

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Inter-relações filogenéticas dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha)

Felipe Chinaglia Montefeltro

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO -SP

2008

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Inter-relações filogenéticas dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha)

Felipe Chinaglia Montefeltro

Orientação: Max Cardoso Langer

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO -SP

2008

Dedico este trabalho aos meus Pais Antônio Alberto da Cunha Montefeltro e Valéria
Chinaglia Montefeltro

Agradecimentos

Meus agradecimentos iniciais são a minha família, em especial ao meu pai Antônio Alberto da Cunha Montefeltro e minha mãe Valéria Chinaglia Montefeltro, pelo respeito e apoio em todas as minhas escolhas, além do amor incondicional desprendido em todos os segundos. Agradeço também a minha irmã Suiane C. Montefeltro pela alegria contagiante. Agradeço a minha avó Neusa M. Cunha cuja companhia é indispensável. Agradeço também a todos outros familiares que de diferentes maneiras me apoiaram durante minha vida.

Aos amigos de república Adriano, Estevan, Thiago e Túlio que me ensinam muitas coisas importantes tanto academicamente quanto pessoalmente e que mereciam ser comentadas individualmente. À Larissa Galante Elias pelo intenso convívio, que espero não terminar. À Camila Nascimento Reis por todo tempo de respeito, carinho e dedicação que são imprescindíveis. A todos os amigos da 39^a que de uma forma ou de outra continuam presentes em minha vida. Aos amigos que fiz durante o período deste trabalho, tanto em Ribeirão Preto, quanto Porto Alegre e Argentina. Aos Amigos de Laboratório pela companhia nos dias de trabalho árduo (alguns não tão árdusos) e nos momentos de descontração. Ao orientador Dr. Max Cardoso Langer pela amizade e suporte no desenvolvimento do trabalho, sem o qual resultaria em um inaceitável decréscimo de qualidade.

Agradeço aos pesquisadores e curadores das instituições que permitiram o acesso aos materiais utilizados no presente trabalho, Dr. Cesar Leandro Schultz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), Dra. Maria Claudia Malabarba (Pontifícia Universidade Católica, Rio Grande do Sul), Dr. Jorge Ferigolo e Dra. Ana Maria Ribeiro (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul), Dr. Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales), Dr. Jaime Powell (Instituto Miguel Lillo), Dr. Ricardo Martinez e Dr. Oscar Alcober (Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de San Juan).

Por fim agradeço ao suporte financeiro do Programa de Taxonomia CNPq, e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia de Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

Resumo

Rhynchosauria é um grupo basal de arcossauromorfos (Reptilia, Diapsida) encontrados em rochas triássicas de praticamente todo o mundo, que no Triássico Médio e início do Triássico Superior foram os principais componentes de muitas faunas continentais. Com base principalmente na morfologia dentária, propõe-se uma alimentação herbívora para o grupo. A mais marcante característica dos rincossauros são as pré-maxilas direcionadas ventralmente formando o “bico”, que dá nome ao grupo, e suportou em um primeiro momento a relação destes com os Rhynchocephalia (Lepidosauria). Análises filogenéticas, entretanto, indicam a inclusão deste grupo em Archosauromorpha. Todos os estudos filogenéticos prévios consideram Rhynchosauria monofilético, sendo suportado por diversas apomorfias. Todavia, as inter-relações dos rincossauros do Triássico Médio e Superior apresentam pontos de discordância. Existem incertezas quanto às posições de algumas formas do Triássico Médio do Arizona, e do Triássico Superior de Wyoming e de Madagascar, além de questões em aberto, como as posições relativas entre *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus*, a monofilia do gênero *Rhynchosaurus*, e a inclusibilidade do gênero *Hyperodapedon*. Sendo assim, neste trabalho, foram utilizados os táxons de Rhynchosauria propostos na literatura, além de materiais não descritos do grupo depositados em coleções sul-americanas para uma ampla revisão filogenética. Ao todo foram eleitas 39 OTUs baseado em diferentes critérios (táxons formalmente descritos, materiais não descritos diagnosticáveis, materiais relativamente completos sem designação específica e materiais com designação específica incerta), foram ainda codificadas duas OTUs a partir de *Fodonyx spenceri*, uma com base nos materiais descritos originalmente e a outra com base em novos materiais associados mais recentemente. Destas 39 OTUs, *Mesosuchus* e *Howesia* foram definidas como grupo externo e as relações destes com as demais OTUs, consensuais em todas as análises anteriores, mantidas fixas. A revisão de todos os caracteres propostos anteriormente na literatura, bem como a proposição de novos, levou a delimitação de 77 caracteres filogeneticamente informativos. Para as análises de parcimônia estes dados foram analisados sob o algoritmo de busca heurístico do software TNT (10000 réplicas, 20 de hold e TBR). Inicialmente foram obtidas 3200 árvores mais parcimoniosas de 176 passos. A topologia de consenso encontrada com estas árvores, apesar de conter informações importantes acerca das inter-relações dos rincossauros, apresenta pouca resolução no que concerne as OTUs do Triássico Superior. Uma segunda análise foi, então, efetuada retirando-se 5 OTUs com mais de 75% de dados ausentes, tendo sido encontradas apenas 16 MPTs de 174 passos, com o consenso destas melhor resolvido. Na topologia

