

NUEVOS CINODONTES TRAVERSODÓNTIDOS (SYNAPSIDA-EUCYNODONTIA) DE LA FORMACIÓN SANTA MARIA (TRIÁSICO MEDIO-SUPERIOR), RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Fernando ABDALA¹ y Ana María RIBEIRO²

¹ Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, 90619900, Porto Alegre, RS. E-mail: abdala@puers.br
Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, WITS 2050 Johannesburg, South Africa. E-mail: abdalaf@geosciences.wits.ac.za

² Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do RS, Salvador França 1427, 90690000, Porto Alegre, Brasil. E-mail: amr@plug-in.com.br

Abdala, F. y Ribeiro, A.M. 2002. Nuevos cinodontes traversodóntidos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil. [New traversodontid cynodonts (Synapsida-Eucynodontia) from the Santa Maria Formation (Middle-Upper Triassic), Rio Grande do Sul, Brazil.] *Revista Española de Paleontología*, **17**(2), 237-243. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Traversodontid cynodonts are an herbivorous-omnivorous group, which shows bucco-lingually expanded postcanines as one of their more remarkable features. The oldest known representative is from the ?Early Triassic, whereas in the Middle, and, especially the Late Triassic, they had a world-wide distribution, being particularly important in South America. We report here three new traversodontid taxa that were discovered in the locality of Santa Cruz do Sul, southern Brazil, where up to now, only fossils of non-mammalian cynodonts were found. One of the new traversodontids has a skull length of 18 cm, five to six postcanines, a lower jaw with a flattened antero-ventral border, and small-sized pc_1 , pc_2 , and pc_6 . The second new type presents a descending flange of the jugal developed into a ball-shaped projection, and incisors with five to seven mesial and distal marginal cuspules. The third new taxon is a small fragment of a maxilla with four postcanines showing a triangular-outlined crown, and a worn area forming a longitudinal furrow. Two of these new taxa have features shared with traversodontids from Middle-Late Triassic faunas from Argentina, Brazil and Madagascar. Postcanines of the third taxon show an overall structure resembling *Boreogomphodon*, a traversodontid from the Late Triassic of North America. With these new forms the Traversodontidae constitute 55 % of the total diversity of South America non-mammalian-cynodonts.

Keywords: Traversodontid cynodonts, Santa Maria Formation, Triassic.

RESUMEN

Los cinodontes traversodóntidos son formas herbívoras-omnívoras caracterizados por presentar los postcaninos ensanchados buco-lingualmente. Este grupo es particularmente importante en América del Sur, con sus representantes más antiguos conocidos en el Triásico ?Inferior y alcanzando su mayor distribución mundial durante el Triásico Medio y especialmente el Triásico Superior. En este trabajo se dan a conocer tres nuevos cinodontes traversodóntidos provenientes de la localidad de Santa Cruz do Sul, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil, donde hasta el presente sólo fueron hallados restos de cinodontes no mamalianos. Una de las formas presenta un cráneo de aproximadamente 18 cm de longitud, con cinco a seis postcaninos; un aplanamiento en la porción antero-ventral de la mandíbula y los dos primeros y el último postcaninos de la mandíbula notablemente menores. Algunas características distintivas de la segunda forma son el proceso descendente del yugal con forma esférica y los incisivos, que presentan de 5 a 7 pequeñas cúspides marginales. Finalmente, otra nueva forma está representada por un fragmento del maxilar cuyos postcaninos son de forma triangular, con un surco longitudinal probablemente producido por la oclusión con los dientes inferiores. Dos de estas formas tienen caracteres en común con traversodóntidos registrados en el Triásico Medio-Superior de Argentina, Brasil y Madagascar. Los

postcaninos de la forma restante presentan una morfología general que recuerda la de *Boreogomphodon*, cinodonte traversodóntido del Triásico Superior de América del Norte. Con estas nuevas formas, los traversodóntidos representan el 55 por ciento del total de la diversidad de cinodontes no mamalianos registrados en América del Sur.

Palabras clave: Cinodontes traversodóntidos, Formación Santa María, Triásico.

INTRODUCCIÓN

Los yacimientos triásicos del oeste de Argentina y del extremo sur de Brasil presentan una abundante y diversificada fauna de vertebrados continentales. En Argentina, se encuentra documentado un extenso periodo temporal que se extiende desde el Triásico Inferior al Superior (Bonaparte, 1982), mientras que en Brasil hay restos de vertebrados fósiles del Triásico Inferior en los afloramientos de la Formación Sanga do Cabral, y del Triásico Medio y Superior en la Formación Santa María (Barberena *et al.*, 1985).

