

Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas

*Morfología de la dentición canina y precanina en los cinodontes gonfodontes
(Synapsida, Cynodontia, Gomphodontia) del Triásico de América del Sur*

Tesista: Santiago M. Olivetto

Director: Agustín G. Martinelli

Co-director: Leandro C. Gaetano

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Febrero, 2022



Dr. Agustín G. Martinelli, Director

Dr. Leandro C. Gaetano, Co-Director

Santiago M. Olivetto, Tesista

Índice

Resumen	2
Abstract	3
Palabras clave	4
Introducción	4
Objetivos e hipótesis	8
Diseño experimental	8
Abreviaciones institucionales	14
Resultados.....	14
Análisis filogenéticos.....	53
Discusión	55
Conclusiones	65
Agradecimientos	65
Referencias Bibliográficas.....	67
Anexo	75

Resumen

En la presente tesina se plantea como hipótesis que las morfologías de los caninos e incisivos de los cinodontes gonfodontes (Synapsida, Cynognathia) descubiertos en América del Sur son más variadas que lo que se postuló hasta el momento. Se recopiló toda la información disponible sobre la dentición canina y precanina de las especies de cinodontes gonfodontes registradas en rocas del Triásico de América del Sur, principalmente por medio de lectura bibliográfica, fotografías inéditas de los especímenes y la consulta de fósiles originales y copias depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Se reexaminó la matriz filogenética más amplia publicada y se incorporaron a la misma 31 nuevos caracteres. Como resultados, se reconoció la variabilidad morfológica de la dentición canina y precanina en los cinodontes gonfodontes de América del Sur y se aportó más información anatómica en un contexto filogenético, que podría extrapolarse a otros cinodontes. La adición de nuevos caracteres permitió resolver dos nodos recuperados como politómicos en el análisis que no considera los datos nuevos de la dentición incisiva y canina. Por otro lado, las hipótesis filogenéticas obtenidas son concordantes con resultados previos, apoyando la existencia de tres clados previamente reconocidos (*Pascualgnathus polanskii* + *Andescynodon mendozensis*; *Santacruzodon hopsoni* + *Massetognathus ochagaviae* + *Massetognathus pascuali*; y *Protuberum cabralensis* + *Siriusgnathus niemeyerorum* + *Exaeretodon riograndensis* + *Exaeretodon argentinus*).

Morphology of the canine and precanine dentition in the gomphodont cynodonts (Synapsida, Cynodontia, Gomphodontia) from the Triassic of South America

Abstract

In this thesis, it is hypothesized that the morphologies of the canines and incisors of the gomphodont cynodonts (Synapsida, Cynognathia) discovered in South America are more varied than what has been postulated so far. All available information on the canine and precanine dentition of gomphodont cynodont species recorded in Triassic rocks of South America was compiled, mainly through bibliographical reading, unpublished photographs of the specimens and the consultation of original fossils and copies deposited in the Argentine Museum of Natural Sciences "Bernardino Rivadavia". The largest published phylogenetic matrix was re-examined, and 31 new characters were incorporated into it. As a result, the morphological variability of the canine and precanine dentition in South American gomphodont cynodonts was recognized and more anatomical information was provided in a phylogenetic context, which could be extrapolated to other cynodonts. The addition of new characters allowed to resolve two nodes recovered as polytomous in the analysis that does not consider the new data of the incisive and canine dentition. On the other hand, the phylogenetic hypotheses obtained are consistent with previous results, supporting the existence of three previously recognized clades (*Pascualgnathus polanskii* + *Andescynodon mendozensis*; *Santacruzodon hopsoni* + *Massetognathus ochagaviae* + *Massetognathus pascuali*; and *Protuberum cabralensis* + *Siriusgnathus niemeyerorum* + *Exaeretodon riograndensis* + *Exaeretodon argentinus*).

Palabras clave

Cynodontia, Gomphodontia, Cynognathia, incisivos, caninos, Argentina, Brasil, América del Sur, evolución, filogenia.

Introducción

Los cinodontes son un clado de sinápsidos terápsidos que tienen su primera aparición en el registro fósil a fines de la Era Paleozoica, durante la segunda mitad del Pérmico (Martinelli y Soares, 2016; Abdala et al., 2020). Varios linajes sobrevivieron a la gran extinción que marcó el final del Pérmico y se diversificaron enormemente en el Triásico (Luo, 2007; Botha et al., 2006). Los únicos representantes actuales de los terápsidos son los mamíferos (Mammalia) (Hopson, 1987; Rowe, 1988; Kemp, 2005). En el Periodo Triásico ocurrió una gran diversificación de linajes de cinodontes no Mammaliaformes (Eucynodontia exceptuando a los Mammalia, Figura 1), que quedó representada en el registro fósil de sobre todo lo que hoy es Argentina y Brasil (Figura 3) y con registro en todos los continentes a excepción de Oceanía. Entre los cinodontes no mamaliaformes se reconocen formas basales (e.g., *Procynosuchus*, *Thrinaxodon*) y el grupo Eucynodontia que está representado por dos clados principales: Cynognathia y Probainognathia (Figura 1). Los Cynognathia incluyen a *Cynognathus* y a los Gomphodontia (Diademodontidae, Trirachodontidae y Traversodontidae), con un abundante registro fósil en Sudamérica (e.g., Abdala et al., 2020). Mientras que el clado Probainognathia incluye numerosas especies no-mamalianas y el grupo corona, Mammalia (Hopson y Kitching, 2001). Su registro fósil es abundante y los representantes sudamericanos han sido relativamente bien estudiados (véase Abdala et al., 2020).

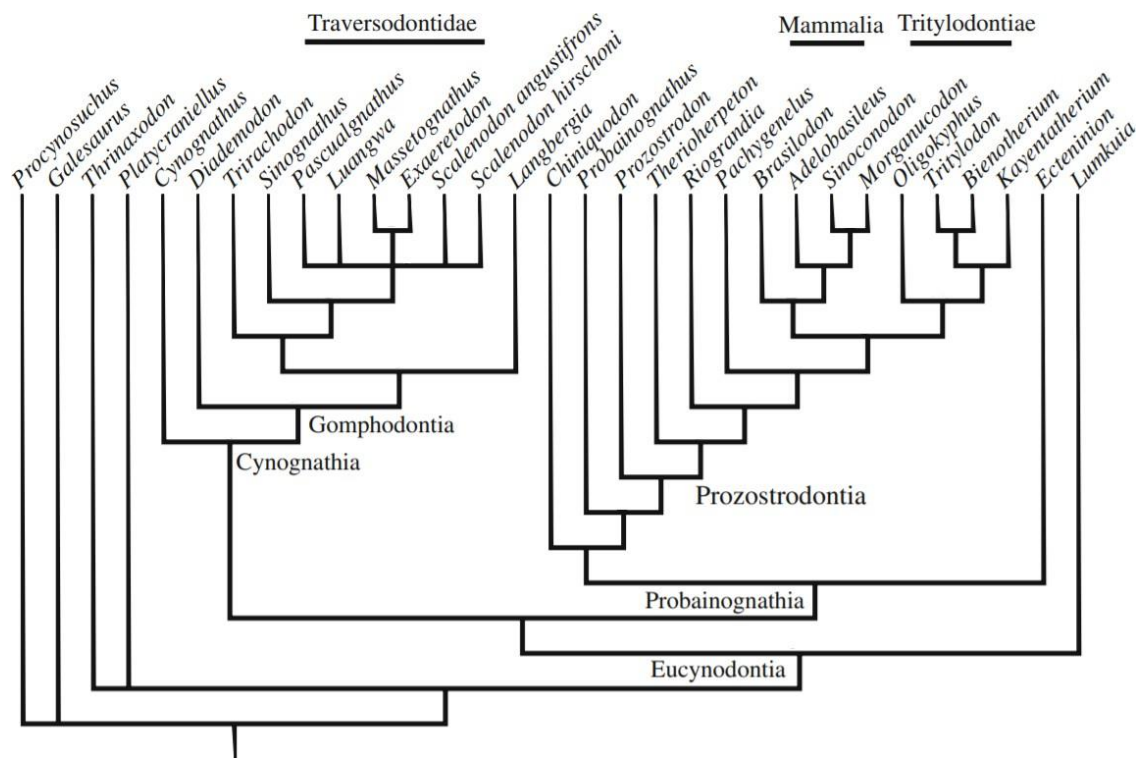


Figura 1: Cladograma de consenso estricto extraído del trabajo de Liu y Olsen, (2010), que muestra las bases de relaciones filogenéticas entre los cinodontes.

Los terápsidos son el primer gran clado de sinápsidos que comienzan a mostrar una clara heterodoncia funcional en su dentición, donde existe una diferenciación de dientes incisivos, caninos y postcaninos (e.g., Hopson y Barghusen, 1986; Whitney y Sidor, 2019). Esta heterodoncia marcada (Figura 2) se acentúa en el clado Cynodontia produciendo notables modificaciones y especializaciones no solo en la morfología dentaria sino también en el modo de sustitución a lo largo de la ontogenia (e.g., Goñi, 1986; Abdala y Giannini, 2000; Abdala et al., 2013; Martinelli y Bonaparte, 2011; Martinelli et al., 2016; Melo et al., 2019; Sidor, 2017). La morfología dentaria ha sido la herramienta principal para clasificar a los cinodontes debido a su complejidad y buena preservación en el registro fósil, ya que por su estructura los dientes son los elementos más duros del esqueleto.

La dentición es asimismo una herramienta fundamental para conocer los hábitos alimentarios de cada taxón y en conjunto con la estructura craneana inferir los mecanismos de procesamiento oral del alimento (e. g., Herring, 1993; Davis, 2011). Los dientes postcaninos (que en los mamaliaformes son divididos en premolares y

molares; e.g., Luo et al., 2004) son los que históricamente han servido como base para clasificación y para realizar inferencias alimentarias. Por otro lado, los detalles anatómicos sobre los caninos e incisivos en los cinodontes no mamaliaformes son escasos y poco utilizados, estando generalmente poco representados en las matrices de datos para reconstruir las relaciones filogenéticas entre estos taxones (e.g., Abdala y Ribeiro, 2003). Así como la dentición postcanina, los caninos e incisivos muestran una gran variabilidad morfológica dentro de los cinodontes no mamaliaformes, y particularmente dentro del clado Gomphodontia, que reúne a taxones con especializaciones a la herbivoría que tuvieron su auge durante gran parte del Triásico (Goñi y Goin, 1991; Liu y Abdala, 2014; Hendrickx et al., 2016, 2020).

Los estudios filogenéticos más recientes relacionados a este grupo de cinodontes consideraron entre once (Liu y Abdala, 2014) y veinte caracteres de incisivos y caninos (Hendrickx et al., 2020, donde solo nueve de estos últimos fueron agregados nuevos por esos autores) en sus matrices. El hallazgo más relevante descubierto respecto a la variabilidad morfológica de estos morfotipos dentarios refiere para estos autores en que los cinodontes traversodóntidos (anidados dentro de los gonfodontes) que se adaptaron a una dieta omnívora, sufrieron una simplificación morfológica en los incisivos y un incremento de en la cantidad de dentículos accesorios en los canino que vino aparejado de una complejización de los postcaninos (Goñi y Goin, 1988; Hendrickx et al., 2020) dados los nuevos mecanismos masticatorios de los cinodontes gonfodontes más derivados y la prolongada etapa oral de procesamiento de alimento (Goñi y Goin, 1989; 1990). Los caracteres de interés eran hasta la publicación del trabajo de Hendrickx et al., 2020, la cantidad de incisivos, la posición de los caninos, el tamaño relativo de estas piezas dentarias y si presentaban o no aserraciones o dentículos e sus bordes. Éste último trabajo mencionado incluyó algo más de información acerca del esmalte, las fosas paracanas, detalles sobre los dentículos, el grado de procumbencia de los dientes y la forma general de sus coronas. Sin embargo, resultaría útil identificar nuevos caracteres o estados de caracteres morfológicos en estos tipos dentarios para poder mapearlos en una filogenia en pos de observar si hay o no variabilidad que pueda ser de utilidad para discriminar grupos de cinodontes gonfodontes o resolver más las relaciones de parentesco entre ellos.

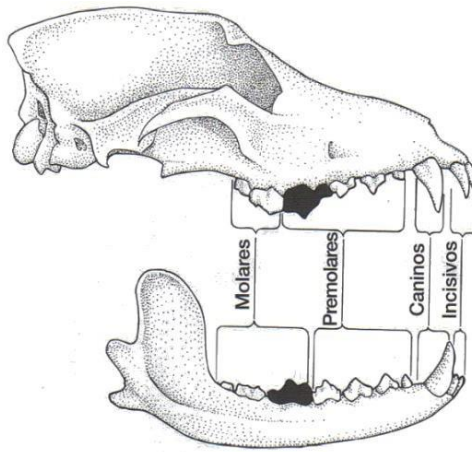


Figura 2: Representación ilustrativa de un cráneo de un mamífero actual, el lobo (*Canis lupus*), en el que se distinguen los distintos tipos funcionales de dientes (Kardong, 1998).

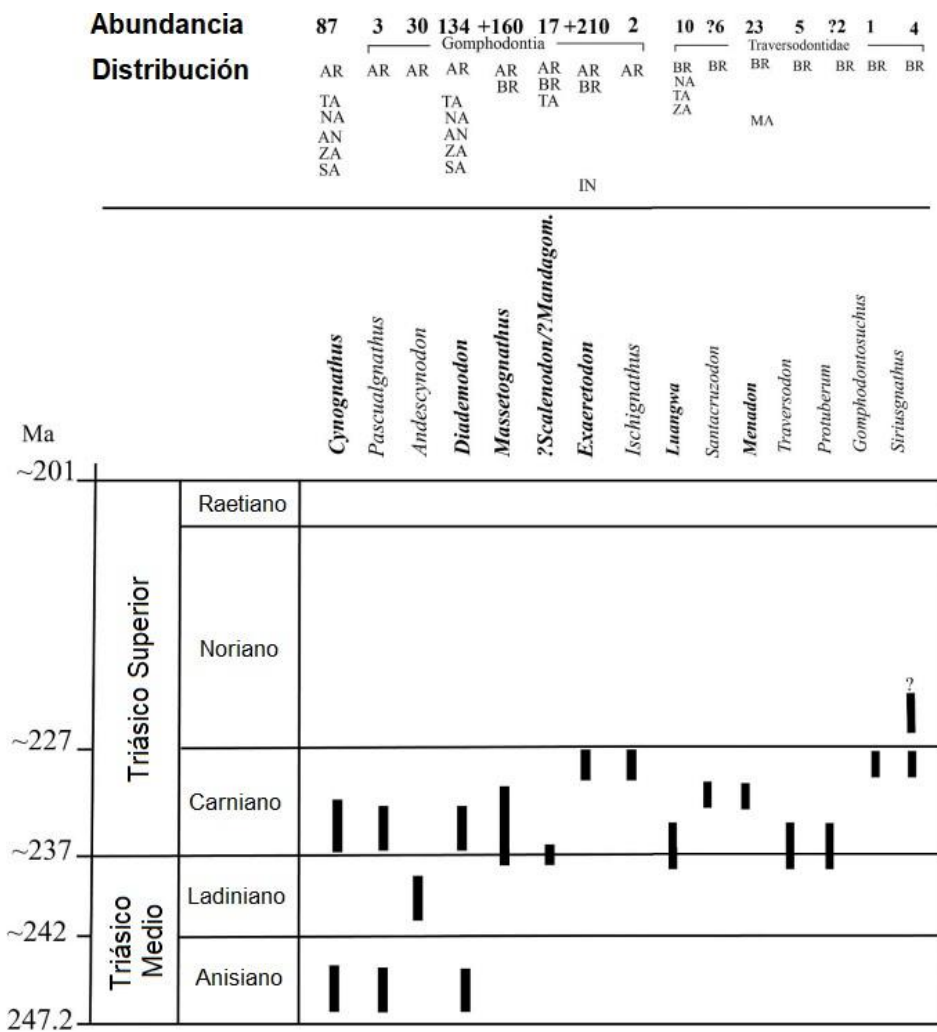


Figura 3: Cinodontes gonfodontes del Triásico de Argentina y Brasil mostrando

la distribución geográfica, abundancia (número de especímenes conocidos, globalmente) y rango estratigráfico de cada taxón. AN: Antártida, AR: Argentina, BR: Brasil, IN: India, MA: Madagascar, NA: Namibia, SA: Sudáfrica, TA: Tanzania, ZA: Zambia. Se agrega también el género *Cynognathus* (*Cynognathia* no Gomphodontia). Tomado y modificado de Abdala et al. (2020).

Objetivos e hipótesis

El objetivo del presente trabajo es realizar un estudio detallado de las morfologías de dientes caninos e incisivos en los representantes sudamericanos del clado Gomphodontia (Figura 3). Se analizaron distintos estados de carácter previamente publicados en las matrices filogenéticas disponibles (e.g., Liu y Abdala 2014; Hendrickx et al., 2020) y se compararon con las denticiones descritas en las especies sudamericanas con el objetivo de encontrar nuevos caracteres o estados de caracteres que puedan ser incorporados a la matriz de datos fenotípicos para hacer con ella un nuevo análisis filogenético más completo. Como hipótesis de trabajo se plantea que la morfología de los caninos e incisivos es más variada que la que se reconoce actualmente en los cinodontes gonfodontes sudamericanos y que ésta al examinarse más detalladamente en estas especies, permitirá añadir información filogenéticamente útil a la matriz de datos morfológicos y se lograrán resolver mejor las relaciones de parentesco entre estos cinodontes.

Diseño experimental

Se recopiló toda la información disponible, utilizando bibliografía específica y fotos de especímenes, sobre los caninos e incisivos de las especies de cinodontes gonfodontes registradas en América del Sur (para un análisis más simplificado dada la factibilidad del proyecto). Asimismo, se incluyó el género *Cynognathus*, que es el grupo hermano de Gomphodontia (Hopson y Kitching 2001) y está representado en la provincia de Mendoza (Bonaparte, 1969). Con el conjunto de taxones seleccionados (Tabla 1) se hicieron descripciones de la morfología de estos elementos dentarios y posteriormente comparaciones entre ellos, así como con cinodontes no-gonfodontes del género *Cynognathus*. Los caracteres o estados de caracteres que no se pudieron observar directamente con los fósiles en mano se mapearon a partir de descripciones e ilustraciones de trabajos previos de piezas de estas especies como también de fotografías provenientes tanto de las publicaciones científicas consultadas como de fotografías inéditas de algunos materiales que fueron aportadas por el Dr. Agustín

Martinelli. Los taxones de gonfodontes sudamericanos están registrados en rocas triásicas de la Argentina y el Brasil (Figuras 4 y 5), incluyendo 16 especies (Tabla 1) (Abdala et al., 2020). Las descripciones de los caninos e incisivos superiores e inferiores incluyeron, por ejemplo, detalles sobre aserraciones, cúspides, curvatura, tamaño y número de elementos, así como la posición de ellos en el maxilar/premaxilar y el dentario.

Tabla 1: Cinodontes cinognathios sudamericanos que fueron examinados en el presente trabajo.

<p>Cinodontes cinognathios de Argentina</p>	<p><i>Cynognathus crateronotus</i> (<i>Cynognathia no Gomphodontia</i>), <i>Diademodon tetragonus</i>, <i>Andescynodon mendozensis</i>, <i>Pascualgnathus polanskii</i>, <i>Massetognathus pascuali</i>, <i>Exaeretodon argentinus</i>, <i>Ischignathus sudamericanus</i> (sinónimo de <i>Exaeretodon argentinus</i> según Liu, 2007).</p>
<p>Cinodontes cinognathios de Brasil</p>	<p><i>Scalenodon ribeiroae</i>, <i>Luangwa sudamericana</i>, <i>Traversodon stahleckeri</i>, <i>Massetognathus ochagaviae</i>, <i>Massetognathus pascuali</i>, <i>Santacruzodon hopsoni</i>, <i>Protuberum cabralensis</i>, <i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i>, <i>Menadon besairiei</i>, <i>Exaeretodon riograndensis</i>, <i>Siriusgnathus niemeyerorum</i></p>

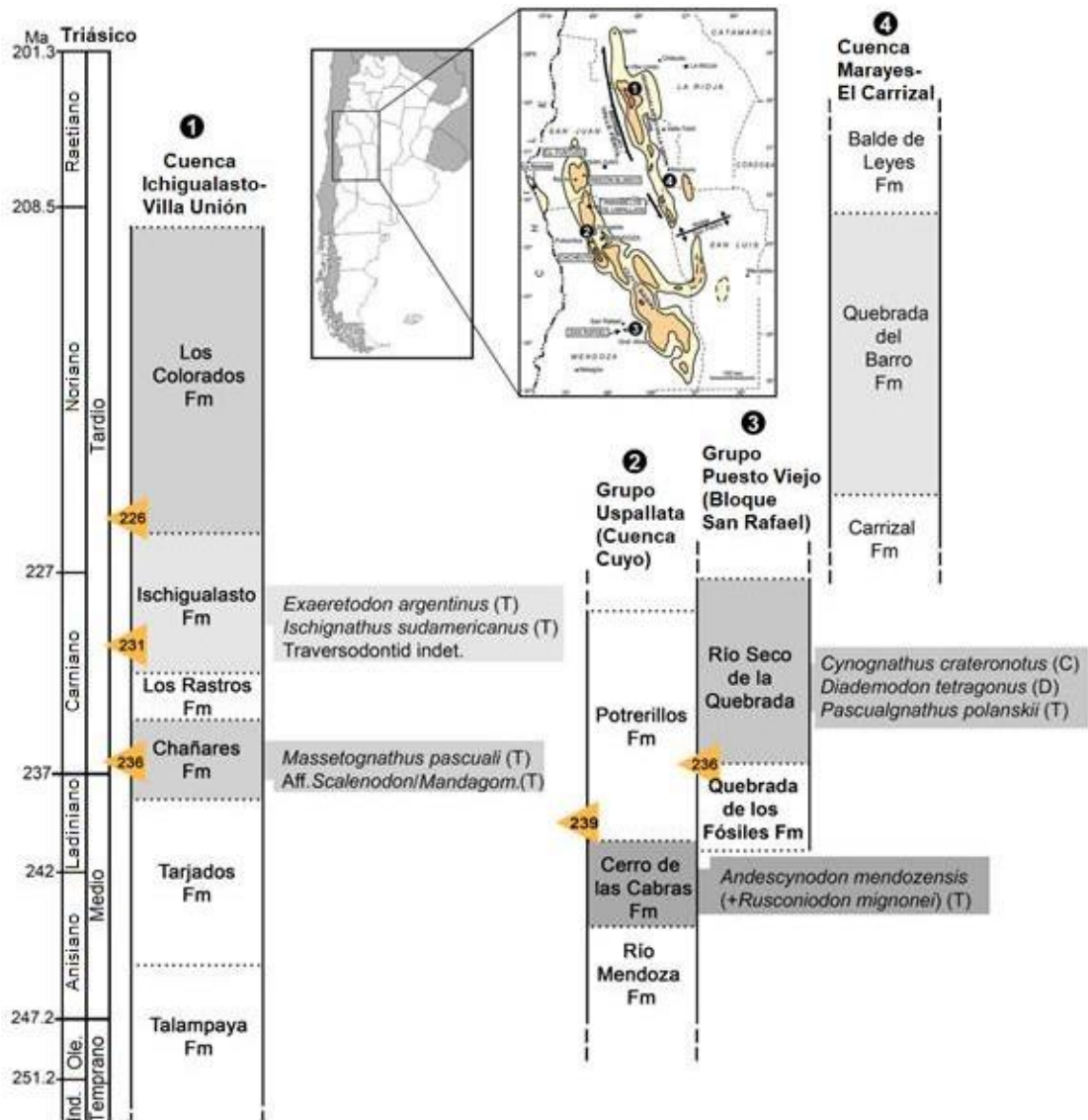


Figura 4: Distribución temporal y geográfica de cinodontes gonfodontes del Triásico de Argentina. La escala de tiempo geológico sigue a Walker et al. (2018). Las flechas indican edades absolutas (Spalletti et al., 2008; Martínez et al., 2013; Ottone et al., 2014; Marsicano et al., 2016; Ezcurra et al., 2017). Se adicionó también el género *Cynognathus* (*Cynognathia* no *Gomphodontia*). C: *Cynognathidae*, D: *Diademodontidae*, Fm: Formación, Ind: Induano, Ole: Olenekiano, T: *Traversodontidae*. Modificado de Abdala et al. (2020).

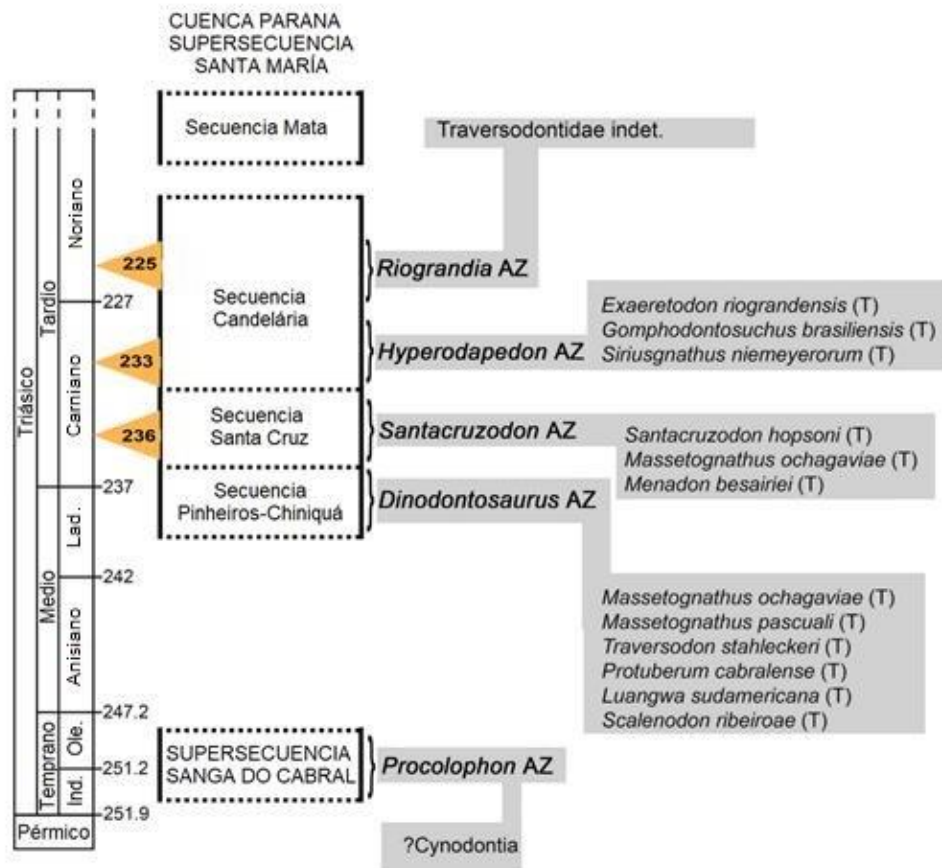


Figura 5: Distribución temporal y geográfica de cinodontes gonfodontes del Triásico de Brasil. La escala de tiempo geológico sigue a Walker et al. (2018). Las flechas indican edades absolutas (Phillip et al., 2018; Langer et al., 2018). Cronoestratigrafía y bioestratigrafía basada en Zerfass et al. (2003), Soares et al. (2011) y Horn et al. (2014). AZ: Zona de Asociación, Ind: Induano, Ole: Olenekiano, Lad: Ladiniano, T: Traversodontidae. Modificado de Abdala et al. (2020).

El planteo y la elaboración del presente proyecto de tesis se enmarcó en el contexto de pandemia mundial por el virus SARs-CoV-2, responsable de la enfermedad por coronavirus COVID-19, de la que la República Argentina no fue excepción. El ingreso a las colecciones de las instituciones se vio restringido por las normas sanitarias impuestas a nivel nacional, por lo que no se contó con acceso a todos los materiales. Fue recién posible hacer visitas a la colección de Paleontología de Vertebrados del MACN (MACN-Pv) a partir de noviembre del año 2021 para poder examinar los siguientes ejemplares: *Exaeretodon argentinus* (MACN-Pv 18125 y Número de campo 39), *Massetognathus pascuali* (sin número, Colección CRILAR) y réplicas de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164) y *Protuberum cabralensis* (MPDC 368 / 100). Es por ello que los materiales referidos en las descripciones no fueron examinados por mí, a excepción de los cuatro taxones anteriormente mencionados.

Para el análisis filogenético se partió de la matriz de caracteres disponibles del trabajo de Hendrickx et al. (2020). Esta matriz fue construida a partir de otras matrices preexistentes (e.g., Abdala y Ribeiro, 2003; Liu y Abdala, 2014). La matriz original se modificó eliminando del análisis filogenético a los taxones no sudamericanos, a excepción de *Cynognathus crateronotus*, *Diademodon tetragonus* y *Menadon besairiei*, especies que se encuentran registradas también en otros continentes además de en Sudamérica (Matriz 1, Anexo). Sin embargo, para el caso de *Menadon besairiei*, sus caracteres fueron codificados en la matriz de Hendrickx et al., (2020) de forma tal que los autores se dividieron al taxón en dos unidades terminales, uno de Brasil y otro de Madagascar. Para codificar los nuevos caracteres de la dentición precanina de *Menadon besairiei* se hicieron observaciones tanto sobre los materiales de Brasil como de Madagascar, sin realizar la división del taxon por su procedencia geográfica (siguiendo la taxonomía propuesta por Melo et al., 2017). Ambos terminales de *Menadon besairiei*, tanto el de Brasil como el de Madagascar, recibieron la misma codificación de nuevos caracteres en la Matriz 1 (Anexo), sus únicas diferencias serían las apreciadas por Hendrickx et al. (2020). Tanto *Cynognathus crateronotus* como *Diademodon tetragonus* fueron descriptos y sus caracteres fueron codificados en base a ejemplares no solo sudamericanos, sino también de África.

Cabe destacar también que tanto en la matriz de Hendrickx et al. (2020) donde se quitaron los taxones extra-sudamericanos como en la nueva aquí presentada con 31 nuevos caracteres, se agregó a *Ischignathus sudamericanus* al análisis, como un taxón sinónimo de *Exaeretodon argentinus*. Estos dos taxones habían sido sinonimizados en trabajos previos (Liu, 2007). Sin embargo, dado que se encontraron diferencias en la dentición de *Ischignathus sudamericanus* (caninos e incisivos) con respecto a *Exaeretodon argentinus* al momento de codificar los caracteres, se probó

considerarlos como dos taxones diferentes al momento de analizar la matriz que sólo contempla los 31 caracteres nuevos para poder explorar si *Ischignatus sudamericanus* tiene alguna posible posición alternativa en esa filogenia. Los caracteres 9, 13 y 24 de la matriz de Hendrickx et al., (2020) modificada fueron desactivados y reemplazados por los caracteres 28, 29 y 30 de los 31 nuevos (199, 200 y 201), en la nueva matriz construida para esta tesina (Matriz 2, Anexo), los cuales describen la misma morfología que los anteriores pero con un nuevo criterio de diferenciación entre estados del carácter (Anexo).

Se procedió a realizar tres análisis filogenéticos diferentes: (1) uno sobre la matriz de Hendrickx et al. (2020) sin los taxones extra-sudamericanos, (2) otro sobre una matriz idéntica a la anterior pero adicionando además los 31 caracteres nuevos y (3), por último con la matriz solo conteniendo los 31 caracteres nuevos de la dentición canina y precanina. Las matrices fueron analizadas en TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano 2016), realizando búsquedas heurísticas tradicionales por máxima parsimonia, utilizando árboles de Wagner con 1000 réplicas de TBR (random seed = 1, guardando 10 árboles por réplica, colapsando los árboles después de la búsqueda). Al resultado se realizó una segunda búsqueda de TBR. Luego se realizó el consenso estricto y sobre él se mapearon los caracteres (Anexo). Por último, se efectuó el cálculo de los soportes de Bremer (TBR, reteniendo árboles hasta 20 pasos subóptimos) y Bootstrap (estándar, 1500 pseudoréplicas, frecuencias absolutas, con TBR), los cuales se proyectaron sobre el árbol de consenso estricto.

Abreviaciones institucionales

NHMUK: Natural History Museum, Londres. Originalmente algunos materiales actualmente depositados en el NHMUK tenían la sigla BM(HN), en referencia a ser parte de la colección de British Museum.

BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München.

CAPPA/UFSM: Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Brasil.

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, U.S.A.

MACN-Pv: Sección de Paleontología de Vertebrados, Museo argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

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

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

MPDC: Museu Padre Daniel Cargnin, Mata (antiguamente con la sigla MGB, Museu Guido Borgomanero), Mata, Rio Grande do Sul, Brasil.

MHNSR–Pv: Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza, Argentina.

MLP: Museo de La Plata (Colección de Paleontología de Vertebrados), La Plata, Buenos Aires, Argentina.

PULR: Colección de Paleontología, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina.

PVL: Sección Paleontología Vertebrados, Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.

UA: Universite d’Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

UFRGS-PV-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Coleção Paleovertebrados, Triássico), Porto Alegre, Brasil.