encontrada podem se observar arranjos já anteriormente propostos, a resolução de alguns pontos de discordância entre propostas anteriores, além de relações não propostas anteriormente. Dentre as inter-relações recuperadas destaca-se a posição mais derivada de *Stenaulorhynchus* em relação à *Rhynchosaurus*, a aproximação do Rincossauro de Mariante à *Stenaulorhynchus*, a parafilia de *Rhynchosaurus* e *Fodonyx* (em suas concepções originais), a posição basal de *Isalorhynchus* em relação aos demais Hyperodapedontinae, e a posição mais derivada de '*S.* *sulcognathus*', levando à parafilia de *Hyperodapedon*. Outro resultado importante foi obtido com a inclusão de OTUs baseadas em espécimes de *Hyperodapedon* brasileiros e argentinos. Com o não agrupamento daquelas de mesma área geográfica (como proposto na taxonomia formal), sugere-se que o mesmo possa ocorrer para as formas escocesas e indianas, revelando a necessidade de uma mais ampla revisão taxonômica do gênero.

Abstract

Rhynchosauria is a group of basal archosauromorphs (Reptilia, Diapsida) known in Triassic rocks worldwide. They were main components of some Middle and Late Triassic terrestrial faunas. Based on its dentition an herbivorous diet is proposed. The most peculiar trait is the down-turned premaxilla forming a “beak” that gave the group name and was used, in a first moment, to define its relation to Rhynchocephalia (Lepidosauria). Yet, phylogenetic analyses include this group within Archosauromorpha. All previous studies found a monophyletic Rhynchosauria, supported by various synapomorphies. Nonetheless, the relationship of Middle and Late Triassic rhynchosaur is still nonconsensual. There are uncertainties on the position of forms from the Middle Triassic of Arizona and from the late Triassic of Wyoming and Madagascar. Additionally, there are doubts about the relative position of *Stenaulorhynchus* and *Rhynchosaurus*, monophyly of the *Rhynchosaurus*, and the inclusibility of *Hyperodapedon*. This revisional work, dealt with all rhynchosaur taxa proposed on the literature as well as with non described South American materials. 39 OTUs were elected based on different criteria (formally proposed taxa, relatively complete diagnostic materials, relatively complete materials without specific designation, specimens with doubtful specific assignation). Two other OTUs were erected based on *Fodonyx spenceri*, one encompassing the originally described materials, and another based on new associated specimens. *Mesosuchus* and *Howesia* were defined as outgroup OTUs, and their positions were constrained, based on consensual information from all previous work. 77 revised and newly proposed characters were identified. TNT heuristic algorithm was used (10000 replication, 20 hold and TBR) in search for MPTs. A first analysis recovered, 3200 MPTs with 176 steps. The consensus topology retained some important information, but much of Upper Triassic OTUs relationship resolution was lost. A second analysis was constructed excluding 5 OTUs with at least 75% of missing data. In this analysis, only 16 MPTs of 174 steps were found, and the consensus topology is much more resolved. In a consensus topology, previously proposed branch patterns were recovered and new hypothesis of relationship proposed, both suggesting solutions for nonconsensual points in the phylogeny. This includes the derived position of *Stenaulorhynchus* in relation to *Rhynchosaurus*, the proximity of the “Rincossauro de Mariante” to *Stenaulorhynchus*, the paraphyly of *Rhynchosaurus* and *Fodonyx* (original conceptions), the basal position of *Isalorhynchus* among other Hyperodapodontinae, and the derived position of ‘S.’ *sulcognathus*, leading to *Hyperodapedon* paraphyly. The use of Brazilian and Argentinean *Hyperodapedon* OTUs led to further classification. The non group of OTUs from the same geographic areas (as seen in the formal taxonomy) suggests

that the same could apply for the Scottish and Indian *Hyperodapedon*, suggesting the need of a comprehensive taxonomic revision of the genus.

Sumário

<u>I Introdução</u>	1
<u>I. 1 Histórico dos estudos taxonômico de Rhynchosauria</u>	2
<u>I. 2 Histórico filogenético de Rhynchosauria</u>	3
<u>II Objetivos</u>	8
<u>III Materiais e métodos</u>	9
<u>III.1 Unidades Taxonômicas Operacionais OTUs</u>	9
<u>III.1.1 Delimitação de Rhynchosauria</u>	9
<u>III.1.2 OTUs do grupo externo</u>	10
III.1.2.1 <i>Mesosuchus</i>	11
III.1.2.2 <i>Howesia</i>	11
<u>III.1.3 OTUs do grupo interno</u>	12
III.1.3.1 <i>Ammorhynchus</i>	13
III.1.3.2 <i>Hyperodapedon gordonii</i>	14
III.1.3.3 <i>Hyperodapedon huenei</i>	14
III.1.3.4 <i>Hyperodapedon huxleyi</i>	14
III.1.3.5 <i>Hyperodapedon mariensis</i>	15
III.1.3.6 <i>Hyperodapedon sanjuanensis</i>	15
III.1.3.7 <i>Isalorhynchus</i>	16
III.1.3.8 <i>Mesodapedon</i>	17
III.1.3.9 <i>Rhynchosaurus articeps</i>	17
III.1.3.10 <i>Rhynchosaurus brodiei</i>	18
III.1.3.11 ‘ <i>Scaphonyx</i> ’ <i>sulcognathus</i>	19
III.1.3.12 <i>Stenaulorhynchus</i>	19
III.1.3.13 <i>Supradapedon</i>	20
III.1.3.14 <i>Rhynchosaurus spenceri</i>	20
III 1.3.15 <i>Fodonyx</i>	21
III.1.3.16 “Rincossauro de Mariante”	22
III.1.3.17 <i>Hyperodapedon</i> do Zimbábue	22
III.1.3.18 Rincossauro da Nova Escócia	23
III.1.3.19 <i>Hyperodapedon</i> de Wyoming	23
III.1.3.20 OTUs denominadas 18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene, 23A-Huene, FZB-3509, MCP-1693, MCP-4103, UFRGS-0149, UFRGS-0262, UFRGS-0313 e UFRGS-0408 (materiais brasileiros sem designação específica)	23