Entre la fauna de tetrápodos continentales de América del Sur están bien representados los cinodontes no mamalianos, importante grupo que documenta las modificaciones estructurales relacionadas con la adquisición de rasgos característicos de mamíferos (Rowe, 1993; Hopson, 1994; Sidor y Hopson, 1998). Dentro de este grupo, los cinodontes traversodóntidos se caracterizan por presentar dientes postcaninos ensanchados transversalmente, de modo que en vista oclusal los elementos superiores presentan una forma rectangular o trapezoidal, mientras que los inferiores son más bien cuadrangulares (Fig. 1).

Los traversodóntidos tienen una de las más amplias distribuciones tanto temporal como geográfica entre los cinodontes no mamalianos. Restos de este grupo son conocidos desde el Triásico ?Inferior de Argentina y están documentados hasta el Triásico Superior en Argentina, Brasil, África del Sur, India, diversos países de Europa y Estados Unidos (Lucas y Hunt, 1994). La mayor diversidad de esta familia se encuentra en América del Sur, con 8 géneros diferentes (Tabla 1).

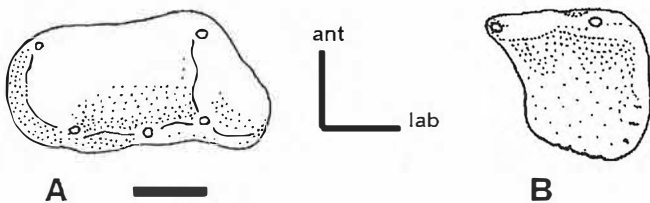


Figura 1. Postcanino superior (A) e inferior (B) en vista oclusal, del cinodonte Traversodontidae *Massetognathus* (modificado de Romer, 1967). Escala 2 mm.

Upper (A) and lower (B) postcanines of the traversodontid cynodont Massetognathus in occlusal view (modified from Romer, 1967). Scale 2 mm.

Género	Edad	País
<i>Exaeretodon</i>	Triásico Medio-Sup	Argentina-Brasil
<i>Ischignathus</i>	Triásico Superior	Argentina
<i>Gomphodontosuchus</i>	Triásico Superior	Brasil
<i>Massetognathus</i>	Triásico Medio	Argentina-Brasil
<i>Traversodon</i>	Triásico Medio	Brasil
<i>Andescynodon</i>	Triásico ?Inf-Medio	Argentina
<i>Rusconiiodon</i>	Triásico ?Inf-Medio	Argentina
<i>Pascualgnathus</i>	Triásico ?Inf-Medio	Argentina
<i>Chalimnia</i>	Triásico Superior	Argentina
<i>Riograndia</i>	Triásico Superior	Brasil
<i>Prozostrodon</i>	Triásico Superior	Brasil
<i>Therioherpeton</i>	Triásico Superior	Brasil
<i>Charruodon</i>	Triásico Superior	Brasil
<i>Chiniquodon</i> *	Triásico Medio-Sup	Argentina-Brasil
<i>Probainognathus</i>	Triásico Medio	Argentina
<i>Cromptodon</i>	Triásico ?Inf-Medio	Argentina
<i>Cynognathus</i>	Triásico ?Inf-Medio	Argentina

Tabla 1. Cinodontes no-mamalianos de América del Sur. Los géneros marcados en **negrita** corresponden a cinodontes traversodontidos. **Belesodon* Huene, 1935-42 y *Probelesodon* Romer, 1969 son considerados sinónimos más modernos de *Chiniquodon* Huene, 1935-42. *Non-mammalian cynodonts from South America. Genera in bold are Traversodontidae.* **Belesodon* Huene, 1935-42 and *Probelesodon* Romer, 1969 are considered junior synonyms of *Chiniquodon* Huene, 1935-42.

