciones tectónicas de la región han dificultado seriamente la correlación estratigráfica entre las numerosas y reducidas

áreas fosilíferas, de este modo, creando incertidumbres paleobioestratigráficas, especialmente en aquellas localidades representadas por materiales poco variados taxonomicamente o fragmentarios. Ello ha dado lugar a que las interpretaciones biocronológicas, especialmente de la rica Formación Santa María, tengan bases poco sólidas cuando

se intenta definir si determinadas localidades corresponden al Ischigualastense o al Chañarensis del Triásico Medio de Argentina. No obstante, varias localidades fosilíferas permiten, por la asociación de sus fósiles y su comparación con las asociaciones Triásicas de Argentina, reconocer su correspondencia con determinados niveles de esas asociaciones (e.g. Schultz, 1995; Rubert & Schultz, 2004; Langer, 2005, Langer *et al.*, 2007).

La variada asociación de tetrápodos de pequeño tamaño registrada en un paquete de areniscas de la limitada localidad fosilífera de Linha São Luiz, en la ciudad de Faxinal do Soturno (Rio Grande do Sul, Brasil) que se describe en este trabajo, ofrece la oportunidad de conocer diversos taxones sincrónicos que integrarían una real asociación faunística, además de una unidad bioestratigráfica (Cenozona de Mammaliomorpha, *sensu* Schultz & Soares, 2006). Su conocimiento puede brindar relevante información sobre los caracteres de sus integrantes con implicaciones evolutivas sobre cada uno de los grupos representados, como así también sobre aspectos biocronológicos y paleoecológicos. En verdad se trata de materiales que por su diversidad, abundancia y tipo de preservación ofrecen perspectivas muy claras para su comparación e interpretación con otras faunas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los especímenes aquí tratados han sido coleccionados en una cantera abandonada ubicada a 1,5 km del centro de Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul (Brasil), en dirección noroeste, próximo al camino para el Barrio de Santo Antônio (53°30'23"O/29°34'08"S), en la localidad denominada Linha São Luiz. Todos estos materiales fueron encontrados en una capa de areniscas finas rojizas pertenecientes a la sección media de la Formación Caturrita, Cenozona de Mammaliomorpha (Andreis *et al.*, 1980; Rubert & Schultz, 2004; Schultz & Soares, 2006) (Figura 1). Los materiales se encuentran depositados en las colecciones del Triásico del Museu de Paleontología de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil) (UFRGS-PV-T) y en el Museu de Ciências Naturais de la Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil) (MCN PV).

SISTEMATICA PALEONTOLÓGICA

Procolophonidae Seeley, 1888

Leptopleuroninae Ivakhnenko, 1979

Soturnia caliodon Cisneros & Schultz, 2003

(Figura 2)

Material. El ejemplar tipo MCN PV 2738, consiste de un esqueleto semi-articulado con cráneo (Figura 2) y mandíbula incompleta, algunas vértebras, costillas y un húmero. Un segundo espécimen (UFRGS-PV-1112-T), con la dentición más bien preservada, fue encontrado en la misma localidad y descrito por Cabreira & Cisneros (2009).

Comentarios. La descripción y comparaciones realizadas por los autores demuestran que se trata del primer procolofónido

leptopleuronino gondwánico. Este clado era solo reconocido en el Triásico Tardío de la región laurásica de Pangea. También se ha sugerido que *S. caliodon* es una forma muy derivada en su grupo, mostrando afinidades muy evidentes con *Hypsognathus fenneri* de América del Norte (Cisneros, 2008).

Cisneros & Schultz (2003) discuten la edad de los afloramientos portadores de esta especie y se inclinan por asignar una edad Carniano Superior, mientras que Cabreira & Cisneros (2009) consideran la edad en el Eonoriano.

Lepidosauriformes Gauthier, Estes & de Queiroz, 1988

Lepidosauria Haeckel, 1866

Familia indet.

Carginia gen. nov.

Etimología. *Carginia*, en honor al Padre Daniel Cargin, incansable colector de fósiles triásicos en el sur de Brasil.

Diagnosis. Dentario más bajo y con dientes más grandes que en *Kuehneosaurus*, acercándose a los caracteres de *Icarosaurus* pero con dientes más gruesos que este. Altura del dentario mayor que en *Paliguana*. Con dientes más pequeños y numerosos que en el género chino *Fulengia youngi*.

Carginia enigmatica sp. nov.

(Figura 3)

Etimología. *Enigmatica* en referencia a su dudosa asignación taxonómica.

Holotipo. UFRGS-PV-1027-T: consiste en un fragmento de dentario izquierdo desde la fenestra mandibular hacia delante, con seis dientes pequeños y un alveolo posterior (Figura 3).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Cantera abandonada ubicada a 1,5 km al noroeste del centro de la ciudad de Faxinal do Soturno (53°30'23"O/29°34'08"S), en la localidad denominada Linha São Luiz, próxima al Barrio Santo Antônio, Faxinal do Soturno, Brasil. Banco de areniscas finas, masivas, de la sección media de la Formación Caturrita, Coloradense inferior (Bonaparte, 1973), Neocarniano-Eonoriano, Cenozona de Mammaliomorpha.

Diagnosis. Igual que para el género.

Descripción y discusión. El sector preservado de dentario corresponde a algo más de la mitad de su largo original. Es más alto en la región posterior, disminuyendo hasta el tercer diente preservado. De allí hacia delante se estima una altura menor pero constante.

Los seis dientes preservados ocupan gran parte del borde superior del dentario. Estimamos que en el sector anterior faltante del dentario podría haber no más de 6 dientes, totalizando, posiblemente unos 12-13 dientes.

Los dientes preservados tienen 0,4 a 0,5 mm de extensión mesiodistal, probablemente subacrodontes pues su ajuste a los alvéolos es muy marcado no diferenciándose el límite entre alvéolos y dientes. Este carácter nos permite considerar a *Carginia* como un lepidosaurio no rincocefálico (Gauthier *et al.*, 1988; Rieppel, 1994). Los dientes están im-

plantados más cerca del borde lingual de la superficie alveolar que del borde bucal. En la cara lingual del dentario se observa un escalón próximo al borde alveolar, el que está limitado ventralmente por una saliente marcada del dentario, convexa lingualmente.

Las características de este dentario difieren marcadamente de *Kuehneosaurus* sp. (Colbert, 1970, fig. 8) por ser proporcionalmente más bajo y con dientes proporcionalmente más

grandes en el género de Inglaterra. Pero se asemejan, en las proporciones del dentario y de sus dientes con *Icarosaurus* del Triásico Tardío de Nueva Jersey (EUA), descrito por ese autor. La descripción de la implantación de los dientes de *Icarosaurus* coincide básicamente con los caracteres presentes en el dentario de *Carninia*. No obstante, esos caracteres por sí solos no habilitan para identificar el taxón brasileño con *Icarosaurus*.