III.1.3.21 OTUs denominadas IML-3432, MCNSJ-574, MCNSJ-679, MCNSJ-680, MCNSJ-686 (materiais argentinos sem designação específica).....	24
III.1.3.22 OTUs denominadas UFRGS-0290 e UFRGS-0298	24
<u>III.1.4 Táxons excluídos a priori da Análise de Parcimônia</u>	25
<u>III.2 Caracteres</u>	26
<u>III.2.1 Caracteres informativos para a análise de parcimônia</u>	27
<u>III.2.2 Caracteres não informativos para a análise de parcimônia</u>	67
Chaterjee (1980).....	67
Benton (1983c)	67
Benton (1984a)	68
Benton (1985)	69
Evans (1988).....	70
Benton (1988)	72
Benton (1990)	73
Dilkes (1995).....	74
Langer (1996).....	76
Dilkes (1998).....	78
Langer & Schultz (2000b).....	82
Langer et al. (2000a).....	82
Whatley (2005).....	83
Hone & Benton (2008).....	88
<u>III.2.3 Apomorfias dos nós premissas da análise</u>	94
III.2.3.1 Apomorfias de Rhynchosauria	95
III.2.3.2 Apomorfias de <i>Howesia</i> + Rhynchosauridae.....	99
III.2.3.3 Apomorfias de Rhynchosauridae	102
<u>III. 3 Análises computacionais</u>	105
<u>IV Resultados</u>	108
<u>IV.1 Apomorfias dos nós premissas analisadas após a análise de parcimônia</u>	114
<u>IV.2 Descrição das árvores de Consenso</u>	116
<u>IV.2.1 Análise com 39 OTUs</u>	116
<u>IV.2.2 Análise com 34 OTUs</u>	117
<u>IV.3 Definição dos clados obtidos</u>	118
<u>V Discussão</u>	121
<u>V.1 Comparação das topologias obtidas com as topologias das análises anteriores</u> ..	121

<u>V.1.1 Posição relativa entre <i>R. articeps</i>, <i>R. brodiei</i> e <i>Stenaulorhynchus</i></u>	121
<u>V.1.2 Posições relativas de <i>Stenaulorhynchus</i>, <i>Mesodapedon</i> e “Rincossauro de Mariante”</u>	126
<u>V.1.3 Possíveis Posições de <i>Ammorhynchus</i>, <i>Fodonyx</i> e <i>R. spenceri</i></u>	129
V.1.3.1 Posição de <i>R. spenceri</i>	129
V.1.3.2 Posição de <i>Fodonyx</i>	131
V.1.3.3 Monofilia e status nomenclatural de <i>R. spenceri</i> e <i>Fodonyx</i>	132
V.1.3.4 Posição de <i>Ammorhynchus</i>	133
V.1.3.4.1 Considerações estratigráficas sobre <i>Ammorhynchus</i>	134
<u>V.1.4 Inter-relações dos <i>Hyperodapedontinae</i></u>	134
V.1.4.1 Monofilia de <i>Hyperodapedon</i>	139
V.1.4.1.1 Posição de <i>Isalorhynchus</i>	143
V.1.4.1.2 Posição e monofilia de ‘ <i>S.</i> ’ <i>sulcognathus</i>	144
V.1.4.1.3 Demais <i>Hyperodapedon</i>	145
V.1.4.1.4 Posição das OTUs retiradas para análise reduzida	148
<u>V.2 Reinterpretação da evolução da dentição em <i>Rhynchosauria</i></u>	151
<u>V.2.1 Aumento no número de fileiras dentárias oclusais na região lateral da maxila</u>	152
<u>V.2.2 Aumento da área lateral da maxila em relação à região medial</u>	153
<u>V.2.3 Redução no número de fileiras dentárias oclusais na região medial da maxila</u>	153
<u>V.2.4 Perda do sulco maxilar medial secundário</u>	154
<u>V.2.5 Perda dos dentes linguais maxilares</u>	154
<u>V.2.6 Redução no número de fileiras dentárias no dentário, redução do número de fileiras dentárias oclusais na região medial do dentário e perda dos dentes linguais dentários</u>	155
<u>V.2.7 Perda da lâmina dentária cortante medial</u>	156
<u>V.2.8 Considerações sobre a utilização dos caracteres de dentição nas análises de <i>Rhynchosauridae</i></u>	156
<u>VI Conclusões</u>	158
<u>VII Referências Bibliográficas</u>	160
<u>Apêndice I – Propostas filogenéticas anteriores</u>	172
<u>Apêndice II – OTUS utilizadas</u>	177
<u>Apêndice III – Matriz OTU X caráter</u>	183

<u>Apêndice IV – Índices de suporte de clado</u>	184
<u>Apêndice V – Árvores mais parcimoniosas encontradas na análise reduzida</u>	188

I Introdução

Os rincossauros compõem um grupo de arcossaumorfos basais quadrúpedes comumente encontrado nas assembléias fossilíferas terrestre triássicas de todo o mundo (Chatterjee, 1980; Langer & Schultz, 2000a; Lucas *et al.*, 2002). Existem registros deste grupo em rochas do Triássico da África do Sul, Argentina, Brasil, Canadá, Escócia, Estados Unidos, Índia, Inglaterra, Madagascar, Tanzânia e Zimbábue. Dentre os rincossauros, existem formas de pequeno a médio porte, variando de menos de 0,5 m até 2 m de comprimento.