Resultados

A continuación, se detallan las morfologías dentarias de los cinodontes cinognatios (*Cynognathus* y gonfodontes) sudamericanos de los que se dispone de información acerca de su dentición canina y precanina (Tabla 1). Previo a cada descripción se mencionan los materiales referenciados.

Epicynodontia Hopson y Kitching, 2001

Eucynodontia Kemp, 1982

Cynognathidae Seeley, 1895

***Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895**

Materiales referidos (Seeley, 1895; Bonaparte, 1969): PVL 4613 (holotipo de *Cynognathus minor*), BM(NH) 2571 (holotipo de *Cynognathus crateronotus*).

Comentarios: Bonaparte (1969) describió *Cynognathus minor* como el primer cinognatio de América el Sur. Esta especie se registra en la provincia de Mendoza, Argentina, sin embargo este taxón posee una amplia distribución, tanto es así que antes de registrarse en Argentina se habían hallado materiales en África y Antártida (Formación Burgersdorp, Sudáfrica; Formación Omingonde, Namibia; Formación Ntawere, Zambia; Manda Beds de la provincia de Ruvuma, Tanzania y Formación Fremouw, Antártida) (Hopson y Kitching, 2001; Wynd et al., 2017). Fueron consideradas aquí las descripciones hechas sobre los materiales del sur de África, además de los hallados en Sudamérica. Hopson y Kitching (1972) sinonimizaron al *Cynognathus minor* sudamericano con otros taxones de la misma familia Cynognathidae provenientes de África como una sola especie bajo el nombre *Cynognathus crateronotus*.

Procedencia geográfica del ejemplar argentino: 40 km al sur de San Rafael, provincia de Mendoza, Argentina (Bonaparte, 1969).

Procedencia geológica: Formación Río Seco de la Quebrada, Grupo Puesto Viejo. Triásico Medio / inicio del Triásico Superior (Bonaparte, 1969, Ottone et al., 2014).

La serie dentaria superior consta de 4 incisivos y un canino. El canino superior está bien desarrollado, algo comprimido labiolingualmente y puntiagudo (Figura 6-A). La base de la corona es ovalada en sección transversal (Figura 6-B). Las coronas de los dientes caninos se extienden hacia abajo y algo hacia mesial, y están moderadamente curvadas hacia distal (Figura 6-A). El diente presenta un borde distal aserrado, y puede haberlo sido también en mesial, pero este borde está demasiado imperfecto en el espécimen argentino como para permitir distinguir ese carácter. La superficie externa es lisa y bien redondeada, y el esmalte está ausente de la parte inferior de la corona. Los caninos superiores son paralelos entre sí y pueden haberse extendido hasta cerca de la base de la mandíbula inferior (Figura 7-A y B). Detrás del canino superior se ve un breve diastema con la serie postcanina y existe un diastema

aún mayor entre el canino y el último incisivo (Figura 6). Internamente de esta área, el gran canino de la mandíbula pasa hacia arriba en el cráneo, casi verticalmente, justo detrás de la nariz. Ambos dientes caninos del holotipo NHM-UK 2571 tienen los ápices de su corona rotos, posiblemente durante la vida del animal.

Inmediatamente detrás de cada canino superior hay un área triangular rugosa sobre la superficie alveolar, que puede indicar un remanente de la raíz de un diente absorbido que ha sido reemplazado por el diente funcional. Presenta fosas paracanas profundas que ocupan parte tanto del hueso premaxilar como del maxilar (Figura 6-B).

Posee 4 incisivos superiores subiguales, excepto el I3 que es más grande que los otros (solo preservado el izquierdo), con raíces que parecen ser transversalmente ovaladas (Figura 6-B). Las coronas de los incisivos son cónicas, alargadas, dirigidas hacia abajo, paralelas entre sí, ligeramente curvadas hacia distal y algo convexas en el borde mesial (Figura 7-A y B). Sus superficies externas son convexas, especialmente en el I1 e I2. Los bordes mesial y distal están aserrados. Estos pequeños dentículos que conforman las aserraciones no están profundamente separados uno de otro. El segundo incisivo muestra cierto desgaste apical en comparación a los otros elementos.

En la mandíbula, los dientes incisivos están parcialmente superpuestos y ocultos por los dientes premaxilares superiores (Figura 7). Se colocan en los espacios que quedan entre estos últimos, y parecen ser más delgados. Sólo seis dientes pueden ser contados, por lo que son probablemente sólo tres en cada lado.

Siguiendo las detalladas descripciones de Seeley (1895) y de Broili y Schroeder (1934), se advierte una suma de caracteres iguales entre el ejemplar PVL 4613 y los especímenes sudafricanos del género *Cynognathus*, como fue detallado en Abdala, 1996.

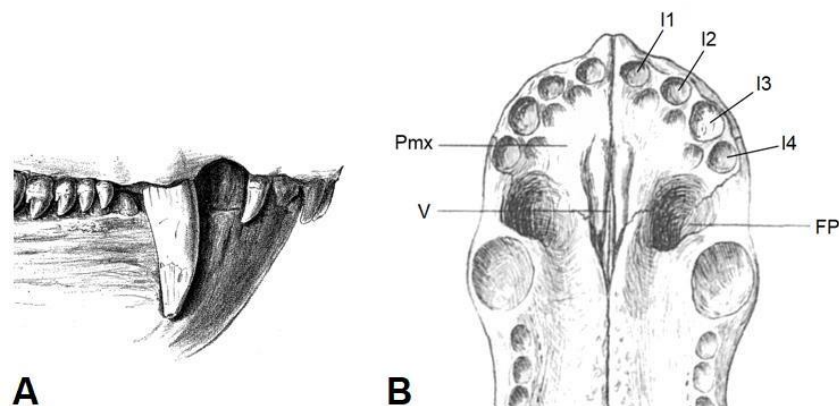


Figura 6: A- Representación del hocico de *Cynognathus crateronotus* en vista lateral derecha (Seeley, 1895); B- representación en vista palatal de la porción anterior del cráneo de *Cynognathus crateronotus* (Broili y Schroeder, 1934).

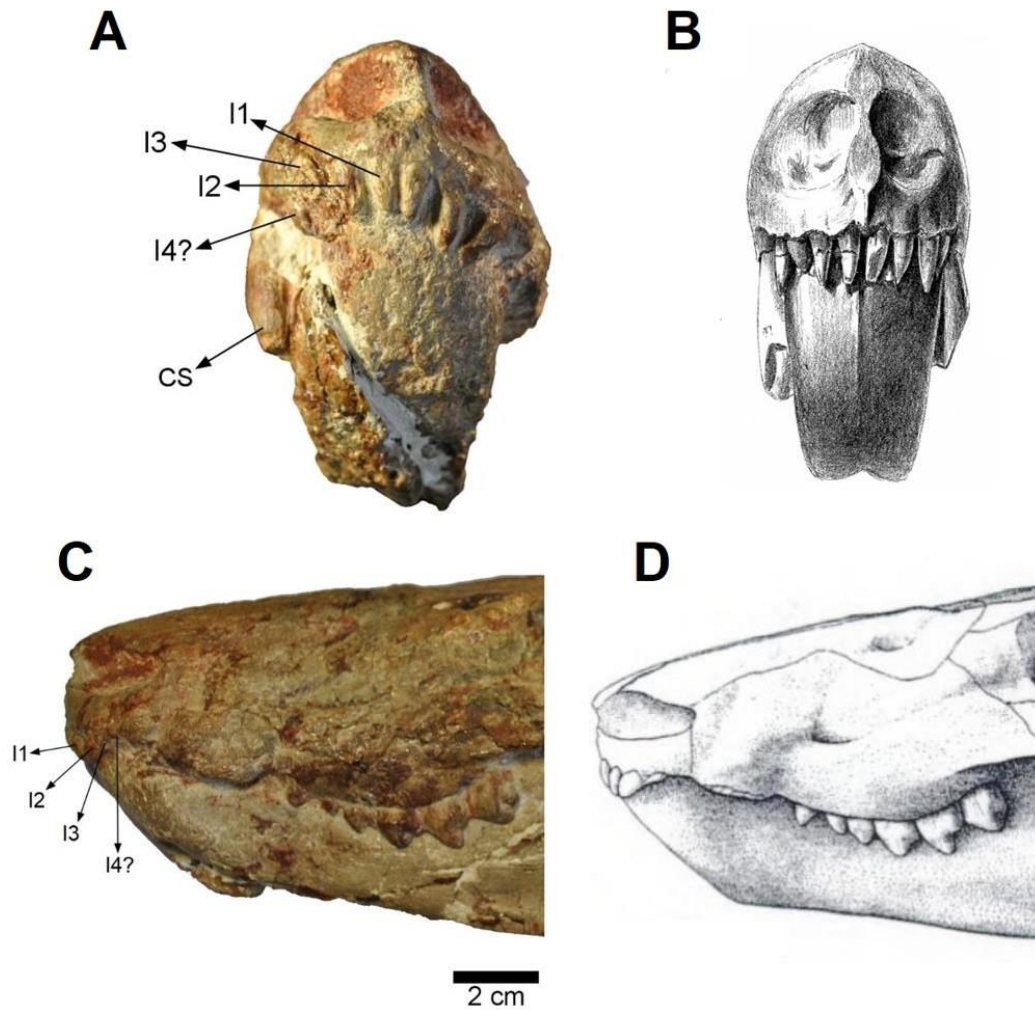


Figura 7: A- Fotografía del cráneo en vista frontal de *Cynognathus crateronotus* (PVL 4613); B- ilustración del cráneo del ejemplar tipo de *Cynognathus crateronotus* , NHM-UK 2571 en vista frontal (Seeley, 1895); C- fotografía en vista lateral izquierda de la porción anterior del cráneo de *Cynognathus crateronotus* (PVL 4613); D- ilustración del hocico del ejemplar tipo de *Cynognathus crateronotus* , PVL 4613 en vista lateral derecha donde se observa en detalle la dentición más anterior (Abdala, 1996). I: incisivo superior, CS: canino superior.

Gomphodontia Seeley, 1894 (sensu Abdala y Ribeiro, 2003)

Diademodontidae Haughton, 1925

***Diademodon tetragonus* Seeley, 1894**

Materiales referidos (Grine, 1978; Martinelli et al., 2009): MHNSR–Pv 357, BPI. FN. 1171, BSP 1934 VIII 17.

Comentarios: Esta especie se registra en la provincia de Mendoza, Argentina; sin embargo, este taxón posee una amplia distribución, tanto es así que los materiales tipo son provenientes del continente africano (colectados en Sudáfrica y Zambia). Múltiples especímenes fueron extraídos y asignados al género *Diademodon*. Estudios posteriores reconocen a *Diademodon tetragonus* como el único taxón válido, y a los especímenes previamente diferenciados en especies como una serie ontogenética (Grine, 1977; 1978; 1981; Grine et al., 1978; Bradu y Grine, 1979; Hopson y Kitching, 1972). Fueron consideradas aquí las descripciones hechas sobre los materiales de Sudáfrica, además de los hallados en Argentina.

Procedencia geográfica: El ejemplar argentino (MHNSR–Pv 357) procede de los alrededores de Puesto Viejo, 40 Km al sudoeste de San Rafael, provincia de Mendoza (Stipanovic et al., 2007).

Procedencia geológica: MHNSR–Pv 357 proviene de la Formación Río Seco de la Quebrada, Grupo Puesto Viejo (Stipanovic et al., 2007). Triásico Medio temprano (Bonaparte, 1964, 1966, 1967, 1973) o inicio del Triásico Superior (Ottone et al., 2014). BSP 1934 VIII 17 proviene de la Formación Molteno, Supergrupo Karoo, Sudáfrica.

El canino superior es grande, está ligeramente curvado, es transversalmente estrecho y ovalado labiolingualmente (Figura 8). La parte más basal de la sección mesiolingual presenta aserraciones. La corona del canino superior está cubierta de una capa irregular de esmalte. La base del canino superior derecho está ampliamente expuesta fuera del alveolo, aumenta de tamaño hacia arriba y termina en una base convexa. Posee fosas paracanas profundas, ubicadas en la sutura premaxilar-maxilar, anteromediales al alvéolo del canino superior (Figura 8-A y B). Presenta un gran diastema entre los incisivos superiores y el canino, pero no tan grande como el diastema entre el canino y primer postcanino (Figura 8-D).

En el dentario, no existe diastema entre el último incisivo y el canino. El canino inferior es robusto, estrecho y ligeramente curvado distalmente (Figura 9). La punta del canino izquierdo está rota y muestra grandes facetas de desgaste mesiolinguales

(contacto con la pared de la fosa paracarina superior) y pequeñas mediolabiales (contacto entre los caninos superiores e inferiores). Entre los caninos inferiores y el primer postcanino hay un diastema relativamente grande (Figura 9-C y D).

Por una preservación incompleta del material hallado en Argentina, no se conoce la cantidad de incisivos superiores de ese ejemplar. Solo se conserva el último incisivo derecho, posiblemente el cuarto (Martinelli et al., 2009), con la corona rota. Sin embargo, por los ejemplares homólogos de África se tiene conocimiento de que *Diademodon tetragonus* posee 4 incisivos superiores

Tiene 3 incisivos inferiores, estos son subcónicos, con la punta lingual, son ligeramente procumbentes y están implantados de forma contigua formando un muy ligero arco (Figura 9-C y D). El segundo y tercer incisivo inferiores son ligeramente más pequeños que el primero. Presentan desgaste en sus superficies labiales. No hay un diastema que separe a los incisivos inferiores del canino, se implantan contiguos (Figura 9-A y B).

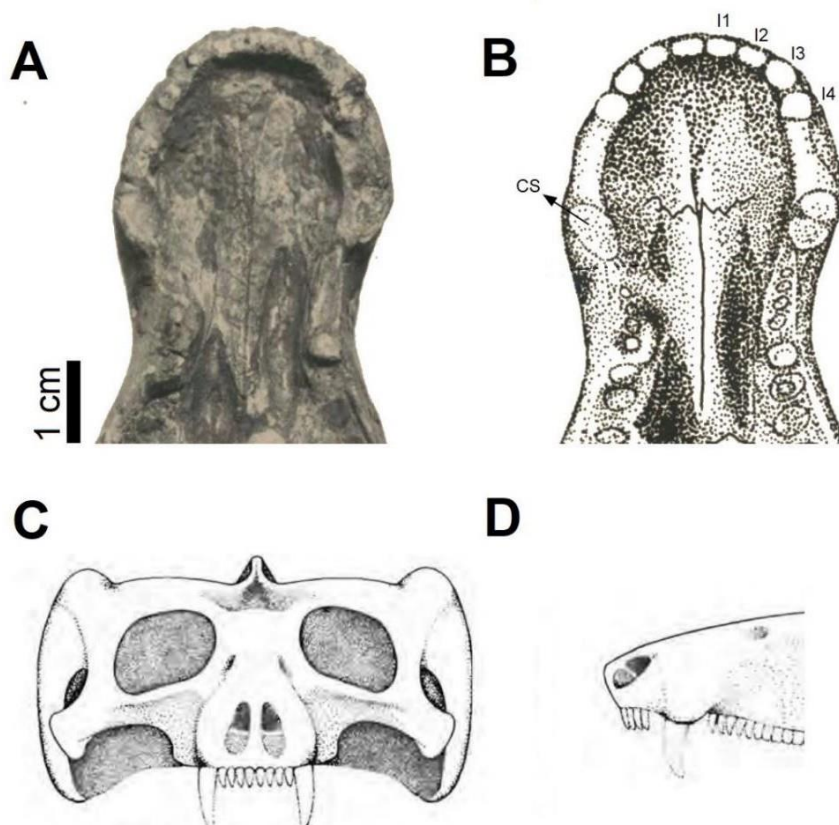


Figura 8: A- Fotografía de la porción anterior del cráneo en vista palatal de *Diademodon tetragonus* (BPI. FN. 1171) (Grine, 1978); B- ilustración de la porción anterior del cráneo en vista palatal de *Diademodon tetragonus* (BPI. FN. 1171) (Grine, 1978); C- representación del cráneo de *Diademodon tetragonus* en vista anterior

(Grine et al., 1978); D- representación de la porción anterior del cráneo de *Diademodon tetragonus* en vista lateral izquierda (Grine et al., 1978). I: incisivo, CS: canino superior.

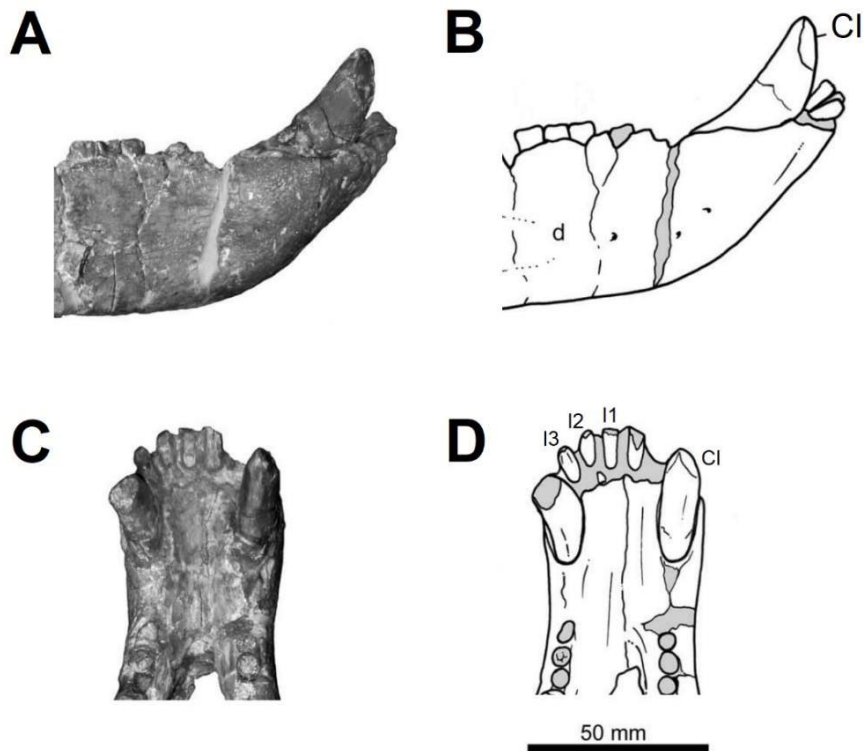


Figura 9: Porción anterior de la mandíbula de *Diademodon tetragonus* (MHNSR–Pv 357); A- fotografía en vista lateral derecha; B- ilustración en vista lateral derecha; C- fotografía en vista dorsal; D- ilustración en vista dorsal. Áreas grises representan superficies rotas (extraído y modificado de Martinelli et al., 2009). I: incisivo, CI: canino inferior, d: dentario.

Traversodontidae von Huene, 1936 (sensu Liu y Abdala, 2014)

***Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967**

Materiales referidos (Goñi, 1988; Goñi y Abdala, 1988; Goñi y Goin 1988; Liu y Powell, 2009): PVL 3833 (holotipo *Andescynodon mendozensis*), PVL 3840 (holotipo *Rusconiodon mignonei*), PVL 3899, PVL 3892d, PVL 3892, 3894-1, PVL 3835, PVL 3836, PVL 3890, PVL 3894, PVL 3895, PVL 3896, PVL 3907, PVL 4069, PVL 4072, PVL 4390, PVL 4070, PVL 4071.

Sinónimo: *Rusconiodon mignonei* Bonaparte, 1970 (propuesto por Liu y Powell, 2009). Los materiales originalmente asignados al género *Andescynodon* representarían formas juveniles, mientras que aquellos referidos a *Rusconiodon* (Goñi y Abdala, 1988) formas subadultas/adultas (Liu y Powell, 2009).

Procedencia geográfica del holotipo y de los otros especímenes: 5 km al oeste de Villa de Potrerillos, Provincia de Mendoza, Argentina (Goñi, 1988).

Procedencia geológica: Formación Cerro de Las Cabras. Anisiano Tardío / Ladiniano Temprano, Triásico Medio (Goñi, 1988; Ottone et al., 2014).

Tanto los caninos superiores como los inferiores están hipertrofiados (grado variable entre especímenes), tienen forma suboval en sección transversal y están algo comprimidos labiolingualmente, su borde mesial es convexo y el distal suavemente cóncavo (Figura 10). Los caninos superiores llegan hasta el borde ventral del dentario y los inferiores, se acomodan en un par de fosas paracanas profundas del maxilar (Figura 11). Se observan estriaciones en el esmalte de los caninos superiores (PVL 3899). Existe un corto diastema entre el canino superior y los dientes postcaninos. Los caninos inferiores podrían haber servido de "guía" oclusal de la mandíbula (Mellet, 1984).

Presenta fosas paracanas ubicadas anteromedialmente respecto del canino superior, en algunos especímenes estas son de gran tamaño (como es el caso de los materiales asignados inicialmente como *Rusconiodon mignonei*) (Figura 11- C y D), y puede apreciarse como la fosa es tan grande que está abierta lateralmente (no limitada por hueso en su borde lateral). Estas fosas abarcan los huesos premaxilar (sector anterior) y maxilar (sector posterior). Los incisivos están pobremente preservados en la mayoría de los especímenes. Sin embargo, PVL 3899 muestra claramente la presencia de 4 incisivos superiores y 3 inferiores (I 4/3, C 1/1). Tanto los superiores como los inferiores son de aspecto simple, puntiagudos y con coronas algo comprimidas labiolingualmente, con leve forma de cincel, son ligeramente procumbentes e iguales entre sí. Al menos en los incisivos superiores puede

observarse, dependiente el estado de preservación del material, una cúspide accesoria en el borde distal de dichos dientes (Figura 10-B, I3) Las hileras de dientes incisivos forman un marcado arco (más notorio en los especímenes inicialmente asignados como *Rusconiodon mignonei* que en los de *Andescynodon mendozensis*, donde no se ve tan pronunciada esta condición). Los incisivos superiores están separados de los caninos por un breve diastema, mientras que los inferiores se implantan en forma contigua a estos últimos (Goñi y Goin, 1988).

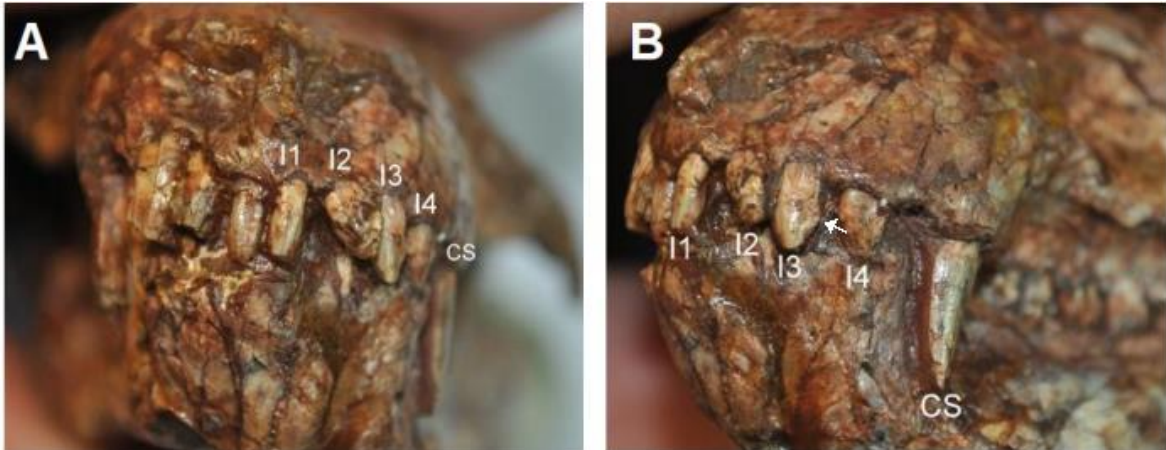


Figura 10: Fotografía del cráneo de *Andescynodon mendozensis* (PVL 3899) con acercamiento en la porción del premaxilar y maxilar, donde se alojan los incisivos y caninos. A- Vista frontal; B- vista lateral izquierda. I: incisivo, CS: canino superior. En el borde distal del tercer incisivo superior se observa una cúspide accesoria.

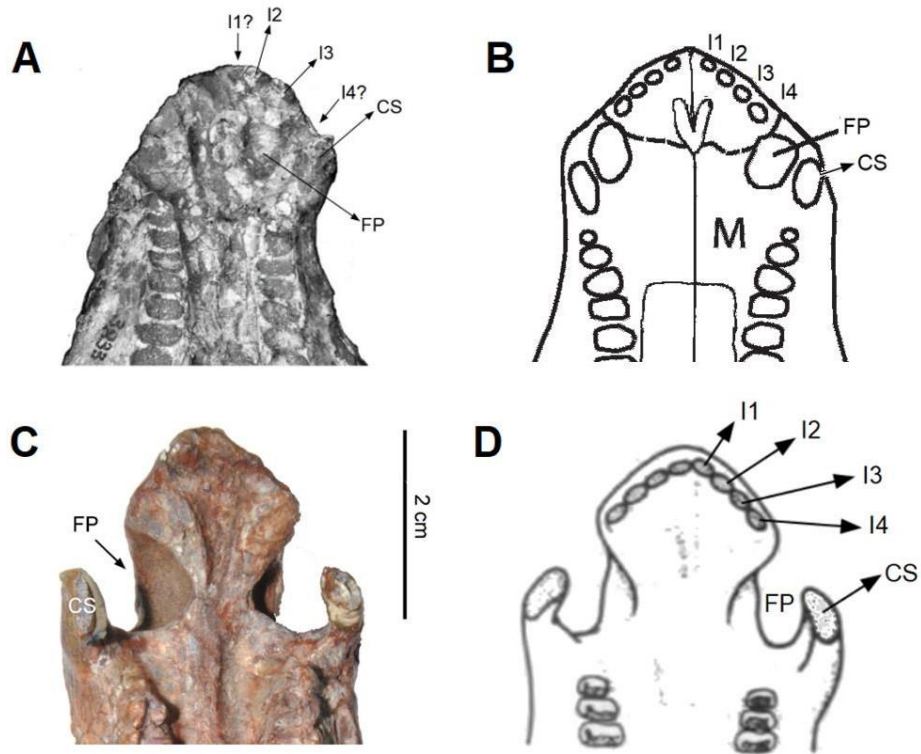


Figura 11: A- Holotipo de *Andescynodon mendozensis* (PVL 3833) en vista palatal (Liu y Powell, 2009); B- reconstrucción ilustrativa de la porción anterior de cráneo en vista palatal de *Andescynodon mendozensis* (Liu y Powell, 2009); C- vista palatal del hocico de *Andescynodon mendozensis* (PVL 3899); D- ilustración del hocico de *Andescynodon mendozensis* en vista palatal (Bonaparte, 1978), observamos la arcada de incisivos, los caninos superiores y las fosas paracanas. I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracana.

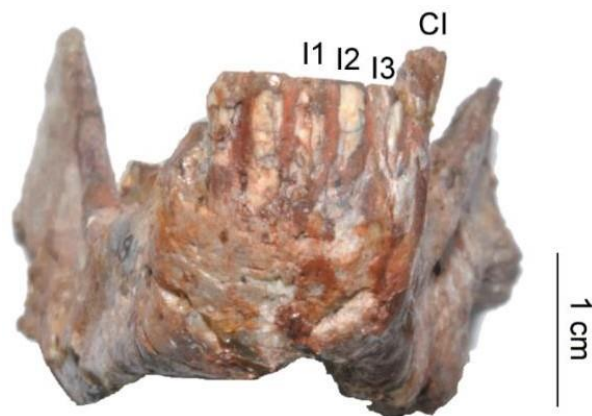


Figura 12: Mandíbula de *Andescynodon mendozensis* (PVL 3899) en vista anterior. I: incisivo, CI: canino inferior.

***Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1966**

Materiales referidos (Bonaparte, 1966; Martinelli, 2010): MLP 65-VI-18-1 (holotipo), MLP 65-VI-18-2, PVL 3466, PVL 4416.

Procedencia geográfica del holotipo y material referido: Colectados en las cercanías de la localidad de Puesto Viejo, a alrededor de 40 km al sudoeste de la ciudad de San Rafael, y al oeste de Colonia Las Malvinas, provincia de Mendoza, Argentina (Bonaparte, 1966; Martinelli, 2010).

Procedencia geológica: Formación Río Seco de la Quebrada, unidad superior del grupo Puesto Viejo. Triásico Medio-Superior (Stipanovic et al., 2007; Martinelli et al., 2009; Ottone et al., 2014; véase también Martinelli et al., 2017; Abdala et al., 2020).

Los caninos superiores e inferiores son similares, están algo comprimidos labiolingualmente, y los inferiores con una aguda y pronunciada punta (Figura 14). Ambos pares de caninos están hipertrofiados. Presenta dos fosas paracanas profundas en el maxilar que alojan los caninos inferiores durante la oclusión de las fauces (Figura 13). Inclusive en un ejemplar se observa que atraviesan completamente el cráneo. Estas fosas, que se acercan bastante al plano sagital del cráneo, se ubican anteromediales con respecto al canino superior, y llegan hasta el alvéolo del incisivo 3. Los caninos están separados de los postcaninos por un breve diastema.

Pascualgnathus polanskii posee 3 incisivos superiores y 3 inferiores (I 3/3). Los incisivos superiores se disponen casi verticalmente, están algo separados entre sí y son más bien anchos y cortos, un diastema los separa del canino. La implantación de los incisivos superiores ocurre bien al borde del premaxilar, formando un arco.

Los incisivos inferiores son levemente procumbentes, son algo más chicos que los superiores y no existe diastema que los separe del canino. Tanto los superiores como los inferiores son iguales entre sí.

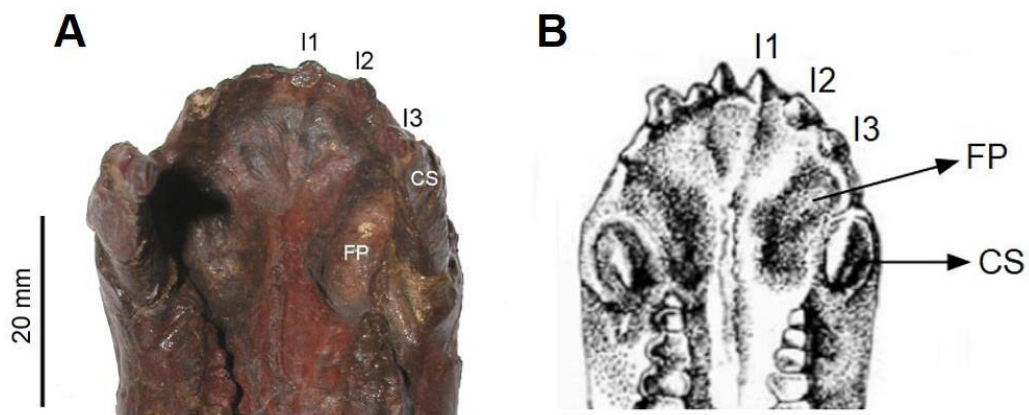


Figura 13: A- Fotografía en vista ventral de la porción anterior del cráneo holotipo de *Pascualgnathus polanskii* (MLP 65-VU-18-1) (Martinelli, 2010); B- ilustración del cráneo de *Pascualgnathus polanskii* en vista palatal (Bonaparte, 1966). I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracarina.

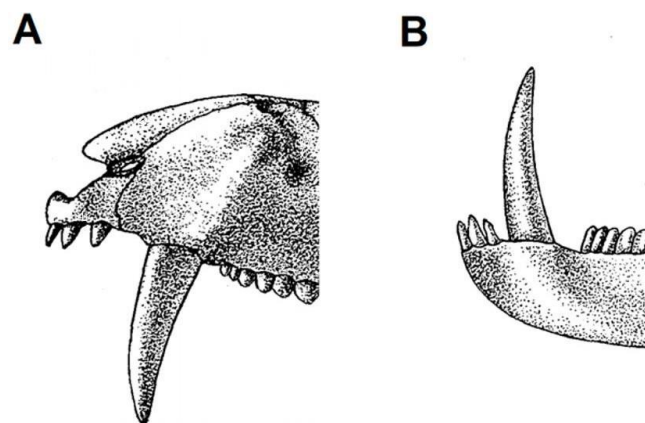


Figura 14: A- Ilustración del hocico de *Pascualgnathus polanskii* en vista lateral izquierda (Bonaparte, 1966); B- ilustración de la región anterior de la mandíbula izquierda de *Pascualgnathus polanskii* (Bonaparte, 1966). Son notorios los caninos hipertrofiados, tanto los superiores como los inferiores.

***Massetognathus pascuali* Romer, 1967**

Sinónimos: *Massetognathus teruggi* Romer, 1967, *Massetognathus major* Romer, 1972 y *Megagomphodon oligodens* Romer, 1972 (propuesto por Abdala, 2000). Abdala propone que los materiales descritos inicialmente por Romer y considerados por él como distintos taxones del género *Massetognathus* son realmente materiales representativos de la secuencia ontogenética de una sola especie, *Massetognathus pascuali*.

Materiales referidos (Romer, 1967; 1972; Abdala, 2000; Abdala y Ribeiro, 2003): PULR 10 (holotipo *Massetognathus pascuali*), PULR 13 (holotipo *Massetognathus teruggi*), PULR 11 (holotipo *Massetognathus major*), PULR sin número (holotipo *Megagomphodon oligodens*).