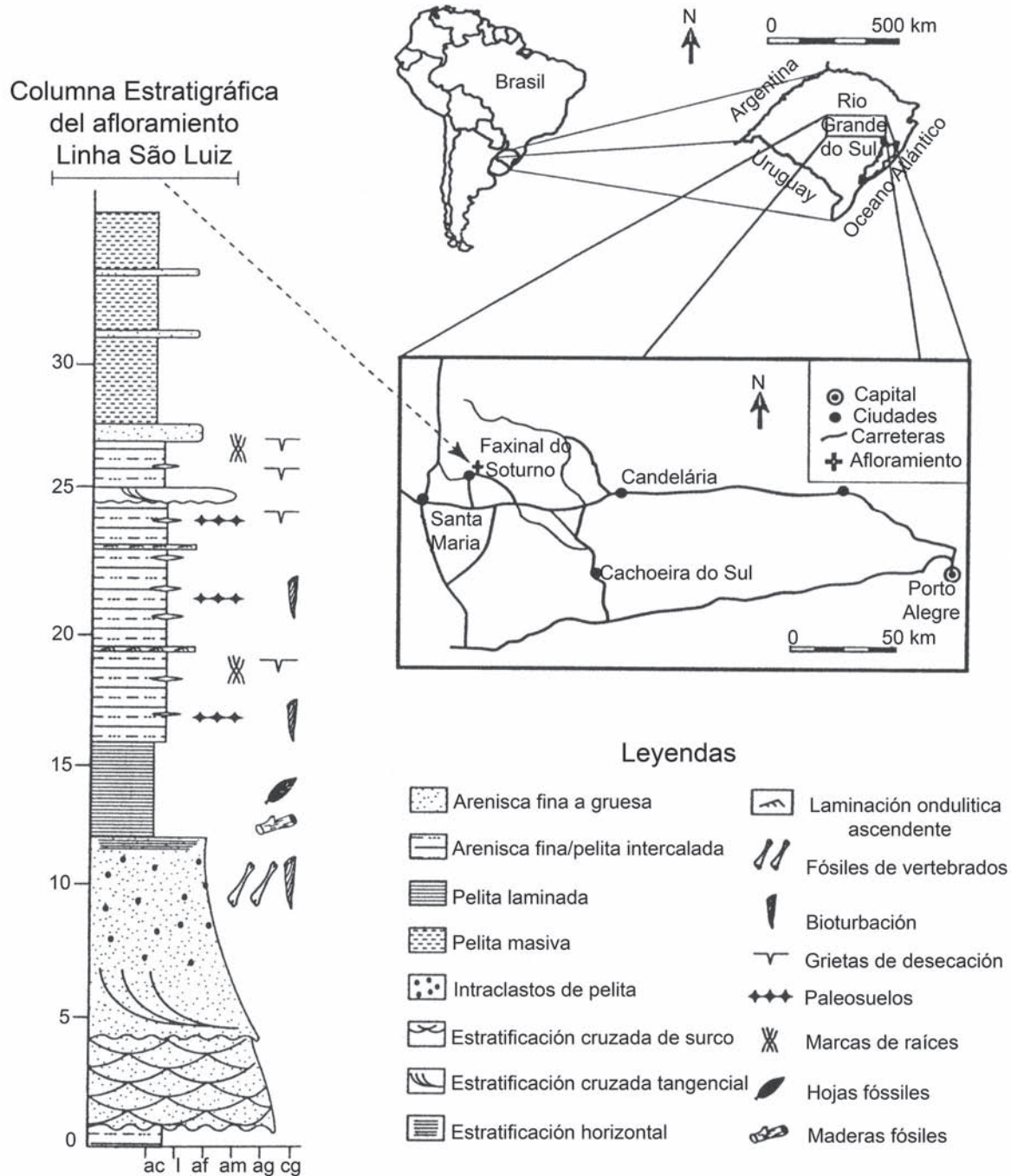


Figura 1. Mapa de localización de la ciudad de Faxinal de Soturno, Rio Grande do Sul, Brasil, y columna estratigráfica del afloramiento Linha São Luiz (modificado de Bonaparte *et al.*, 2003).

Figure 1. Location map of the town of Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brazil, and stratigraphic column of the Linha São Luiz outcrop (modified from Bonaparte *et al.*, 2003).

La altura de la mandíbula que describimos lo diferencia de *Paliguana* del Pérmico-Triásico de África del Sur (Broom, 1903; Estes, 1983) que posee el dentario bajo y grácil. En cambio lo asemeja a *Fulengia youngi* (Carroll & Galton, 1977) del Triásico Tardío de China. Aunque este último, además de tener un dentario alto, posee dientes sensiblemente más gran-

des y menos numerosos que en la mandíbula de Faxinal do Soturno.

Las afinidades de este taxón son aún inciertas, pero de todos modos, UFRGS-PV-1027-T indicaría la presencia de un nuevo taxón de lepidosaurio no rincocefálico, hasta ahora desconocido en las asociaciones faunísticas triásicas sudamericanas.

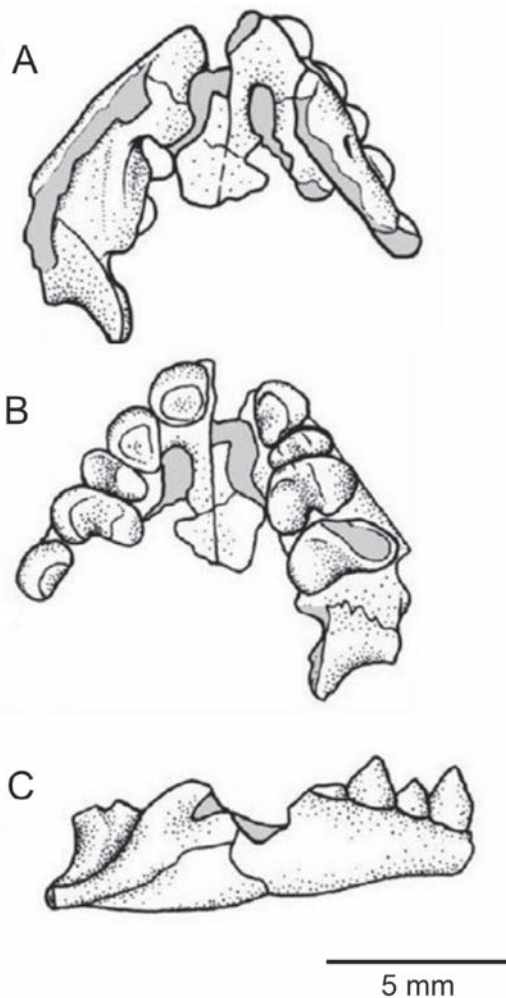


Figura 2. Porción anterior del cráneo de *Soturnia caliodon* (MCN PV 2738) en vista dorsal (A) y ventral (B); mandíbula en vista lateral (C) (tomado de Cisneros & Schultz, 2003).

Figure 2. Anterior portion of the skull of *Soturnia caliodon* (MCN PV 2738) in dorsal (A) and ventral (B) views; lower jaw in lateral view (C) (after Cisneros & Schultz, 2003).

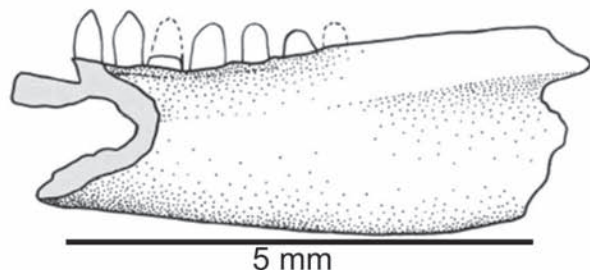


Figura 3. Porción de dentario izquierdo de *Cargninia enigmatica* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1027-T) en vista lateral.

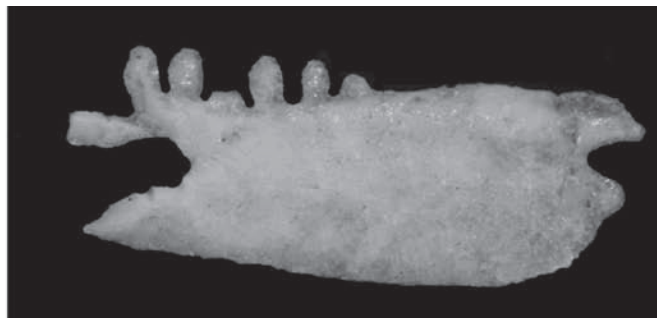
Figure 3. Portion of the left dentary of *Cargninia enigmatica* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1027-T) in lateral view.

Lepidosauria Haeckel, 1866
 Rhynchocephalia Günter, 1867
 Sphenodontia Williston, 1925
 Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006
Clevosaurus brasiliensis Bonaparte & Sues, 2006
 (Figura 4)

Material. El ejemplar tipo UFRGS-PV-0748-T es un cráneo y mandíbulas articuladas, completo, con leve deformación dorsoventral (Figure 4). El ejemplar referido, UFRGS-PV-0613-T, consiste de un cráneo y mandíbula incompletos de un ejemplar juvenil. Se refiere a esta especie el espécimen ilustrado y descrito por Ferigolo (2000, figs. 4-6; 2009, figs. 5-6), MCPV 2852.

Comentarios. En los niveles fosilíferos de la localidad Linha São Luiz, en Faxinal do Soturno, este taxón es el que se registra con mayor frecuencia. Sin embargo, *Clevosaurus brasiliensis* también se ha registrado, pero en menor medida, en otro afloramiento de la Formación Caturrita, ubicado unos 200 km al este de Faxinal do Soturno, en la localidad de Sesmaria do Pinhal, unos 8 km al oeste de la ciudad de Candelária (Rio Grande do Sul), sobre la margen de la ruta nacional RST 287 a Santa Maria.

Descripción y discusión. De acuerdo con Bonaparte & Sues (2006), *Clevosaurus brasiliensis* se diferencia de las restantes especies del género por la combinación de los siguientes rasgos: región preorbital muy corta representando sólo el 20% del largo total del cráneo y la presencia de un grupo de 3 a 5 dentículos pterigoides ubicados por detrás y lateralmente a la fila longitudinal de los dientes pterigoides. El ejemplar holotipo corresponde a un individuo adulto por el extenso desarrollo de la dentina secundaria o hueso secundario (Kieser *et al.*, 2009) formando amplias superficies labiales en los maxilares y dentarios, con obliteración de los dientes anteriores.