Apesar da monofilia de Rhynchosauria ser um consenso (Benton, 1984a, 1985, 1988, 1990; Evans, 1988; Dilkes, 1995, 1998; Wilkinson & Benton, 1995; Langer, 1996; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008), a definição de seu grupo externo ainda é controverso (Benton, 1990; Dilkes, 1998). Acredita-se que as formas mais próximas aos rincossauros seriam *Trilophosaurus*, Archosauriformes e certos Prolacertiformes, atualmente tratados como um grupo parafilético (Dilkes, 1998).

Primeiramente, os rincossauros foram relacionados por Owen (1859) aos Lepidosauria, mais especificamente ao grupo dos Rhynchocephalia, que possui como representantes viventes as duas espécies do gênero *Sphenodon*, restrito à Nova Zelândia. Esta visão perdurou por mais de um século, até que estudos mais recentes, implementando as metodologias de sistemática filogenética, apontassem afinidade aos Archosauromorpha (Benton, 1984a, 1985; Evans, 1988). Uma das principais características que justificam a inclusão de Rhynchosauria em Archosauromorpha é a presença de um complexo côncavo-convexo na articulação entre o astrágalo e o calcâneo, formado por articulações do tipo *ball-and-socket*. Esta mesma condição é encontrada em Proterosuchidae (grupo basal de Archosauriformes), 'Prolacertiformes' e Trilophosauridae (Benton, 1985; Evans, 1988).

Com base na morfologia dentária, foi proposta uma alimentação durófaga para os rincossauros (Sill, 1971) ou mais especificamente malacófaga (Chatterjee, 1980). Entretanto, analisando-se outras características destes animais, como a presença de grandes garras achatadas lateralmente, cavidade corporal em forma de barril (figura 1), além da morfologia dentária, Benton (1983a) atribuiu-lhes uma dieta herbívora, visão aceita em todos os trabalhos posteriores relacionados ao grupo.

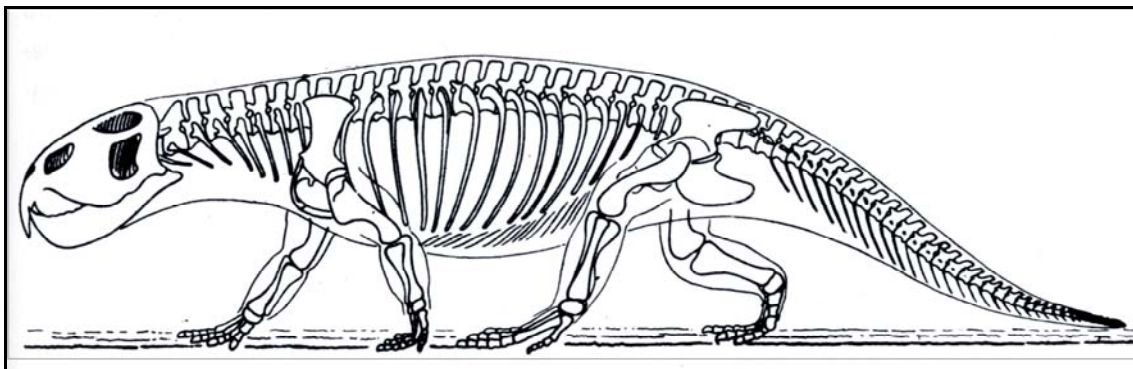


Figura 1 - Reconstituição da forma geral de um rincossauro (Huene, 1942).

No Triássico Médio e início do Triássico Superior (Carniano), os rincossauros foram os principais componentes de várias faunas continentais, representando 30-70% os amniotas coletados em certas localidades da América do Sul, Escócia e Índia (Benton, 1983a). Durante o restante do Triássico Superior, houve ainda alguma diversidade de rincossauros, mas não há registro do grupo no Jurássico. Romer (1962) e Chatterjee (1980) sugerem que a súbita extinção dos rincossauros seria ligada à ação predatória dos “tecodontes” predadores e de dinossauros, que se tornaram dominantes no Triássico Superior. Benton (1983b), por sua vez, atribui esta extinção à mudança ambientais (climáticas e de vegetação) ocorridas no Triássico Superior. A presença dos rincossauros em um restrito período de tempo, porém em uma extensa área, faz deste grupo, especialmente o gênero *Hyperodapedon* (um dos tetrápodos com mais ampla distribuição do Triássico), uma importante ferramenta para estudos de biocronologia, possibilitando inferências que outros grupos deste período, como os fitossauros e aetossauros, não permitem (Lucas, 1998; Lucas *et al.*, 2002; Lucas & Heckert, 2002; Langer, 2005).