Procedencia geográfica del holotipo: La Rioja, Argentina (Romer, 1967; 1972).

Procedencia geológica: Formación Chañares, Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión. También hay registros de esta especie en la Zona de Asociación de *Dinodontosaurus* de la Secuencia Santa María, Cuenca Paraná, Brasil. Carniano temprano, Triásico Medio-Superior (Romer, 1967; 1972; Abdala, 2000; Ottone et al, 2014).

Los caninos superiores de *Massetognathus pascuali* son pequeños y están poco desarrollados. Ningún diastema los separa de los incisivos. Presenta fosas paracanas en el maxilar, mediales al canino superior (Figura 15).

Massetognathus pascuali tiene 4 incisivos superiores y 3 inferiores (1 4/3). Tanto los superiores como los inferiores son de tamaño modesto (Figura 16), tienen forma de cincel, y estriaciones longitudinales en su esmalte, además son iguales entre sí. Parecen estar implantados verticalmente, los superiores están cercanos entre sí pero no en contacto, formando un arco semicircular. En el material PULR 13 parece que los incisivos fueran levemente procumbentes (Figura 17-B). Los incisivos que se observan en *Massetognathus* están aplanados labiolingualmente, con forma de hoja (Abdala y Ribeiro, 2003).

En la mayoría de los especímenes conocidos las coronas de los incisivos están gastadas. En materiales sin desgaste se observan numerosas cúspides diminutas sobre el borde, dando una forma de "hoja crenulada" (Martinelli et al., 2014), se distinguen 5 dentículos diminutos en el borde mesial y más de 6 en el distal.

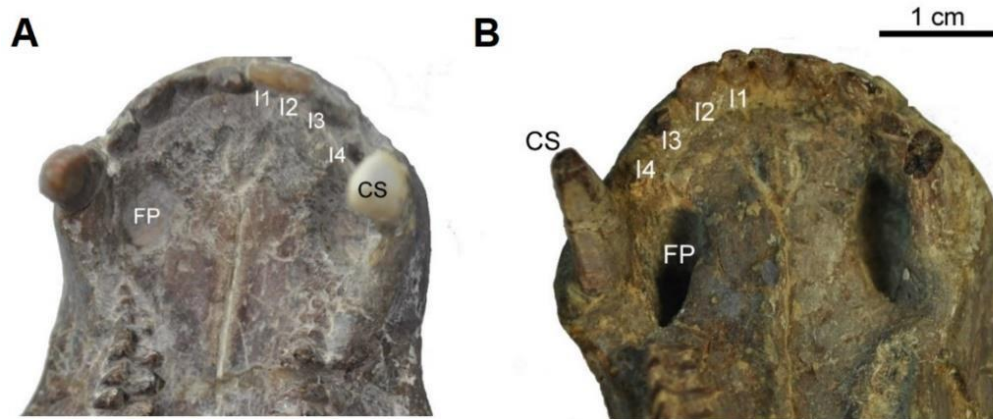


Figura 15: Fotografía de la región anterior del cráneo de material asignado como *Massetognathus pascuali* en vista palatal: A- UFRGS PV 968T; B- PVL 5441. I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosas paracanas.

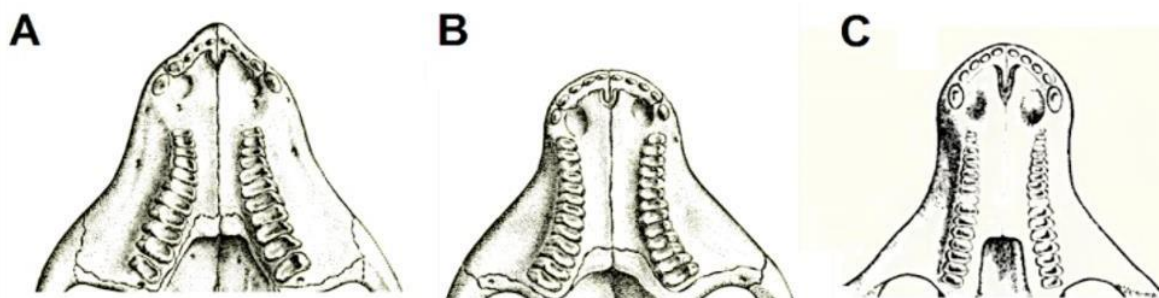


Figura 16: A- Ilustración de la porción anterior del cráneo holotipo de *Massetognathus pascuali* (PULR 10, anteriormente MLP 65-XI-14-1) en vista ventral (Romer, 1967); B- ilustración de la porción anterior del cráneo de *Massetognathus pascuali* (material tipo de *Massetognathus teruggi*, PULR 13, anteriormente MLP 65-XI-14-2, uno de sus sinónimos) en vista ventral (Romer, 1967); C- ilustración de la porción anterior del cráneo de *Massetognathus pascuali* (material tipo de *Megagomphodon oligodens*, PULR sin número, anteriormente MLP 64-XI-14-16, uno de sus sinónimos) en vista ventral (Romer, 1972).

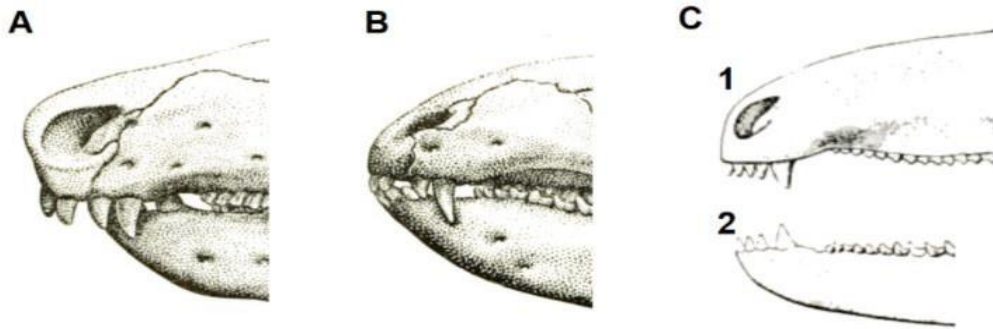


Figura 17: A- Ilustración de la región anterior del hocico de *Massetognathus pascuali* (holotipo, PULR 10, anteriormente MLP 65-XI-14-1) en vista lateral izquierda, con mandíbulas en oclusión (Romer, 1967); B- ilustración de la región anterior del hocico de *Massetognathus pascuali* (holotipo de *Massetognathus teruggi*, PULR 13, anteriormente MLP 65-XI-14-2, uno de sus sinónimos) en vista lateral izquierda, con mandíbulas en oclusión (Romer, 1967); C- ilustración de la región anterior del hocico (1) de *Massetognathus pascuali* (holotipo de *Megagomphodon oligodens*, PULR sin número, anteriormente MLP 64-XI-14-16, uno de sus sinónimos) y la mandíbula inferior desarticulada (2) en vista lateral izquierda (Romer, 1972). En todas las representaciones se observa el grado de desarrollo de los caninos (escaso) e incisivos, el tipo de implantación y el grado de protrusión de estos últimos.

***Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981**

Materiales referidos (Barberena, 1981b; Liu et al., 2008; Schmitt et al., 2019): UFRGS-PV-0712-T; MCP 3871-PV (neotipo); UFRGS-PV 0255T (holotipo perdido), UFRGS-PV0070T, 0071T, 0122T, 0125T, 0239T, 0241T, 0242T, 0243T, 0245T, 0246T, 0265T, 0273T, 0397T, 1064T; AMNH 7802, 7803, 21400-21410. La mayoría de los materiales están solo parcialmente preparados.

Procedencia geográfica del material referenciado: El neotipo fue colectado en el Municipio de Agudo, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil, y los restantes especímenes vienen de distintas localidades de este estado (Barberena, 1981b; Liu et al., 2008; Schmitt et al., 2019).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*, Secuencia Pinheiros-Chiniquá, Supersecuencia Santa Maria (Liu y Abdala, 2014; Martinelli et al., 2016), Rio Grande do Sul, Brasil. Todos los demás especímenes fueron colectados en la misma secuencia que corresponde a la base de la Formación Santa María (Schmitt et al., 2019). Carniano temprano, Triásico Medio-Superior.

El canino superior era ovalado, aplanado labiolingualmente y relativamente pequeño (Liu et al., 2008), como en otras especies del género. Un diastema separa al canino superior de los postcaninos (Figura 24).

Ambos caninos inferiores se preservaron, pero no se pueden observar por completo porque están cubiertos por una matriz de roca, sin embargo, son un poco más grandes que los incisivos. Un diastema los separa de los postcaninos.

Los incisivos inferiores están cubiertos por una matriz de roca y el detalle de su morfología no se observa. Están comprimidos y procumbentes labio lingualmente, como en otros especímenes de *Massetognathus* y algunos otros gonfodontes (e.g., *Dadadon*, *Santacruzodon*), con coronas triangulares (Kammerer et al., 2012) (Figura 25).

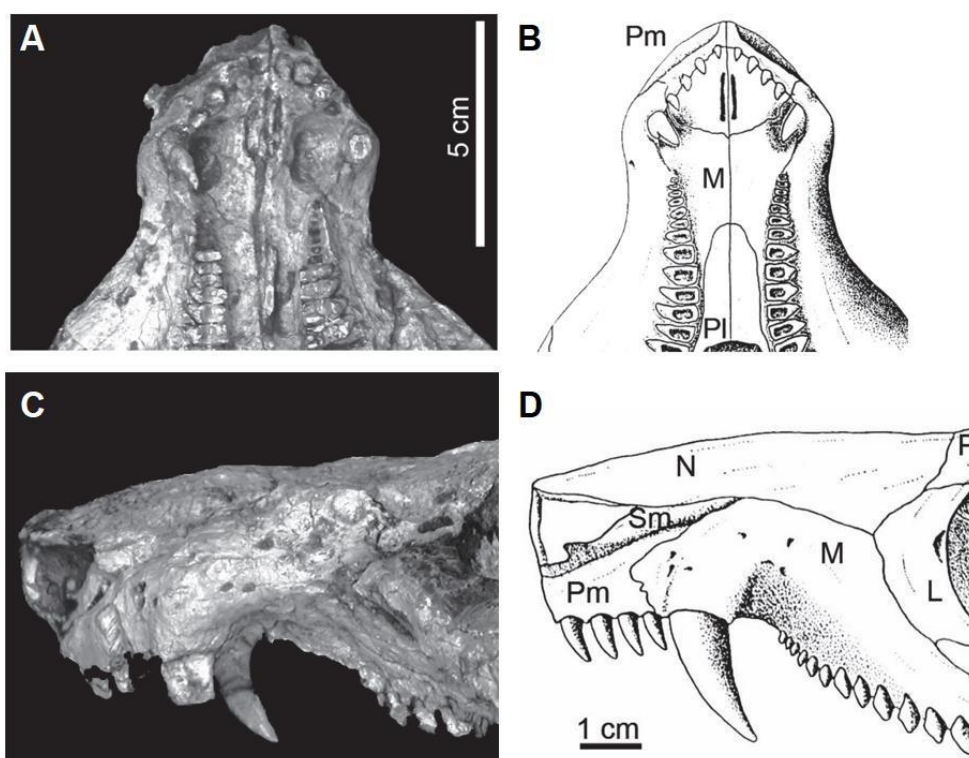


Figura 24: *Massetognathus ochagaviae*, MCP 3871-PV (neotipo); A- Fotografía en vista palatal del cráneo; B- reconstrucción ilustrativa del cráneo en vista palatal; c- fotografía de la región anterior del cráneo en vista lateral izquierda; d- reconstrucción de la región anterior del cráneo en vista lateral izquierda (Teixeira, 1987). Sm: septomaxilar, Pm: premaxilar, M: maxilar, L: lacrimal, P: prefrontal.

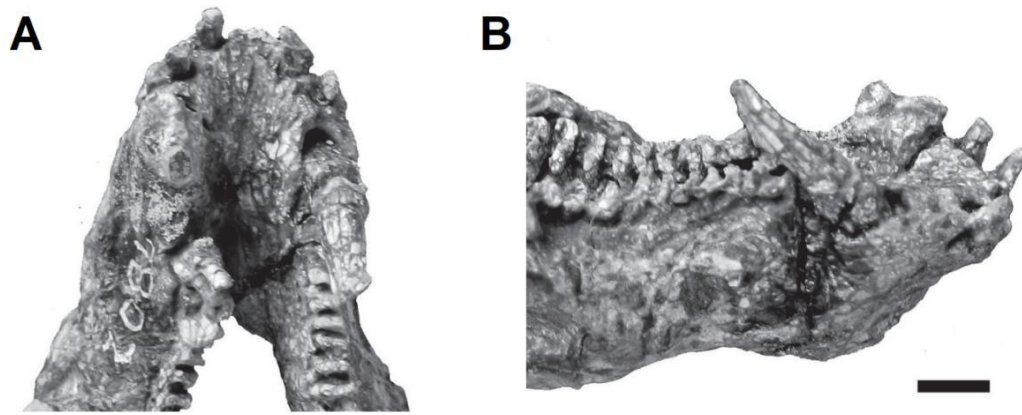


Figura 25: Mandíbula inferior de *Massetognathus ochagaviae*, A- AMNH 7802 en vista dorsal. B- AMNH 7802 en vista laterodorsal derecha. Escala= 1 cm. (Liu et al., 2008).

***Exaeretodon argentinus* Cabrera, 1943**

Sinónimos: *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943; *Proexaeretodon vincei* Bonaparte, 1963b; *Belesodon argentinus* Cabrera, 1943; *Theropsis robusta* Cabrera, 1943 (propuesto Hopson y Kitching, 1972; Liu y Abdala 2014).

Materiales referidos (Cabrera, 1943, Bonaparte, 1962; 1963b; Goñi y Goin, 1991): MLP 43-VII-14-2 (holotipo *Exaeretodon argentinus*); MLP 43-VII-14-3 (holotipo *Exaeretodon frenguelli*); PVL 2565 (holotipo *Proexaeretodon vincei*); MLP 61- VIII-2-23; MLP 61-VIII 2-44; PVL 1897 y PVL 2468; PVL 2079; PVL 2458; MACN-Pv 18063; MACN-Pv 18125 y Número de campo 39.

Procedencia geográfica del holotipo: Hoyada de Ischigualasto, Parque provincial de Ischigualasto, San Juan, Argentina (Bonaparte, 1962).

Procedencia geológica: Formación Ischigualasto, Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Triásico Superior (Bonaparte, 1962; Ottone et al, 2014).

El canino superior, que se dispone inmediatamente por detrás del último incisivo sin que exista una diastema que los separe, es de aspecto muy robusto y presenta una gran inserción intraalveolar. Su forma es cónica y puntiaguda, con la cara mesial convexa y la distal cóncava (Figura 18). Pueden apreciarse facetas de desgaste tanto en la cara anterior del ápice del canino como en su cara lingual, cerca de la base. El canino inferior está separado del último incisivo por un diastema corto (eso no se distingue al observar MACN-Pv 18125, puede que exista distinto grado de separación dependiendo de la ontogenia). Existe una fosa paracarina en el maxilar (Figura 18-B),

la misma se ubica posteromedial al canino superior, donde se aloja el canino inferior durante la oclusión. El canino inferior es pequeño, siendo su tamaño muy similar al del último incisivo (Figura 19). Existe un gran diastema entre el canino inferior y los postcaninos.

Existen tres incisivos inferiores y tres superiores (I 3/3). Los incisivos inferiores son procumbentes en distinto grado según el ejemplar. Entre los inferiores, el primero es el más grande y procumbente; el segundo es algo más pequeño y de aspecto caniniforme (Figura 19-A), y el tercero está mucho menos desarrollado y se implanta verticalmente (Figura 19-B). Al ver el espécimen MACN-Pv nro. de colección 39 no se observa ninguna separación/diastema entre los incisivos inferiores y el canino, además los incisivos inferiores se implantan contiguos (a diferencia de lo descrito por Bonaparte, 1962).

Los incisivos superiores presentan menores diferencias de tamaño que los inferiores, son algo más procumbentes que estos últimos, son transversalmente cilíndricos y muestran facetas de desgaste en sus caras linguales, a nivel de los ápices (Figura 19-C). No están separados del canino por ningún diastema, se implantan contiguos.

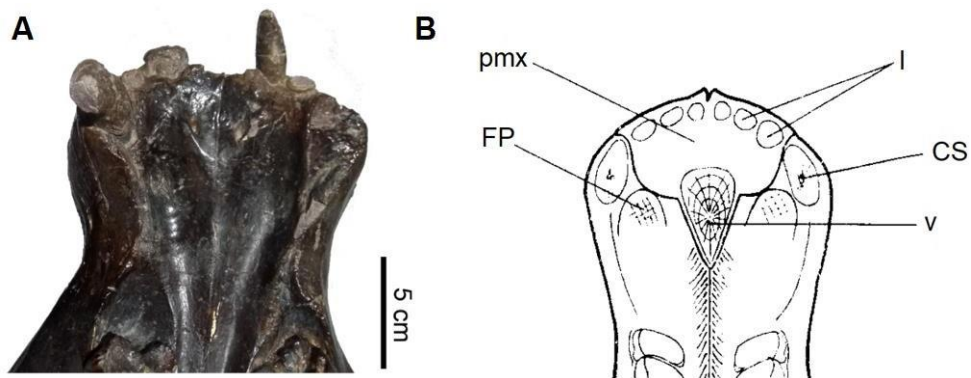


Figura 18: A- Fotografía de la porción anterior del cráneo de *Exaeretodon argentinus* (MACN-PV 18125) en vista palatal; B- reconstrucción ilustrativa del hocico en vista palatal de *Exaeretodon argentinus* (tomado y modificado de Bonaparte, 1962). I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracarina, pmx: premaxilar.

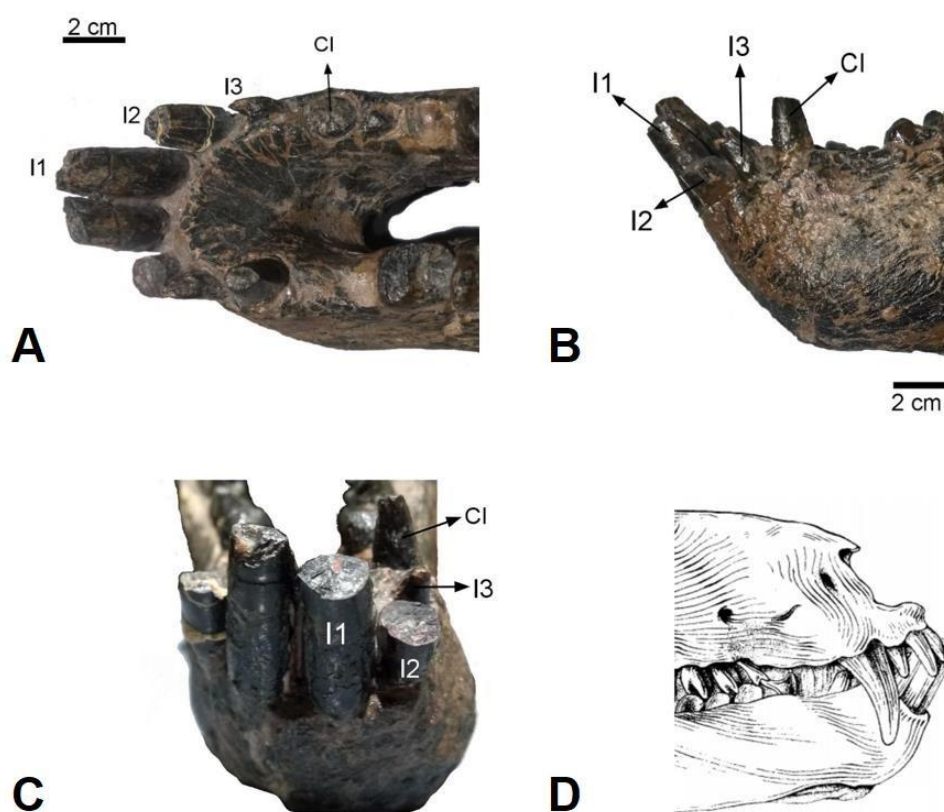


Figura 19: A- Fotografía de la porción anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon argentinus* (MACN-Pv número de colección 39) en vista dorsal; B- fotografía de la porción anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon argentinus* (MACN-Pv número de colección 39) en vista lateral izquierda; C- fotografía de la porción anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon argentinus* (MACN-Pv número de colección 39) en vista frontal; D- vista lateral derecha esquemática del hocico de *Exaeretodon argentinus* (PVL 2056), con mandíbulas en oclusión (Bonaparte, 1962). I: incisivo, CI: canino inferior.

***Ischignathus sudamericanus* Bonaparte, 1963** (sinónimo de *Exaeretodon argentinus*, Liu, 2007)

Material referido (Bonaparte, 1963a): PVL 2564 (holotipo).

Procedencia geográfica del holotipo: Hoyada de Ischigualasto, Parque provincial de Ischigualasto, San Juan, Argentina (Bonaparte, 1963a).

Procedencia geológica: Formación Ischigualasto, Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Triásico Superior (Bonaparte, 1963a; Ottone et al, 2014).

Solo se preservaron completos los caninos inferiores, estos son ligeramente procumbentes (en menor grado que los incisivos). De los caninos superiores están preservados sólo los alvéolos; estos son amplios, por lo que debían de estar bien desarrollados (Figura 20-A), se infiere que tenían una gran raíz, orientada hacia atrás. Ningún diastema separa al canino superior de los incisivos, más bien si de los postcaninos, notándose un diastema de gran tamaño.

El maxilar presenta unas fosas paracanas que se extienden desde la unión con los palatinos hasta el lugar de la sutura con el premaxilar, son mediales a los alveolos de los caninos superiores (Figura 20-A).

Presenta 3 incisivos superiores y 3 inferiores (I 3/3). De los superiores sólo se preservaron los alvéolos, siendo los de I1 e I3 mucho más pequeños que el del I2, este último habría estado hipertrofiado. En cuanto a los inferiores, el i1 e i2 están bien desarrollados, mientras que el i3 es menor (se interpreta que es un diente atrofiado o recién reemplazado). Estos incisivos inferiores están dirigidos hacia adelante, son procumbentes (Figura 20-B).

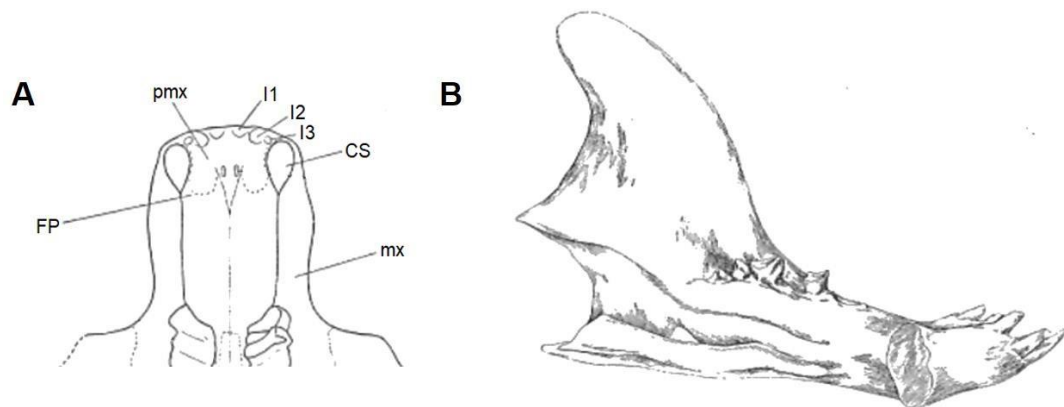


Figura 20: A- Reconstrucción de vista palatal de la porción anterior del cráneo de *Ischignathus sudamericanus* (tomado y modificado de Bonaparte, 1963); B- vista medial de la rama mandibular izquierda y parte anterior de la derecha de *Ischignathus sudamericanus* (reconstrucción) (Bonaparte 1963). pmx: premaxilar, mx: maxilar, I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracarina.

***Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barbarena, y Dornelles, 2002**

Materiales referidos (Abdala et al., 2002; Liparini et al., 2013): MCP 1522 PV (holotipo), MCP 2361 PV, MCP 3843 PV, UFRGS-PV- 0715-T, UFRGS-PV-1095-T, UFRGS-PV-1096-T, MCP 4278 PV, UFRGS-PV-1160-T, UFRGS-PV-1161-T y UFRGS-PV-1177-T.

Procedencia geográfica del holotipo: Km 136 de la ruta Br 287, 6 km al oeste del cerro Botucarai, distrito de Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil (Abdala et al., 2002).

Procedencia geológica: Formación Santa María, Zona de Asociación de *Hyperodapedon*, Secuencias Candelaria, Supersecuencia Santa Maria. Noriano temprano, Triásico Superior (Abdala et al., 2002).

Los caninos superiores son largos, algo procumbentes (Figura 26-B). La capa de esmalte está restringida solo a la cara labial de los caninos (MCP 1522-PV), y tienen una faceta de desgaste en su borde anterior. En los maxilares presenta, al igual que el *Exaeretodon argentinus*, un par de fosas paracanas en posición posteromedial al canino superior, se trata de una depresión en el maxilar (Figura 26-A).

Del ejemplar UFRGS-PV-1096-T se puede describir la dentición canina y precanina inferior. *Exaeretodon riograndensis* presenta tres incisivos inferiores y un canino implantado contiguo a estos (Figura 27). Su dentición inferior es muy similar a la de *Exaeretodon argentinus*. Los caninos e incisivos forman una hilera dental arqueada.

Los caninos inferiores están orientados verticalmente (MCP 3843-PV), son más pequeños que los superiores y están posicionados más distalmente que estos cuando las mandíbulas están en oclusión. Un breve diastema separa al canino inferior de los postcaninos (aunque podría existir la interpretación de que esto es un artefacto por la fosilización de este material).

En el espécimen MCP 3843-PV se observa una fórmula dental I 3/3. Los incisivos superiores son procumbentes, el I1 y I2 son más largos y con forma de espátula, y tienen una faceta de desgaste en su borde lingual. El I3 superior es considerablemente más pequeño que los dos primeros, y no muestra faceta de desgaste, está menos desarrollado. Como afirma Chatterjee (1982) para el género *Exaeretodon*, la capa de esmalte del incisivo solo se desarrolla en la cara labial. Los incisivos superiores se implantan casi paralelos, formando una hilera muy levemente arqueada

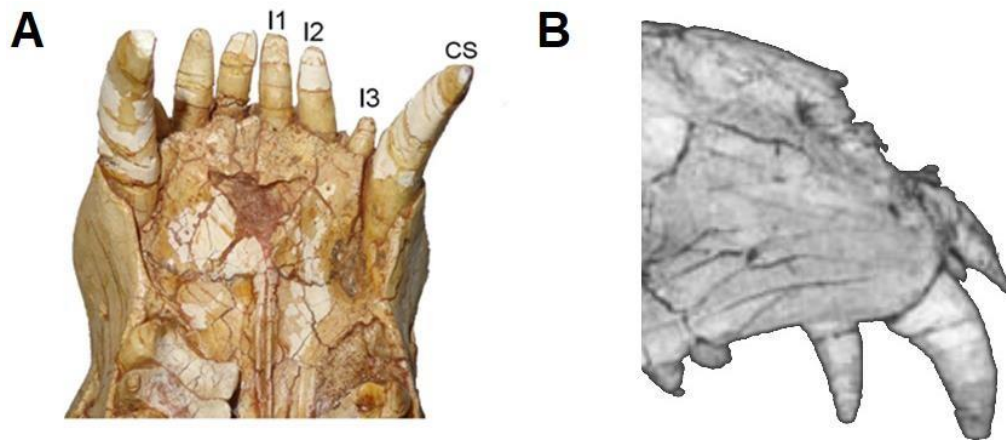


Figura 26: Fotografía de la porción anterior del cráneo de *Exaeretodon riograndensis* (MCP 1522 PV, holotipo); A- vista palatal; B- vista lateral derecha (Abdala, 2002). I: incisivo, CS: canino superior.

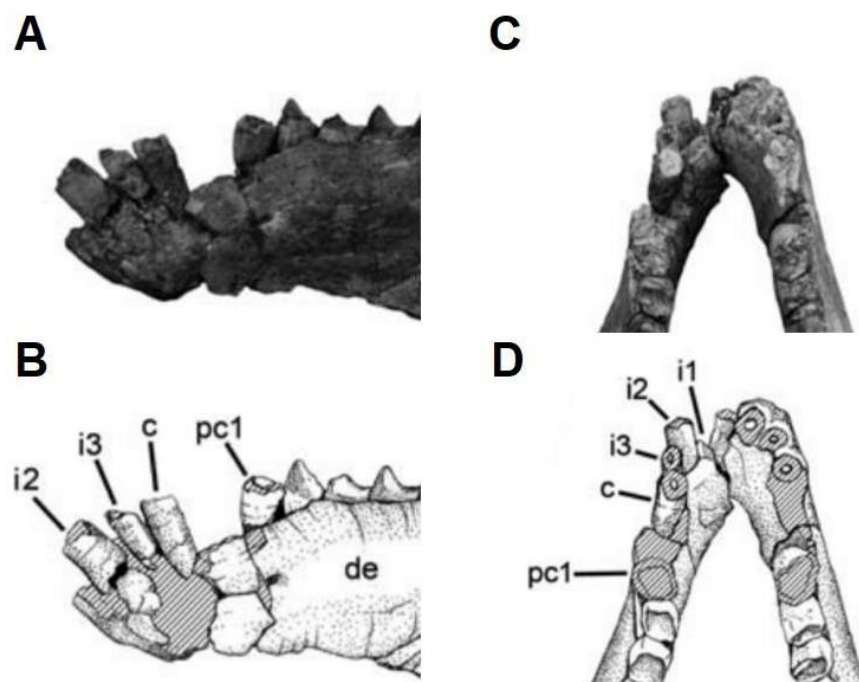


Figura 27: A- Fotografía de la región anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon riograndensis* en vista lateral izquierda; B- ilustración científica respectiva a la región anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon riograndensis* en vista lateral izquierda; C- fotografía de la región anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon riograndensis* en vista dorsal; D- ilustración científica respectiva a la región anterior de la mandíbula inferior de *Exaeretodon riograndensis* en vista dorsal. (Liparini et al., 2013). i: incisivo, c: canino, pc: postcanino, de: dentario.

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

Materiales referidos (Flynn et al., 2000; Kammerer et al., 2008; Melo et al., 2015): UA 10601 (holotipo), FMNH PR 2444, FMNH PR 2104, UFRGS-PV- 0269-T, UFRGS-PV-0434-T, UFRGS-PV-0891-T, UFRGS-PV-0903-T, UFRGS-PV-0905- T, UFRGS-PV-1054-T, UFRGS-PV-1164-T, UFRGS-PV-1165-T, MCN-PV 0505, MCN-PV 2750.

Comentarios: Los materiales tipo con los que se describió la especie son procedentes de Madagascar (Formación Isalo II, Formación Makay, al este de Sakaraha y norte de la Cuenca Morondava, provincias de Mahajanga y Toliara, Triásico Medio superior (Flynn et al, 2000).

Procedencia geográfica del material de Brasil: Santa Cruz do Sul, Cuenca Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil (Flynn et al., 2000; Abdala et al., 2001).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Santacruzodon*, Secuencia Santa Cruz, Supersecuencia Santa Maria, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Flynn et al., 2000; Abdala et al., 2001). Carniano temprano, Triásico Superior (Horn et al., 2014).

La fórmula dental para esta especie es $I\ 4/3$ (Kammerer et al., 2008) (Figura 21). La dentición superior está representada por 4 incisivos y 1 un canino. No hay un diastema entre los incisivos superiores y el canino, se implantan contiguos formando un arco suave. El canino superior es pequeño, levemente comprimido labiolingualmente, tiene fuertes crestas mesial y distalmente y estrías verticales alrededor de todo el diente. Comparado con el canino inferior, el superior es marcadamente más pequeño. El canino inferior está más desarrollado, es curvado y procumbente. Flynn et al. (2000) identificaron un quinto diente en la hilera superior que describió como un canino en proceso de reemplazo.

Presenta fosas paracanas ovoides, localizadas mediales al alveolo del canino superior, esta abarca parte del premaxilar y del maxilar. A primera vista los postcaninos superiores están separados del canino por una diastema relativamente grande, sin embargo, esta región está pobremente preservada, y es posible que algunos postcaninos anteriores no se han preservado y hayan estado separados del canino superior por un breve diastema (Figura 22- C y D).

El primer y segundo incisivo superiores (I1 e I2) son largos, cónicos, comprimidos labiolingualmente y procumbentes. Los alvéolos de estos incisivos son ovoides, labiolingualmente anchos, pero mesiodistalmente cortos (más que los

caninos). El I4? fue descrito por Flynn et al. (2000) como fuertemente curvado y comprimido labiolingualmente, con aserraciones tanto en su borde mesial como en el distal.