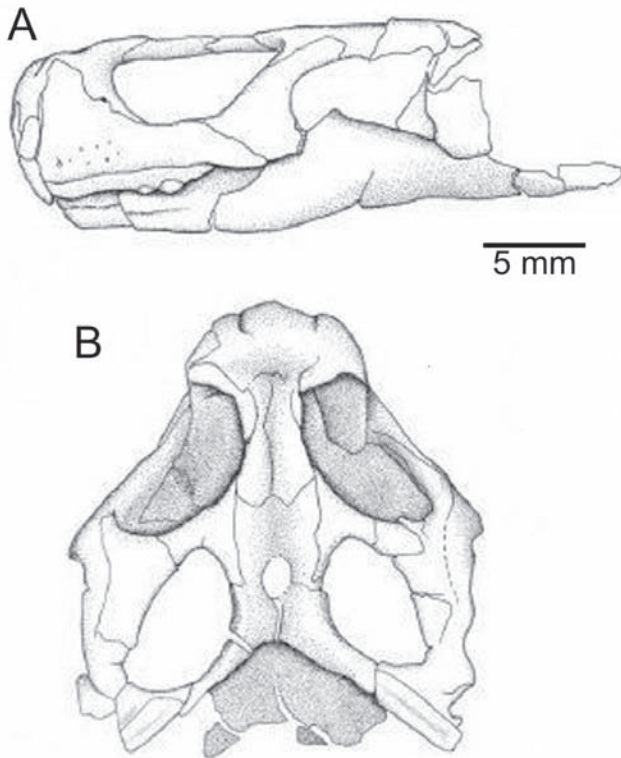


Figura 4. Cráneo de *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0748-T) en vista lateral (A) y dorsal (B) (tomado de Bonaparte & Sues, 2006).

Figure 4. Skull of *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0748-T) in lateral (A) and dorsal (B) views (after Bonaparte & Sues, 2006).

El largo del cráneo holotipo es de 23 mm medidos desde el punto más anterior del rostro a la escotadura formada por ambos parietales en el plano axial. La referencia del material tipo al género *Clevosaurus* se basa en la exclusión del maxilar de los bordes de las narinas externas como resultado del extenso proceso posterior del premaxilar. También comparte con otras especies del género la delimitación de la fenestra suborbital sólo por el ectopterigoides y palatino.

C. brasiliensis muestra estrechas relaciones con *C. bairdi* del Jurásico Inferior de Canadá (Sues & Reisz 1995), y con *C. mcgilli* del Jurásico Inferior de China (Wu, 1994). El descubrimiento de *C. brasiliensis* demuestra la gran distribución geográfica de este género de esfenodontes pangéicos descrito originalmente de los rellenos de fisuras del Triásico Inferior de Inglaterra (Swinton, 1939).

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1888

Guaibasauridae Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999

Guaibasaurus candelariensis Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999

(Figura 5)

Material. El ejemplar UFRGS-PV-0725-T fue encontrado en el año 2002 y se trata de un esqueleto articulado, significativamente completo (Figura 5), al que le faltan las vértebras

cervicales y el cráneo debido a efectos de erosión que actúan en esos afloramientos. El ejemplar presenta sus miembros posteriores flexionados, con los pies ubicados por debajo de tibia y fibula y en parte debajo de la pelvis.

Comentarios. El holotipo de *Guaibasaurus candelariensis* (MCN PV2355) y el espécimen MCN PV2356 fueron hallados en un afloramiento de la localidad fosilífera de Sesmaria do Pinhal, cerca de la ciudad de Candelária. Un nuevo espécimen (UFRGS-PV-0725-T) fue hallado después en la localidad Linha São Luiz, Faxinal do Soturno.

Descripción y discusión. La anatomía ósea de *Guaibasaurus*, ahora mejor conocida por medio de este ejemplar articulado UFRGS-PV-0725-T (Bonaparte *et al.*, 2006a), sugiere que se trata de un Saurischia basal, con un mosaico de caracteres primitivos para sauriskios (por ejemplo, la presencia del acetábulo cerrado medialmente y los pubis laminares), además de otros típicos de sauropodomorfos basales (como el principio de hipertrofia del dígito I que caracteriza a los prosaurópodos desde sus formas más primitivas como *Thecodontosaurus*; Galton & Cluver, 1976) y terópodos basales (como, por ejemplo, rasgos en las vértebras dorsales y en las extremidades anteriores y posteriores que lo asemejan a *Coelophysis*; Colbert, 1989).

La información disponible hasta el momento permite sugerir que Guaibasauridae (Bonaparte *et al.*, 2006a) representa un taxón de sauriskios basales quizás ubicado antes de la dicotomía Sauropodomorpha-Theropoda. Lamentablemente no se conocen aún restos craneanos y cervicales de *Guaibasaurus* que podrían ayudar a interpretar con mejores fundamentos la posición sistemática de esta especie, que documenta la temprana radiación de los dinosaurios sauriskios.

Los miembros anteriores del espécimen UFRGS-PV-0725-T están algo flexionados lateralmente, indicando el conjunto que tenía aproximadamente una posición de descanso al morir y que luego no fue perturbada. Esta posición parece demostrar, contrariamente a lo sugerido por Langer (2003), que este dinosaurio basal tomaba una posición de descanso apoyando los extremos distales de pubis e isquion en el suelo, y flexionaba en zigzag sus extremidades posteriores como hacen las gallinas al echarse.

Cynodontia Owen, 1861

Probainognathia Hopson, 1990

Ictidosauria Broom, 1929

Familia Riograndidae Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001

Riograndia guaibensis Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001

(Figura 6)

Material. El espécimen UFRGS-PV-0596-T es un cráneo y mandíbulas prácticamente completos, con dentición (Figura 6) hallado en la localidad Linha São Luiz, Faxinal do Soturno.

Comentarios. El holotipo de esta especie, MCN PV2264, fue hallado en los afloramientos de Sesmaria do Pinhal, cerca de la ciudad de Candelária. Además, se han encontrado numerosos restos de *Riograndia* en Faxinal do Soturno, algunos

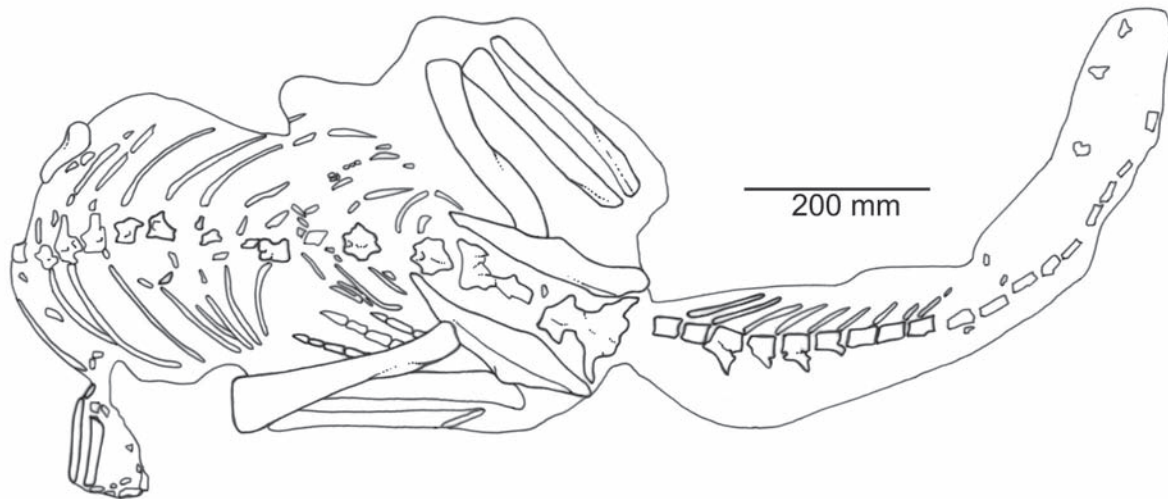


Figura 5. *Guaibasaurus candelariensis*. Esqueleto parcialmente articulado (UFRGS-PV-0725-T), en vista dorsal (A); reconstrucción del ilion derecho (UFRGS-PV-0725-T) en vista lateral (B) (tomado de Bonaparte *et al.*, 2007a).

Figure 5. *Guaibasaurus candelariensis*. Partially articulated skeleton (UFRGS-PV-0725-T), in dorsal view (A); reconstruction of the right ilium (UFRGS-PV-0725-T) in lateral view (B) (after Bonaparte *et al.*, 2007a).