I. 1 Histórico dos estudos taxonômico de Rhynchosauria

Murchinson & Strickland (1840) registram o primeiro rincossauro com base em uma pré-maxila e uma vértebra provenientes do Arenito Bronsgroove (Triássico Médio da Inglaterra), associados a este grupo por Benton (1990). Em um novo estudo, que incluía materiais provenientes de Grinshill e Warwickshire, também na Inglaterra, Owen (1842) propôs o gênero *Rhynchosaurus* associando-os aos lacertílios. Huxley (1859) descreve brevemente material proveniente da Formação Lossiemouth, Triássico superior da Escócia, propondo a denominação de *Hyperodapedon gordonii* e afinidades com *Rhynchosaurus*. Owen (1860) cria a primeira designação de grupo classe para os rincossauros: Ordem Gnathodontia. Broom

(1906) inclui *Howesia* do Triássico Inferior da África do Sul e todos os demais rincossauros conhecidos até o momento neste grupo. Huxley (1869) registra a presença de *Hyperodapedon* em estratos da Índia, reforça as idéias de íntima relação entre *Hyperodapedon* e *Rhynchosaurus*, e da afinidade destes dois a *Sphenodon*. Huxley (1887) criou ainda o grupo denominado Sphenodontina, dentro de Lacertília, composto por duas famílias: Rhynchosauridae (*Hyperodapedon* + *Rhynchosaurus*) e Sphenodontidae (*Sphenodon*). Osborn (1903) propôs a Ordem Rhynchosauria, composta apenas pela família Rhynchosauridae, com os gêneros *Rhynchosaurus* e *Hyperodapedon*. Na primeira revisão moderna do grupo, Chatterjee (1969) subdividiu a família Rhynchosauridae em três subfamílias: Mesosuchinae (*Mesosuchus* e *Howesia*), Rhynchosaurinae (*Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*) e Hyperodapedontinae (*Scaphonyx* e *Hyperodapedon*). Já Benton (1983c), classificou este grupo como ordem Rhynchosauria, subordem Mesosuchidia (com a família Mesosuchidae incluindo *Mesosuchus*) e subordem Rhynchosauroidea. Este incluiria a Família Howesiidae, incluindo *Howesia*, e a família Rhynchosauridae contendo a Subfamília Rhynchosaurinae (*Rhynchosaurus*, *Mesodapedon* e *Stenaulorhynchus*) e subfamília Hyperodapedontinae (*Hyperodapedon*, *Scaphonyx*, *Supradapedon* e um material não descrito da Nova Escócia, Canadá). Benton (1983c) ainda analisou *Noteosuchus colletti* (Watson, 1912) e por sua natureza fragmentária, não incluiu este táxon em Rhynchosauria (*contra* Carroll, 1976). Trabalhos mais recentes incluindo estudos de sistemática filogenética (Dilkes, 1995, 1998; Wilkinson & Benton, 1995; Langer, 1996; Langer *et al.*, 2000a; Nesbitt & Whatley, 2004; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008) trabalham a idéia de Rhynchosauria como um grupo monofilético, sem alterações significativas na taxonomia de seus subgrupos.

I. 2 Histórico filogenético de Rhynchosauria

Os primeiros trabalhos com o foco nas inter-relações filogenéticas dentre os Rhynchosauria são de Benton (1988, 1990) seguidos por Dilkes (1995, 1998), com ênfase para os rincossauros basais, e Langer & Schultz (2000a), Langer *et al.* (2000a), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) enfocando os rincossauros mais derivados. Estes estudos apresentam consenso de que os rincossauros do Triássico Inferior são basais em relação aos do Triássico Médio e Superior. Adicionalmente, estes não formariam um grupo monofilético, sendo *Mesosuchus* mais basal e *Howesia* grupo irmão dos demais rincossauros (Benton, 1984a, 1985, 1988, 1990; Evans, 1988; Dilkes, 1995, 1998; Wilkinson & Benton, 1995; Langer, 1996; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008). Evans (1988) propõe que *Noteosuchus* seja o

rincossauro mais basal, mas por sua natureza fragmentária este táxon não é incluído nas análises da maioria dos autores.

Para os rincossauros do Triássico Médio e Superior existem diferenças significativas nas propostas de relação filogenética. A posição relativa entre *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus* e os demais táxons não é consensual: Benton (1984a, 1985, 1988) apresentam *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus* formando um grupo monofilético, Dilkes (1995, 1998), Langer (1996) e Whatley (2005) apresentam *Stenaulorhynchus* formando um clado com os rincossauros mais derivados, que para Benton (1990) e Hone & Benton (2008) formam um clado com *Rhynchosaurus*.

Há também incertezas quanto à monofilia do gênero *Rhynchosaurus*. Benton (1990) apresenta *Rhynchosaurus articeps* e *R. brodiei* formando uma politomia com rincossauros mais derivados, ao passo que Wilkinson & Benton (1995) e Langer (1996) apresentam '*R. spenceri*' mais derivado, tornando *Rhynchosaurus* um gênero parafilético. Whatley (2005) em sua análise filogenética considera *R. brodiei* sinônimo júnior de *R. articeps* e também considera '*R. spenceri*' mais derivado que este. Hone & Benton (2008) apresentam *R. articeps* e *R. brodiei* formando um clado basal e, com base em novos materiais provenientes da região de Devon (Inglaterra), re-analisam *Rhynchosaurus spenceri*, incluindo-o em um novo gênero denominado *Fodonyx*.