Una nueva fauna triásica fue recientemente descubierta en la localidad de Santa Cruz do Sul cuyo rasgo más llamativo es la dominancia de cinodontes no mamalianos (Abdala *et al.*, 2001). En dicha fauna fueron encontrados restos de al menos 39 especímenes de cinodontes traversodóntidos y 3 de cinodontes chiniquodóntidos con dentición sectorial (Abdala *et al.*, 2001). En Santa Cruz do Sul se reconocieron 4 tipos diferentes de cinodontes traversodóntidos, siendo tres de ellos nuevas formas para América del Sur. En esta contribución se presenta una descripción preliminar de las nuevas formas de cinodontes traversodóntidos de la fauna de Santa Cruz do Sul. Estos nuevos morfotipos de traversodóntidos amplían la diversidad de esta familia en América del Sur y confirman la dominancia que alcanzaron los cinodontes traversodóntidos en las faunas sudamericanas, previamente a la irrupción de los rincosaurios.

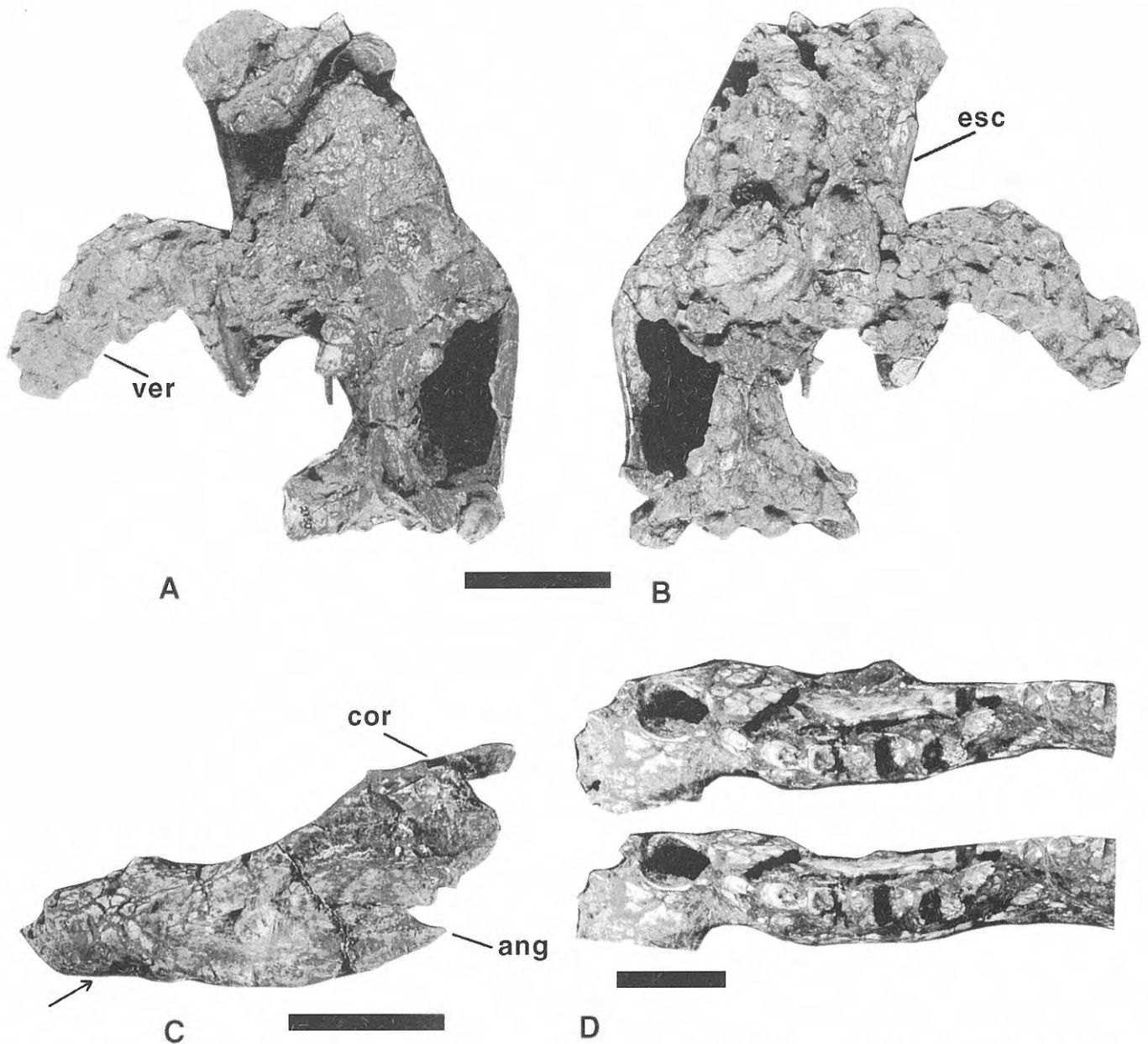


Figura 2. Traversodóntido Tipo I. Cráneo asociado con restos postcranianos (MCN PV 2750), en vistas dorsal (A) y ventral (B); mandíbula (UFRGS PV 432T), en vista lateral (C) y estereopar de la vista dorsal (D). Abreviaturas: **ang**, proceso angular; **cor**, proceso coronoides; **esc**, escápula; **ver**, vértebras. La flecha indica la region anterior aplanada de la mandíbula. Escalas A, B y C, 50 mm; D, 20 mm.