En la mandíbula se hallan 3 incisivos largos y fuertemente procumbentes, con forma de cincel (Figura 23-B), Flynn (2000) los describe como algo robustos. Los i1 e i2 son equivalentes entre sí en cuanto a tamaño, el i3 es más pequeño que estos últimos. Los tres forman una superficie de corte continua (se implantan contiguos formando una hilera muy levemente arqueada). Los caninos inferiores parecen estar implantados contiguos a la hilera de incisivos (Figura 21-B). Hay un corto diastema entre el canino inferior y el primer postcanino (menos de 2 mm).

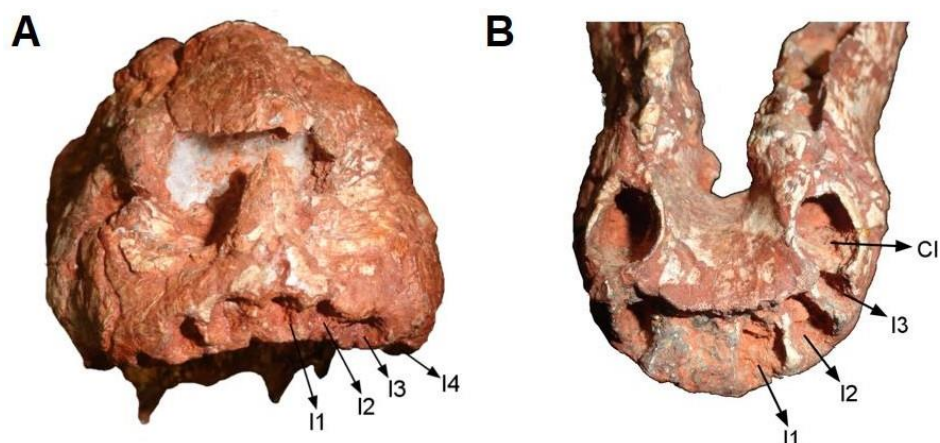


Figura 21: A- Cráneo de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164) en vista frontal; B- mandíbula inferior de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164) en vista dorsal. I: incisivo, CI: canino inferior.

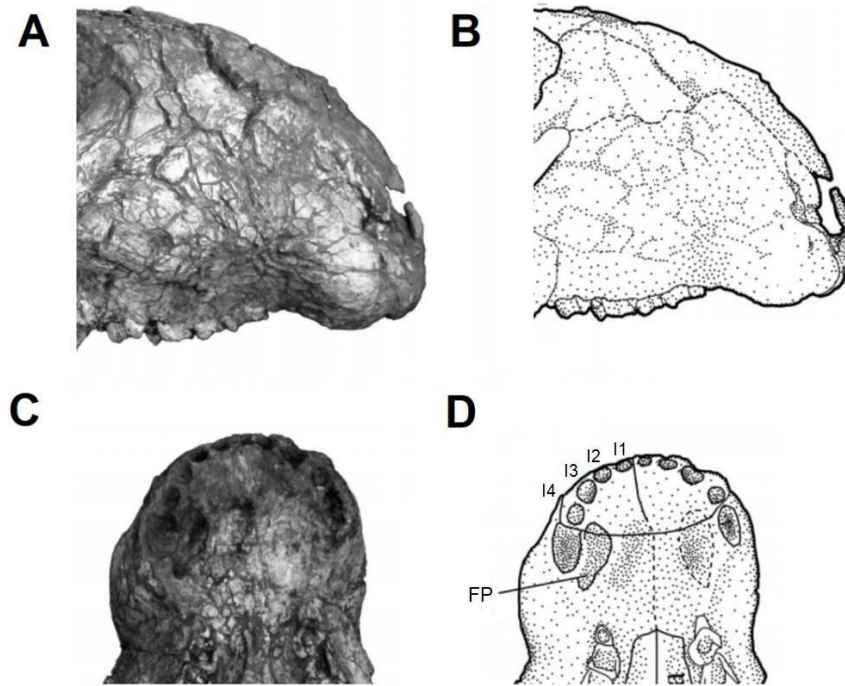


Figura 22: A- Fotografía de la región anterior del cráneo de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T), vista lateral derecha; B- ilustración de la región anterior del cráneo de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T), vista lateral derecha; C- fotografía de la región anterior del cráneo de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T), vista palatal; D- ilustración de la región anterior del cráneo de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T), vista palatal. (Melo et al., 2015). I: incisivo, FP: fosa paracarina.

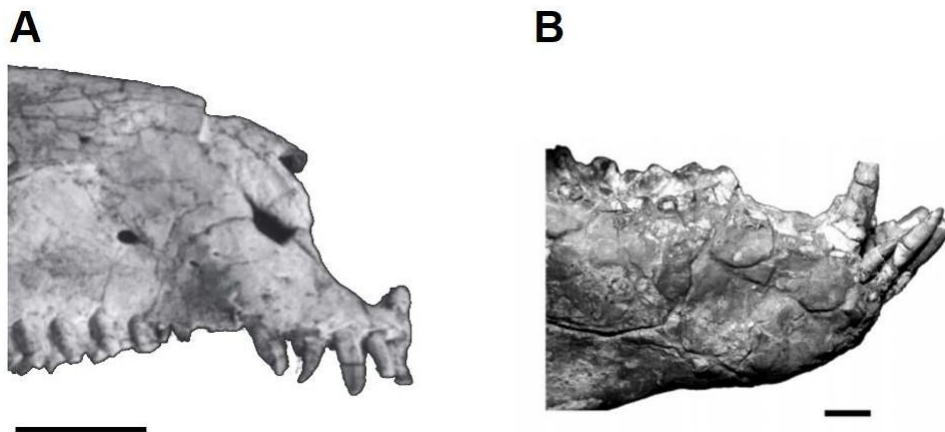


Figura 23: A- Fotografía de la región anterior del cráneo del holotipo de *Menadon besairiei* (UA 10601) en vista lateral derecha (Escala= 2 cm) (Flynn et al., 2000); B- mandíbula inferior del ejemplar de *Menadon besairei* (UFRGS-PV-0434-T), vista lateral derecha (Escala= 1 cm) (Melo et al., 2015).

***Luangwa sudamericana* Abdala y Sa-Teixeira, 2004**

Material referido (Abdala y Sa-Teixeira, 2004): MCP 3167PV (holotipo); UFRGS 267PV.

Procedencia geográfica del holotipo: Localidad exacta desconocida, posiblemente cerca de Candelaria, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Abdala y Sa-Teixeira, 2004).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*, Secuencia Pinheros-Chiniquá, Supersecuencia Santa Maria. Carniano temprano, Triásico Medio-Superior (Abdala y Sa-Teixeira, 2004, Da Silva et al., 2009).

La fórmula dental para incisivos es: I 4/3 (MCP 3167PV). Presenta una fosa paracarina ubicada anteromedial al canino superior (Figura 28-A). El canino superior es transversalmente elipsoide, está cubierto de esmalte tanto lingual como labialmente; presenta aserraciones bien desarrolladas en su borde anterior y posterior (difícil de apreciar en la fotografía). El canino inferior tiene forma ovalada, es ligeramente más grande que los incisivos y tiene esmalte tanto labial como lingualmente. No se pudo observar si presenta aserraciones. No hay ningún diastema entre el canino inferior y los postcaninos.

La mayoría de los incisivos superiores están rotos, sin embargo, por sus raíces, se puede distinguir que el I1, I2 e I4 son de contorno redondeado mientras que el I3 es más elipsoide. La corona de este I3 está preservada parcialmente y tiene aspecto caniniforme, con una capa de esmalte gruesa en la cara labial, más no en la lingual. Este mismo incisivo 3 presenta pequeños dentículos en su borde posterior, mientras que su borde anterior es liso (se observa en el I3 izquierdo). Un pequeño diastema separa los incisivos superiores del canino. Los incisivos inferiores son redondeados, con una gruesa capa de esmalte solo en su cara lateral. Un pequeño diastema separa al i3 del canino inferior (Figura 28-B). Los incisivos superiores e inferiores se implantan contiguos unos a otros y en forma de arco (Da Silva y Cabreira, 2009)

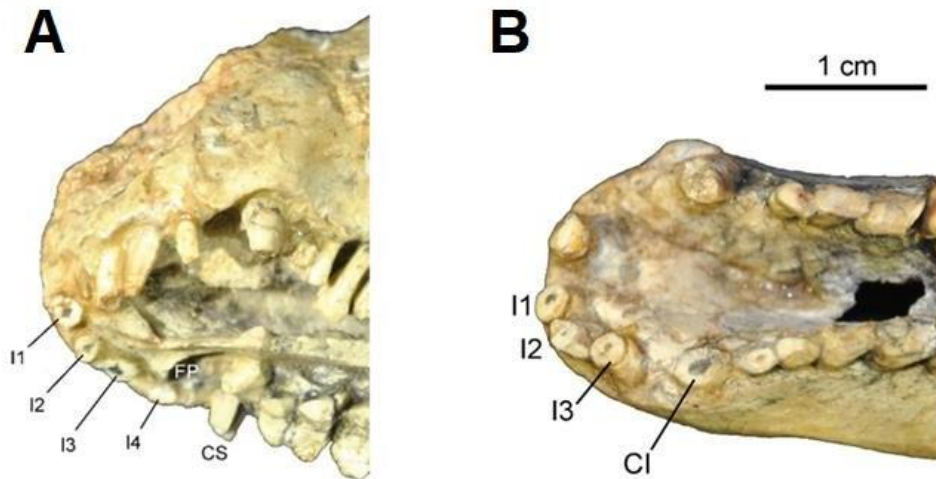


Figura 28: A- Fotografía de la región anterior del cráneo de *Luangwa sudamericana* (MCT 3167) en vista ventrolateral izquierda; B- fotografía de la región anterior de la mandíbula inferior de *Luangwa sudamericana* en vista dorsal (MCT 3167). I: incisivo, CS: canino superior, CI: canino inferior, FP: fosa paracarina.

***Traversodon stahleckeri* von Huene, 1936**

Material referido (Huene, 1936; Barberena, 1981a): PV 0224T (G) (cráneo parcial depositado en la UFRGS), von Huene (1936) no definió un holotipo.

Procedencia geográfica: Sanga do Cinodonte, Chiniquá, Municipio de São Pedro do Sul, Río Grande Do Sul, Brasil (von Huene, 1936).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*, Secuencia Pinheros-Chiniquá, Supersecuencia Santa Maria. Carniano temprano, Triásico Medio-Superior (Barberena, 1981a).

El canino superior de *Traversodon stahleckeri* está labiolingualmente comprimido y es algo pequeño. Un diastema separa al último incisivo superior del canino superior, mientras que no hay diastema entre el último incisivo inferior y el canino inferior, estos últimos se implantan contiguos en la arcada mandibular. Presenta fosas paracarinadas en el paladar, de posición medial respecto al canino superior (Figura 29-A).

Traversodon stahleckeri posee 4 incisivos superiores y 3 inferiores. Los incisivos están dirigidos perpendicularmente al plano oclusal. Los incisivos superiores tienen forma cónico-achatada, con una longitud de alrededor de 1 cm (Figura 30).

Las hileras dentarias son suavemente curvas (Figura 29-B), casi paralelas. Según las descripciones de von Huene (1936) la dentición inferior es de morfología

generalizada, muy similar a la de otros gonfodontes sudamericanos (Barberena, 1981 no consigue nuevos materiales de la mandíbula como para refutar esa apreciación).

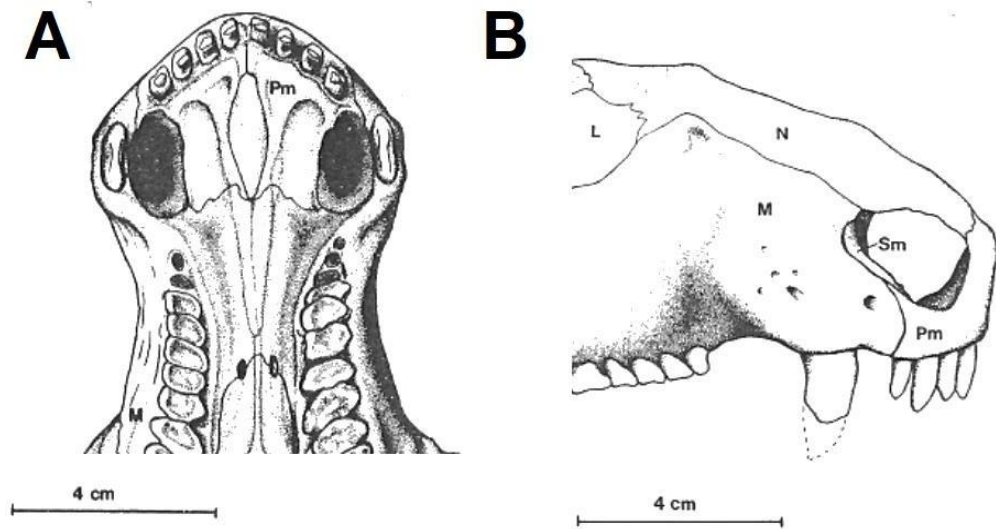


Figura 29: Cráneo de *Traversodon stahleckeri*; A- vista palatal de la región más anterior del hocico; B- vista lateral derecha de la misma región. (Escala = 4 cm) (Barberena, 1981). Pm: premaxilar, M: maxilar, Sm: septomaxilar, N: nasal, L: lacrimal.

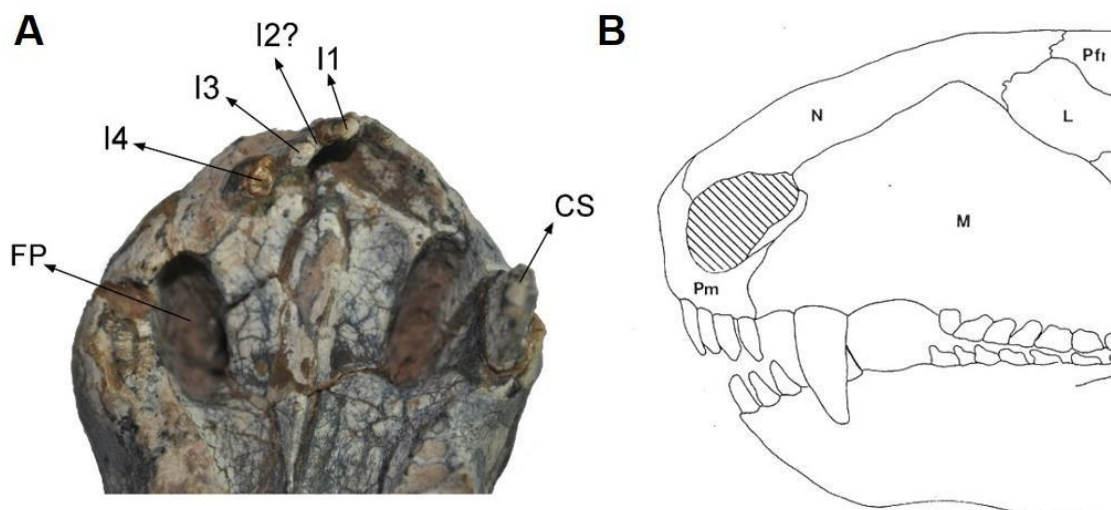


Figura 30: A- Fotografía de la porción anterior del cráneo de *Traversodon stahleckeri* (UFRGS-PV-224-T) en vista palatal; B- reconstrucción de la porción anterior del cráneo en vista lateral izquierda de *Traversodon stahleckeri*, con mandíbulas en oclusión (Barberena, 1981). I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracarina, pm: premaxilar, M: maxilar, N: nasal, L: lacrimal, Pfr: Prefrontal.

***Santacruzodon hopsoni* Abdala y Ribeiro, 2003**

Materiales referidos (Abdala y Ribeiro, 2003): MCN PV 2768 (holotipo), MCN PV 2751, MCN PV 2752, MCN PV 2770, MCP 4044 PV, MCP 4034 PV. La mayoría del material está pobremente preservado.

Procedencia geográfica del holotipo: Ciudad de Santa Cruz do Sul y Vera Cruz (S 29 440 2500, W 52 270 0100), Estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Abdala et al., 2001).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Santacruzodon* (Soares et al., 2011), Secuencia Santa Cruz, Supersecuencia Santa Maria. Carniano tardío, Triásico Superior (Abdala y Ribeiro, 2003).

El canino superior está mal preservado, pero parece haber sido de pequeño tamaño. No hay diastema entre el mismo y los postcaninos (Figura 31). El canino inferior es relativamente pequeño y un corto diastema lo separa del primer postcanino.

Hay cuatro incisivos superiores en forma de punta de flecha, aplanados labio lingualmente, con dentículos marginales (Figura 32). La cara labial de los incisivos es plana, mientras que la cara lingual es más convexa. Un diastema separa los incisivos

superiores del canino. Tiene tres incisivos inferiores, los cuales son procumbentes y labiolingualmente aplanados (Figura 34), y además tienen dentículos marginales. Los incisivos inferiores son más grandes que los superiores y tienen forma de cuchara, siendo convexos labialmente, mientras que su cara lingual es cóncava (Figura 33).

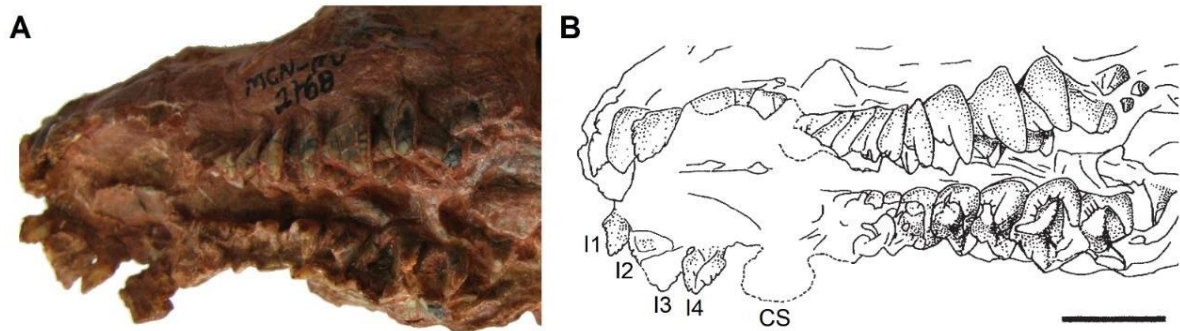


Figura 31: A- Fotografía del cráneo de *Santacruzodon hopsoni* (holotipo, MCN PV 2768) en vista ventrolateral izquierda; B- ilustración del cráneo de *Santacruzodon hopsoni* (holotipo, MCN PV 2768) en vista palatolateral izquierda (tomado y modificado de Abdala y Ribeiro, 2003). Escala = 10 mm. I: incisivo, CS: canino superior.

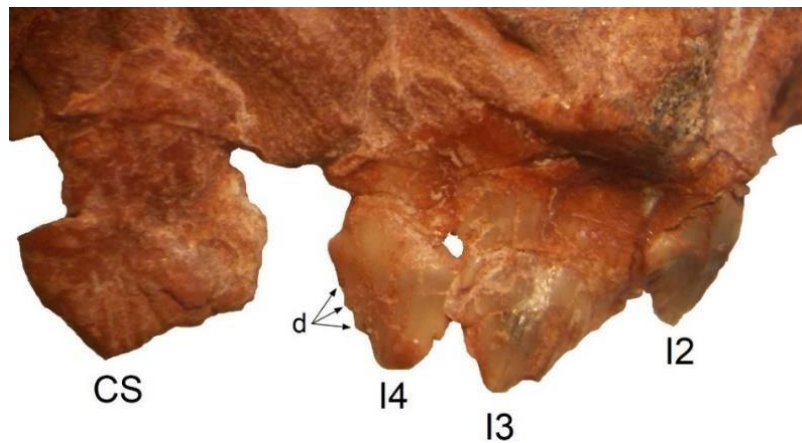


Figura 32: Detalle bajo lupa de la dentición canina y precanina de *Santacruzodon hopsoni* (fotografía del holotipo, MCN PV 2768). I: incisivo, CS: canino superior, d: dentículos accesorios.

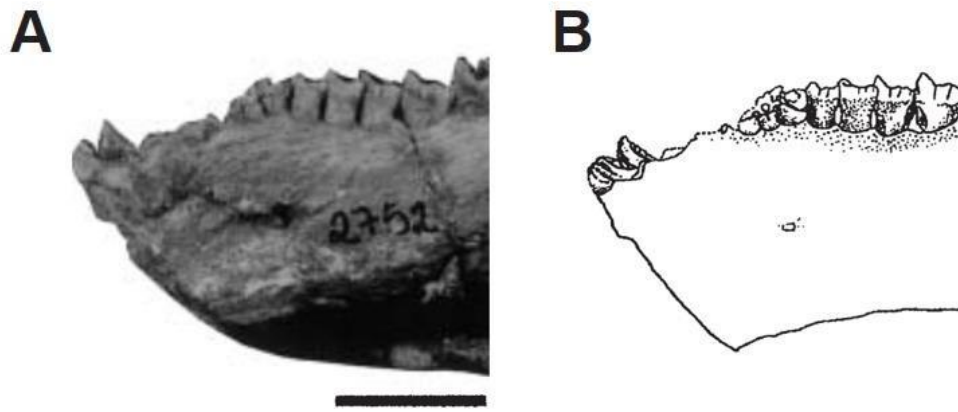


Figura 33: A- Fotografía de la mandíbula inferior de *Santacruzodon hopsoni* (MCN PV 2752) en vista lateral izquierda (Escala = 10 mm); B- ilustración de la mandíbula inferior de *Santacruzodon hopsoni* (MCN PV 2752) en vista lateral izquierda (Escala = 10 mm) (Abdala y Ribeiro, 2003).

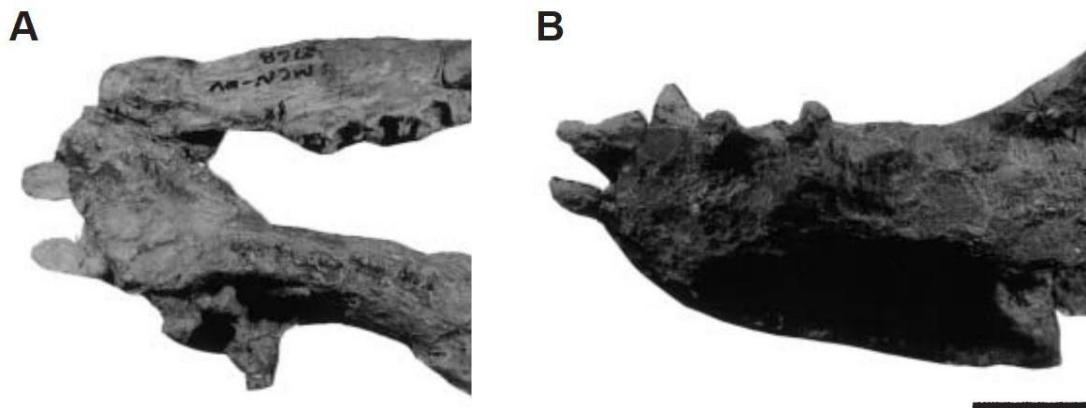


Figura 34: A- Fotografía de la porción anterior de la mandíbula inferior de *Santacruzodon hopsoni*, fotografía del holotipo (MCN PV 2768) en vista dorsal; B- fotografía de la porción anterior de la mandíbula inferior de *Santacruzodon hopsoni*, fotografía del holotipo en vista ventrolateral izquierda. (Abdala y Ribeiro, 2003). Escala = 10 mm.

***Protuberum cabralensis* Reichel, 2009**

Material referido (Reichel et al., 2009): MPDC 368/100 (holotipo).

Procedencia geográfica del holotipo: Sitio Cortado, Municipalidad de Novo Cabrais, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil. En tanto el paratipo se recolectó en el afloramiento de Rincão do Pinhal, Municipalidad de Paraíso do Sul, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Reichel et al., 2009).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*, Secuencia Pinheros-Chiniquá, Supersecuencia Santa Maria. Carniano temprano, Triásico superior (Reichel et al., 2009).

No se conservó la mandíbula. La fórmula dental inferida es I 3/?. El canino superior se coloca cerca del borde anterior del maxilar y sólo hay un pequeño espacio entre el canino y el incisivo más posterior (no se observa ese espacio en la réplica de MPDC 368/100). Los caninos superiores están reducidos en tamaño (aproximadamente del mismo tamaño que los incisivos), su capa de esmalte solo se puede observar en la superficie labial. Se desconoce el tamaño del canino inferior (Figura 35).

Presenta una fosa paracanina en posición posterior al canino superior. Esta fosa es muy profunda y alargada anteroposteriormente, de modo que casi llena el diastema entre caninos y postcaninos superiores (Figura 36-B).

Cada premaxila contiene tres incisivos bien desarrollados, de sección transversal en forma de "D" (cara plana del diente es lingual), ligeramente curvos y procumbentes (Figura 36-B). Todos los incisivos tienen un tamaño similar, pero el segundo tiene la punta espatulada. Es posible observar capas de esmalte con espesores diferentes en sus superficies labial y lingual.

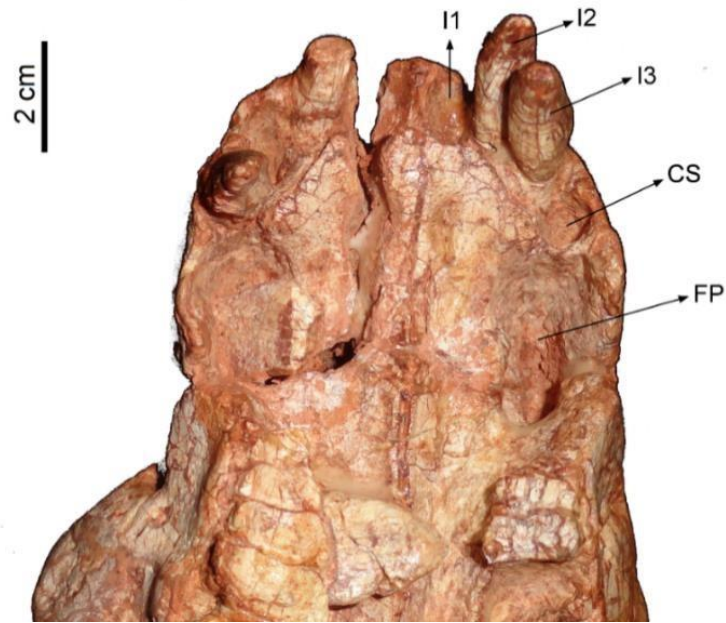


Figura 35: Fotografía de la región anterior del cráneo de *Protuberum cabralensis* (MPDC 368 / 100), en vista palatal. I: incisivo, CS: canino superior, FP: fosa paracanaína.

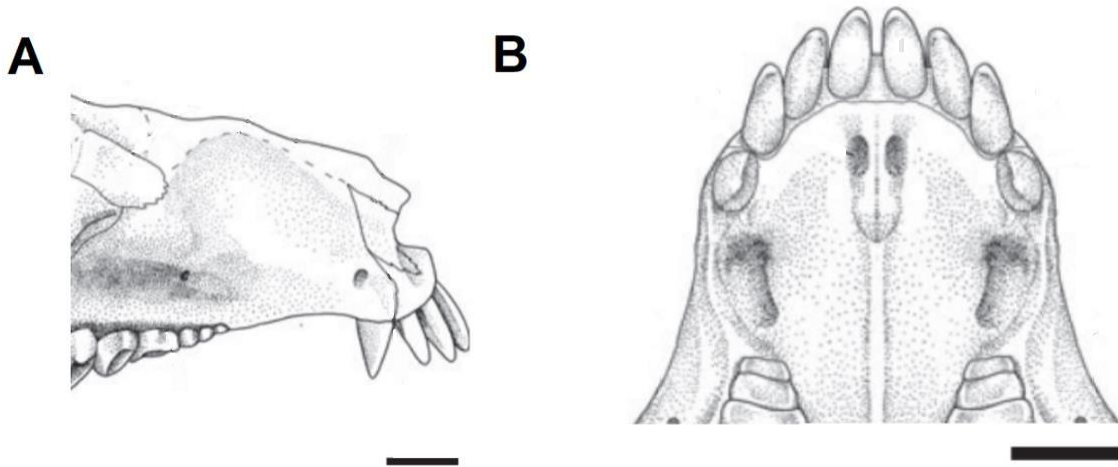


Figura 36: Reconstrucción de la región anterior del cráneo de *Protuberum cabralensis*. A- vista lateral derecha; B- vista palatal. (Escala = 20 mm). (Reichel et al, 2009).

***Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928**

Material referido (Huene, 1928; Hopson, 1985): Holotipo sin número GPIT

Procedencia geográfica del holotipo: Formación Santa María, Río Grande do Sul, Brasil (Huene, 1928).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Hyperodapedon*, Secuencia Candelaria, Supersecuencia Santa Maria. Noriano temprano, Triásico Medio-Superior (Liu y Abdala, 2014).

Gomphodontosuchus brasiliensis poseía 4 incisivos superiores y 3 inferiores. Todos los caninos preservados muestran mucho daño. Los caninos superiores son de sección ovalada y se extienden anteroventralmente en lugar de directamente hacia abajo como en traversodóntidos más basales (Figura 37-A). Los caninos inferiores son ligeramente procumbentes y parecen ser más cortos de lo que estimo von Huene (1928) (Figura 38-A y B). Presenta fosas paracaninas para la oclusión de los caninos inferiores que están directamente mediales a los caninos superiores (Figura 37-C).

Todos los incisivos superiores están dañados, pero se distingue que son de sección ovalada, y tienen un diámetro mesiodistal de entre 4 y 5 mm. En la mandíbula todos los incisivos están dañados excepto el i3 (de diámetro mesiodistal de 3,8 mm), sus coronas tienen forma de espátula, con crestas marginales distintivas en sus bordes mesial y distal (Figura 38-C).

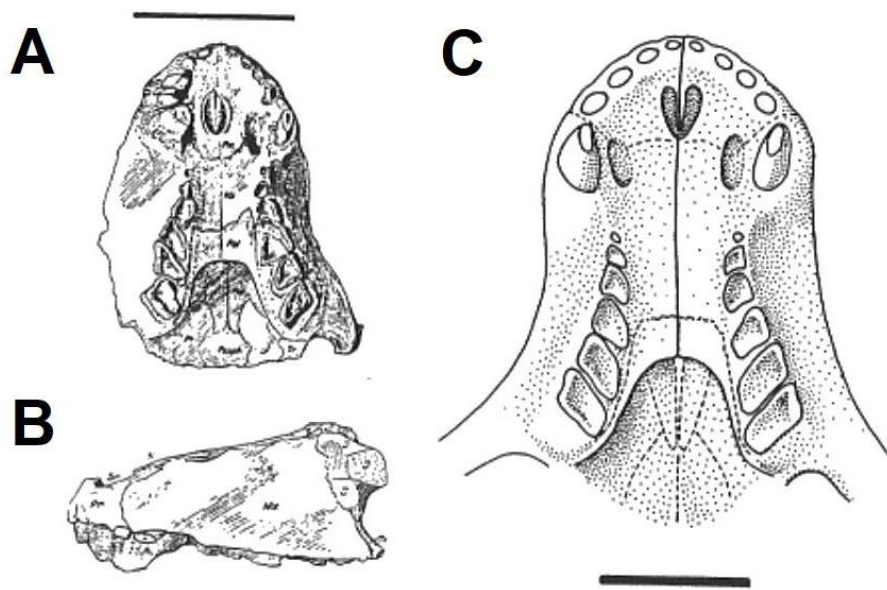


Figura 37: Ilustración del material tipo (sin numerar) de *Gomphodontosuchus brasiliensis*, A- cráneo en vista palatal; B- cráneo en vista lateral izquierda (Escala = 4 cm) (von Huene, 1928); C- reconstrucción del cráneo de *Gomphodontosuchus brasiliensis* en vista palatal (Escala = 2 cm) (Hopson, 1985).

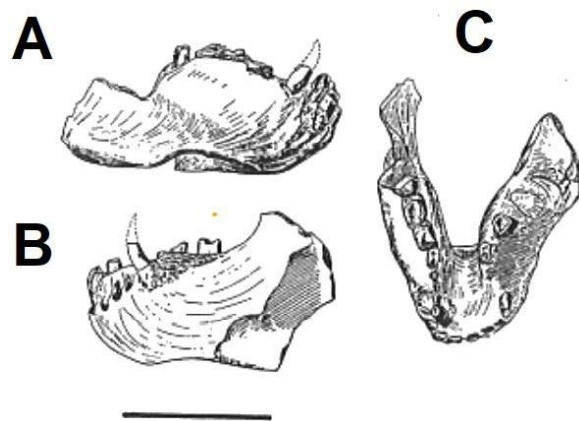


Figura 38: Ilustración del material tipo (sin numerar) de *Gomphodontosuchus brasiliensis* (von Huene, 1928); A- mandíbula en vista lateral derecha; B- mandíbula en vista lateral izquierda; C- mandíbula en vista oclusal. (Escala = 4 cm).

***Siriusgnathus niemeyerorum* Pavanatto et al., 2019**

Materiales referidos (Miron et al., 2020): CAPP/UFMS 0032 (holotipo), CAPP/UFMS 0109 (paratipo), CAPP/UFMS 0124 (paratipo), CAPP/UFMS 0125 (paratipo), CAPP/UFMS 0260 y CAPP/UFMS 0261.