Outra questão importante para os estudos filogenéticos dos rincossauros é a validade do gênero *Scaphonyx* e a inclusividade do gênero *Hyperodapedon*. *Scaphonyx fisheri* foi descrito por Woodward (1907) com base em dois centros vertebrais e 4 falanges primeiramente associados aos dinossauros. Posteriormente entre 1915-1917, uma grande quantidade de materiais de rincossauros foi coletada. Com base nesta série de materiais o paleontólogo alemão Friedrich von Huene em 1926 denomina 6 novas formas brasileiras (*Cephalonia lotziana*, *Cephalostronius angustipinatus*, *Cephalastron gondwanicum*, *Cephalastron brasiliensi*, *Scaphonyx australis* e *Scaphonychimus eurichorus*), relacionando-os, entretanto, juntamente com *Scaphonyx fisheri* ao grupo dos Pelicosimia. Em 1929 Huene baseado em materiais melhor preservados, inclusive o primeiro crânio completo, proveniente da Formação Santa Maria associa todos os táxons propostos a Rhynchosauria. Huene (1942) faz a primeira revisão do grupo baseando-se também em outros materiais coletados em 1928-1929, incluindo espécimes praticamente completos, e mantém válido apenas os binômios *Scaphonyx fisheri* e *Cephalonia lotziana*. Apesar da sinonímia entre *Scaphonyx* e *Cephalonia* ter sido esboçada anteriormente (Romer, 1966; Chatterjee, 1969), Sill (1970) a propôs

formalmente, mantendo *Scaphonyx fisheri* como o único rincossauro brasileiro. Adicionalmente descreve *Scaphonyx sanjuanensis* do Triássico Superior da Argentina.

Após este período em que o táxon *Scaphonyx fisheri* foi tido como o único rincossauro brasileiro, uma série de trabalhos revisionais e de descrição de novos materiais demonstrou maior diversidade do grupo (Azevedo & Schultz, 1987; Schultz & Azevedo, 1990; Langer & Schultz, 2000a). Neste contexto, Langer & Schultz (2000a) consideraram *Scaphonyx fisheri* como *nomen dubium* argumentando a impossibilidade de seu material tipo ser associado seguramente a uma das formas de rincossauros brasileiro, que foram associadas aos binomes *Hyperodapedon mariensis* (Tupi-Caldas, 1933) e *Hyperodapedon sanjuanensis* (Sill, 1970).

Hyperodapedon mariensis é dado como nova combinação, a partir de *Macrocephalosaurus mariensis*, descrito por Tupi Caldas (1933), mas esquecido por um longo período até ser retomado como um binômio válido (Langer, 1998), e aplicado aos rincossauros do Triássico Superior do Brasil com dentes linguais no dentário. *Hyperodapedon sanjuanensis* é dada como nova combinação pela associação de *Scaphonyx sanjuanensis* ao gênero *Hyperodapedon*.

As outras formas brasileiras descritas recentemente que aumentam a diversidade de táxon associados a este grupo no Brasil são ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* (Azevedo & Schultz, 1987) e *Hyperodapedon huenei* (Langer & Schultz, 2000b), sendo que o primeiro representa um gênero novo ainda não formalmente proposto (Schultz, 1991, Langer, 1996, Langer & Schultz, 2000ab, Hone & Benton, 2008). Há ainda uma forma conhecida informalmente como “Rincossauro de Mariante” (Schultz & Azevedo, 1990) que representa um táxon distinto dos demais rincossauros (Schultz, 1991; Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000a; Whatley, 2005), revelando uma diversidade bem maior de rincossauros no Brasil do que se supunha a maioria dos trabalhos anteriores.

No que diz respeito a relações filogenética de *Hyperodapedon* e ‘*Scaphonyx*’ Benton (1988, 1990) e Dilkes (1995, 1998), com base na ortodoxia dos respectivos momentos, apresentam *Scaphonyx* e *Hyperodapedon* formando o clado mais derivado dos rincossauros. Langer & Schultz (2000a) reconhecem ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* como gênero diferenciado (sem designar este novo gênero) e grupo irmão dos demais rincossauros do Triássico Superior (*Hyperodapedon gordonii*, *Hyperodapedon huxleyi*, e *Hyperodapedon* sp. da Argentina e Brasil). Já Langer & Schultz (2000b) e Langer et al. (2000a) apresentam além de ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* como forma mais basal do Triássico Superior, *Hyperodapedon huenei* como seguinte táxon basal, seguido de um clado em politomia formada por *H. gordonii* + *H. huxleyi* e *H. sanjuanensis*. Já Langer & Schultz (2000b) obtém resultados congruentes incluindo *H.*

mariensis nesta politomia com os demais táxons. Whatley (2005) por outro lado, apresenta ‘S’ *sulcognathus* como grupo irmão de *H. huenei*. Ademais, este clado seria incluído em uma politomia com todos os *Hyperodapedon*, sugerindo que ‘S’ *sulcognathus* possa ser incluído neste gênero.

Isalorhynchus genovefae (Buffetaut, 1983) é outro táxon importante que pode estar relacionado a *Hyperodapedon*, tornando as relações entre os táxons deste grupo mais complexas. *I. genovefae* é proveniente das Isalo Beds, Landiniano Tardio ou Carniano Inferior de Madagascar, e foi descrito primeiramente com base em materiais fragmentários. Langer *et al.* (2000a), com base em outros materiais incluem *Isalorhynchus genovefae* no gênero *Hyperodapedon* o inserido em diversas posições alternativas dentre as espécies deste gênero. Whatley (2005) apresenta uma grande quantidade de novos materiais associados a *Isalorhynchus genovefae*, inclusive um indivíduo praticamente completo. Neste estudo é apresentada uma ampla análise filogenética dos rincossauros, incluindo também como táxons terminais alguns espécimes brasileiros e argentinos associados a *Hyperodapedon* sem afinidade específica. Nesta análise, *Isalorhynchus* é apresentado como um gênero válido e grupo irmão de *Hyperodapedon* + ‘S.’ *sulcognathus*.