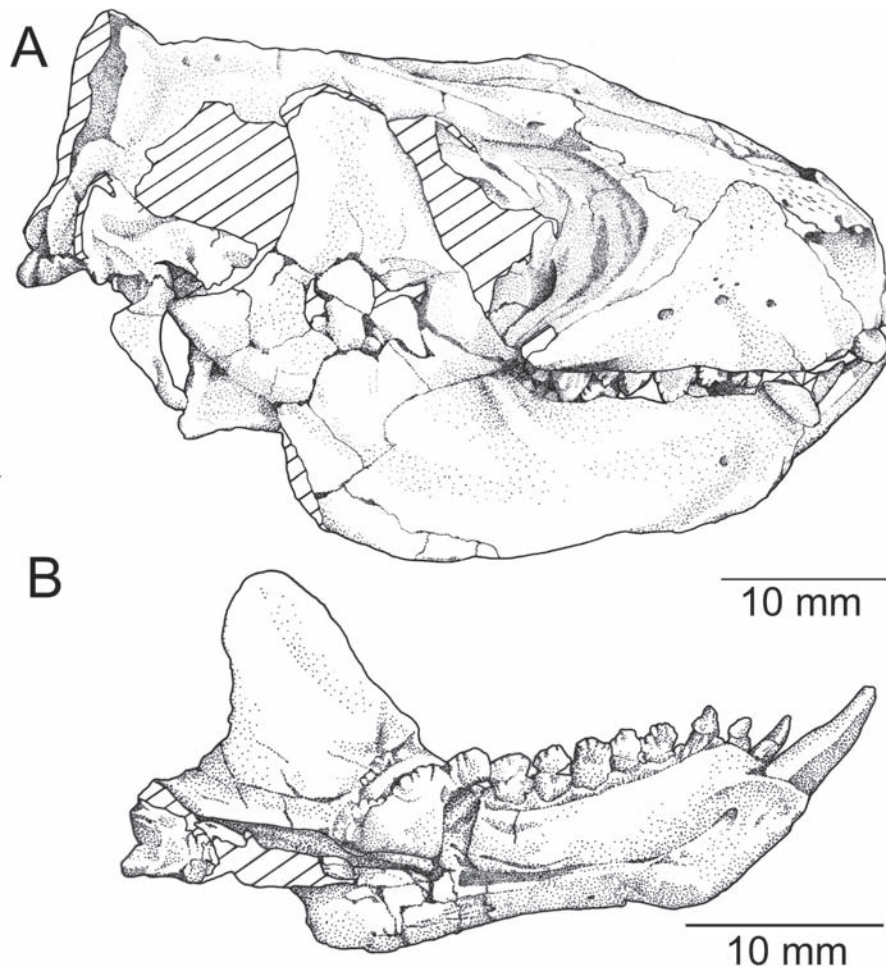


Figura 6. *Riograndia guaibensis*. A, Cráneo UFRGS-PV-0596-T en vista lateral; B, mandíbula UFRGS-PV-0624-T en vista lingual (tomado de Soares, 2004).

Figure 6. *Riograndia guaibensis*. A, Skull (UFRGS-PV-0596-T) in lateral view; B, lower jaw UFRGS-PV-0624-T in lingual view (after Soares, 2004).

de ellos excepcionalmente preservados. Tanto en Sesmaria do Pinhal, Candelária, como en Linha São Luiz, Faxinal do Soturno, es el cinodonte de mayor abundancia relativa. Un diente aislado de *Riograndia* (UFRGS-PV-1062-T) fue también encontrado en el afloramiento de donde procede *Jachaleria candelariensis* (Araújo & Gonzaga, 1980), ubicado unos 1,5 km para leste de la Localidad Sesmaria do Pinhal, cerca de la ciudad de Candelária. Este género de dicinodonte, por su vez, ocurre en los niveles transicionales entre las formaciones Ischigualasto y Los Colorados, en Argentina, representado por la especie *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1970, apoyando una edad Coloradense inferior (Bonaparte, 1973), Neocarniano-Eonoriano para la Fauna de Faxinal do Soturno. La presencia y abundancia de *Riograndia guaibensis* en distintas localidades de los niveles fosilíferos de la porción mediana de la Formación Caturrita lo califican para que este sea utilizado como taxón-guía para la Cenozona de Mammalianomorpha, cuya denominación deberá ser cambiada para “Zona de Asociación de *Riograndia*” (Soares *et al.*, en prensa).

Descripción y discusión. El cráneo tiene un largo cercano a los 35 mm, con el hocico corto y la región postorbitaria relativamente ancha. En esta especie el prefrontal, el postorbital y la barra postorbital están ausentes, y arco zigomático es grácil principalmente formado por el yugal. La fórmula dentaria de *Riograndia* es 3I/3i 1C/1c 7-9PC/8-9pc. Los incisivos son procumbentes y el I2 y el i1 son los más grandes. Tanto el canino superior como el inferior son reducidos. Los postcaninos superiores e inferiores poseen una morfología similar entre ellos. Son transversalmente delgados, con numerosas cúspides pequeñas alineadas mesiodistalmente que decrecen en tamaño mesial y distalmente, sin cingulum lingual o labial. Las raíces de los postcaninos muestran incipiente bifurcación.

La región basicraneana del espécimen UFRGS-PV-0596-T está muy bien preservada mostrando el proótico y opistótico como elementos separados, la fenestra ovalis grande con un borde óseo marcado, y la separación total entre el foramen jugular y la fenestra rotunda.

Filogenéticamente, *Riograndia* es considerado un primitivo ictidosaurio, principalmente por la morfología de sus dientes y por su paladar primario (Bonaparte *et al.*, 2001; Soares, 2004; Martinelli *et al.*, 2005; Martinelli & Rougier, 2007).

Tritheledontidae Broom, 1912

Irajatherium hernandezii Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert, 2005
(Figura 7)

Material. En la localidad Linha São Luiz, Faxinal do Soturno, se ha encontrado sólo una rama mandibular incompleta, UFRGS-PV-1029-T, a la que le falta el sector anterior al canino y, en la región posterior, la totalidad de la rama ascendente del dentario (Figura 7). De los dientes se ha preservado el

canino, no conocido en el holotipo de esta especie, cuatro postcaninos completos y el sector mesial del quinto postcanino.

Comentarios. El holotipo de *I. hernandezii*, UFRGS-PV-0599-T, proviene de la localidad Sesmaria do Pinhal, al oeste de ciudad de Candelária. Además de UFRGS-PV-1030-T, nuevos materiales se han encontrado en Faxinal do Soturno (véase Oliveira *et al.*, en prensa).

Descripción y discusión. En el espécimen UFRGS-PV-1030-T la identidad de la morfología de los postcaninos, el alto proporcional del dentario y la posición relativa del canal meckeliano coinciden con los rasgos presentes en el holotipo de esta especie descrita por Martinelli *et al.* (2005). Este ejemplar posee una superposición parcial de los postcaninos medios y posteriores, como sucede en *Riograndia* (Bonaparte *et al.*, 2001; Soares, 2004), que no es tan evidente en el holotipo, aunque en este último sólo se conocen dos dientes inferiores continuos. El canino mandibular es de gran tamaño, concordante con la presencia de una fosa paracarina en el maxilar (Martinelli *et al.*, 2005). En el holotipo el canino se encontraba en erupción y el tamaño del alveolo sugiere la presencia de un gran canino maxilar. Esta inferencia junto al nuevo material indican que ambos caninos tenían un tamaño considerable. Asimismo, los hábitos carnívoros de *Irajatherium hernandezii* parecen manifiestos por la estructura de sus postcaninos inferiores y superiores, el tamaño de sus caninos como así también por las pequeñas fracturas que presenta en algunas cúspides de los postcaninos inferiores.

Filogenéticamente, *Irajatherium* ocupa una posición basal entre ictidosaurios. *Irajatherium* y *Riograndia* poseen numerosos caracteres primitivos con respecto a *Chalimimia* del Noriano de Argentina (Bonaparte, 1980; Martinelli & Rougier, 2007) y los típicos triteledontidos del Jurásico Temprano (Gow, 1980; Luo, 1994). Su posición más basal entre ictidosaurios (Martinelli & Rougier, 2007) es una fuerte herramienta para considerar a la asociación faunística de Faxinal do Soturno como cronológicamente un poco más antigua que la fauna de la Formación Los Colorados (oeste de la Argentina).

Brasilodontidae Bonaparte, Martinelli & Schultz, 2005
Brasilodon quadrangularis Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003
(Figura 8)

Material. El holotipo UFRGS-PV-0611-T (Bonaparte *et al.*, 2003) es un cráneo incompleto que posee diversos caracteres diagnósticos que lo diferencian de otros cinodontes no mamalianos, especialmente en su dentición. El holotipo corresponde a un ejemplar juvenil-adulto que muestra la dentición intacta, sin desgaste o evidencias de reemplazo dentario. Otro ejemplar (UFRGS-PV-0716-T) consiste de un maxilar incompleto con seis postcaninos muy desgastados. El espécimen UFRGS-PV-0628-T consiste de cráneo y mandíbula articulados, con dentición (Figura 8).

Comentarios. Esta especie de cinodonte muy derivado se ha registrado en la localidad fosilífera de Linha São Luiz, Faxinal do Soturno, y en menor medida en la localidad de Sesmaria do Pinhal, Candelária.