*Traversodontid Type I. Skull associated with postcranial remains (MCN PV 2750) in dorsal (A), and ventral (B) views; lower jaw (UFRGS PV 432T) in lateral view (C) and stereo pair of the dorsal view (D). Abbreviations: **ang**, angular process; **cor**, coronoid process; **esc**, scapula; **ver**, vertebrae. Arrow shows the flattened anterior portion of the lower jaw. Scales A, B and C, 50 mm; D, 20 mm.*

MATERIAL

Los materiales estudiados forman parte de las colecciones del Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN PV), del Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS PV T) y del Museu de Ciências e Tecnologia de la Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP PV).

Provisionalmente, las nuevas formas son llamadas Traversodóntidos tipo I, II y III, hasta tanto se realice una descripción y comparación más detallada de los mismos que incluya nuevos materiales actualmente en preparación. Los materiales correspondientes al tipo I son: cráneo asociado con vértebras, escápulo-coracoide y otros elementos postcraneales (MCN PV 2750; Fig. 2A,B); tres mandíbulas (UFRGS PV 432T, Fig. 2C,D; UFRGS PV 434T y UFRGS PV 463T). Traversodóntido tipo II: tres mandíbulas (MCN

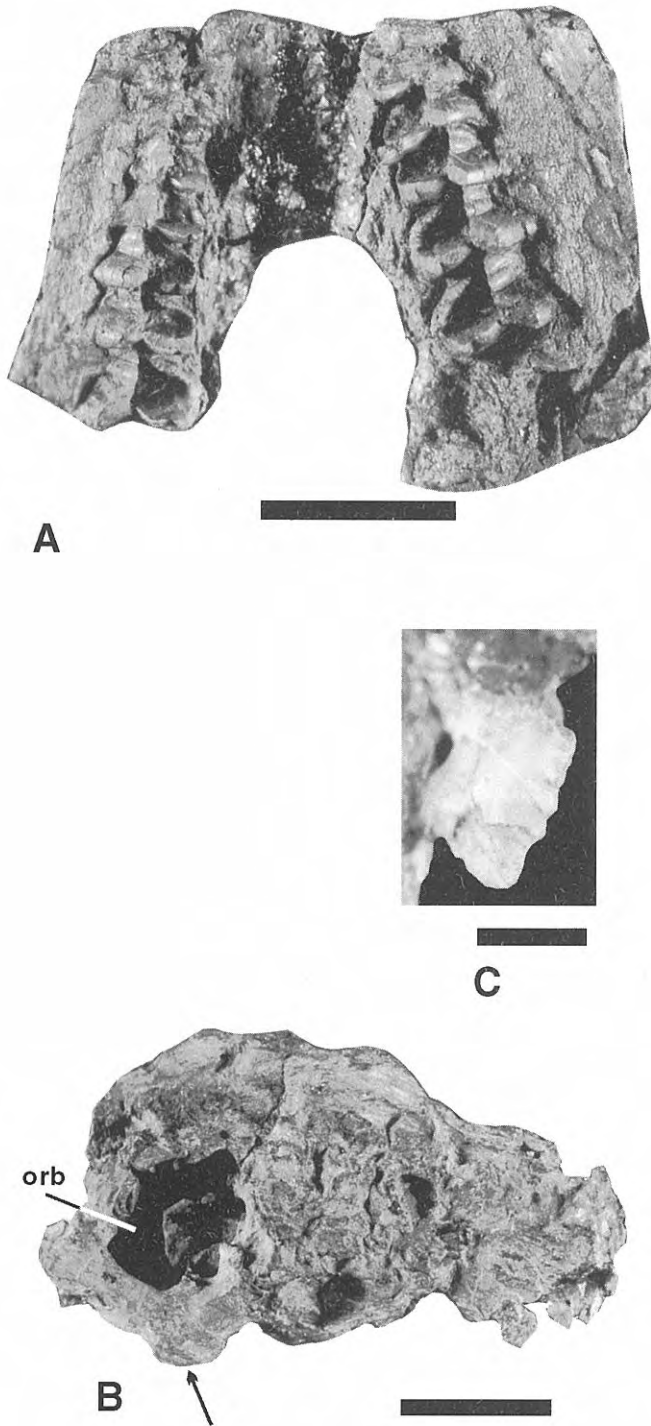


Figura 3. Traversodóntido Tipo II. (A) Vista oclusal de las series de postcaninos superiores (MCN PV 2770); (B) vista lateral del cráneo y (C) detalle de incisivo superior (MCN PV 2768). Abreviaturas: **orb**, órbita. La flecha indica el proceso descendente del yugal. Escalas A, 10 mm; B, 20 mm y C, 5 mm.

Traversodontid Type II. (A) Occlusal view of the upper postcanines series (MCN PV 2770); (B) lateral view of the skull and (C) upper incisor (MCN PV 2768). Abbreviations: **orb**, orbit. Arrow shows the descending process of the jugal. Scales A, 10 mm; B, 20 mm and C, 5 mm.

PV2751, MCN PV 2752, MCP 4044 PV); cráneo incompleto con mandíbula (MCN PV 2768, Fig. 3B,C); maxilar con postcaninos (MCN PV 2763); cráneo incompleto con mandíbula (MCP 4034 PV); fragmento de maxilar con dientes postcaninos (MCN PV 2770, Fig. 3A). Finalmente, Traversodóntido tipo III está representado por un fragmento de maxilar con cuatro postcaninos (MCN PV 2748, Fig. 4).

RESULTADOS

TRAVERSODONTIDAE TIPO I (Fig. 2)