O “Rincossauro de Mariante” (Schultz & Azevedo, 1990) possui posição filogenética nebulosa. Langer & Schultz (2000a) apresentam este táxon em uma posição basal formando um clado com *Stenaulorhynchus*. Whatley (2005) inclui este táxon nas suas análises de parcimônia, e define como táxon como táxon irmão de *Isalorhynchus* + ‘S’ *sulcognathus* + *Hyperodapedon*. Entretanto, uma vez que a inclusão deste provoca perda de robustez da análise, tal autora não aponta definitivamente uma posição para este rincossauro. Já Hone & Benton (2008) sugerem posição mais derivada, em politomia juntamente com ‘S.’ *sulcognathus* e as espécies de *Hyperodapedon* (*H. gordonii*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. sanjuanensis* e *H. mariensis*).

Dadas as diferentes posições filogenéticas que os táxons de rincossauro assumem nas várias hipóteses de inter-relação um cladograma genérico representativo destas mesmas propostas é apresentado na figura 2, enquanto que os cladogramas das análises anteriores encontram-se no Apêndice I. Este cladograma genérico evidencia as posições de consenso para *Mesosuchus* e *Howesia* como grupos irmãos sucessivos de Rhynchosauridae, que por sua vez apresenta pouco consenso em suas inter-relações, com um grupo mais derivado, composto pelos rincossauros do Triássico Superior e *Isalorhynchus* como única relação não conflitante entre todas as topologias já propostas para este grupo.

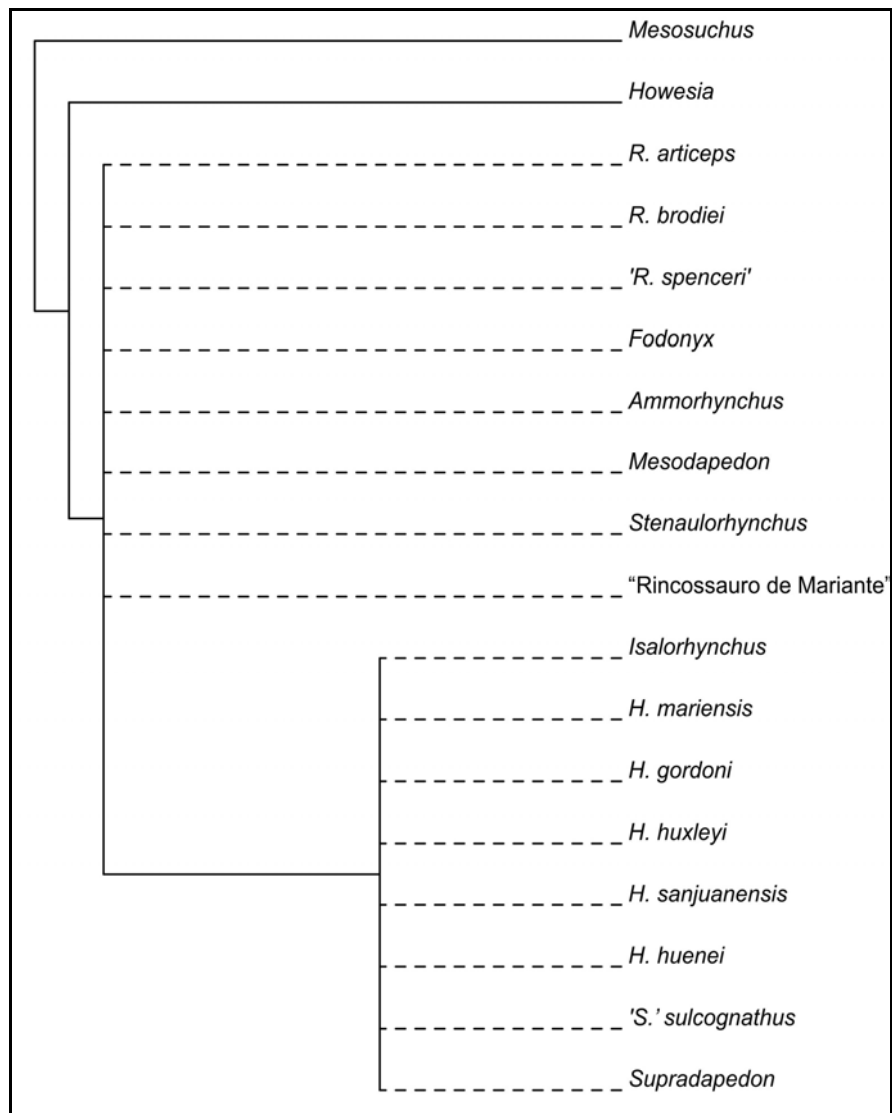


Figura 2 - Cladograma baseado nas propostas de inter-relações entre os principais táxons de rincossauros resumindo as relações não conflitantes entre estes.

II Objetivos

O objetivo do presente trabalho é realizar uma revisão filogenética dos Rhynchosauria, integrando elementos dos trabalhos anteriores, com principal ênfase em aspectos ainda sem um consenso, que incluem:

1. A posição relativa entre *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*.
2. A monofilia de *Rhynchosaurus*.
3. A inclusibilidade de *Hyperodapedon*.
4. A posição filogenética de formas como *Ammorhynchus*, *Isalorhynchus* e o “Rincossauro de Mariante”.