Procedencia geográfica del holotipo: Municipalidad de Agudo, estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Miron et al., 2020).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Hyperodapedon*, Secuencia Candelaria, Supersecuencia Santa Maria, Triásico Superior (véase discusión en Schultz et al., 2020 y Martinelli et al., 2021).

La fórmula dentaria exacta de *Siriusgnathus niemeyerorum* se desconoce, no se han publicado aún trabajos respectivos a materiales donde este carácter pueda verse claramente. Los caninos superiores son cónicos, muy robustos y levemente curvados distalmente (Figura 39). Los incisivos superiores más anteriores están muy fragmentados (Figura 40). El I2 superior es el más fragmentado del espécimen, sin embargo se infiere que era cónico y robusto. El I2 se encuentra dissociado del resto del cráneo (esta información se infiere del ejemplar CAPP/UFMS 0260) (Figura 41).

Respecto a la dentición inferior, de los materiales que se preservaron se observan al menos dos incisivos, el i1 es más largo, robusto y procumbente. El i1 dobla en tamaño al i2. Entre el i2 y el canino inferior se halla un pequeño fragmento de diente (i3?). El canino inferior está reducido en tamaño, es similar al i2 (esta información se infiere de los ejemplares CAPP/UFMS 0260 y CAPP/UFMS 0261) (Figura 40).

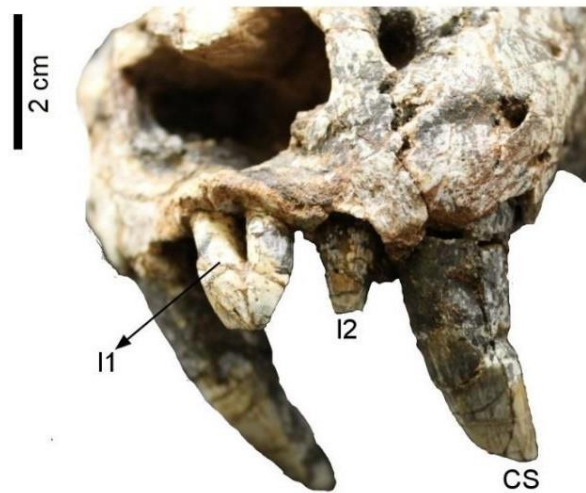


Figura 39: Fotografía de la porción anterior del cráneo de *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA/UFSM sin numerar) en vista frontal. I: incisivo, CS: canino superior.

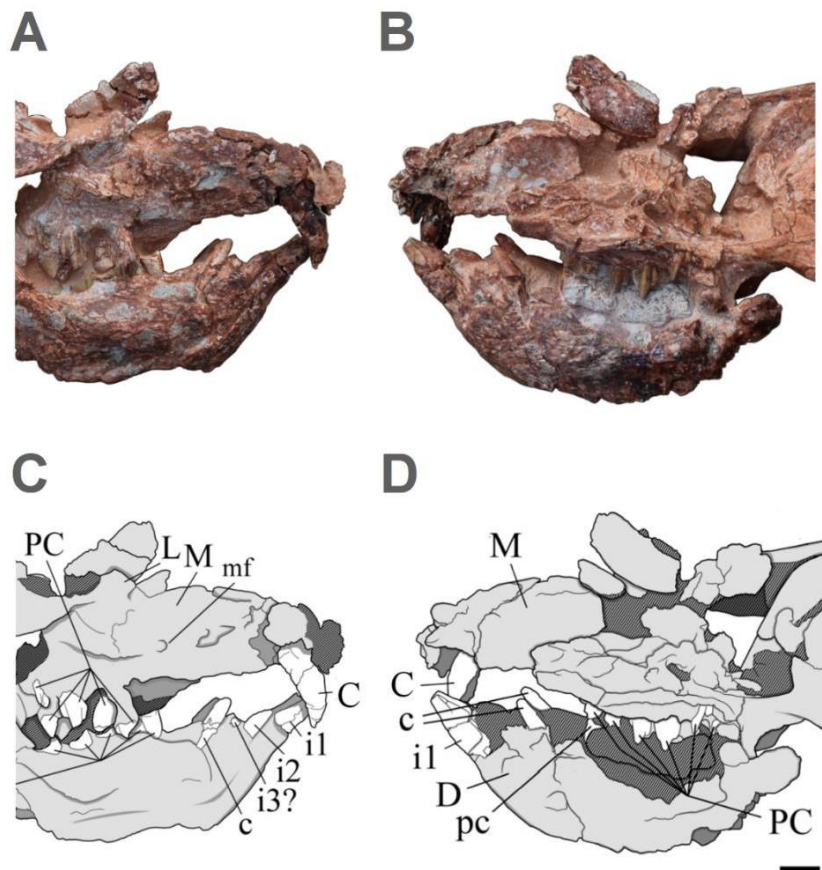


Figura 40: Porción anterior del cráneo de *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA/UFSM 0260) hasta el final de la hilera de postcaninos; A- fotografía en vista lateral derecha; B- fotografía en vista lateral izquierda; C- ilustración en vista lateral derecha; D- ilustración en vista lateral izquierda. (Miron et al., 2020). Escala= 20 mm. i:

incisivo, C: canino superior, c: canino inferior, M: maxilar, L: lacrimal, PC: postcaninos, mf: foramen maxilar.

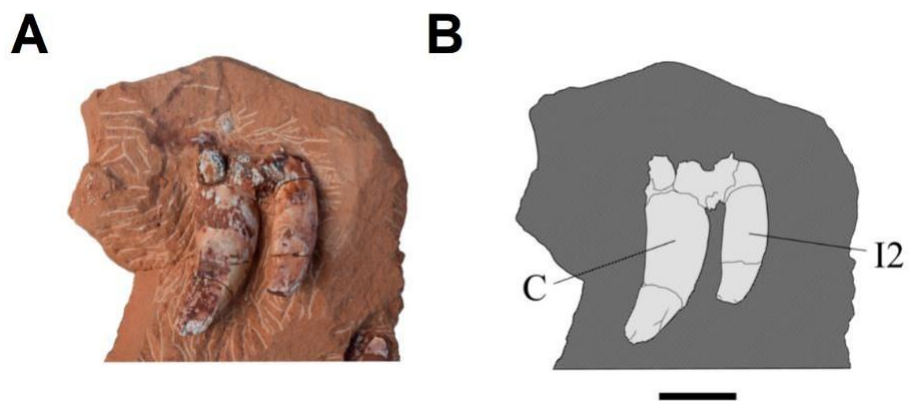


Figura 41: A- Fotografía del canino y el I2? superior izquierdo en vista lingual de *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPP/UFMS 0260); B- ilustración del canino y el I2? superior izquierdo en vista lingual de *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPP/UFMS 0260) (Miron et al., 2020). Escala = 20 mm. I: incisivo, C: canino superior.

***Scalenodon ribeiroae* Melo, Martinelli y Soares, 2017**

Material referido (Melo et al., 2017): UFRGS-PV-0239-T (holotipo).

Comentarios: No se conocen las mandíbulas inferiores.

Procedencia geográfica del holotipo: Municipalidad de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil (Melo et al., 2017).

Procedencia geológica: Zona de Asociación de *Dinodontosaurus*, Secuencia Pinheiros-Chiniquá, Supersecuencia Santa Maria (Horn et al., 2014). Triásico Medio-Superior.

Ambos caninos superiores se preservaron a excepción del ápice de sus coronas, estos son cortos, estrechos labiolingualmente y ligeramente curvados distalmente. El canino superior derecho parece tener aserraciones en la parte basal del borde mesial (dudoso). Un pequeño diastema separa al canino superior de los postcaninos. Exhibe una fosa paracarina, que se ubica ligeramente anteromedial al canino superior (Figura 42-A y B).

Presenta 4 incisivos superiores. Los incisivos I1 e I3? izquierdos están desplazados hacia el paladar. Los incisivos no son procumbentes y no tienen cúspides accesorias discernibles (Figura 42-C y D). El I1 e I2 son subiguales, y ambos son más grandes que I3 e I4. La corona de los incisivos tiene forma de cincel, son más planos del lado lingual, transversalmente tienen forma de "D". Un pequeño diastema los separa del canino.

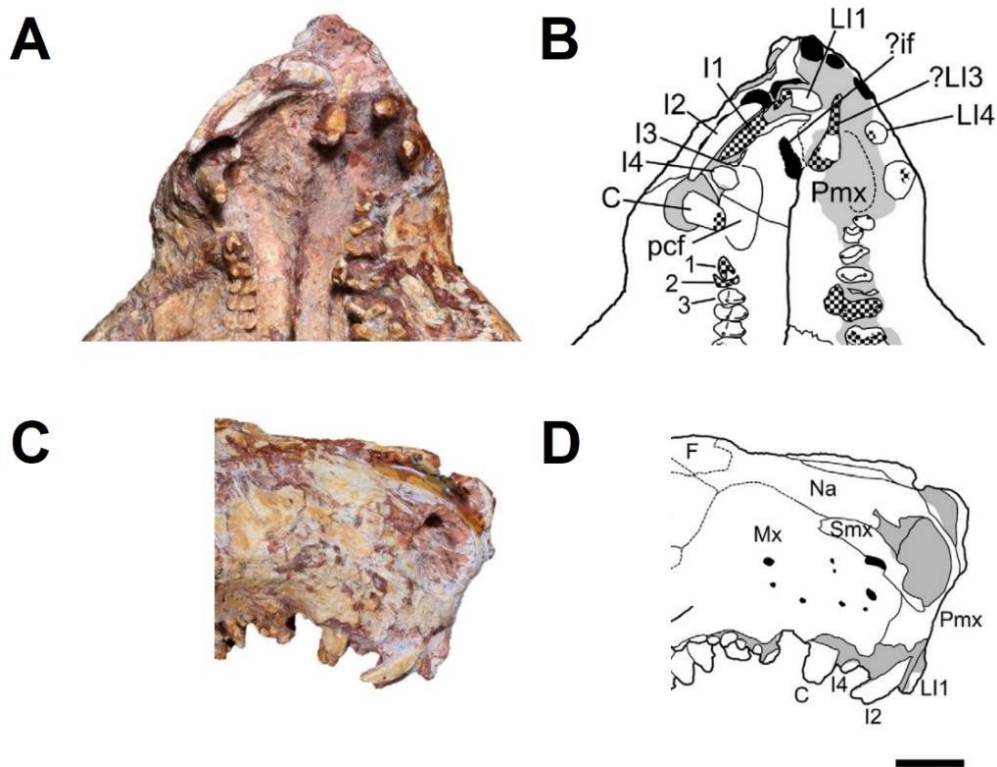


Figura 42: Holotipo de *Scalenodon ribeiroae* (UFRGS-PV-0239-T); A- fotografía en vista ventral de la porción anterior del cráneo; B- reconstrucción en vista ventral del fósil hocico en vista ventral; C- fotografía en vista lateral derecha de la porción más anterior del cráneo; D- reconstrucción en vista lateral derecha de la porción más anterior del cráneo (tomado de Melo et al., 2017). Escala = 1 cm. Áreas grises representan partes rotas o con sedimento. I: incisivo derecho, LI: incisivo izquierdo, C: canino superior, pcf: fosa paracarina, Pmx: premaxilar, Mx: maxilar, Na: nasal, L: lacrimal, F: frontal.

El listado de los nuevos caracteres que se codificaron de los materiales, réplicas, fotografías e ilustraciones y sus estados se detalla en el Anexo de esta tesis.

Análisis filogenéticos

Al realizar la búsqueda de las topologías más parsimoniosas sobre la Matriz 1 (sin caracteres nuevos) se obtuvieron en total 6 árboles más parsimoniosos de 321 pasos de los cuales se hizo un consenso estricto (CI=0,571 y RI=0,643). En tanto, de la búsqueda heurística sobre la Matriz 2, que además posee caracteres nuevos, se consiguieron 2 árboles más parsimoniosos de 447 pasos de los cuales se hizo un consenso estricto (CI=0,536 y RI=0,613). Por último, la búsqueda heurística sobre la Matriz 3, de 31 caracteres (nuevos) resultó en 10 árboles más parsimoniosos de 87

pasos de los cuales se hizo un consenso estricto (CI=0,370 y RI=0,364) (Figura 51). A continuación se presentan los resultados de las búsquedas, mostrando los consensos estrictos con sus respectivos valores de soporte de grupos (Bremer y Bootstrap):

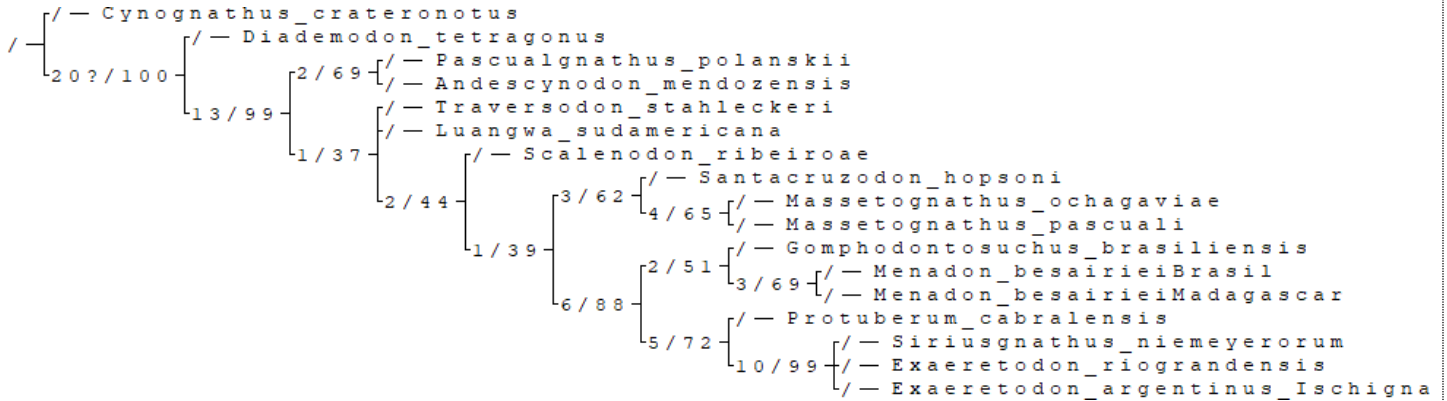


Figura 43: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos por búsqueda heurística de TBR de la Matriz 1. Se exponen en esta topología los valores de soportes de Bremer/Bootstrap de los grupos respectivamente.

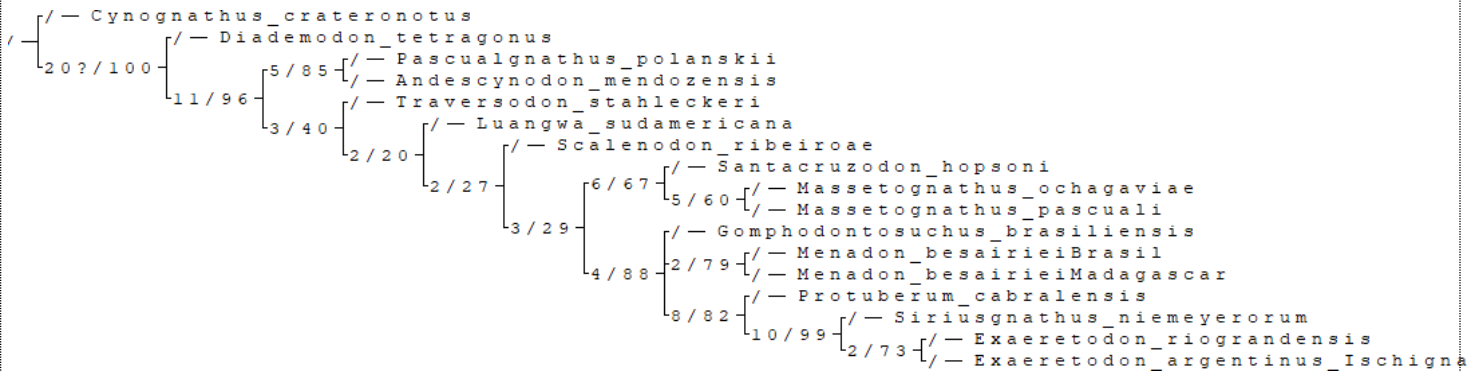


Figura 44: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos por búsqueda heurística de TBR de la Matriz 2 (igual que Matriz 1 pero con el agregado de los 31 caracteres nuevos de dentición canina y precanina). Se exponen en esta topología los valores de soportes de Bremer/Bootstrap de los grupos respectivamente.

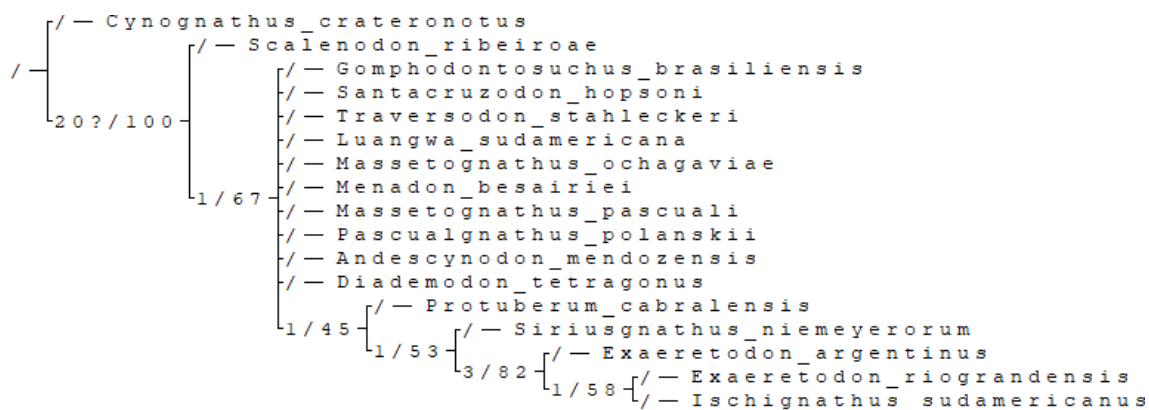


Figura 45: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos por búsqueda exacta/exhaustiva de la Matriz 3, con solo 31 nuevos caracteres de la dentición canina y precanina. Se exponen en esta topología los valores de soportes de Bremer/Bootstrap de los grupos respectivamente.

Discusión

De algunas de las especies analizadas solo se disponía de escasos materiales (*Ischignathus sudamericanus*, *Luangwa sudamericana*, *Traversodon stahleckeri*, *Protuberum canralensis*), o estaban pobremente preservados (*Traversodon stahleckeri*, *Gomphodontosuchus brasiliensis*, *Scalenodon ribeiroae*, *Massetognathus ochagaviae*), lo que produjo que la codificación de numerosos caracteres fuera incompleta o dudosa/ambigua.

El carácter 176 (Grado de protrusión del canino superior) resuelve una politomía presente en el árbol obtenido de analizar la matriz de Hendrickx et al. (2020) sin taxones extra-sudamericanos, entre *Siriusgnathus niemeyerorum*, *Exaeretodon argentinus* y *Exaeretodon riograndensis* (Figura 43), de manera que *Siriusgnathus niemeyerorum* se posiciona como taxón hermano del clado con las dos especies del género *Exaeretodon* (Figura 44).

Añadir los nuevos caracteres 173 y 197 (Grado de desarrollo del canino superior y Longitud de la corona del incisivo superior, respectivamente) en la matriz provocaron la aparición de una nueva politomía en el nodo del ancestro común mas cercano de *Gomphodontosuchus*, *Menadon*, y la rama del ancestro común de *Protuberum*, *Siriusgnathus* y *Exaeretodon* (Figura 50, nodo 30) la cual en el árbol obtenido con la Matriz 2, se encontraba resuelta (Figura 49, nodo 28). Al probar desactivar cada carácter para diferenciar cuál produce la politomía se observó que ambos caracteres por separado, tanto el 173 como el 197, devolvieron la politomía en el consenso estricto, por lo que los dos son responsables de la misma.

Añadir el carácter 173 (Grado de desarrollo del canino superior) en conjunto con el 191 (Dentículos accesorios en el incisivo superior) en la Matriz 3, resolvió otra politomía que estaba presente en el nodo del ancestro de *Traversodon*, *Luangwa* y el resto de los gonfodontes sudamericanos (Figura 49, nodo 25); lo cual podemos apreciar en la Figura 44, donde primero se da la divergencia de *Traversodon stahleckeri* y, posteriormente, la de *Luangwa sudamericana*, que termina siendo taxón hermano del resto de los gonfodontes sudamericanos presentados en el análisis.

Se obtuvo un mayor soporte (tanto el de Bremer como el de Bootstrap) del clado conformado por *Santacruzodon hopsoni* y el género *Massetognathus* en contraste al análisis filogenético hecho sin los datos nuevos de la dentición incisiva y precanina; la nueva evidencia sostiene aún más la existencia de ese grupo natural (los valores de soporte de Bremer y Bootstrap suben de 3/62 a 6/67 al comparar la Figura 43 con la 44).

La nueva evidencia aportada no contradice la hipótesis filogenética de que *Andescynodon mendozensis* y *Pascualgnathus polanskii* son taxones hermanos y que forman un grupo monofilético, inclusive sube el soporte del nodo que marca su ancestro común más cercano (los valores de soporte de Bremer y Bootstrap suben de 2/69 a 5/85 al comparar la Figura 43 con la 44). Este clado diverge tempranamente y se constituye como grupo hermano del resto de los gonfodontes sudamericanos.

Ischignathus sudamericanus aparece en las Figuras 43 y 44 como sinónimo de *Exaeretodon argentinus* según la teoría de Liu, 2007 (mas no en la 45, donde se representan como taxones diferentes). Sin su codificación de caracteres propia, *Ischignathus* no tenía una posición hipotética en el árbol que a raíz de agregar información sobre los dientes precaninos y caninos pudiera haber cambiado. A pesar de las diferencias que se reconocieron en la morfología de los dientes incisivos y caninos, *Ischignathus sudamericanus* y *Exaeretodon argentinus* (la fosa paracacina del segundo es posteomedial al canino y no medial como en *Ischignathus* y sus incisivos superior son curvos y procumbentes a diferencia de los de *Ischignathus* que habrían sido rectos y verticales) serían taxones hermanos (Liu, 2007), aunque sería interesante intentar refutar esta teoría de sinonimia haciendo una revisión más completa sobre los materiales de estos dos taxones. De hecho los caracteres de dientes incisivos y caninos, aunque pocos, devuelven una filogenia donde hay mas parentesco entre *Ischignathus sudamericanus* con *Exaeretodon brasiliensis* que con *Exaeretodon argentinus* (Figura 45). Un trabajo a futuro sería realizar una revisión de *Ischignathus sudamericanus* y probar agregarlo como un taxón diferente de *Exaeretodon argentinus*, codificando los 171 caracteres de Hendrickx et al. (2020) para este taxón.

Nuevos caracteres de dentición canina y precanina apoyan aún más la monofilia del grupo natural que anida a *Protuberum*, *Siriusgnathus* y al género *Exaeretodon* (Figura 49, nodo 27, con nodo 29 homólogo en la Figura 50 (los valores de soporte de Bremer y Bootstrap suben de 5/72 a 8/82 al comparar la Figura 43 con la 44)

En la Figura 45, se puede apreciar que los datos de dentición canina y precanina por sí solos no aportaron demasiado a la filogenia, resultando en una gran politomía. Tal es así que no se consigue diferenciar el clado Gomphodontia como sí se consigue en las otras filogenias, donde hay una temprana divergencia de *Diademodon* del resto de los gonfodontes. En esta Figura, *Scalenodon ribeiroae* diverge primero, como especie hermana de todas las demás. Esto probablemente ocurra por la gran cantidad de datos faltantes que tiene este taxón, sobre todo en lo que respecta a su dentición inferior y a la mala preservación de los materiales conocidos como para recabar datos morfológicos más precisos. Sin embargo, la nueva evidencia presentada aquí sobre dentición canina y precanina fue útil en principio para resolver la politomía que ocurre en el nodo que representa al ancestro común de *Traversodon*, *Luangwa* y el resto de los gonfodontes sudamericanos (Figura 49, nodo 25). Cuando se las agregó a una matriz de datos mayor, fueron de más utilidad para establecer relaciones de parentesco más precisas entre las especies de cinodontes gonfodontes sudamericanos.

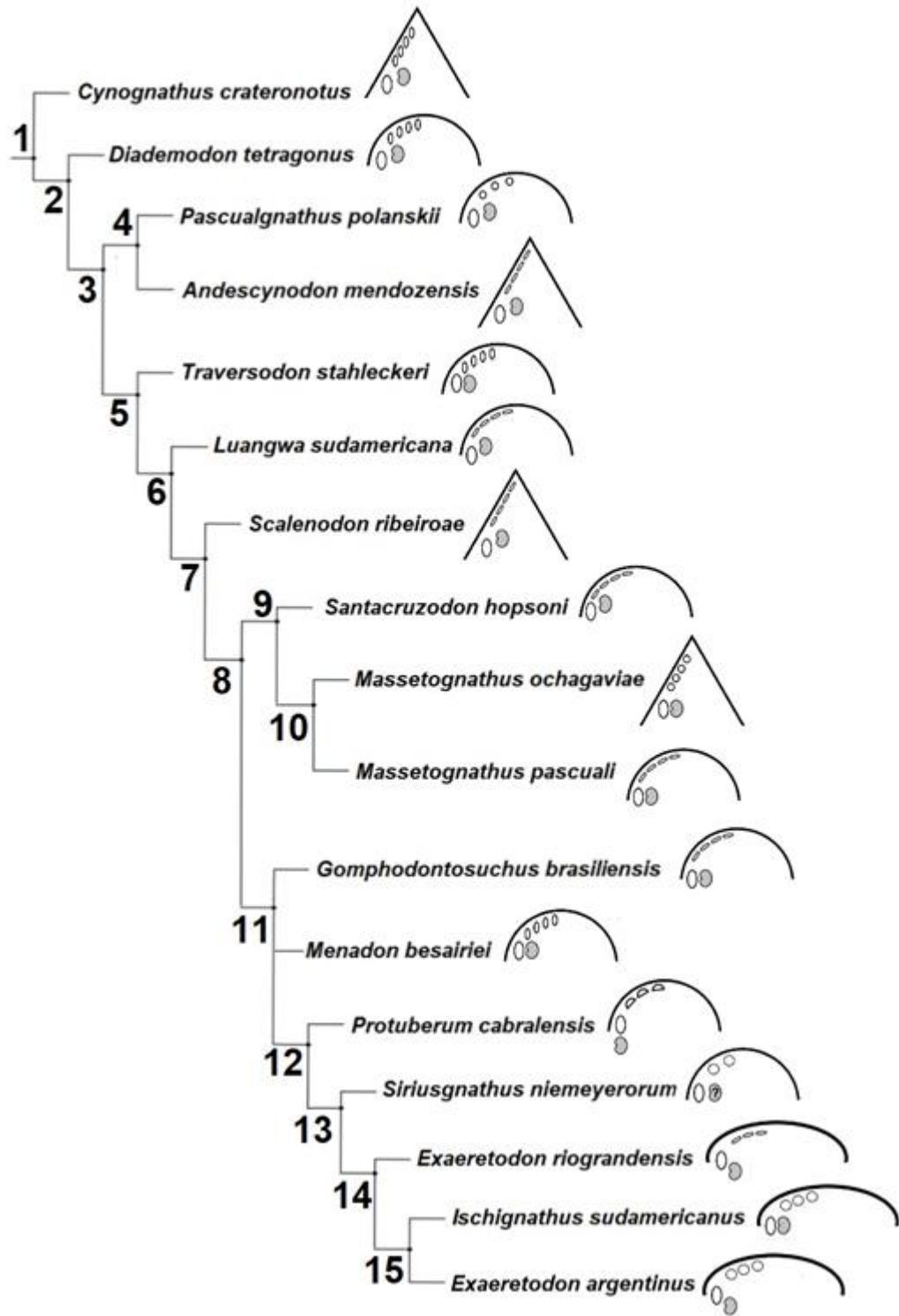


Figura 46: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de la Matriz 2 (Anexo 1) en el que se representan los morfotipos de la arcada premaxilar, tipos de incisivos y caninos en sección transversal, ubicación de la fosa paracarina (gris) respecto al canino superior, inter-espacios entre incisivos y ausencia o no de diastemas. Se añadió *Ischignathus sudamericanus* a la topología arbitrariamente como taxón hermano de *Exaeretodon argentinus* en base a la sinonimia entre esos dos taxones debido a su similitud craneana y de dentición (Hendrickx et al., 2020).

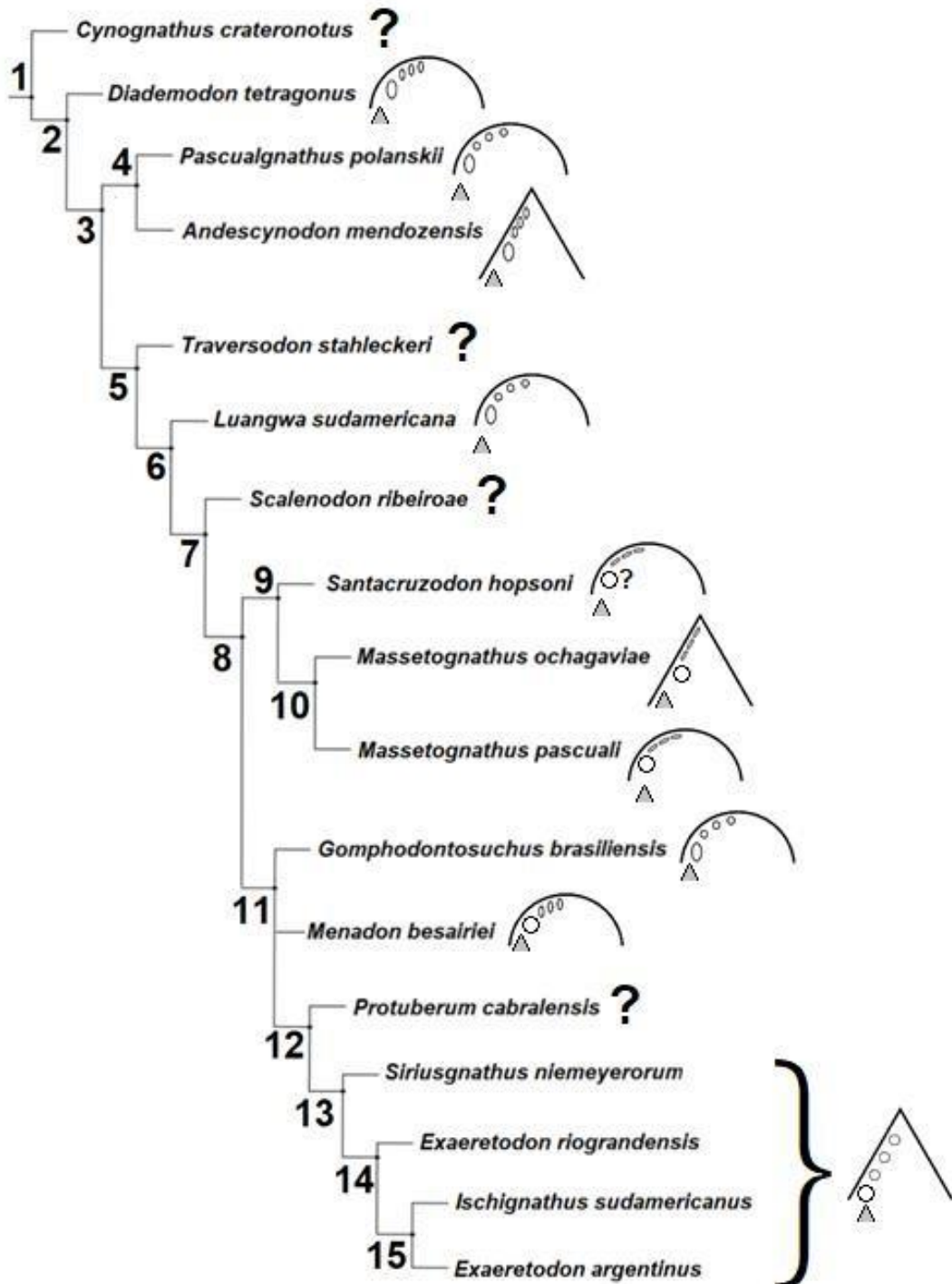


Figura 47: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de la Matriz 2 (Anexo 1) en el que se representan los morfotipos de la arcada mandibular, tipos de incisivos y caninos en sección transversal, ubicación del inicio de la fila de postcaninos (gris) respecto al canino inferior, inter-espacios entre incisivos y ausencia o no de diastemas. Se añadió *Ischnognathus sudamericanus* a la topología arbitrariamente como taxón hermano de *Exaeretodon argentinus* en base a la sinonimia entre esos dos taxones debido a su similitud craneana y de dentición (Hendrickx et al., 2020).