Descripción y discusión. La fórmula dentaria de *Brasilodon* es $I\frac{1}{1}3 C1/1c 8-9PC/8-9pc$. Su dentición superior se caracteriza por postcaninos con una cúspide central grande y una pequeña cúspide mesial y distal a cada lado de ella, conformando una estructura simétrica en vista lateral. Además posee dos cúspides cingulares bucales ubicadas en la base de la corona. Los postcaninos inferiores son más variables en morfología en la hilera dentaria, con dientes más simples hacia delante. El plan general consiste en una cúspide central alta de posición labial, una cúspide accesoria mesial pequeña, ubicada en la base de la corona, y de dos a tres cúspides accesorias posteriores que disminuyen en tamaño hacia atrás. En el lado lingual poseen un cingulum mesial y distal que en algunos casos presenta diminutas cúspides. Los postcaninos inferiores más posteriores son sectoriales mientras que hacia el sector medio se hacen más rectangulares en vista oclusal. Tanto los postcaninos superiores como inferiores poseen raíces con principio de bifurcación.

El ejemplar UFRGS-PV-0716-T, con seis postcaninos muy desgastado, indica que durante gran parte de la vida de este individuo no ocurrían reemplazos dentarios (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005; véase Martinelli & Bonaparte, en prensa).

Esto también se evidencia en el holotipo y UFRGS-PV-0628-T que no muestran evidencias de reemplazo dentario.

Algunas características del cráneo de esta especie incluyen la ausencia de prefrontal, postorbitario y del arco postorbitario, la reducción del arco cigomático a un grácil yugal que se extiende muy posteriormente para contactar con el escamosal muy reducido en su proyección anterior, la cresta parietal muy reducida y la caja craneana más ancha y globosa que en otros cinodontes no mamalianos.

Brasilodon posee el proceso articular del dentario muy desarrollado, el cuadrado posee un proceso estapedial prominente, y el “receso estapedial” (Bonaparte *et al.*, 2005) con numerosos forámenes que indican la presencia de un complejo sistema vascular. No obstante, muestra al mismo tiempo algunos caracteres primitivos como la confluencia parcial de lo foramen yugular y de la fenestra rotunda, y el proótico y opistótico no fusionados totalmente.

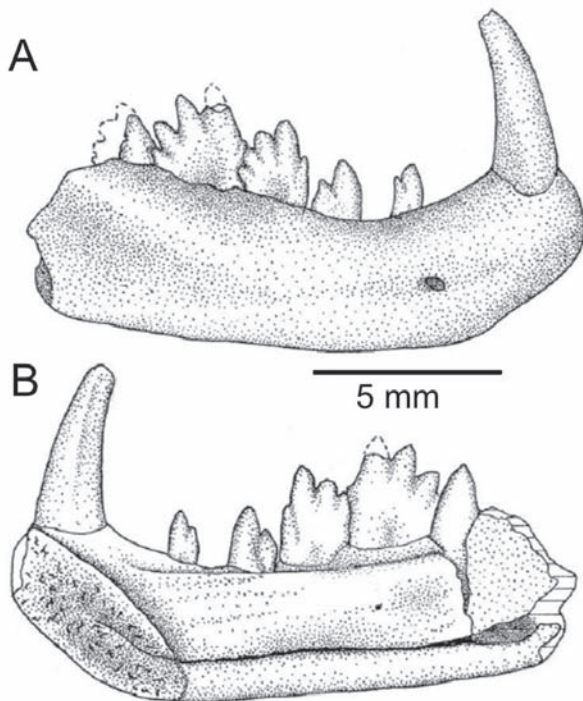


Figura 7. Rama mandibular incompleta de *Irajaterium hernandezii* (UFRGS-PV-1029-T), con el canino y cuatro postcaninos completos y el sector mesial del quinto postcanino. **A**, vista lateral; **B**, vista medial.

Figure 7. Incomplete mandibular ramus of *Irajaterium hernandezii* (UFRGS-PV-1029-T) with the canine, four complete postcanines and the mesial sector of the fifth postcanine. **A**, lateral view; **B**, medial view.

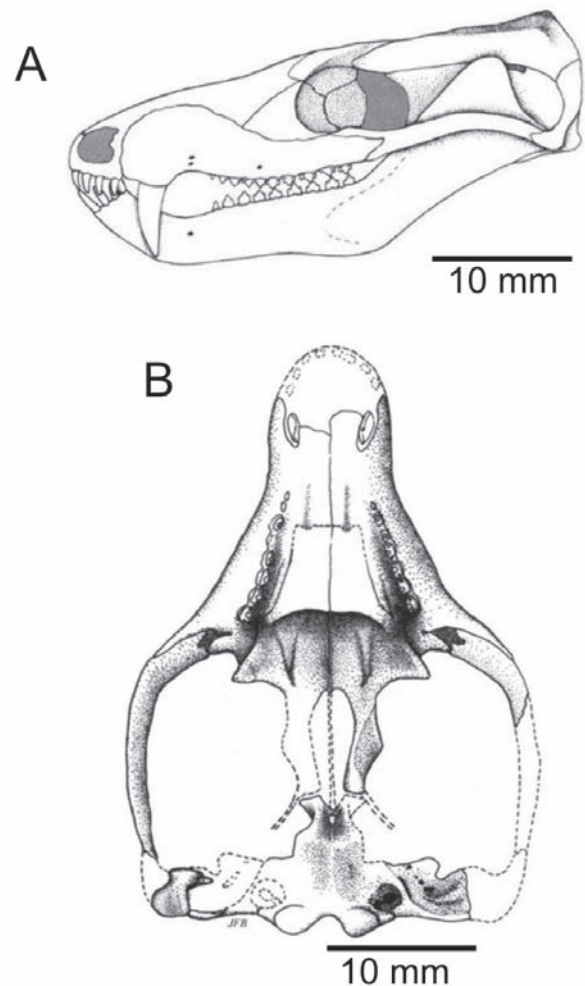


Figura 8. *Brasilodon quadrangularis* (UFRGS-PV-0628-T). **A**, reconstrucción del cráneo y mandíbula en vista lateral; **B**, reconstrucción del cráneo en vista palatal (tomado de Bonaparte *et al.*, 2005).

Figure 8. *Brasilodon quadrangularis* (UFRGS-PV-0628-T). **A**, reconstruction of the skull and lower jaw in lateral view; **B**, reconstruction of of the skull in palatal view (after Bonaparte *et al.*, 2005).

Brasilodontidae Bonaparte, Martinelli & Schultz, 2005
Brasilitherium riograndensis Bonaparte, Martinelli,
 Schultz & Rubert, 2003
 (Figura 9)

Material. El ejemplar holotipo UFRGS-PV-0594-T es un cráneo y mandíbulas incompletos pero con información sobre la región anterior y media del cráneo y de la mandíbula con sus huesos postdentarios. Otros ejemplares con cráneos y mandíbulas articuladas (e.g. UFRGS-PV-0929-T) (Figura 9) o solamente cráneo (e.g. UFRGS-PV-0804-T), han provisto de un caudal importante de información anatómica sobre esta pequeña especie cuyos cráneos oscilan en 21 a 23 mm de longitud.

Comentarios. Esta especie está representada por veinte y cuatro ejemplares identificados que incluyen cráneos y mandíbulas relativamente completos y numerosas mandíbulas aisladas. Esta especie ha sido encontrada tanto en la localidad Sesmária do Pinhal, Candelária como en Linha São Luiz, Faxinal do Soturno, pero está registrada con mayor frecuencia en esta última.

Descripción y discusión. La fórmula dentaria de esta especie es 4I+3Incisiviformes/i4, C1/1c 11-12PC/7-8pc. Posee los

postcaninos superiores con una cúspide central grande y dos cúspides accesorias, una anterior y otra posterior que le dan un aspecto simétrico, como en el caso de *Brasilodon*. Los dientes inferiores son asimétricos en vista lateral pues la cúspide principal se ha desplazado algo hacia delante y se manifiestan dos cúspides accesorias por detrás de la principal (cúspides c y d). Asimismo los postcaninos tienen una cúspide mesiolingual e prominente y sobre la cara lingual, en la mitad distal de la corona, poseen una cúspide accesoria (posiblemente cúspide g) y otra sobre el córner distolingual. Los postcaninos inferiores poseen una morfología más compleja hacia atrás, mostrando un imbricamiento entre postcaninos con la cara mesial cóncava (para alojar la cúspide accesoria posterior del diente precedente). Este sistema de encastramiento es un carácter presente en mamaliaformes basales, como por ejemplo en *Morganucodon* (Luo, 1994). Tanto los postcaninos superiores como inferiores poseen raíces con principio de bifurcación.