Presenta una longitud craneal de 18 cm, siendo la forma de mayor tamaño de la fauna. En la dentición superior, los incisivos son cónicos y simples y presentan cinco o seis postcaninos. La mandíbula es bastante robusta y alta presentando entre 11 cm y 16 cm de longitud en los ejemplares observados. Las ramas mandibulares están fusionadas y presenta como carácter llamativo un aplanamiento en la parte ventral de la mandíbula anterior al canino. La rama horizontal presenta una plataforma que se proyecta medialmente mostrando 6 postcaninos, mientras que la fosa masetérica se extiende anteriormente hasta el nivel del tercer postcanino. El proceso angular se caracteriza por presentar una marcada proyección posterior. El margen anterior del proceso coronoides es notablemente ancho y el último postcanino no está cubierto lateralmente por el mencionado proceso. La mandíbula presenta tres alveolos para los incisivos marcadamente orientados anteriormente, siendo el tercer alveolo notablemente menor que los dos anteriores. El canino está separado por un diástema tanto de los incisivos como de los postcaninos, los cuales parecen haber estado expuestos a un desgaste pronunciado. Los dos primeros postcaninos son claramente menores que los restantes, con el pc_2 mayor que el pc_1 ; los postcaninos tercero, cuarto y quinto son cuadrangulares con dos cúspides anteriores unidas por una cresta y dos cúspides bajas posteriores, estando la labial algo superpuesta a la cúspide anterolabial del postcanino posterior. El último postcanino es de forma ovoide, menor que los anteriores y con dos pequeñas cúspides posteriores.

TRAVERSODONTIDAE TIPO II (Fig. 3)

El cráneo presenta aproximadamente 8 cm (MCN PV 2768) y el rasgo más llamativo es el proceso descendente del yugal con forma esférica. Presenta cuatro incisivos superiores, con cinco a siete cúspides marginales situadas mesial y distalmente, y siete a 10 postcaninos superiores cuadrangulares, proporcionalmente más largos antero-posteriormente que en otros traversodóntidos. Los postcaninos muestran una fosa oclusal profunda y una cresta labial con tres cúspides, la posterior notoriamente extendida, representando más de la mitad de la longitud de la cresta labial. La cresta transversa posterior está constituida por tres cúspides, con las cúspides lingual y media más próximas entre sí, y bien separadas de la labial. Adicionalmente presentan una cresta transversa anterior menos desarrollada, formada por una serie de cúspides cingulares (8 o 9). La mandíbula muestra la rama horizontal baja y la sínfisis