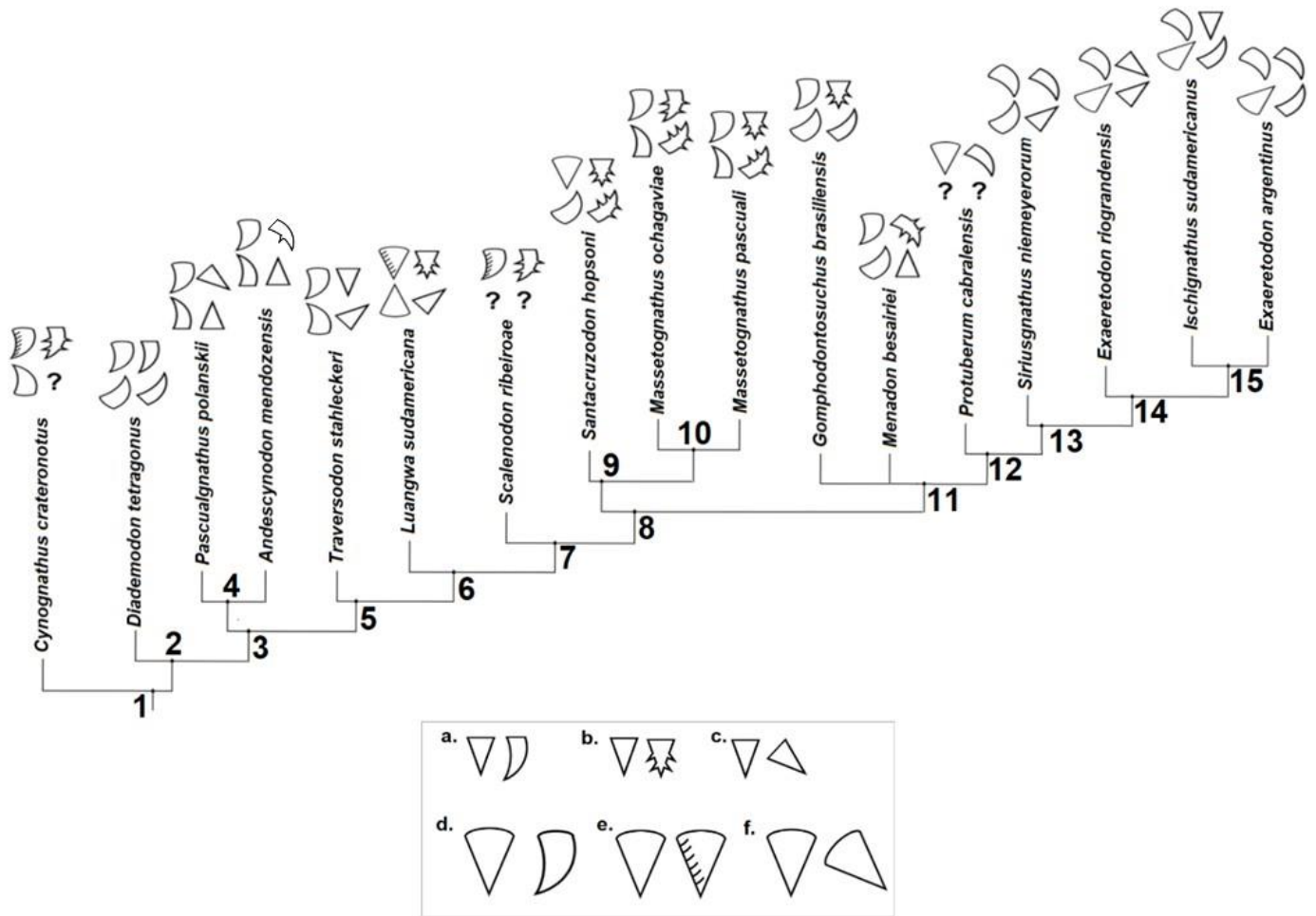


Figura 48: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de la Matriz 2 (Anexo 1) en el que se representan los morfotipos de incisivos superiores (arriba der.) e inferiores (abajo der.) (a. Recto/Curvo; b. Liso/con Dentículos; c. No procumbente/Procumbente) y caninos superiores (arriba izq.) e inferiores (abajo izq.) (d. Recto/Curvo; b. Liso/Aserrado; f. No procumbente/Procumbente). *Andescynodon mendozensis* presenta solo 1 dentículo accesorio en sus incisivos. Se añadió *Ischnognathus sudamericanus* a la topología arbitrariamente como taxón hermano de *Exaeretodon argentinus* en base a la sinonimia entre esos dos taxones debido a su similitud craneana y de dentición (Hendrickx et al., 2020).

Incisivos

La posesión de 4 incisivos superiores (carácter 8, Hendrickx et al., 2020) parece ser el estado plesiomórfico, el cual cambia a solo tener 3 o menos en el ancestro compun de *Protuberum*, *Siriusgnathus* y *Exaeretodon* (nodo 12 de la Figura 46), la excepción es *Pascualgnathus polanskii*, que también posee 3, estado que cambió de forma independiente al del nodo recién mencionado. En cuanto a los incisivos inferiores, todos los taxones en los que se preservó el dentario o la parte anterior del mismo poseen 3 como mínimo.

Los incisivos superiores procumbentes habrían surgido independientemente en dos ocasiones entre los gonfodontes sudamericanos, una vez en el clado de *Andescynodon* y *Pascualgnathus* y otra en el ancestro de *Gomphodontosuchus*, *Menadon* y los gonfodontes mas derivados (carácter 9, Hendrickx et al., 2020, nodos 4 y 11, Figura 48), y revertido en el *Gomphodontosuchus brasiliensis*, donde se implantan rectos. Mientras que los inferiores son, desde el ancestro común de todos los gonfodontes sudamericanos (nodo 2, Figura 48), ligera o fuertemente procumbentes.

Los dentículos accesorios múltiples en los incisivos superiores están presentes en *Cynognathus crateronotus* y en el clado con ancestro común de *Luanwga* y el resto de los gonfodontes sudamericanos y se vuelven lisos en el ancestro compun de *Protuberum*, *Siriugnathus* y *Exaeretodon* (Figura 48). *Andescynodon mendozensis* tiene la característica excepcional de poseer solo un dentículo accesorio/ cúspide extra en la corona de sus incisivos que se ubica en el borde distal de dichos dientes. En los incisivos inferiores solo están presentes en el clado que forman *Santacruzodon hopsoni* con el género *Massetognathus*, en todas las demás especies estos son lisos.

La presencia de más de un dentículo accesorio en los incisivos parece un estado de carácter simplesiomórfico del ancestro común de *Luanwga* y el resto d ellos gonfodontes sudamericanos , con dos eventos de pérdida independientes ocurridos, uno antes de la reversión a poseerlos, en el ancestro común de *Diademodon* y todos los demás gonfodontes susamericanos y otra luego de haber vuelto al estado plesiomórfico (*Cynognathus crateronotus* lo posee) en el en el ancestro compun de *Protuberum*, *Siriugnathus* y *Exaeretodon* (Figura 48).

Con respecto a la curvatura de los incisivos se observa que, a excepción de algunos taxones donde son solo ligeramente curvos, estos son rectos como regla general (Figura 48).

Todos los gonfodontes sudamericanos poseen 3 incisivos inferiores. El canino inferior en este grupo tiene dos morfotipos, 1- sección transversal mesiodistalmente

comprimida (ovalada) ó 2- relativamente redonda (Figura 47). Por la falta de información acerca de la dentición inferior de *Cynognathus crateronotus* y de otros varios taxones internos, es difícil descifrar cuál es el estado de carácter plesiomórfico y cual el derivado; para responder a ello debería de estudiarse mejor los materiales del género *Cynognathus* que revelen más detalles de su dentición canina y precanina inferior.

En los cinodontes cinognatios sudamericanos en los cuales se preservó esa porción del dentario se aprecia al mapear el carácter 175 (Diastema entre incisivos y el canino inferiores) que en ningún caso los incisivos inferiores no aparecieron separados del canino inferior. En tanto, desde el ancestro común de este gran clado recién mencionado, el espacio entre el canino inferior y el primer postcanino es grande, pero en el ancestro común de *Gomphodontosuchus*, *Menadon* y los restantes gonfodontes sudamericanos mas derivados se observa como el diastema entre el canino inferior y los postcaninos desaparece o se vuelve muy corto (se evidencia al mapear el carácter 22, Diastema entre canino inferior y postcaninos).

La desigualdad de tamaño entre los incisivos (estados 1 y 2 de los caracteres 185 y 186) desaparece tempranamente en los gonfodontes sudamericanos pero tiene múltiples orígenes independientes dentro del grupo, en los que uno o más incisivos se vuelven hipertrofiados en relación a los demás.

Se observó mucha variabilidad en la morfología de la corona de los incisivos (pueden haber ocurrido errores de observación o sesgos de categorización de los estados de carácter), sobre todo en los inferiores (Figura 47), donde muchos taxones no poseían mandíbula inferior o el material estaba fragmentado o sin preparar.

La arcada premaxilar en forma de arco tiene 1 origen independiente en el ancestro común de *Siriusgnathus niemeyerorum* y el género *Exaeretodon*. En tanto la pronunciada (o en V) está presente solo en el grupo externo (*Cynognathus crateronotus*) y en 3 taxones que lo adquieren independientemente dentro de gonfodontia (*Andescynodon mendozensis*, *Scalenodon ribeiroae* y *Massetognathus pascuali*), pero la filogenia parece indicar que el estado de carácter que poseía el ancestro común de los gonfodontes sudamericanos es la arcada semicircular (Figura 46). La última inferencia parece repetirse también para el caso de la arcada mandibular. La arcada mandibular en V surge independientemente 3 veces en los gonfodontes sudamericanos (en *Andescynodon mendozensis*, en *Massetognathus ochagaviae* y en el ancestro común de *Siriusganthus* y *Exaeretodon*, Figura 47).

Caninos

Los caninos superiores son, en la mayoría de las especies, curvos (condición plesiomórfica). Esto se agrava más en el género *Exaeretodon* y en *Ischignathus sudamericanus*. Sin embargo, en algunos estos son rectos (*Luangwa sudamericana*, *Protuberum cabralensis* o *Santacruzodon hopsoni*). En cuanto a los inferiores se ve la misma condición primitiva (más acentuada en *Menadon besairiei*), que se transforman en rectos por ejemplo en los taxones en que anteriormente mencionamos los superiores eran muy curvos (Figura 48).

Los caninos superiores aserrados en su borde distal parece un estado de carácter plesiomórfico, pues se ve esa condición en el grupo externo (*Cynognathus crateronotus*), y se pierde en el ancestro común de los gonfodontes sudamericanos. *Luangwa sudamericana* y *Scalenodon ribeiroae* también tienen caninos superiores aserrados, pero el análisis muestra una ambigüedad que no permite distinguir si hubo 2 orígenes independientes de ello o si se adquirió el estado plesiomórfico en el nodo 6 y luego se volvió a perder a partir del ancestro común de los restantes gonfodontes sudamericanos luego de la divergencia de *Scalenodon* (Figura 48, nodo 8). Existe la posibilidad de que sea también una apomorfía de *Cynognathus*. En ningún cinodonte gonfodonte sudamericano aparecen caninos inferiores aserrados.

La presencia de esmalte únicamente en la cara labial del canino superior es, según este análisis, un estado derivado, propio del clado conformado por *Protuberum cabralensis*, *Siriusgnathus niemeyerorum*, el género *Exaeretodon* e *Ischignathus sudamericanus*. En todos los demás gonfodontes el esmalte cubriría toda la superficie de ese diente, sin embargo para conclusiones más robustas hace falta más información de este carácter.

Protuberum cabralensis posee incisivos superiores de sección transversal “en D” (Figura 46); no hay material de la mandíbula inferior para observar si los incisivos allí repiten esta morfología (también se dispone solo del ejemplar holotipo). Los incisivos y caninos tanto inferiores como superiores, largos, procumbentes, curvos y de corona lisa (sin aserraciones ni dentículos) parecen ser una particularidad del clado que encierra a *Siriusgnathus niemeyerorum*, al género *Exaeretodon* y a *Ischignathus sudamericanus*. Estos comparten también una arcada premaxilar más suavizada, dientes caninos y precaninos inferiores más bien cónicos (transversalmente circulares), de aspecto generalizado, canino inferior reducido en tamaño, esmalte del canino superior solo en la cara labial, arcada mandibular en V, y una fosa paracarina que ocupa únicamente parte del hueso maxilar (Figura 46, 47 y 48). Algunos de estos estados de carácter aparecen en otros taxones pero no todos juntos, como ocurre en

este clado.

Fosa paracarina

Las fosas paracarinadas plesiomórficamente ocupan parte de los huesos maxilar y premaxilar, pero esta condición no ocurre en dos clados: el que forman *Andescynodon mendozensis* y *Pascualgnathus polanskii* y el conformado por *Protuberum cabralensis*, *Siriusgnathus niemeyerorum*, *Exaeretodon* e *Ischignathus sudamericanus*, ni tampoco en *Massetognathus pascuali*, donde solo ocupa parte del maxilar, por lo que el análisis nos dice que esa condición evolucionó independientemente tres veces en los gonfodontes sudamericanos.

La ubicación antero medial respecto al canino superior de la fosa paracarina es plesiomórfica de los cinognatios. Se vuelve medial cuatro veces de forma independiente en la filogenia de los gonfodontes sudamericanos. Es posteromedial en el género *Exaeretodon* y posterior al canino de manera apomórfica en *Protuberum cabralensis*. El material disponible de *Siriusgnathus niemeyerorum* no permitió ver si poseía fosas paracarinadas.

Conclusiones

Se halló una real variedad morfológica de la dentición canina y precanina en los cinodontes gonfodontes de América del Sur a la que no se dio relevancia hasta el momento. Añadir los nuevos caracteres y estados e carácter morfológicos de dientes incisivos y caninos a la matriz previa permitió obtener en la presente tesina una filogenia de gonfodontes sudamericanos con politomías resueltas que esclareció mejor las relaciones de parentesco entre estos cinodontes, sobre todo entre los del género *Exaeretodon* y afines como *Siriugnathus*.

La mera observación de materiales desde imágenes bidimensionales de los especímenes (abarcando desde dibujos científicos clásicos hasta fotografías de alta definición), réplicas y escasos fósiles en mano, puede haber provocado una codificación de caracteres menos precisa o amplia de lo habitual (no se pudieron hacer mediciones sobre las estructuras estudiadas). Las fuentes de caracteres de las que se dispuso fueron muy diversas entre los taxones y se dificultó compararlos. Aun así, se pudo aportar más información morfológica de la dentición canina y precanina para cinodontes cinognathios sudamericanos de la conocida hasta el presente (la misma podría reverse y perfeccionarse), aumentando el conocimiento que se tiene de estos taxones, lo que puede ser enriquecedor para análisis filogenéticos futuros. Incluso los caracteres nuevos podrían codificarse en cinodontes gonfodontes extra sudamericanos o no gonfodontes extrapolando las observaciones aquí hechas.

Agradecimientos

A las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) por permitirme hacer mis visitas durante la difícil situación sanitaria que trascurrió en el proceso de elaboración de la presente tesina. A los curadores de la colección de Paleontología de Vertebrados del MACN (la Dra. Laura Chornogubsky, el Dr. Agustín Martinelli y el Dr. Martín Ezcurra) por proveerme del espacio de trabajo que me fue necesario y el acceso a los materiales depositados allí que consideré relevantes de observar para mis estudios. Al técnico Marcelo Miñana y al Lic. Sebastián Echarri por ayudar en la preparación de material de cinodontes. Muy especialmente a mi director, el Dr. Agustín Martinelli y mi co-director, el Dr. Leandro Gaetano, por el cercano y cálido acompañamiento académico y personal y el constante consejo durante el proceso de elaboración y redacción del presente escrito a pesar de todas las dificultades logísticas producidas por el aislamiento social

producto de la pandemia mundial por COVID-19, y por proveerme de todos los materiales bibliográficos que me fueron necesarios o les he solicitado en el transcurso de esta tesina. Muchos de los materiales fotográficos cedidos por el Dr. Martinelli corresponden a colecciones nacionales y del exterior (e.g., PVL, UFRGS, NHM-UK) por lo que se agradece a los curadores/curadoras de los especímenes usados a lo largo del texto. A la Dra. Gabriela Russo, docente de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, por la instrucción brindada para el manejo del programa TNT. A la Henning Society, por promover el campo de la sistemática filogenética poniendo a disposición de los biólogos sistemáticos el programa TNT de forma gratuita para los sistemas operativos macOS/OS-X, Windows y Linux.

Referencias Bibliográficas

Abdala, F. (1996). Re-descripción del cráneo y reconsideración de la validez de *Cynognathus minor* (Eucynodontia—Cynognathidae) del Triásico Inferior de Mendoza. *Ameghiniana* 33:115–126.

Abdala, F., & Giannini, N. P. (2000). Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3), 501-506.

Abdala, F., & Ribeiro, A. M. (2003). A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139(4), 529- 545.

Abdala, F., & Sa-Teixeira, A. M. (2004). A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Paleontología africana*, 40, 11-22.

Abdala, F., Barberena, M. C., & Dornelles, J. (2002). A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 313-325.

Abdala, F., Gaetano, L. C., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Hancox, P. J., & Rubidge, B. S. (2020). Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the group. *Journal of South American Earth Sciences*, 104, 102884.

Abdala, F., Jasinowski, S. C., & Fernandez, V. (2013). Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(6), 1408-1431.

Abdala, F., Ribeiro, A. M., & Schultz, C. L. (2001). A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), in southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2001, 669–687.

Barberena, M. (1981)a. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas em Geociências*, 14(14), 149- 162.

Barberena, M. (1981)b. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 14(14), 181-195.

Bonaparte, J. F. (1963)a. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 4, 111-128.

Bonaparte, J. F. (1963)b. Un nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, *ProExaeretodon vincei* n. gen. n. sp. (Cynodontia-Traversodontidae). *Acta Geológica Lilloana*, 4, 129-133.

Bonaparte, J. F. (1967). New vertebrate evidence for a southern transatlantic connection during the Lower or Middle Triassic. *Palaeontology* 10:554–563.

Bonaparte, J. F. (1973). Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *Actas V Congreso Geológico Argentino* 3:93–129.

Bonaparte, J. F. (1978). El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos (Vol. 26). Ministerio de Cultura y Educación, Fundación Miguel Lillo.

Bonaparte, J.F. (1962). Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*, Cabrera y su comparación con *Diademodontidae*, *Tritylodontidae* y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, 1:135-202.

Bonaparte, J.F., (1966). Una nueva “fauna” Triásica de Argentina. (Therapsida: Cynodontia-Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4, 243–296.

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

Botha, J., Abdala, F., & Smith, R. (2007). The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(3), 477-492.

Bradu, D. & Grime, F. (1979). Multivariate analysis of *Diademodontine* crania from South Africa and Zambia. *South African Journal of Science*, 75(10), 441.

Broili, F., & Schröder, J. (1934). Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation: Zur Osteologie des Kopfes von *Cynognathus*.

Cabrera ,A., (1943). El primer hallazgo de Terápsidos en la Argentina. *Notas Mus. La Plata* 8: 317-331.

Chatterjee, S. (1982). A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, 203-214.

Da Silva, L. R., & Cabreira, S. F. (2009). Novo achado de *Luangwa sudamericana* Abdala & Teixeira, 2004 do Triássico Médio da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Palaeontologia em Destaque*, 24, 23-24.

Davis, B. M. (2011). Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “dual-origin” hypothesis. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 227-244.

Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Rocher, S., von Baczko, M. B.,

Ezpeleta, M., & Desojo, J. B. (2017). Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10), 1477-1483.

Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Ranivoharimanana, L., Simpson, W. F., & Wyss, A. R. (2000). New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3), 422-427.

Goloboff, P. A. & Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32, 221–238. doi:10.1111/cla. 12160

Goñi, R. (1986). Reemplazo de dientes postcaninos en *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae). *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2*: 7–14.

Goñi, R. y Goin, F. (1991). Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico argentino: II. *Exaeretodon frenguelli* Cabrera (Traversodontidae). *Ameghiniana*, 27, 327-336.

Goñi, R., y Abdala, F. (1988). Consideraciones sobre la morfología cráneo dentaria de *Rusconiodon mignonei* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae): diagnosis, afinidades y variaciones ontogenéticas. *Ameghiniana*, 25(3), 237-244.

Goñi, R., y Goin, F. J. (1988). Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico argentino: I *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Traversodontidae). *Ameghiniana*, 25(2), 139-148.

Grine, F. E. (1977). Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). Department of Anatomy, University of the Witwatersrand Medical School, Hospital Street, Johannesburg 2001. *Palaeont. afr.*, 20. 123-135 (1977).

Grine, F. E. (1978). Notes on a specimen of *Diademodon* previously referred to as *Cyclogomphodon*. *Palaeontologia Africana* 21:167–174.

Grine, F. E., & FE, G. (1981). *Cragievarus kitchinhi* Brink, 1965: A subjective junior synonym of *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Reptilia, Therapsida).

Grine, F. E., B. D. Hahn, and C. E. Gow. (1978). Aspect of relative growth and variability in *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). *South African Journal of Science* 74:50–58.

Hendrickx, C., Abdala, F., & Choiniere, J. (2016). Postcanine microstructure in *Cricodon metabolus*, a Middle Triassic gomphodont cynodont from south-eastern Africa. *Palaeontology*, 59(6), 851-861.

Hendrickx, C., Gaetano, L. C., Choiniere, J. N., Mocke, H., & Abdala, F. (2020). A new traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts. *Journal of Systematic*

Palaeontology, 18(20), 1669-1706.

Herring, S. W. (1993). Functional morphology of mammalian mastication. *American Zoologist*, 33(3), 289-299.

Hopson, J. A. (1985). Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 285-299.

Hopson, J. A. (1987). The mammal-like reptiles: a study of transitional fossils. *The American Biology Teacher*, 49(1), 16-26.

Hopson, J. A., & Kitching, J. W. (1972). A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). *Palaeontologia Africana* 14: 71-85. Johannesburg.

Hopson, J. A., & Kitching, J. W. (2001). A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 156(1), 5-35.

Hopson, J. A., and J. W. Kitching. (1972). A revised classification of cynodonts (Reptilia, Therapsida). *Palaeontologia Africana* 14:71–85.

Hopson, J. A., Barghusen, H. R., Hotton, N., MacLean, P. D., Roth, J. J., & Roth, E. C. (1986). An analysis of therapsid relationships. The ecology and biology of mammal-like reptiles, 83-106.

Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P., & Goldberg, K. (2014). A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55, 123-132.

Huene, F. von (1928): Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. -*Centralb. f. Min., Geol. u. Paläont.*, 1928 (B): 251-270; Stuttgart.

Huene, F. von. (1936). Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–1929. Lieferung 2* (pp. 93–159). Tübingen: Verlag Franz F. Heine.

Huene, F.F. von. (1935-1942). Die Fossilien reptilien des Südamerikanischen Gonwanalanders. München, C.H. Beck'ssche, 332p., 38 taf.

Kammerer, C. F., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L., & Wyss, A. R. (2008). New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), 445-462.

Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R., 2012. Ontogeny in the Malagasy traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its phylogenetic relationships. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5, 112–125.

Kardong, K. V. (1998). *Vertebrados: anatomía comparada, función, evolución*

(No. 596 KAR).

Kemp, T. S., & Kemp, T. S. (2005). The origin and evolution of mammals. Oxford University Press on Demand.

Kemp, T.S., (1982). Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Academic Press, London, p. 363.

Langer, M. C., Ramezani, J., & Da Rosa, Á. A. (2018). U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57, 133-140.

Liparini, A., Oliveira, T. V., Pretto, F. A., Soares, M. B., & Schultz, C. L. (2013). The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa: an Australasian Journal of Palaeontology*, 37(3), 331-337.

Liu, J. (2007). The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(2), 133-136.

Liu, J., & Abdala, F. (2014). Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae. In *Early evolutionary history of the Synapsida* (pp. 255-279). Springer, Dordrecht.

Liu, J., & Olsen, P. (2010). The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, 17(3), 151-176.

Liu, J., & Powell, J. (2009). Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates*, 2009(3674), 1-19.

Liu., Soares, M. B., & Reichel, M. (2008). *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista brasileira de Paleontologia* 11, 1, 27-36.

Luo, Z. X. (2007). Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, 450(7172), 1011-1019.

Luo, Z. X., Kielan-Jorowska, Z., & Cifelli, R. L. (2004). Evolution of dental replacement in mammals. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 2004(36), 159-175.

Marsicano, C. A., Irmis, R. B., Mancuso, A. C., Mundil, R., & Chemale, F. (2016). The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 509-513.

Martinelli A. G., Ezcurra M.D., Soares M.B., Fiorelli L.E., Gaetano L.C & Desojo J.B. (2014). On the premaxillary dentition of *Massetognathus pascuali* (Cynodontia, Traversodontidae) from the late Middle–Early late Triassic of Argentina. XXVIII Jornadas argentinas de paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes, p. 39.

Martinelli, A. G., & Bonaparte, J. F. (2011). Postcanine replacement in *Brasilodon*

and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. *Paleontología y Dinosaurios desde América Latina* Editora de la Universidad de Cuyo. Mendoza, Argentina, 179-186.

Martinelli, A. G., & Soares, M. B. (2016). Evolution of South American cynodonts. *Contribuciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 6, 183-197.

Martinelli, A. G., Escobar, J., Francischini, H., Kerber, L., Muller, R., Rubert, R. & Schultz, C. (2021). New record of a stahleckeriid dicynodont (Therapsida, Dicynodontia) from the Late Triassic of southern Brazil and biostratigraphic remarks on the Riograndia Assemblage Zone. *Historical Biology*, 33, 11, 3101-3110.

Martinelli, A. G., Fuente, M. D. L., & Abdala, F. (2009). *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 852-862.

Martinelli, A. G., Kammerer, C. F., Melo, T. P., Paes Neto, V. D., Ribeiro, A. M., Da-Rosa, Á. A., ... & Soares, M. B. (2017). The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS One*, 12(6), e0177948.

Martinelli, A. G., Soares, M. B., & Schwanke, C. (2016). Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. *PLoS One*, 11(10), e0162945.

Martínez, R. N., Fernández, E., & Alcober, O. A. (2013). A new nonmammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, northwestern Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16(1), 61-76.

Mellet, J. S. (1984). Autoclusal mechanisms in the carnivore dentition. *Australian Mammalogy*, 8(3-4), 233-238.

Melo, T. P., Abdala, F., & Soares, M. B. (2015). The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6), e1002562.

Melo, T. P., Martinelli, A. G., & Soares, M. B. (2017). A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic Dinodontosaurus assemblage zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. *Palaeontology*, 60(4), 571- 582.

Melo, T. P., Ribeiro, A. M., Martinelli, A. G., & Soares, M. B. (2019). Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. *Nature communications*, 10(1), 1-8.

Miron, L. R., Pavanatto, A. E. B., Pretto, F. A., Müller, R. T., Dias-da-Silva, S., & Kerber, L. (2020). *Siriusgnathus niemeyerorum* (Eucynodontia: Gomphodontia): the

youngest south American traversodontid?. *Journal of South American Earth Sciences*, 97, 102394.

Ottone, E. G., Monti, M., Marsicano, C. A., Marcelo, S., Naipauer, M., Armstrong, R., & Mancuso, A. C. (2014). A new Late Triassic age for the Puesto Viejo Group (San Rafael depocenter, Argentina): SHRIMP U–Pb zircon dating and biostratigraphic correlations across southern Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 56, 186-199.

Pavanatto, A. E. B. (2019). Anatomía, taxonomía e filogenia de *Siriusgnathus niemeyerorum* (eucynodontia, traversodontidae) do triássico superior sul-brasileiro (Doctoral dissertation, Universidade Federal de Santa Maria).

Philipp, R. P., Schultz, C. L., Kloss, H. P., Horn, B. L., Soares, M. B., & Basei, M. A. (2018). Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: the Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 88, 216-237.

Reichel, M., Schultz, C. L., & Soares, M. B. (2009). A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, 52(1), 229-250.

Romer, A. S. (1967). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus teruggi*. *Breviora* 264:1- 25.

Romer, A. S. (1972). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. *Breviora* 396:1-9.

Rowe, T. (1988). Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of vertebrate Paleontology*, 8(3), 241-264.

Schmitt, M. R., Martinelli, A. G., Melo, T. P., & Soares, M. B. (2019). On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus ochagaviae* (Synapsida, Cynodontia) in the early late Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Taxonomic and biostratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 93, 36-50.

Schultz, C.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Pinheiro, F.L., Kerber, L., Horn, B.L.D., Pretto, F.A., Muller, R.T. & Melo, T.P. (2020). Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 104: 102846.

Seeley, H. G. (1895). Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 5. On the skeleton in new Cynodontia from the Karroo rocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of*

London B 186:59–148.

Seeley, H. G. 1894. Research on the structure, organization, and classification of the Fossil Reptilia. Part IX, Section 3. On *Diademodon*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 185:1029–1041.

Sidor, C. A., & Hopson, J. A. (2017). *Cricodon metabolus* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Triassic Ntawere Formation of northeastern Zambia: patterns of tooth replacement and a systematic review of the Trirachodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 39-64.

Soares, M. B., Schultz, C. L., & Horn, B. L. (2011). New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 329-354.

Spalletti, L. A., Fanning, C. M., & Rapela, C. W. (2008). Dating the Triassic continental rift in the southern Andes: the Potrerillos Formation, Cuyo basin, Argentina.;

Stipanovic, P. N., González Díaz, E. F., & Zavattieri, A. M. (2007). Grupo Puesto Viejo nom. transl. por Formación Puesto Viejo González Díaz, 1964, 1967: nuevas interpretaciones paleontológicas, estratigráficas y cronológicas. *Ameghiniana*, 44(4), 759-761.

Teixeira, A. M. S. (1987). Novas observações osteológicas e taxonômicas sobre *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Reptilia, Therapsida, Cynodontia). *Paula-Coutiana*, 1, 39-49.

Walker, J.D., Geissman, J.W., Bowring, S.A., Babcock, L.E., compilers. (2018). *Geologic Time Scale V. 5.0*. Geological Society of America.

Whitney, M. R., & Sidor, C. A. (2019). Histological and developmental insights into the herbivorous dentition of tapinocephalid therapsids. *Plos one*, 14(10), e0223860.

Wynd, B. M., Peacock, B. R., Whitney, M. R., & Sidor, C. A. (2017). The first occurrence of *Cynognathus crateronotus* (Cynodontia: Cynognathia) in Tanzania and Zambia, with implications for the age and biostratigraphic correlation of Triassic strata in southern Pangea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 228-239.

Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F., & Chemale Jr, F. (2003). Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161(1-2), 85-105.

11000?010100?11011?01?011210???101100101?1?0111??10000?010100???
 Massetognathus_ochagaviae 102--002010102--??11010?001?301112021100-
 211200111100-10-10103000101002000210?0-2?011??2-??-----
 11000??12111??111110112002001?01??0001??1??????0????????????????
 Exaeretodon_riograndensis 012--001111102--0122011?1002322112022[0
 1]22222210111[1 2]01-10-011130101111022211010-21111112-10-----
 11001??000001110111111111111111??101100101?????1110????????????????
 Luangwa_sudamericana 100000120001011?0100?10?000?301101000000-
 ?112101200?010100010[1 2]11001010222101000-100110?[1 2]110-----
 110000?1??10?11????00?1?001?????111001?????????0????????????????
 Traversodon_stahleckeri 10???00200010?????10010?000?321112000020-
 1012101200?0102000100?100101021[0 2]101?0????0?????2-??-----
 110??0?1??11?11??1?00?1?1110?????111001?0111?????1????????????????
 Santacruzodon_hopsoni 22101112011102--210011?1100?3011[1
 2]101112212??210120100112010013020011[0 1][0 1]222021120-20011002-01-----
 -----11010011??01?111????0??0?03??????011001?????????0????????????????
 Protuberum_cabralensis 002--01111??2--0?221??000?322111020000-1212[0
 1]01[0 1]12[0 2]1-00010103020[1
 2]01??11000?1101101110?111011111
 11??1?????110????????????????????????????001
 Gomphodontosuchus_brasiliensis 012--00211011??0?10?110110?322111011020-
 1012001111?1-00-101130101111?222?01000-?1011??2-??-----
 11000?????????1??1?0??0?1??0?????11?001????????????????????????????
 Siriusgnathus_niemeyerorum [0 1]12--?[0 1]0111[0 1]02--??22[0
 1]1??100?322112122122122[1 2]2?0111101-110011130[0 1]0111102222?1010-
 21111112-10-----
 110????0?0001110?111112110111??1011001????????????????????????????
 Scalenodon_ribeiroae 002--?0201?????????101??101?30?102?00000-
 11221?111110100-00??3100100?????????????????????????????-----
 110?????1??10?????1??0??1?02?0?????????1????????????????????????????