En la región basicraneana *Brasilitherium* muestra diversos caracteres mamalianos que lo diferencian de *Brasilodon*. Entre ellos posee el proótico fusionado al opistótico formando el periótico, posee un promontorium alargado y bulboso, y el foramen yugular está totalmente separado de la fenestra rotunda, entre otros rasgos.

Otro rasgo interesante, tanto observado en *Brasilitherium* como en *Brasilodon*, es la presencia de grandes vacuidades pterigoideas en individuos adultos. Estos rasgos son de suma importancia para comprender los diversos procesos que acontecieron en la reorganización del mesocráneo para la constitución de una estructura típica mamaliana (Bonaparte *et al.*, 2006; Martinelli & Rougier, 2007).

En una reciente publicación, Liu & Olsen (2010) sugieren que *Brasilitherium* es sinónimo de *Brasilodon* y que sólo éste último es un taxón válido. Mantenemos aquí la posición de que los dos taxones son diferentes y, por lo tanto, válidos, basados en los siguientes puntos: (i) el diferente tipo de reemplazo de los postcaninos en uno y otro taxón, de tipo primitivo en *Brasilitherium* y menos frecuente en *Brasilodon*; (ii) la posición de la cúspide principal en los postcaninos inferiores de *Brasilitherium*, que está en la mitad anterior del diente, en tanto que en *Brasilodon* está en el centro del diente; (iii) la presencia, en los postcaninos inferiores de *Brasilitherium*, de las cúspides d y e, ausentes en *Brasilodon*; (iv) también en los postcaninos inferiores de *Brasilitherium*, la presencia de una incipiente pero clara “embrasure” entre los postcaninos posteriores, ausente en *Brasilodon*; (v) el tamaño del maxilar, que es más largo en *Brasilitherium* que en *Brasilodon*, formando así un hocico más alargado; (vi) la confluencia parcial, en *Brasilodon*, de lo foramen yugular y la fenestra rotunda, mientras que, en *Brasilitherium*, estas estructuras están totalmente separadas; (vii) la fusión del proótico al opistótico, en *Brasilitherium*, formando el periótico, en tanto que en *Brasilodon* proótico y opistótico no están fusionados totalmente; (viii) la presencia, en

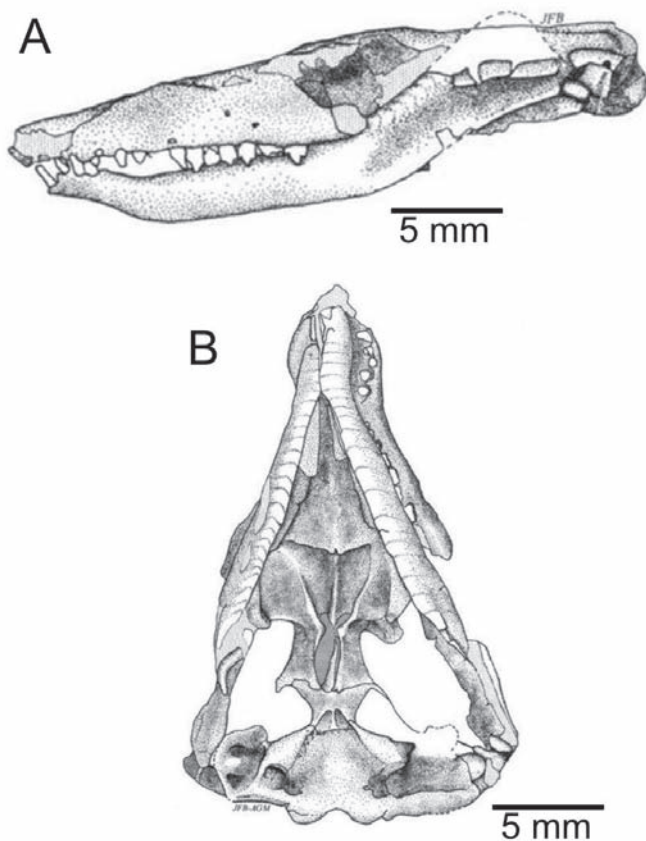


Figura 9. Cráneo y mandíbula de *Brasilitherium riograndensis* (UFRGS-PV-0929-T) en vista lateral izquierda (A) y vista ventral (B) (tomado de Bonaparte *et al.*, 2005).

Figure 9. Skull and lower jaw of *Brasilitherium riograndensis* (UFRGS-PV-0929-T) in left lateral view (A) and ventral view (B) (after Bonaparte *et al.*, 2005).

Brasilitherium, de un promontorium alargado y bulboso, ausente en *Brasilodon*.

No obstante, las críticas de Liu & Olsen (2010) son bienvenidas y con sinonimia o no, los Brasilodontidae siguen siendo la forma más cercana a *Morganucondon* en su cladograma (Liu & Olsen, 2010, figs. 1, 2).

Así, filogenéticamente, los Mammaliaomorpha *Brasilitherium* y *Brasilodon*, son interpretados como el grupo hermano de los Mammaliaformes (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005, 2006; Martinelli & Rougier, 2007; Abdala, 2007; Luo, 2007; Liu & Olsen, 2010) brindando una nueva alternativa a las clásicas hipótesis de Tritheledontidae o Tritylodontidae como potenciales grupos hermanos.

Brasilodontidae Bonaparte, Martinelli & Schultz, 2005
Minicynodon n. gen.

Etimología. *Minicynodon*, en referencia a su muy reducido tamaño.

Diagnosis. Pequeño cinodonte insectívoro, diferente de *Brasilitherium* por los postcaninos inferiores simétricos, con la cúspide principal ubicada en el centro del diente, acompañada de una cúspide accesoria en el lado mesial y otra en lado distal. Difiere de *Brasilodon* por los huesos del techo craneano muy firmemente unidos entre sí (a pesar de su pequeño tamaño). Difiere de *Brasilodon* y *Brasilitherium* por poseer una doble articulación mandibular: una entre articular y cuadrado y la otra entre el proceso articular del dentario y el borde dorsolateral del cuadrado.

Minicynodon maieri n.sp.
(Figura 10)

Diagnosis. Igual que para el género.

Etimología. *Maieri*, en honor al Wolfgang Maier, investigador de la Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Alemania, y un gran conocedor actual de la craneogénesis de los mamíferos.

Holotipo. UFRGS-PV-1030-T: consiste en gran parte de un cráneo, con fallas de preservación en la región ventral y occipital, asociado a ambas mandíbulas articuladas, casi completas, con los huesos postdentarios articulados al cuadrado en el lado izquierdo; con dentición superior e inferior prácticamente completas.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Cantera abandonada ubicada a 1.5 km al noroeste del centro de la ciudad de Faxinal do Soturno (53°30'23"O/29°34'08"S), en la localidad denominada Linha São Luiz, próxima al Barrio Santo Antônio, Faxinal do Soturno, Brasil. Banco de areniscas finas, masivas, de la sección media de la Formación Caturrita, Coloradense inferior (Bonaparte, 1973), Neocarniano-Eonoriano, Cenozona de Mammaliaomorpha.

Descripción y discusión. El cráneo mide sólo 23 mm de largo total, representando el cráneo más pequeño de cinodonte no mamaliano conocido hasta el momento. No obstante, presenta numerosos caracteres diagnósticos de su pertenencia a Brasilodontidae (Bonaparte *et al.*, 2005), y otros que sirven

para diferenciarlo de los géneros de esa familia como *Brasilodon* y *Brasilitherium*, dados a conocer recientemente (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005). Según la preservación general del holotipo y especialmente la condición de los huesos del techo craneano interorbitario, los que se encuentran parcialmente fusionados entre sí, parecen descartar la posibilidad que se trate de un ejemplar juvenil de alguna de las dos especies conocidas de esta familia.

En general, la morfología craneana coincide con aquella presente en *Brasilodon quadrangularis* y *Brasilitherium riograndensis*, por lo que sólo describiremos aquellos rasgos que lo diferencian. En esta categoría tenemos la amplitud transversal de la caja craneana de *Minicynodon* que es más breve anteroposteriormente pero transversalmente más ancha. En el basicráneo el volumen del promontorium es proporcionalmente mayor que en *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2005, fig. 15) y su parte posterior tiene continuidad con la cresta interfenestralis, no discontinua como en *Brasilitherium*.

En la mandíbula se observa que la torsión dorsal del sector sinfisario es menos marcada que en las mandíbulas disponibles de *Brasilitherium*, pero este carácter eventualmente puede responder a un mayor efecto de compresión dorso-ventral en el ejemplar holotipo de *Minicynodon*, resultando en una mayor deformación tafonómica.

En relación a la región articular de la mandíbula se observa que el dentario articula con el sector dorsolateral del cuadrado, carácter no observado en los restantes brasilodóntidos. De tal modo *Minicynodon* presenta doble articulación mandibular como en *Probainognathus* (Romer, 1970) con la diferencia que, se en este último cinodonte la articulación extra es entre surangular y escamosal (Crompton, 1972), en *Minicynodon* lo es entre el dentario y el cuadrado.