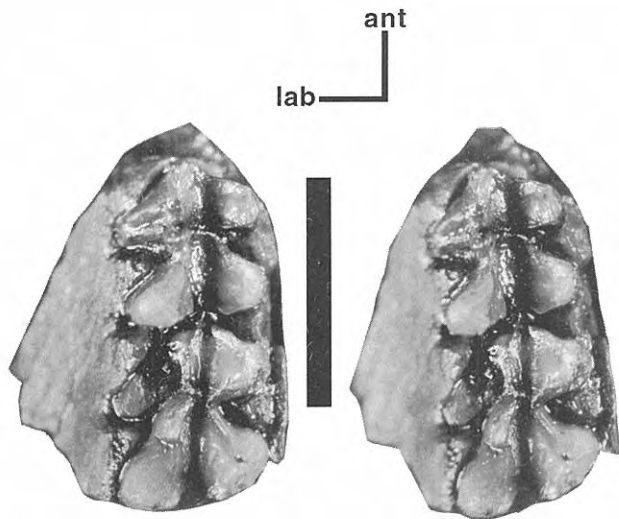


Figura 4. Traversodóntido Tipo III. Estereopar del fragmento del maxilar con cuatro postcaninos (MCN PV 2748) en vista ventral. Escala 5 mm. *Traversodontid Type III. Stereo pair of maxillary fragment with four postcanines (MCN PV 2748) in ventral view. Scale 5 mm.*

fusionada. La fosa masetérica se extiende anteriormente hasta el nivel del séptimo o noveno postcanino. Un diastema pequeño se observa entre canino y postcaninos. Presentan tres incisivos orientados anteriormente con 5 a 7 cúspides marginales situadas mesial y distalmente, y de 9 a 11 postcaninos inferiores con la cresta transversa anterior formada por una cúspide labial y otra lingual de diferentes tamaños. Los últimos dos postcaninos se encuentran lateralmente cubiertos por la parte ascendente del proceso coronoides. La fosa oclusal es profunda y se observa una cresta labial con dos cúspides y una cresta transversa posterior tan elevada como la anterior.

TRAVERSODONTIDAE TIPO III (Fig. 4)

El fragmento del maxilar conservado tiene 8,5 mm de longitud (MCN PV 2748), correspondiendo a uno de los traversodóntidos más pequeños conocidos en América del Sur. La corona de los postcaninos es triangular con el área central desgastada formando un surco longitudinal, dos cúspides labiales, siendo la posterior mayor, y una o dos cúspides linguales. No se observan crestas transversas, ni anterior ni posteriormente.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los nuevos cinodontes traversodóntidos de la fauna de Santa Cruz do Sul presentan características que los relacionan tanto con formas típicamente ladinianas como carnianas de Gondwana y Laurasia.

Los traversodóntidos tipo I presentan similitud con *Massetognathus* Romer, 1967 en la estructura de la plataforma del maxilar lateral a la serie de postcaninos que aparece muy desarrollada y en la morfología del arco zigomático y de la región de articulación del cuadrado

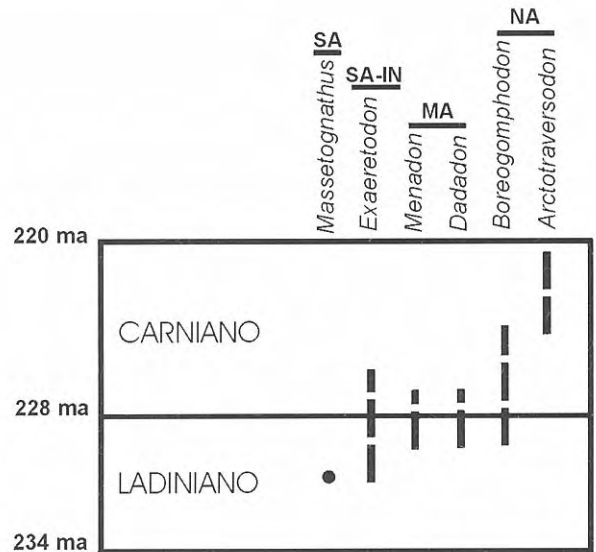


Figura 5. Cinodontes traversodóntidos que presentan rasgos morfológicos compartidos con las nuevas formas de Santa Cruz do Sul. IN: India; MA: Madagascar; NA: Norteamérica; SA: Sudamérica. Escala temporal según Ross *et al.* (1994).