;

ccode] 9 13 24;

ccode + 1 7 11 18 19 26 28 30 33 35 36 41.44 51 71 73 74 91 115 129 150 *;

Menadon_besairieiMadagascar 012--1121111000-
1110111010023221110100011101200111101-11011113021111102??2?1010-
??0??1?2-??-----
11000??10100?11111?01?011210??101100101?1?0111??10000?01010001111111
00010101102?20020001011111
Menadon_besairieiBrasil 012--102?10102--
0111?110000?3321300100011001200111101-1101110302011111222201010-
1?011112-10-----
11000?010100?11011?01?011210??101100101?1?0111??10000?010100??111111
00010101102?20020001011111
Massetognathus_ochagaviae 102--002010102--??11010?001?301112021100-
211200111100-10-10103000101002000210?0-2?011??2-??-----
11000??12111??111110112002001?01??0001??1??????0??????????????11001
0012110020?2?1???00?000?01
Exaeretodon_riograndensis 012--001111102--0122011?1002322112022[0
1]22222210111[1 2]01-10-0111301011110222211010-21111112-10-----
11001??0000011101111111111111??101100101?????1110????????????????12101
10002102022200000000111112
Luangwa_sudamericana 100000120001011?0100?10?000?301101000000-
?112101200?010100010[1 2]11001010222101000-100110?[1 2]110-----
110000?1??10?11????00?1?001?????111001?????????0????????????????10001
000101120000000201?1?00001
Traversodon_stahleckeri 10????00200010?????10010?000?321112000020-
1012101200?0102000100?100101021[0 2]101?0????0????2-??-----
110??0?1??11?11??1?00?1?1110?????111001?0111?????1????????????????111??
00?1?1?1?0?1?0?0000?01??01
Santacruzodon_hopsoni 22101112011102--210011?1100?3011[1
2]101112212??210120100112010013020011[0 1][0 1]222021120-20011002-01-----

11010011??01?111??0?0?03?????011001?????????0????????????????10001
000111?2200010122?????00102
Protuberum_cabralensis 002--01111??2--0?221??000?322111020000-1212[0
1]01[0 1]12[0 2]1-00010103020[1
2]01??11000?1101101110?1110111111
11??1?????110????????????????????????001130?00?1?1?3?0?0?1?0?0?011??1?
Gomphodontosuchus_brasiliensis 012--00211011??0?10?110110?322111011020-
1012001111?1-00-101130101111?222?01000-?1011??2-??-----

11000?????????1????1?0?0?0?1?0?0????11?001????????????????????????????????????11111
011101122001100??00?0?0101
Siriusgnathus_niemeyerorum [0 1]12--?[0 1]0111[0 1]02--??22[0
1]1??100?322112122122122[1 2]2?0111101-110011130[0 1]0111102222?1010-
21111112-10-----
110????0?0001110?111112110111??1011001????????????????????????????????????101
1?012??00?1111?0000??11212
Scalenodon_ribeiroae 002--?0201?????????101???101?30?102?00000-
11221?111110100-00??3100100????????????????????????????????????-----
110?????1??10?????1??0??1?02?0?????????1????????????????????????????????????100??
0??2?2?????2?1?1???1??00??0?
;

ccode] 9 13 24;

ccode + 1 7 11 18 19 26 28 30 33 35 36 41.44 51 71 73 74 91 115 129 150 176.178
185.192 197.201;

proc/;

Matriz 3: Cinognathios sudamericanos únicamente con los 31 caracteres nuevos de dentición canina y precanina

xread

31 17

Cynognathus_crateronotus 1011?000221?1?1?1?1?2?1??00?000
Diademodon_tetragonus 101110001111110111?000001011202
Andescynodon_mendozensis 10111000221122001100100?1101011
Pascualgnathus_polanskii 1011101?1111000011000000?100011
Massetognathus_pascuali 1100101?111?22001?00220??100001
Exaeretodon_argentinus 121011000210000220100000?111122
Ischignathus_sudamericanus 1110110?0?1??012?0000000?1?11?2
Menadon_besairiei 1111100010101102?20020001011111
Massetognathus_ochagaviae 110010012110020?2?1??00?000?01
Exaeretodon_riograndensis 1210110002102022200000000111112

Luangwa_sudamericana 10001000101120000000201?1?00001
Traversodon_stahleckeri 111??00?1?1?1?0?1?0?0000?01??01
Santacruzodon_hopsoni 10001000111?2200010122????00102
Protuberum_cabralensis 130??00?1?1?3?0?0?1?0?0?011??1?
Gomphodontosuchus_brasiliensis 11111011101122001100??00?0?0101
Siriusgnathus_niemeyerorum ??1011?012??00?1111?0000??11212
Scalenodon_ribeiroae 100??0??2?2??2?1?1??1??00??0?

;

ccode + 5.7 14.21 26.30;

proc /;

Lista de nuevos caracteres de dentición canina y precanina (*ordenados):

171 Fosas paracanas

ausente (0) presente (1)

172 Ubicación de fosas paracanas respecto al canino superior

anteromedial (0) medial (1) posteromedial (2) posterior (3)

173 Grado de desarrollo del canino superior

pequeño, alveolo C < o = alveolo I (0) hipertrofiado, alveolo C > alveolo I (1)

174 Grado de desarrollo del canino inferior

pequeño, alveolo C < o = alveolo I (0) hipertrofiado, alveolo C > alveolo I (1)

175 Diastema entre el canino inferior y los incisivos

presente, grande, > alveolo último I (0) ausente o presente y corta, < alveolo último I (1)

176* Grado de protrusión del canino superior

nada, implantado 270° respecto del eje dorsoventral (0) ligeramente procumbente,
implantado formando un ángulo de entre 270 y 225°(1) muy procumbentes,
implantados entre 225 y 180 ° (2)

177* Grado de separación entre incisivos superiores

nada (0) algo separados (1)

178* Grado de separación entre incisivos inferiores

nada (0) algo separados (1)

179 Formato del arco premaxilar

suave (casi recto) (0) levemente semicircular (1) pronunciado, en V (2)

180 Formato del arco mandibular

suave (casi recto) (0) levemente semicircular (1) pronunciado, en V (2)

181 Morfología de la corona del canino superior

redonda (0) comprimida labiolingualmente, ovalada o forma de gota (1)

comprimida mesiodistalmente (2)

182 Morfología de la corona del canino inferior

redonda (0) comprimida mesiodistalmente, ovalada o forma de gota (1)

comprimida labiolingualmente (2)

183 Morfología de la corona de los incisivos superiores

redonda (0) comprimida mesiodistalmente, ovalada o forma de gota (1)

comprimida labiolingualmente (2) forma D (3)

184 Morfología de la corona de los incisivos inferiores

redonda (0) comprimida mesiodistalmente, ovalada o forma de gota (1)

comprimida labiolingualmente (2) forma D (3)

185* Relación de tamaño entre incisivos superiores

todos iguales (0) 1 hipertrofiado (1) más de 1 hipertrofiado (2)

186* Relación de tamaño entre incisivos inferiores

todos iguales (0) 1 hipertrofiado (1) más de 1 hipertrofiado (2)

187* Curvatura de la corona del canino superior

recto (0) ligeramente curvo, curvado menosde 45° (1) muy curvo,
curvado más de 45°(2)

188* Curvatura de la corona del canino inferior

recto (0) ligeramente curvo, curvado menosde 45° (1) muy curvo,
curvado más de 45° (2)

189* Curvatura de la corona de los incisivos superiores

recto (0) ligeramente curvo, curvado menosde 45° (1) muy curvo,
curvado más de 45° (2)

190* Curvatura de la corona de los incisivos inferiores

recto (0) ligeramente curvo, curvado menosde 45° (1) muy curvo,
curvado más de 45° (2)

191* Dentículos accesorios en incisivos superiores

ninguno (0) al menos 1 (1) más de 1 (2)

192* Dentículos accesorios en incisivos inferiores
ninguno (0) al menos 1 (1) más de 1 (2)

193 Aserraciones en el canino superior
ausentes (0) presentes, en borde distal (1)

194 Aserraciones en el canino inferior
ausentes (0) presentes, en borde distal (1)

195 Esmalte en el canino superior
solo cara labial (0) en todo el diente (1)

196 Huesos que ocupa la fosa paracarina
Premaxilar y maxilar (0) solo el maxilar (1)

197* Longitud corona de los incisivos superiores
cortos, longitud menor a la altura media dorsoventral del premaxilar en la zona de
implantación (0) largos, longitud mayor a la altura media dorso-ventral del
premaxilar en la zona de implantación (1)

198* Longitud corona de los incisivos inferiores
cortos, longitud menor a la altura media dorsoventral del dentario en la zona de
implantación (0) largos, longitud mayor a la altura media dorso-ventral del
dentario en la zona de implantación (1)

199* Grado de protrusión del canino inferior
nada, implantado 90° respecto del eje dorsoventral (0) ligeramente procumbente,
implantado menos de entre 90 y 135° (1) muy procumbentes, implantados entre 135
y 180 ° (2)

200* Grado de protrusión de los incisivos superiores
nada, implantado 270° respecto del eje oral-aboral (0) ligeramente procumbente,
implantado formando un ángulo de entre 270 y 225°(1) muy procumbentes,
implantados entre 225 y 180 ° (2)

201* Grado de protrusión de los incisivos inferiores

nada, implantado 90° respecto del eje oral-aboral (0) ligeramente procumbente,
 implantado menos de entre 90 y 135° (1) muy procumbentes, implantados entre 135
 y 180 ° (2)

Topologías resultantes de los análisis filogenéticos:

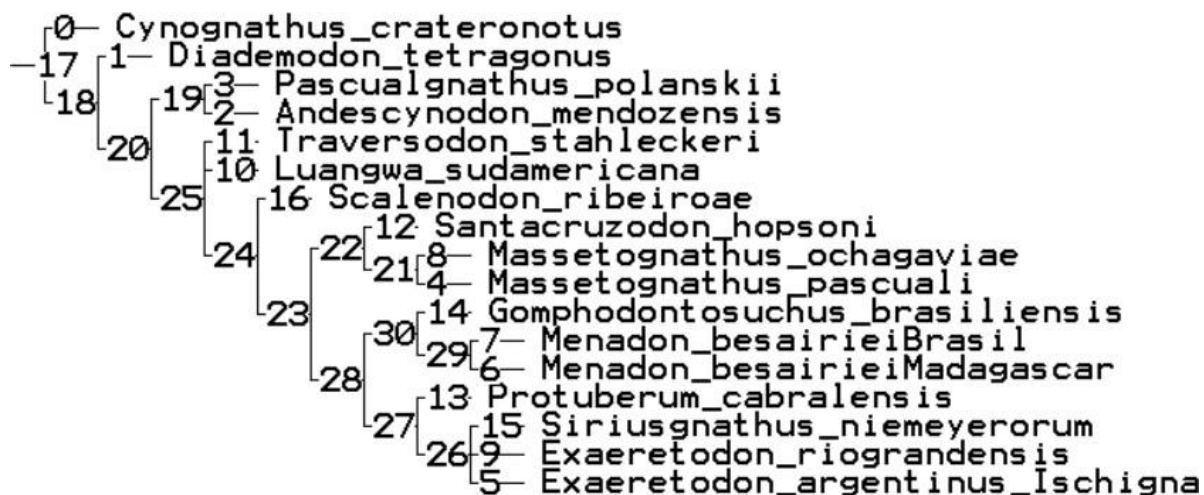


Figura 49: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos de una búsqueda heurística a partir de la matriz de Hendrickx et al., 2020 modificada, con ramas y nodos numerados.



Figura 50: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos de una búsqueda heurística a partir de la matriz de Hendrickx et al., 2020 modificada y habiendo añadido nueva evidencia sobre la dentición canina y precanina, con ramas y nodos numerados.

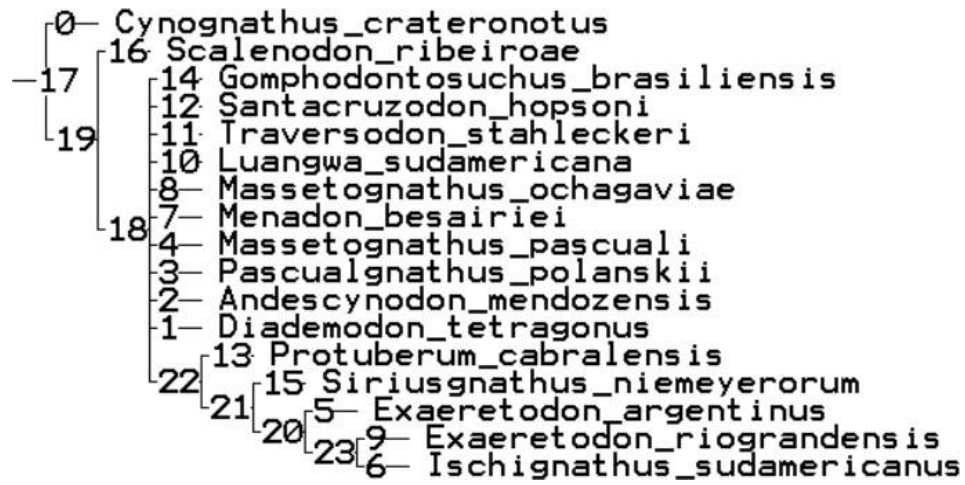
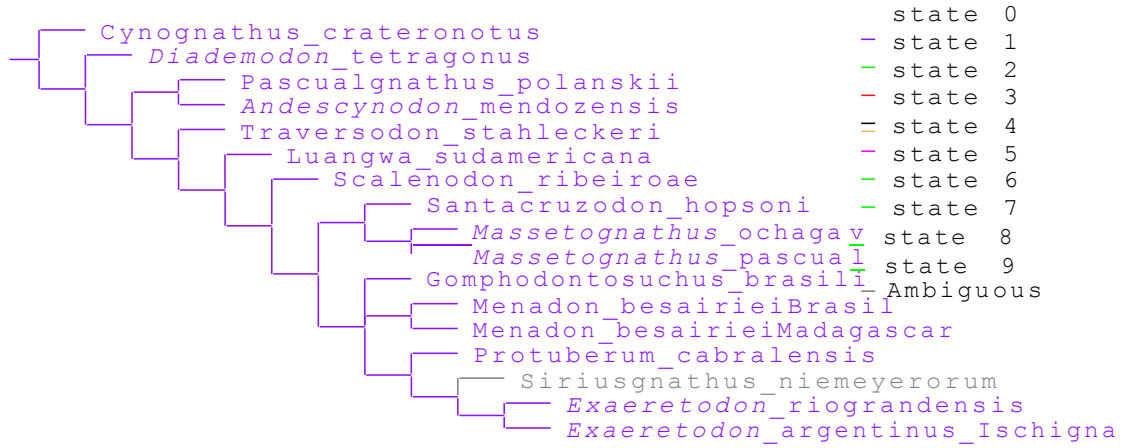


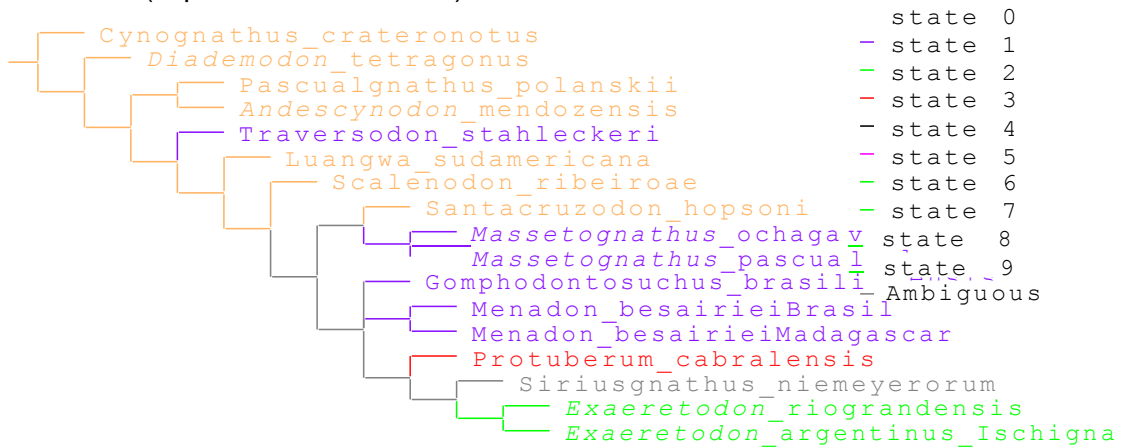
Figura 51: Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos de una búsqueda exacta/exhaustiva sobre la matriz que contenía únicamente los nuevos caracteres de dentición canina y precanina, con ramas y nodos numerados.

Mapeo de los 31 caracteres nuevos de dentición canina y precanina de los cinodontes cinognatios sudamericanos sobre el árbol de consenso estricto:

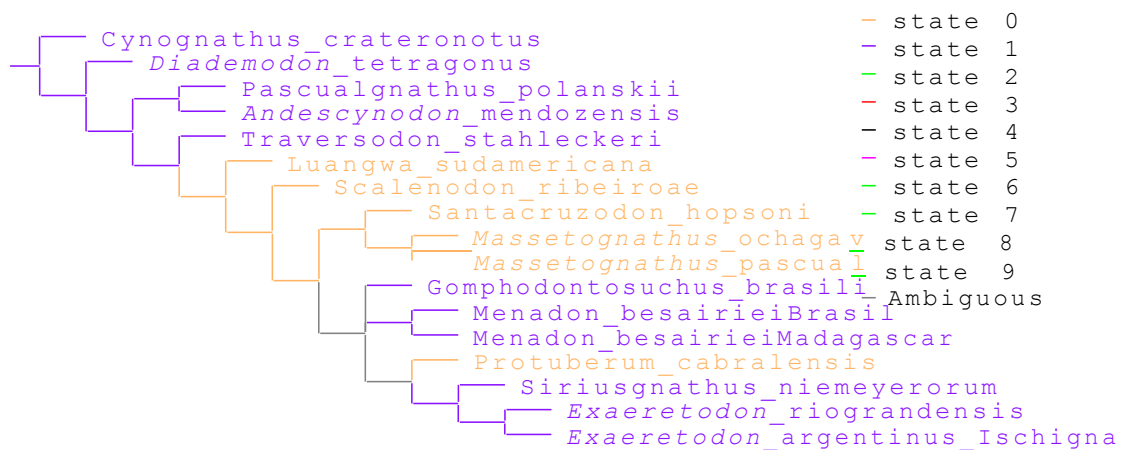
Char. 171



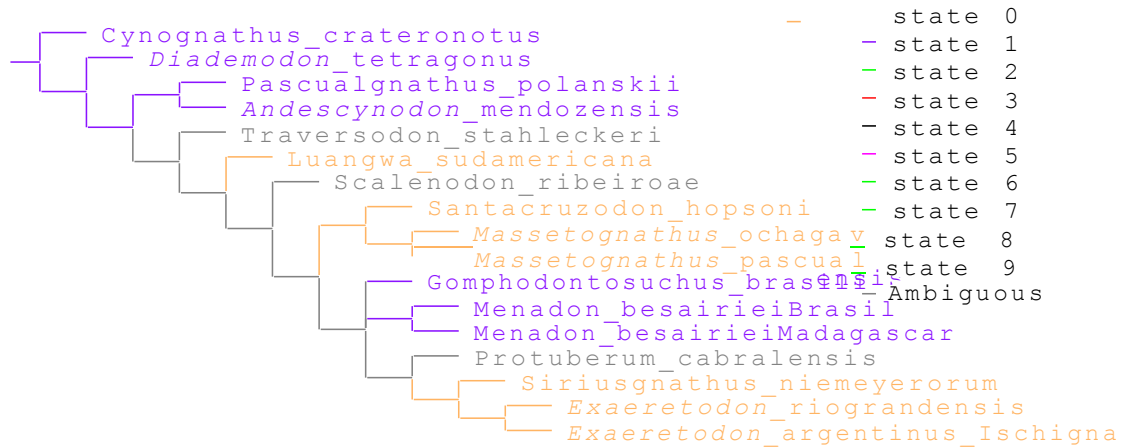
Char. 172 (super-sets from 3 trees):



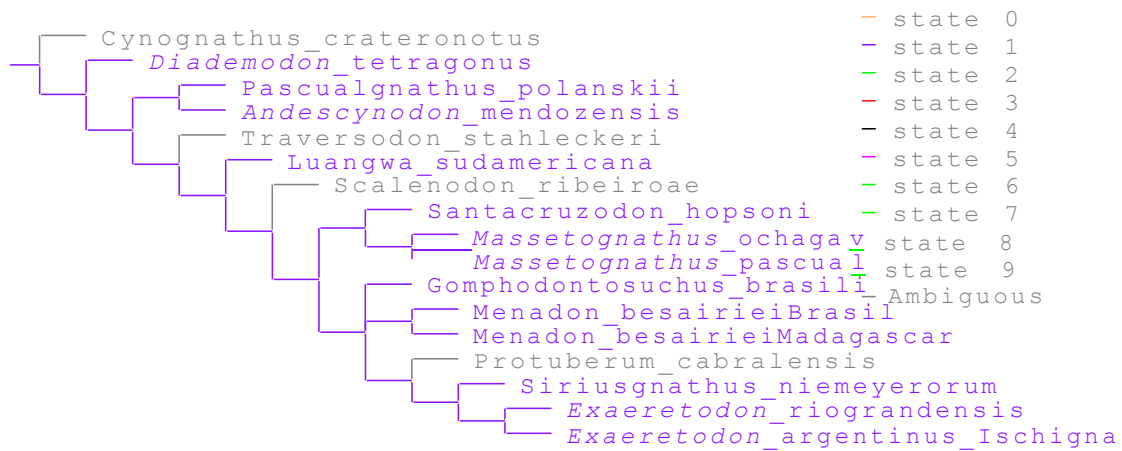
Char. 173 (super-sets from 3 trees):



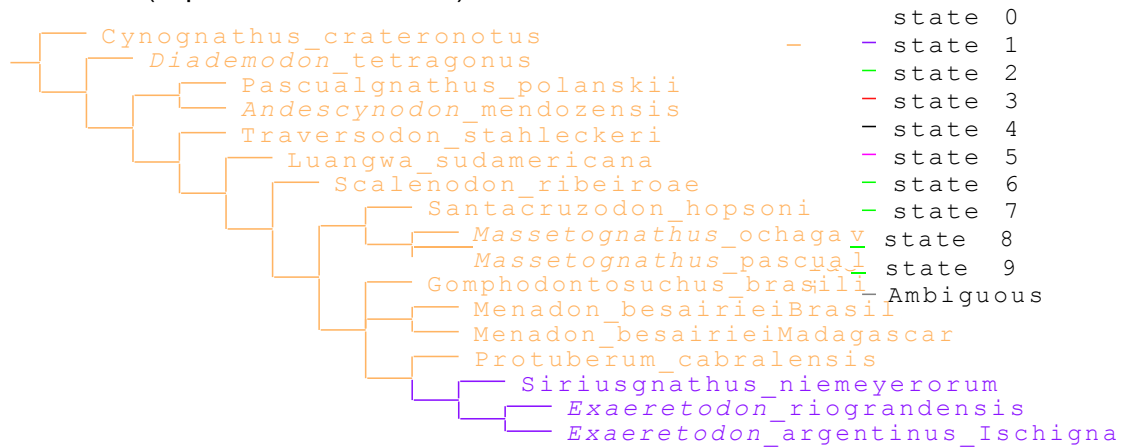
Char. 174 (super-sets from 3 trees):



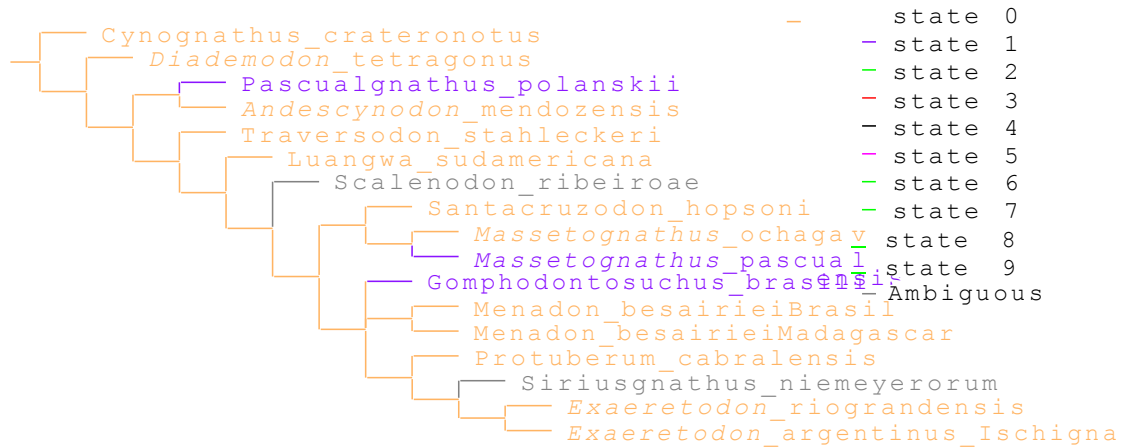
Char. 175 (super-sets from 3 trees):



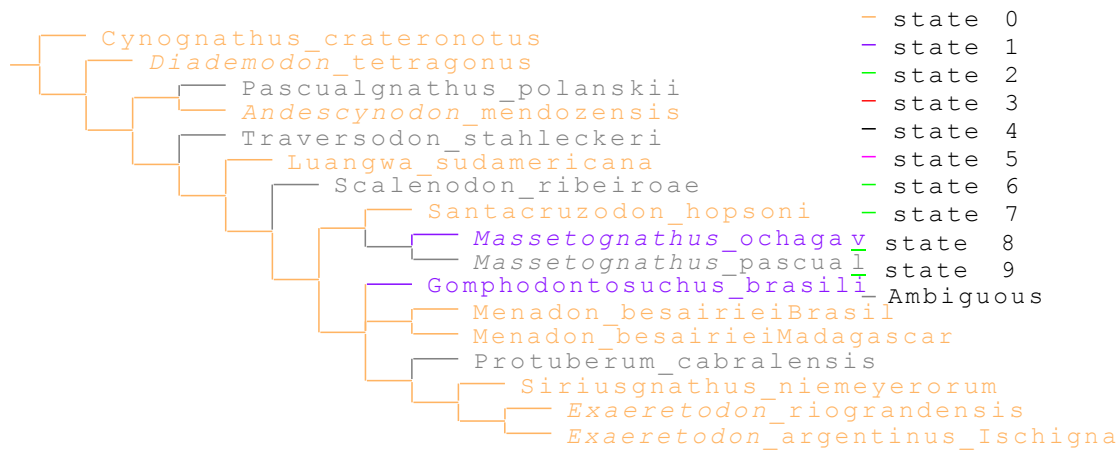
Char. 176 (super-sets from 3 trees):



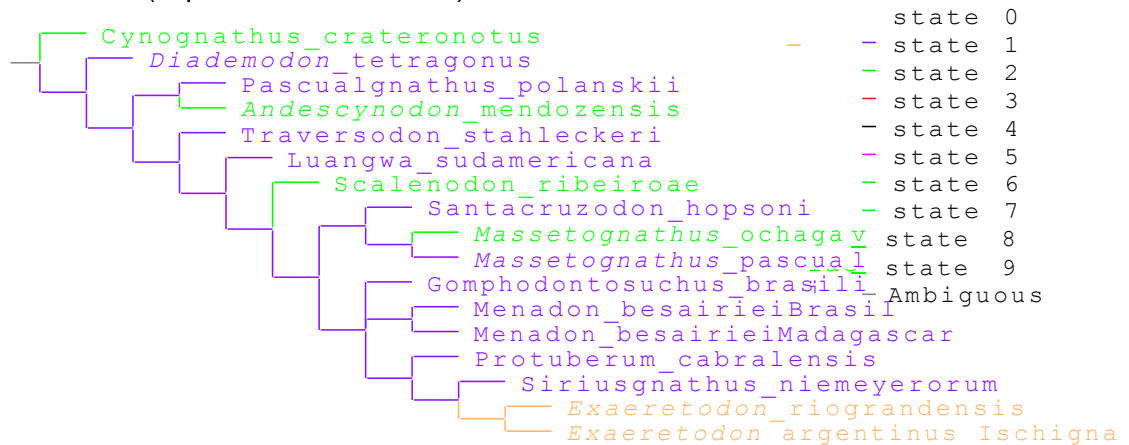
Char. 177 (super-sets from 3 trees):



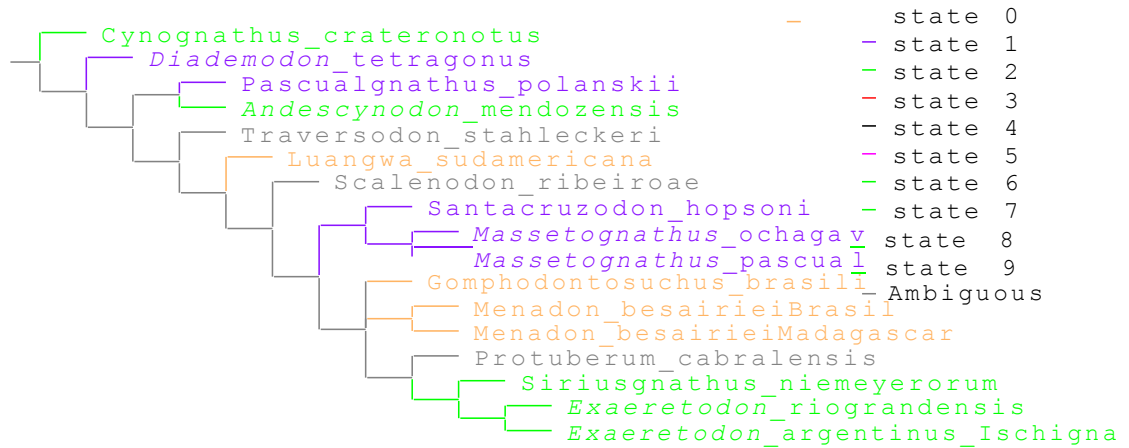
Char. 178 (super-sets from 3 trees):



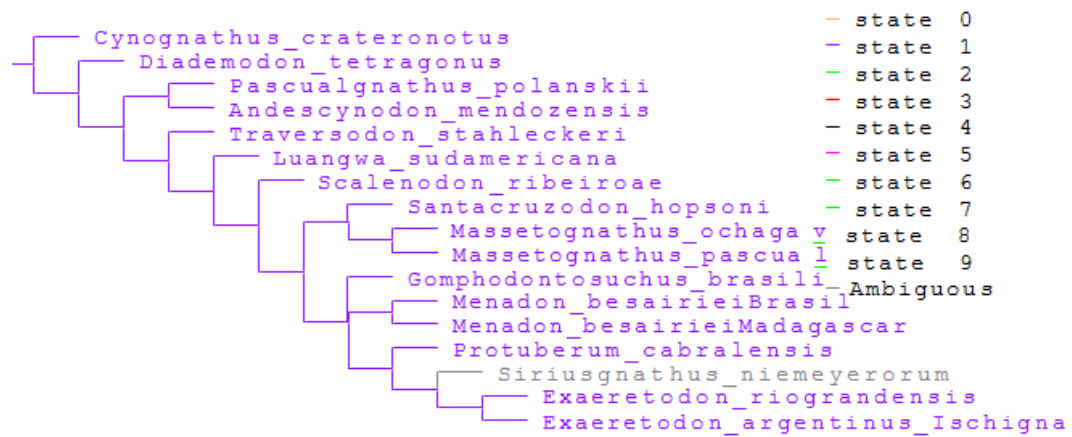
Char. 179 (super-sets from 3 trees):



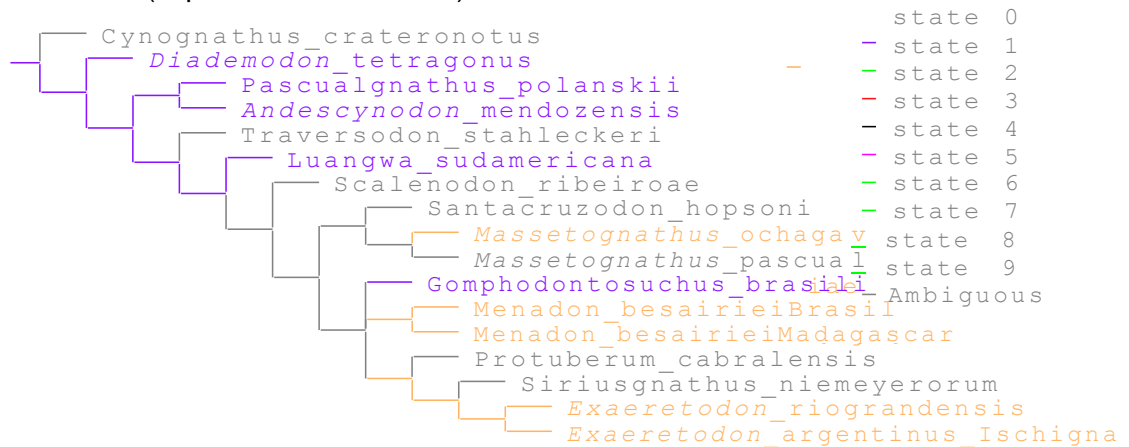
Char. 180 (super-sets from 3 trees):