En cuanto a la dentición de *Minicynodon*, muy bien preservada en el holotipo, posee 4 incisivos en el premaxilar, dirigidos mayormente en dirección ventral, y tres incisivos procumbentes en la mandíbula. Los caninos superiores e inferiores son de modesto tamaño recordando la condición presente en *Brasilitherium*, y diferente de *Brasilodon* en el que son un poco más grandes.

En la nueva especie, por delante de los caninos superiores posee 3 o 4 incisiviformes implantados en el maxilar, recordando la condición de *Brasilitherium* que posee tres incisiviformes (Bonaparte *et al.*, 2005). Los postcaninos se disponen después de un breve diastema que es algo más pronunciado en el maxilar. Tanto los superiores como los inferiores son de estructura muy similar, con una cúspide central grande flanqueada por una cúspide menor adelante y otra detrás. Posee además dos muy pequeñas cúspides labiales cingulares en los postcaninos superiores y vestigios de cúspides linguales cingulares en los últimos postcaninos inferiores. Esta estructura de los postcaninos coincide bien con la dentición de *Brasilodon quadrangularis* (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005), y se diferencia de la de *Brasilitherium* particularmente porque en este género los postcaninos inferiores son más complejos (véase Bonaparte *et al.*, 2005).

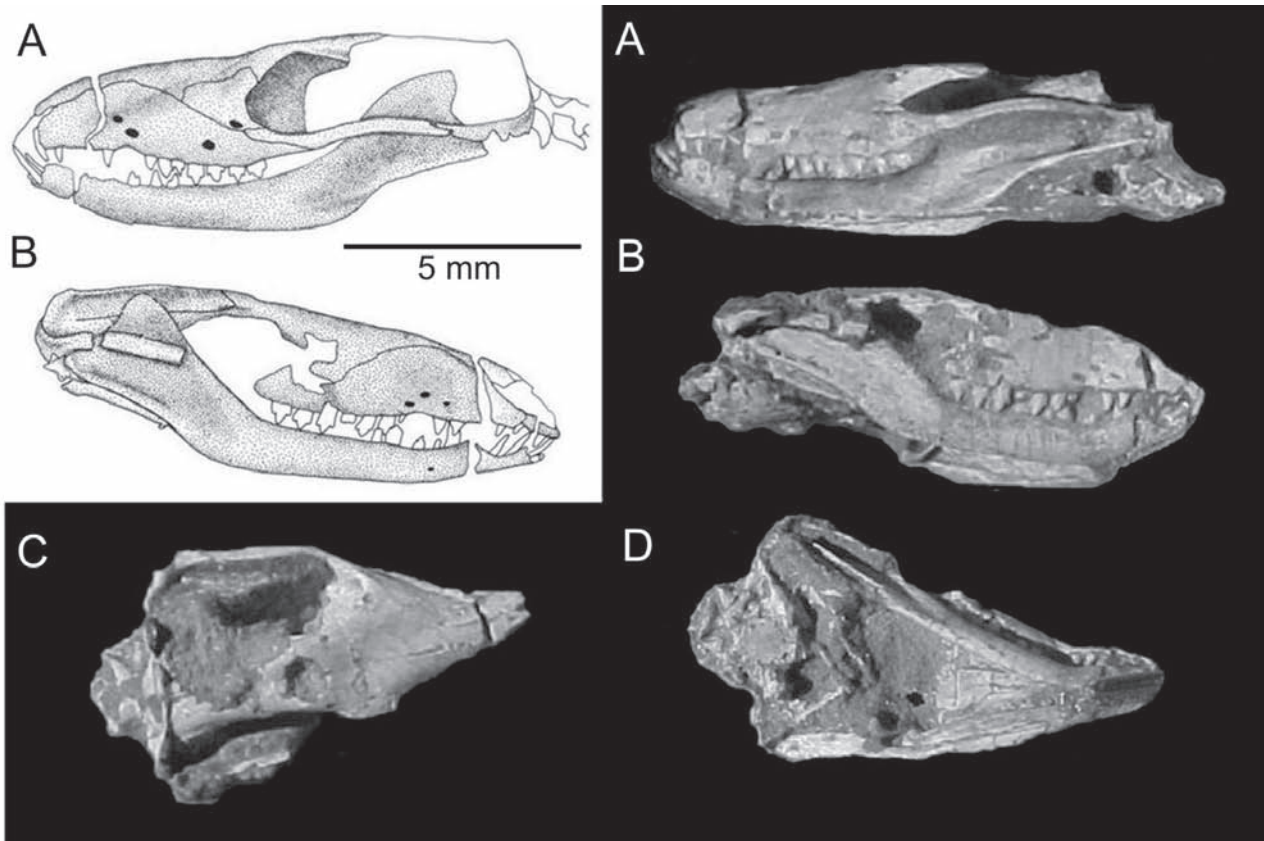


Figura 10. *Minicynodon maieri* (UFRGS-PV-1030-T). Parte del cráneo asociado a mandíbula en vista lateral (A, B), en vista dorsal (C) y en vista ventral (D).

Figure 10. *Minicynodon maieri* (UFRGS-PV-1030-T). Portion of the skull associated to lower jaw in lateral view (A, B), in dorsal view (C) and in ventral view (D).

La similitud de los postcaninos de *Minicynodon* y *Brasilodon* plantea interesantes problemas para interpretar la taxonomía de estos cinodontes. Si *Minicynodon* fuera un individuo juvenil de *Brasilodon* es difícil explicar que, en esta última especie, los individuos adultos no poseen los huesos del techo craneano interorbitario fusionados o íntimamente suturados (UFRGS-PV-0611-T, UFRGS-PV-0628-T, UFRGS-PV-0765-T), en tanto que en el holotipo de *Minicynodon* sí están fusionados o profundamente suturados. También en *Brasilodon* el opistótico y el proótico no están fusionados en tanto que en *Minicynodon* sí lo están. Estas diferencias hacen que no se podría justificar que *Minicynodon* sea un individuo juvenil de *Brasilodon*, aún cuando los postcaninos superiores e inferiores sean básicamente similares. Una otra explicación alternativa es que *Minicynodon* sea un juvenil de *Brasilitherium* y que, en el desarrollo ontogenético de la dentición postcanina de la mandíbula de esta especie, se operen cambios marcados, agregándose dientes más complejos, lo cual, en nuestra opinión es factible pero no se puede demostrarlo al presente. No obstante, *Minicynodon maieri* posee otros caracteres propios en su dentición y anatomía craneana que lo diferencian de los restantes taxones de Brasilodontidae, siendo el más notable de ellos la marcada fusión entre nasales y frontales, además de detalles del cóndilo articular de la mandíbula bien definido y la dentición.

CONCLUSIONES

Diversos de los taxones registrados en Faxinal do Saturno (Linha São Luiz) también han sido reconocidos en Candelária (Sesmaria do Pinhal), lo cual sugiere una correlación estratigráfica muy estrecha y eventual sincronidad entre ambas localidades, que forman parte de un mismo paquete de areniscas finas intercaladas con pelitas rojizas que representan el avance de un frente deltaico.

Si bien la abundancia relativa en número de ejemplares es mayor en esfenodontes que en cinodontes y en otros tetrápodos, los cinodontes no mamalianos son el grupo más diverso taxonómicamente en estas dos localidades. A excepción de *Guaibasaurus*, que posee un tamaño relativamente pequeño para un dinosaurio (1,8 m de largo) pero que es el taxón de mayor tamaño de esta asociación faunística, las restantes especies son muy pequeñas, desde especies de 15-20 cm de largo (como los cinodontes) hasta 30-40 cm de largo (como los esfenodontes). De otra parte, un tercer punto fosilífero de la Formación Caturrita, de donde procede el dicinodonte *Jachaleria candelariensis* (Araújo & Gonzaga, 1980), además de un diente aislado de *Riograndia*, presenta una fauna con taxones más grandes. Ocurren en este local un fragmento de hocico de un fitosaurio (Kischlat & Lucas, 2003), una interclavícula de un anfibio stereospondilo Dias-da-Silva *et al* (2009) (la primera ocurrencia de este taxón para

el Triásico Tardío de Brasil) y dientes aislados de un arcosaurio carnívoro más grande que *Guaibasaurus* (Dornelles, 1990), lo que evidencia una amplia diversidad faunística para los niveles fosilíferos del Triásico Tardío del sur de Brasil.