*Traversodontid cynodonts that share features with the new forms from Santa Cruz do Sul. IN: India; MA: Madagascar; NA: North America; SA: South America. Temporal scale from Ross *et al.* (1994).*

con el escamosal (Romer, 1967; Abdala *et al.*, 2001). El hocico amplio y el arco zigomático paralelo al eje del cráneo son rasgos observados en individuos juveniles de *Massetognathus* (Abdala y Giannini, 2000). Por otro lado, la presencia de la proyección del proceso angular, así como el número reducido de dientes postcaninos y la estructura cónica simple de los incisivos son rasgos compartidos con *Exaeretodon* Cabrera, 1943 y con *Menadon* Flynn *et al.*, 2000, forma recientemente descrita del Triásico de Madagascar (Flynn *et al.*, 2000). Con el último género además comparten similar número de postcaninos inferiores, un menor tamaño de los dos primeros y especialmente del último elemento mandibular y el aplanamiento en la región anterior ventral de la mandíbula.

Los traversodóntidos tipo II muestran una marcada similitud con *Dadadon* Flynn *et al.*, 2000, de Madagascar, por la presencia del proceso suborbital del yugal redondeado y por el elevado número y la morfología general de los dientes postcaninos (Flynn *et al.*, 2000). Incisivos similares a los de la forma de Santa Cruz do Sul son también conocidos en *Arctotraversodon plemmyridon* (Hopson, 1984) (= ?*Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984; Sues *et al.*, 1992) de Nueva Escocia en Canadá.

La estructura triangular de los postcaninos y la presencia de dos cúspides labiales en el traversodóntido tipo III, se asemejan a la condición presente en *Boreogomphodon* Sues y Olsen, 1990, aunque en los postcaninos de este género se observa una cresta

transversa posterior. La ausencia de dicha cresta en el traversodóntido tipo III implicaría un movimiento anteroposterior de la mandíbula menos restringido que en los restantes traversodóntidos y más próximo al de los cinodontes tritilodóntidos. *Boreogomphodon* proviene de la Formación Turkey Branch, en Estados Unidos (Sues y Olsen, 1990).

Los traversodóntidos que presentan mayor similitud con las nuevas formas aquí descritas tienen una distribución temporal desde el Ladiniano, Triásico Medio alto, hasta el fin del Carniano, es decir Triásico Tardío bajo (Fig. 5). Los traversodóntidos tipos I y II son más similares a *Menadon* y *Dadadon*, respectivamente, ambos de la Formación Makay de Madagascar, cuya fauna es considerada como ladiniana tardía-carniana temprana por Flynn *et al.* (2000). Estos dos tipos de traversodóntidos de Santa Cruz do Sul también comparten semejanzas con traversodóntidos característicos de América del Sur, como *Massetognathus* de edad ladiniana (Rogers *et al.*, 2001) o con *Exaeretodon*, también conocido en la India (Chatterjee, 1982), que aun cuando cuenta con un posible registro ladiniano (Barberena, 1974) incluye formas principalmente carnianas (Rogers *et al.*, 1993). Con respecto a las similitudes con traversodóntidos de Laurasia, la morfología dentaria del traversodóntido tipo III es en general similar a la de *Boreogomphodon* de la Formación Turkey Branch en Estados Unidos. Evidencias palinológicas sugieren edades que van de Ladiniano tardío a Carniano temprano o de Carniano temprano a medio para dicha formación (Sues y Olsen 1990). Finalmente, la similitud con *Arctotraversodon* del Carniano medio-superior de Nova Scotia, Canadá (Sues *et al.*, 1992) se restringe exclusivamente a la morfología de los incisivos del traversodóntido tipo II de Santa Cruz do Sul. Considerando dataciones de la base de la Formación Ischigualasto (Rogers *et al.*, 1993), que corresponden a la base del Carniano en las escalas temporales de Ross *et al.* (1994) y Gradstein y Ogg (1996), y la existencia de formas que presentan similitud con traversodóntidos del Ladiniano, sugerimos una posible edad ladiniana tardía para la fauna de Santa Cruz do Sul (Abdala *et al.*, 2001). Esta fauna es probablemente correlacionable con la de la Formación Makay de Madagascar la cual, si bien es considerada como ladiniana tardía-carniana temprana por Flynn *et al.* (2000), es también interpretada por estos autores como más antigua que la de la Formación Ischigualasto.