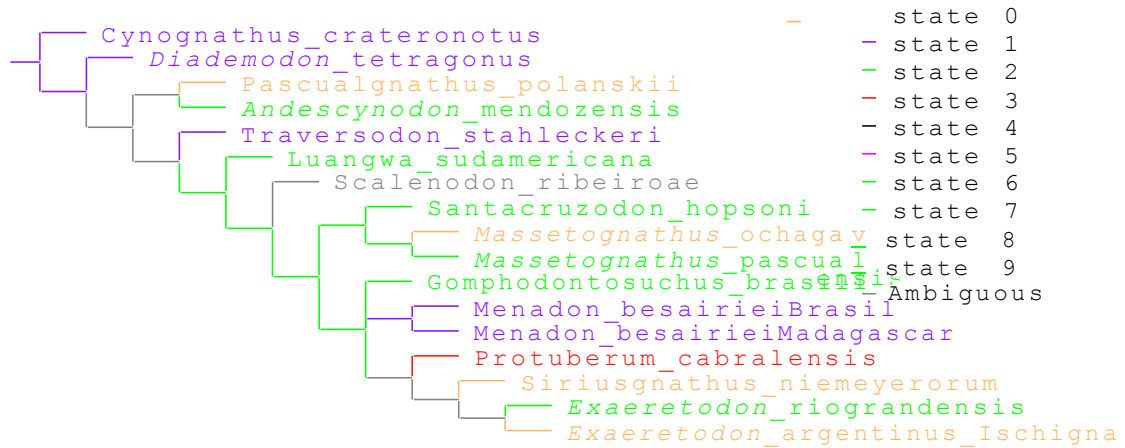
Char. 181 (super-sets from 3 trees):



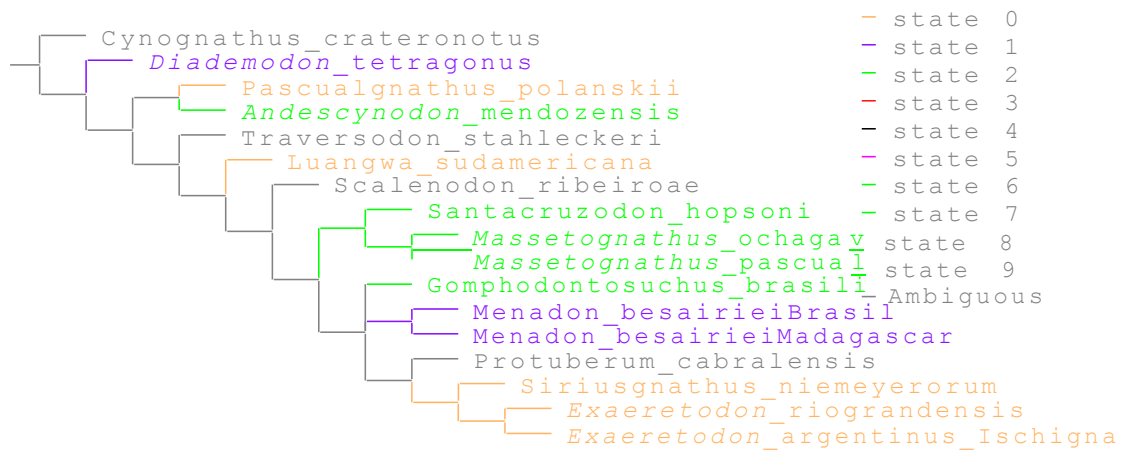
Char. 182 (super-sets from 3 trees):



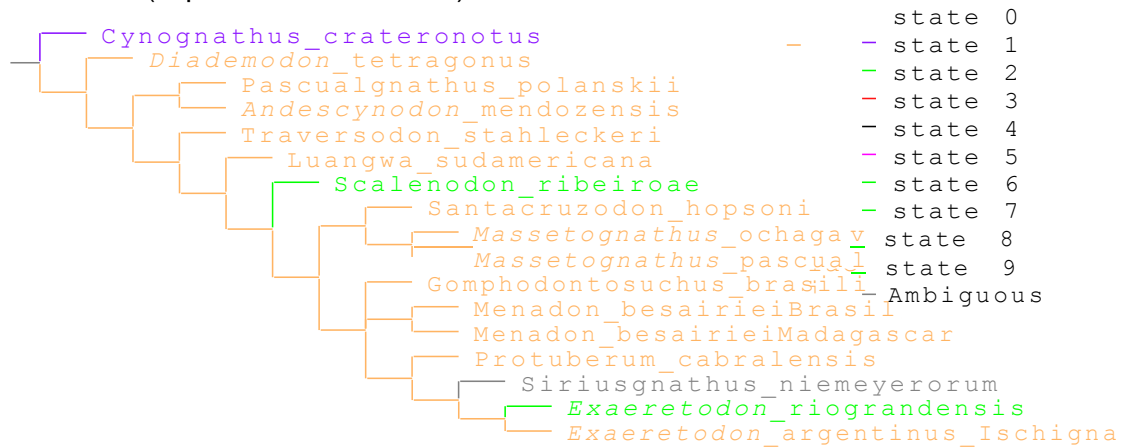
Char. 183 (super-sets from 3 trees):



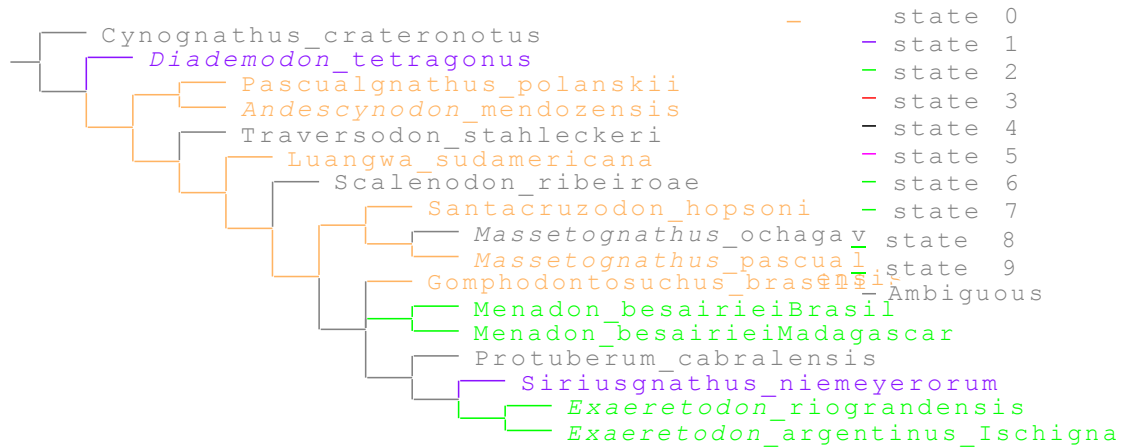
Char. 184 (super-sets from 3 trees):



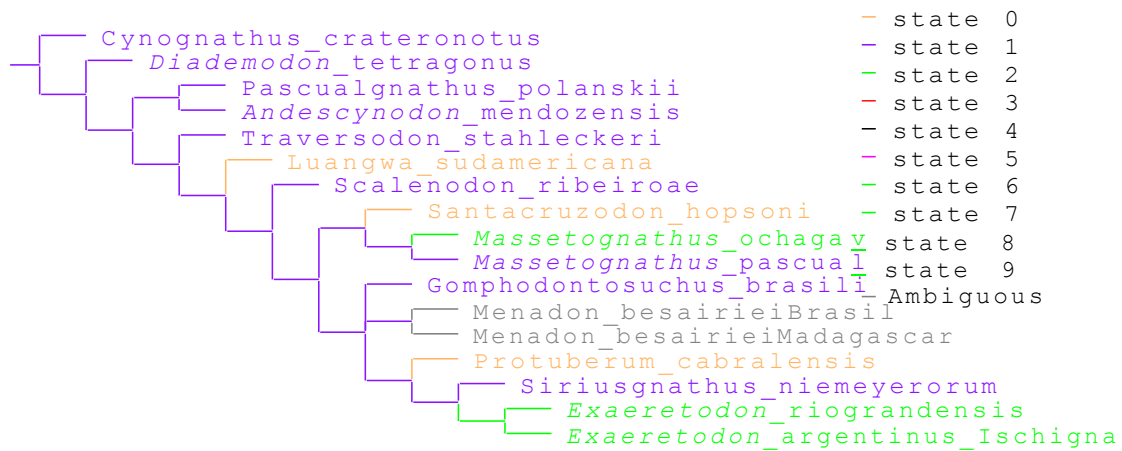
Char. 185 (super-sets from 3 trees):



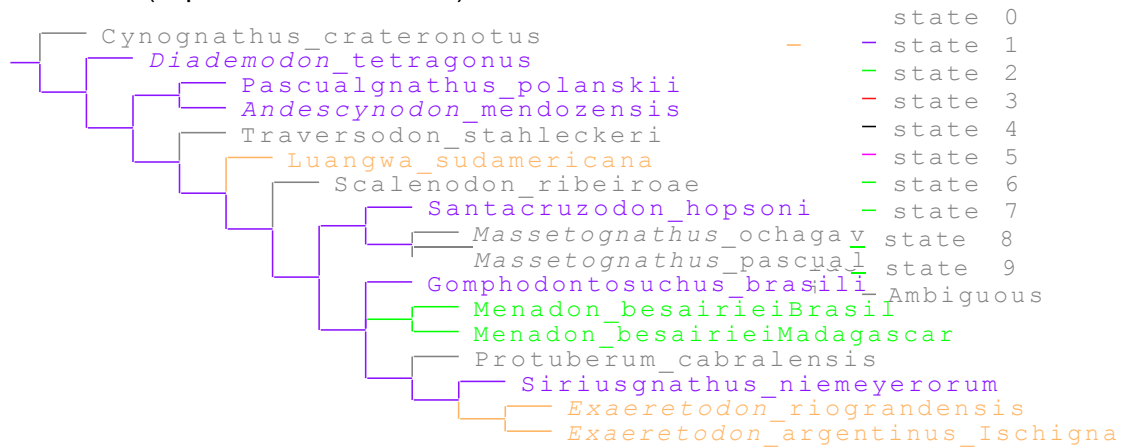
Char. 186 (super-sets from 3 trees):



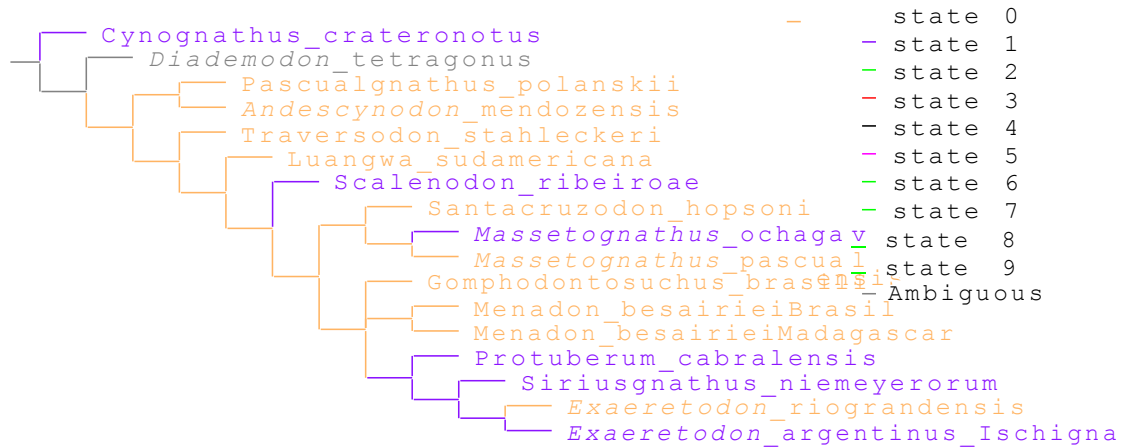
Char. 187 (super-sets from 3 trees):



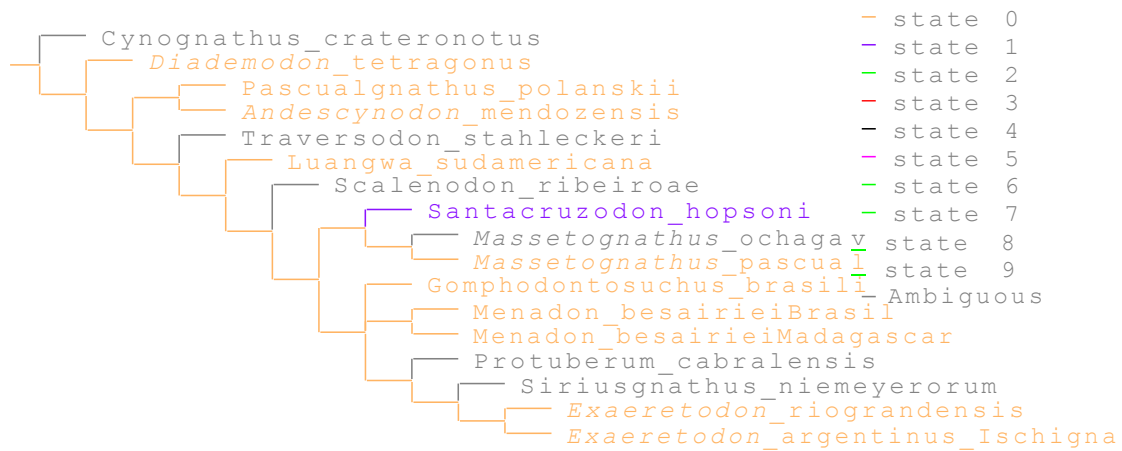
Char. 188 (super-sets from 3 trees):



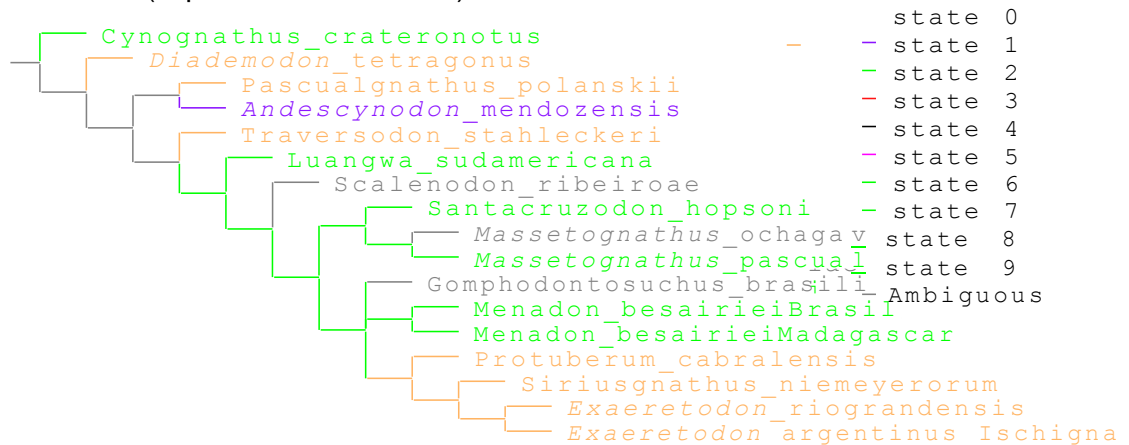
Char. 189 (super-sets from 3 trees):



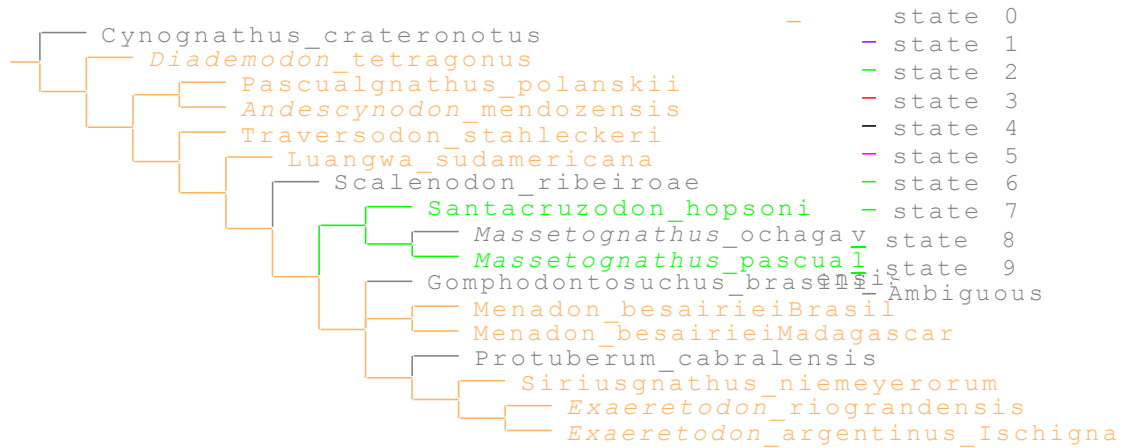
Char. 190 (super-sets from 3 trees):



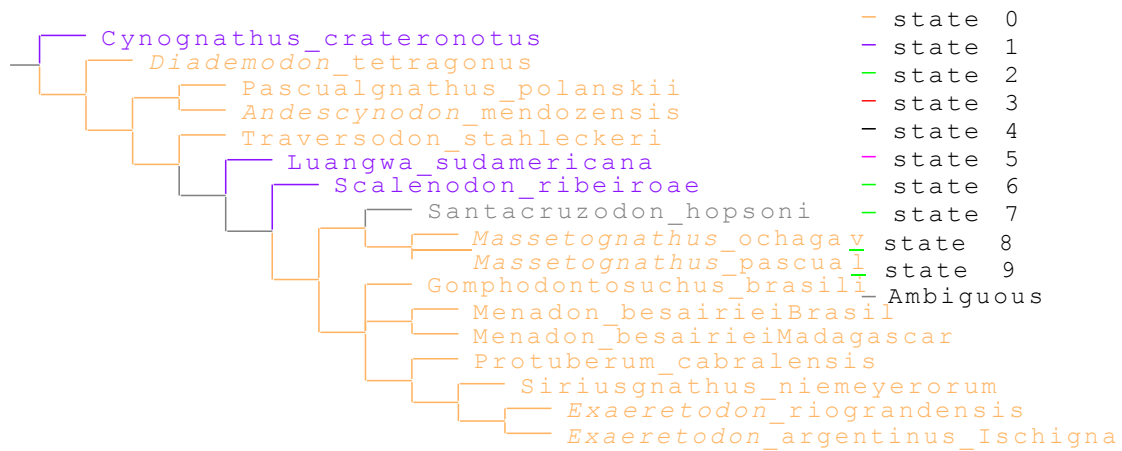
Char. 191 (super-sets from 3 trees):



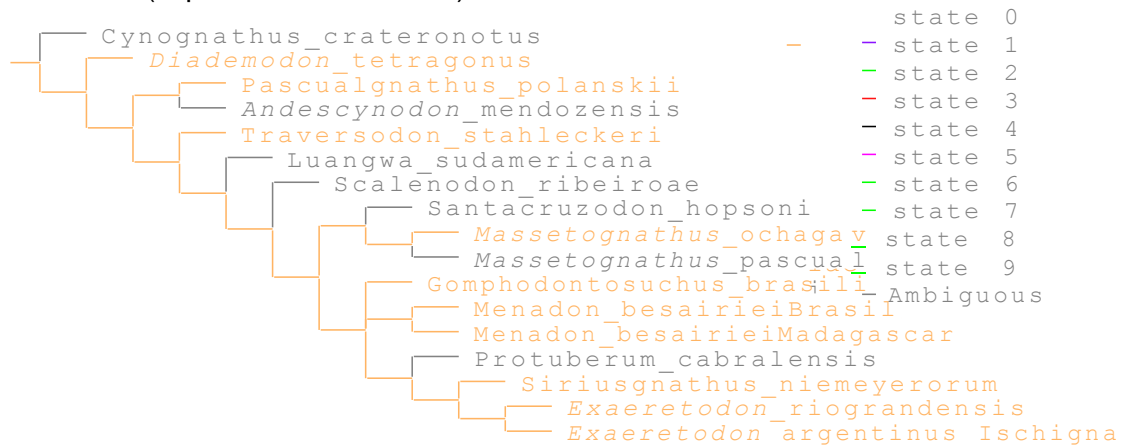
Char. 192 (super-sets from 3 trees):



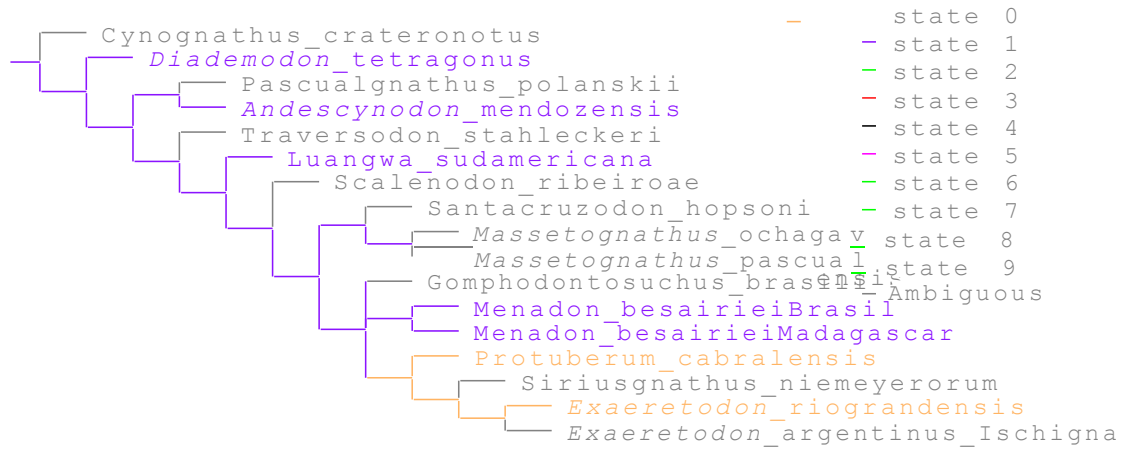
Char. 193 (super-sets from 3 trees):



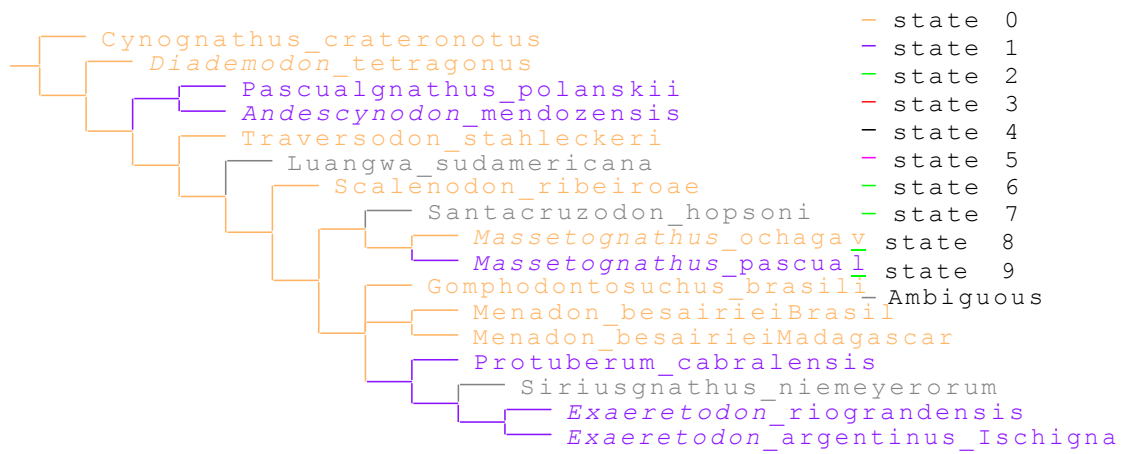
Char. 194 (super-sets from 3 trees):



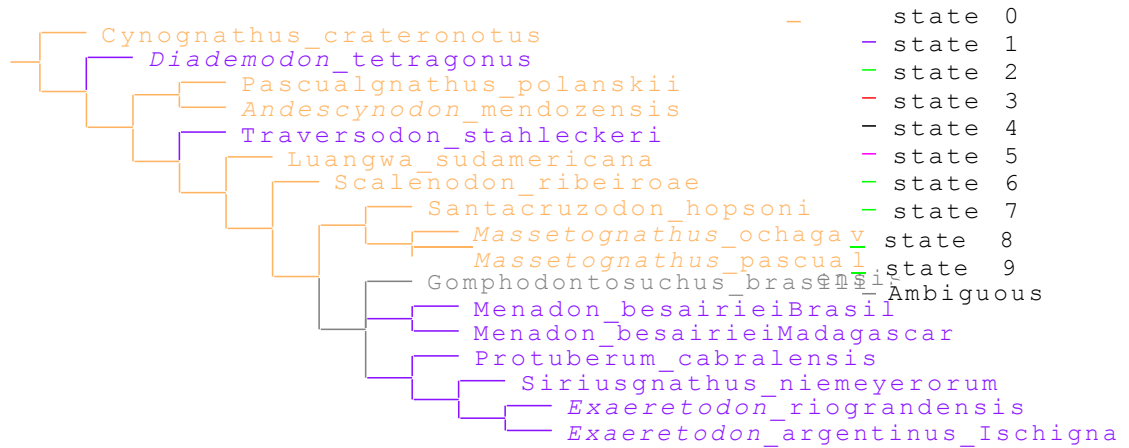
Char. 195 (super-sets from 3 trees):



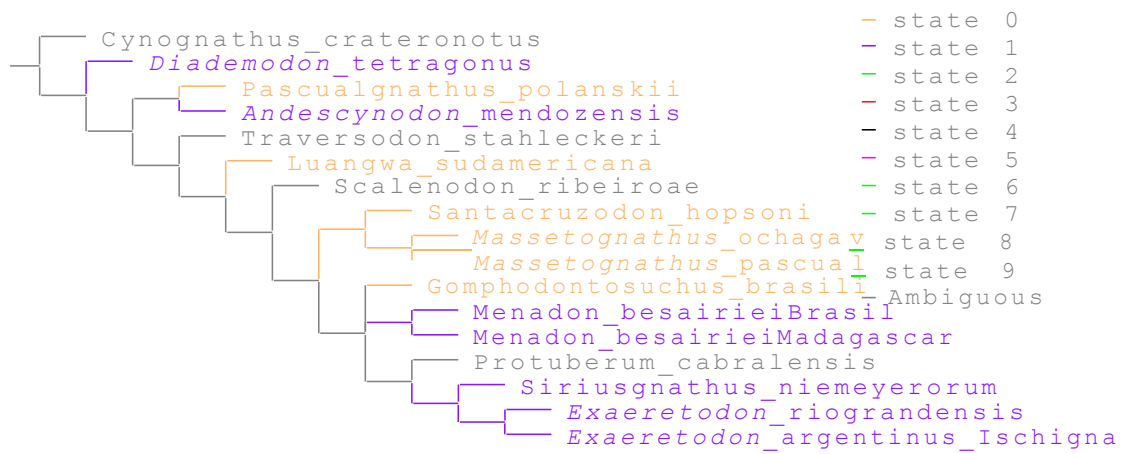
Char. 196 (super-sets from 3 trees):



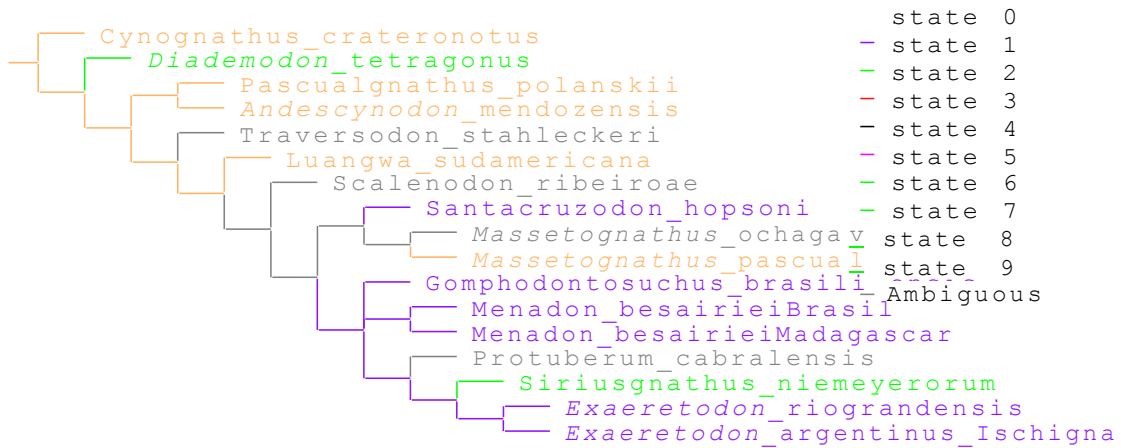
Char. 197 (super-sets from 3 trees):



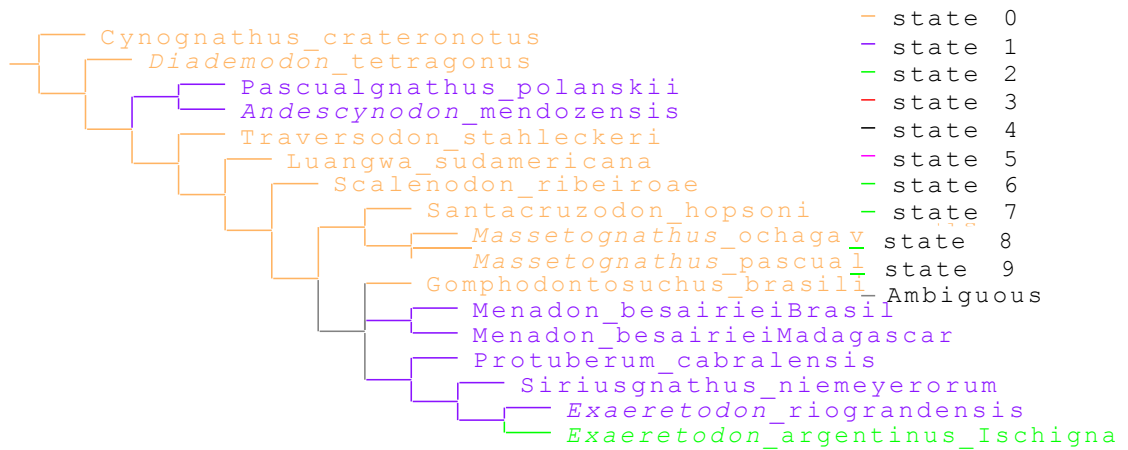
Char. 198 (super-sets from 3 trees):



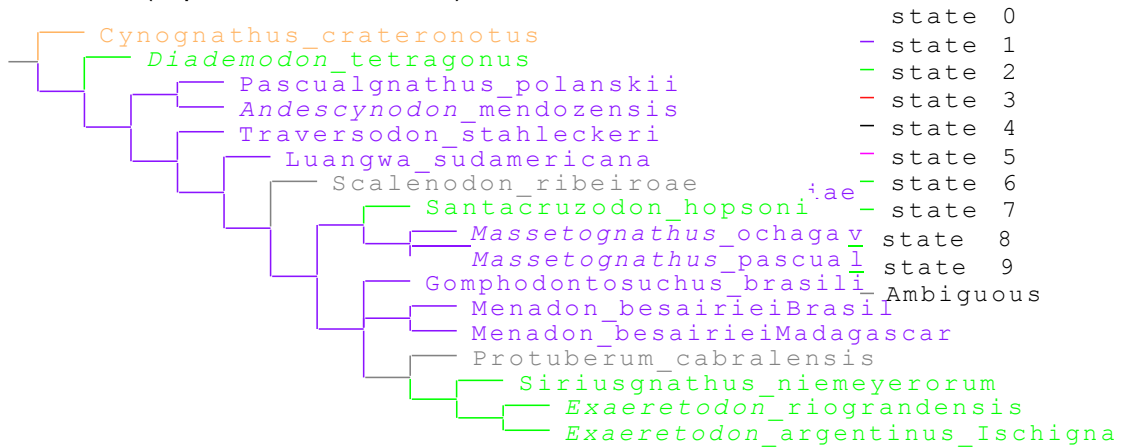
Char. 199 (super-sets from 3 trees):



Char. 200 (super-sets from 3 trees):



Char. 201 (super-sets from 3 trees):



Línea de comandos del Script utilizado para el cálculo de los índices de consistencia y retención (CI /RI) (1000 RAS + TBR y ronda adicional de TBR):

```
macro- ; report- ;

macro [ 1000 ; silent = buffer; lquote=;
if (ntrees > 5000) quote *The results will probably get cropped unless you assign
more memory to the display buffer (Settings > Memory > Display buffer); end
if (ntrees > 20000) quote *Too many trees to handle!!! (Max is 20000); proc/; end
lquote-;

if ( ntrees > 997 )
macro*10 (ntrees+5); end else macro *10 1000 ; end

macro= ; silent - buffer;

var =
+ themin
+ themax
+ this
;

macfloat 3 ;
set themin minsteps ; set themax maxsteps ;

var: CIs [ ( ntrees + 1 ) ];

loop 0 ntrees
progress #1 (ntrees+1) Calculating indices... ; set this length[#1] ;
set CIs[#1] 'themin'/'this' ;

stop progress/ ;

maketable CIs Consistency index ;

silent = buffer; var - CIs; silent - buffer;
```

```
var: RIs [ ( ntrees + 1 ) ];
```

```
loop 0 ntrees
```

```
progress #1 (ntrees+1) Calculating indices... ; set this length[#1] ;
```

```
set RIs[#1] ('themax'-'this')/('themax'-'themin') ; stop
```

```
progress/ ;
```

```
maketable RIs Retention index ; silent = buffer;
```

```
var - RIs;
```

```
macro-; macro [ 500; macro*10 1000; silent - buffer;
```

```
report= ; proc/ ;
```