Quizás el aporte más significativo de la Fauna Local de Faxinal do Soturno sea que brinda información amplia sobre la presencia de muy pequeños tetrápodos del Triásico Tardío no registrados en otras asociaciones triásicas de Argentina y Brasil, o muy fragmentariamente representadas en otras áreas triásicas de África, India o Australia. Esta Fauna Local nos demuestra que existieron, junto a los tetrápodos de mediano y gran porte, un variado elenco de pequeños tetrápodos de variada significación filogenética.

Del estudio y comparación de los diversos taxones de esta Fauna Local surge la interpretación cronológica que la misma sería algo posterior al Ischigualastense (*sensu* Bonaparte, 1973), y más antigua que el Coloradense Tardío, caracterizado por la presencia de variados y derivados prosaurópodos (Bonaparte, 1973). Tendríamos así que su posición biocronológica sería intermedia entre la fauna de Ischigualasto, Santa María Superior y el sector superior de Los Colorados (Bonaparte, 1972). Recientemente se ha descrito un prosaurópodo denominado *Unaysaurus tolentinoi* (Leal *et al.*, 2003) que fue incluido dentro de la familia Plateosauridae. Este ejemplar fue encontrado en el distrito de Água Negra de la ciudad de São Martinho da Serra (aproximadamente 13 km al norte de Santa María), en niveles de la Formación Caturrita (Leal *et al.*, 2003). Este hallazgo no permite hacer una correlación de los afloramientos de São Martinho da Serra con aquellos de Faxinal do Soturno y Candelária, ya que hasta el momento no hay elementos faunísticos similares. Asimismo, la presencia de un prosaurópodo derivado como lo es *Unaysaurus* y debido al hecho de que no han aparecido allí otros elementos en común con ambas asociaciones sugeriría que estos niveles de la Formación Caturrita no son coetáneos con los aquí descritos. En cambios, estos niveles posiblemente corresponderían a una edad triásica más tardía, quizás sincrónica con la edad Coloradense tardía, de la cual provienen numerosos prosaurópodos derivados (Bonaparte, 1973). Nuevas prospecciones y hallazgos en estas localidades ayudarán para una mejor correlación paleobioestratigráfica de estos afloramientos aislados.

Interpretamos que la Fauna Local de Faxinal do Soturno corresponde a una parte de la historia evolutiva de los tetrápodos en la cual se estaba gestando la transición hacia nuevos niveles de organización, como se ejemplifica en el caso de los cinodontes Mammaliamorpha y de los Saurischia.

AGRADECIMIENTOS

A la National Geographic Society (Proyecto "Advanced cynodonts of the Middle Triassic of RS, Southern Brazil") y a la CNPq (Proc. 478914/2006-7) por la ayuda financiera para

el trabajo de campo; a la Prefeitura Municipal de Faxinal do Soturno, por la cooperación con el equipo de trabajo; a J.C.C. Martinez por los comentarios al trabajo; a L.F. Lopes por las fotografías.

REFERENCIAS

- Abdala, N.F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. *Palaeontology*, **50**(3):591-618.
- Andreis, R.; Bossi, G. & Montardo, D. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. *Anais*, Camboriú, SBG, p. 659-673.
- Araújo, D.C. & Gonzaga, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2/CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA 1, 1980. *Actas*, Buenos Aires, UBA, p. 159-174.
- Bonaparte, J.F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. In: SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 2, 1970. *Proceedings and Papers*, Pretoria, p. 665-682.
- Bonaparte, J.F. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana*, **22**:1-183.
- Bonaparte, J.F. 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brazil. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 5, 1973. *Actas*, Buenos Aires, Asociación Geológica Argentina, v. 3, p. 93-129.
- Bonaparte, J.F. 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de America del Sur, *Chalimimia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2/ CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 1, 1980. *Actas*, Buenos Aires, UBA, p. 123-133.
- Bonaparte, J.F.; Brea, G.; Schultz, C.L. & Martinelli, A.G. 2007a. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, **19**:73-82.
- Bonaparte, J.F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic "Ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **44**:623-635.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**:5-27.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:25-46.
- Bonaparte, J.F.; Soares, M.B. & Schultz, C.L. 2009b. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of Southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **37**:599-607.
- Bonaparte, J.F. & Sues, H.D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **49**:917-923.
- Broom, R. 1903. On the skull of a true lizard (*Paliguana whitei*) from the Triassic beds of South Africa. *Records of the Albany Museum*, **1**:1-3.

- Cabreira, S. & Cisneros, J.C. 2009. Tooth histology of the parareptile *Soturnia caliodon* from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**(4):743-748.
- Carroll, R.L. & Galton, P. 1977. "Modern" lizard from the Upper Triassic of China. *Nature*, **266**:252-255.
- Cisneros, J.C. 2008. Taxonomic status of the reptile genus *Procolophon* from the Gondwanan Triassic. *Palaeontologia Africana*, **43**:7-17.
- 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*, **227**:365-380.
- Colbert, E.H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, **2405**:1-39.
- Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona*, **57**:1-160.
- Crompton, A.W. 1972. Evolution of the jaw articulation in cynodonts. In: K.A. Joysey & T.S. Kemp (eds.) *Studies in Vertebrate Evolution*, Oliver & Boyd, p. 231-253.
- 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*, **15**(1):131-136.
- Dornelles, J.E.F. 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcossáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Ciência & Natura*, **12**:99-101.
- Estes, R. 1983. The fossil record and early distribution of lizards. In: A. Rhodin and K. Miyata (eds.) *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology: essays in honor of Ernest E. Williams*, Museum of Comparative Zoology/Harvard University, p. 365-398.
- Ferigolo, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: M. Holz & L.F. De Ros (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p. 236-245.
- Ferigolo, J. 2009. Répteis esfenodontes. In: A.A.S. Da Rosa (org.) *Vertebrados fósseis de Santa Maria e região*, Editora Pallotti, p. 89-106.
- Galton, P.M. & Cluver, M.A. 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals of the South African Museum*, **69**:121-159.
- Gauthier, J.A.; Estes, R. & De Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: R. Estes & G. Pregill (eds.) *Phylogenetic relationships of the lizard families*, Stanford University Press, p. 15-81.
- Gow, C.E. 1980. The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **208**:461-481.
- Kieser, J.A.; Katchenko, T.; Dean, M.C.; Jones, E.M.H.; Duncan, W. & Nelson, N.J. 2009. Microstructure of dental hard tissue and bone in the Tuatara Dentary, *Sphenodon punctatus* (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia). *Frontiers of Oral Biology*, **13**:80-85.
- Kischlat, E.E. & Lucas, S.G., 2003, A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**:464-467.
- Langer, M.C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios*, **23**:1-40.
- Langer, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**:205-218.
- Langer, M.C.; Ribeiro, A.M.; Schultz, C.L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **41**:201-218.
- Leal, L.A.; Azevedo, S.A.K.; Kellner, A.W.A. & Da Rosa, A.A.S. 2003. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa*, **690**:1-24.
- Liu, J. & Olsen, P. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota:Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, **17**(3):151-176.
- Luo, Z.X. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: N.C. Frazer & H.-D. Sues (eds.) *In the Shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, p. 98-128.
- Luo, Z.X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, **450**:1011-1019.
- Martinelli, A.G. & Bonaparte, J.F. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3, 2008. *Actas*, Neuquén, (en prensa).
- Martinelli, A.G.; Bonaparte, J.F.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*, **42**:191-208.
- Martinelli, A.G. & Rougier, G.W. 2007. On *Chalimiania musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**(2):442-460.
- Oliveira, T.V.; Martinelli, A.G. & Soares, M.B. New material of *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, (en prensa).
- Rieppel, O. 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. In: N.C. Frazer & H.-D. Sues (eds.) *In the Shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, p. 23-37.
- Romer, A.S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, **344**:1-18.
- Rubert, R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, **31**:71-88.
- Schultz, C.L. 1995. Subdivisão do Triássico do RS com base macrofósseis: problemas e perspectivas. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, Série Ciências da Terra*, **1**:25-32.
- 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, 2006. *Ciência & Natura*, Santa Maria, UFSM, p. 41.
- Soares, M.B. 2004. *Novos materiais de Riograndia guaiabensis (Cynodontia, Tritheledontidae) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicações filogenéticas*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 347 p.

- Soares, M.B.; Abdala, N.F. & Bertoni-Machado, C. A sectorial toothed cynodont from the Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation and comments on the Brazilian continental Triassic biostratigraphy. *Geodiversitas*, (en prensa).
- Sues, H.D. & Reisz, R.R. 1995. First record of the early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Southern Hemisphere. *Journal of Paleontology*, **69**:123-126.
- Swinton, W.E. 1939. A new Triassic rhynchocephalian from Gloucestershire. *Annals and Magazine of Natural History*, **4**:591-594.
- Wu, X-C. 1994. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia: *In*: N.C. Fraser & H-D Sues (eds.) *In the Shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, p. 38-69.

Received in September, 2009; accepted in June, 2010.