Los traversodóntidos representan el grupo de cinodontes no mamalianos más exitoso registrado en América del Sur. Previamente constituyendo aproximadamente el 47 % de la diversidad total de cinodontes en el continente, las nuevas formas demuestran que esta dominancia es aun mayor, con los cinodontes traversodóntidos representando el 55 %. Además de este dominio en diversidad, debe señalarse que en faunas como las de Río Mendoza (Bonaparte, 1982) y Los Chañares (Rogers *et al.*, 2001), ambas de Argentina, y en la nueva fauna de Santa Cruz do Sul de Brasil (Abdala *et al.*, 2001), cinodontes traversodóntidos resultan asimismo ampliamente dominantes por la abundancia de especímenes.

AGRADECIMIENTOS

Por el acceso al material estudiado deseamos agradecer a J. Ferigolo (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul), C. L. Schultz (CIGO, Universidade Federal do Rio Grande do Sul), J. Bertolotti y M. C. Malabarba (Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul). Por acceso al material e intercambio de información sobre las nuevas formas descritas en Madagascar a J. J. Flynn y A. R. Wyss, respectivamente. Por la lectura crítica y sugerencias sobre el texto a A. Báez y F. Alférez. Las fotografías del material fueron realizadas por G.J. de Oliveira (VIDEO-PUC). Este trabajo contó con el apoyo financiero del Proyecto Pró-Guaíba-Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul y del Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, F. and Giannini, N.P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 501-506.
- Abdala, F., Ribeiro, A.M. and Schultz, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2001**(11), 669-687.
- Barberena, M.C. 1974. *Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil*. Tese para obtenção do título de Livre Docente inédita. Ministério de Educação e Cultura. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 194 pp.
- Barberena, M.C., Araujo D.C., Lavina E.L. e Azevedo S.A.K. 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: *MME-DNPM: Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Série Geologia*, **27** (2), 21-28.
- Bonaparte, J.F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**, 362-371.
- Cabrera, A. 1943. El primer hallazgo de Terápsidos en la Argentina. *Notas del Museo de La Plata. Paleontología*, **8** (55), 317-331.
- Chatterjee, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **56**, 203-214.
- Flynn, J.J., Parrish, J.M., Rakotosamimanana, B., Ranimoharimanana, L., Simpson, W.F. and Wyss, A.R. 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 422-427.
- Gradstein, F.M. and Ogg, J. 1996. A phanerozoic time scale. *Episodes*, **19**, 3-5.
- Hopson, J. A. 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. *Palaeontologia africana*, **25**, 181-201.
- Hopson, J.A. 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. In: *Major features of vertebrate*

- evolution* (Ed. R.S. Spencer). The University of Tennessee, Knoxville Publication, 190-219.
- Huene, F. von 1935-42. *Die fossilen reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes*. C. H. Beck, Munich, 332 pp.
- Lucas, S.G. and Hunt, A.P. 1994. The chronology and paleobiogeography of mammalian origins. In: *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods* (Eds. N.C. Fraser and H.-D. Sues). Cambridge University Press, 335-351.
- Rogers, R.R., Swisher III, C.C., Sereno, P.C., Monetta, A.M., Forster, C.A. and Martinez, R.N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaurs origins. *Science*, **260**, 794-797.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A. and May, C.L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios*, **16**, 461-481.
- Romer, A.S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus terugii*. *Breviora*, **264**, 1-25.
- Romer, A.S. 1969. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi*. Cynodont ancestry. *Breviora*, **333**, 1-24.
- Ross, C.A., Baud, A. and Menning, M. 1994. Project Pangea time scale. In: *Paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith, and breakup of a supercontinent* (Ed. G. D. Klein). *Geological Society of America, Special Paper*, **288**, 10.
- Rowe, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: *Mammal phylogeny. Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials* (Eds. F.S. Szalay, M.J. Novacek and M.C. McKenna). Springer Verlag, 129-145.
- Sidor, C.A. and Hopson, J.A. 1998. Ghost lineages and "mammalness": assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, **24**, 254-273.
- Sues, H.-D. and Olsen, P.E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. *Science*, **249**, 1020-1023.
- Sues, H.-D., Hopson, J.A. and Shubin, N.H. 1992. Affinities of ?*Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova Scotia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 168-171.

Manuscrito recibido: 28 de septiembre, 2001

Manuscrito aceptado: 24 de mayo, 2002