III Materiais e métodos

O foco desta dissertação foi a elaboração de uma nova proposta filogenética para os rincossauros, baseada em todos os trabalhos anteriores versando sobre estas relações. Para que esta nova proposta pudesse ser elaborada, três principais frentes de trabalho foram investigadas. Primeiramente, os táxons utilizados anteriormente nas análises e os táxons reconhecidos como rincossauro foram analisados delimitando quais unidades taxonômicas operacionais (OTUs) seriam empregadas na nova análise. Outro ponto importante são os caracteres utilizados anteriormente e as codificações destes caracteres para os táxons de rincossauros empregados na análise. Finalmente, a metodologia empregada nas buscas computacionais a ser utilizada na presente análise.

III.1 Unidades Taxonômicas Operacionais OTUs

No que diz respeito aos rincossauros utilizados na análise, três pontos foram tratados de forma praticamente concomitante, a delimitação de Rhynchosauria e a escolha dos grupos externo e interno.

Para a definição dos táxons terminais, tanto do grupo externo quanto do grupo interno, que refletisse a diversidade taxonômica e morfológica encontrada foi utilizada a metodologia de Sokal & Sneath (1963) e Sneath & Sokal (1973). Esta delimita OTUs que circunscrevem diferentes categorias taxonômicas e/ou morfológica dependendo da “relevância da OTU”, não representando somente táxons mas também materiais não descritos, com afinidade taxonômica não específica ou para testar a afinidade taxonômica destes. Um resumo das OTUs definidas indicando a afinidade taxonômica proposta, os materiais utilizados para codificação, a acessibilidade de cada material, bem como as abreviações institucionais é apresentado no Apêndice II.

III.1.1 Delimitação de Rhynchosauria

Para a delimitação de Rhynchosauria foi utilizada a definição de Dilkes (1998) que pela primeira vez, utilizando os princípios de taxonomia filogenética (De Queiroz & Gauthier 1990, 1992), define Rhynchosauria como “o ancestral comum mais recente de *Mesosuchus* e *Howesia* e todos os seus descendentes”.

Dada esta definição, um táxon de posicionamento problemático é *Noteosuchus colleti* (Watson, 1912, gen. Broom, 1925), conhecido apenas pelo holótipo, constituído de um pós-

crânio incompleto, proveniente da Zona de *Lystrosaurus* do Supergrupo Karoo (Triássico Inferior) da África do Sul. Este táxon pode ser incluído ou excluído desta definição de Rhynchosauria dependendo de sua posição filogenética.

A única proposta de posicionamento filogenético deste táxon é de Evans (1988) que reconhece *Noteosuchus* basal à *Mesosuchus* e aos demais rincossauros. No entanto, a inclusão deste táxon em Rhynchosauria é discutível. Nopsca (1928) foi o primeiro autor a sugerir a afinidade rincossauriana de *Noteosuchus*, mas trabalhos clássicos posteriores (Huene, 1939; Romer, 1956; Kuhn, 1969) tratam este táxon como um Eosuchia. As últimas reavaliações do mesmo são de Carroll (1976) e Dilkes (1998), em que *Noteosuchus* é considerado um Rhynchosauria, mas sem a inclusão deste em uma análise de parcimônia. Esta afinidade é apontada com base na grande altura dos espinhos neurais caudais proximais e na razão do meta-tarsal I e meta-tarsal IV entre 0,3 e 0,4. Apesar de Carroll (1976) reconhecer uma grande semelhança no pós-crânio de *Noteosuchus*, *Mesosuchus* e *Howesia*, Dilkes (1998) nota a ausência da inclinação posterior dos espinhos neurais caudais proximais em *Noteosuchus*, encontrados nos outros dois táxons. Dilkes (1998) aponta também duas características de *Mesosuchus* compartilhadas com *Noteosuchus*, que poderiam sugerir a sinonímia entre estes dois táxons: a presença de uma dobra ventral nos dois primeiros centros vertebrais caudais e o achatamento do primeiro tarsal distal. Sem uma análise filogenética mais ampla, no entanto, não é possível afirmar se estes caracteres são apomorfias de *Noteosuchus* + *Mesosuchus* ou caracteres plesiomórficos de Rhynchosauria. Além do mais, apesar de Dilkes (1998) discutir a relação de *Noteosuchus* e *Mesosuchus*, o autor aponta dúvidas em reconhecer *Noteosuchus* como sinônimo de *Mesosuchus* sem a presença de um crânio preservado deste táxon.

Tendo em vista as possíveis posições propostas para *Noteosuchus* (externo a Rhynchosauria ou parte do componente mais externo do grupo externo), a exclusão deste táxon apresentaria pouca influência no resultado. Pois o táxon é muito incompleto e a metodologia de polarização escolhida, que utiliza o grupo externo somente para a polarização dos caracteres, sem investigar as inter-relações entre estes. Optou-se então por não incluir este táxon na análise de parcimônia

III.1.2 OTUs do grupo externo

Devido às controvérsias sobre os grupos irmãos de Rhynchosauria (Benton, 1990; Dilkes, 1998) e devido ao consenso de que Rhynchosauria representa um grupo monofilético bem sustentado, com *Mesosuchus* como forma mais basal e *Howesia* como grupo irmão dos demais táxons (Benton, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Wilkinson & Benton, 1995;

Langer, 1996; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008), *Mesosuchus* e *Howesia* foram definidos como OTUs do grupo externo e as relações destes com os outros rincossauros mais derivados foram mantidas fixas. Este procedimento elimina problemas na escolha de grupos externos não rincossaurianos, sem uma posição filogenética de consenso que poderia influenciar na análise, inserindo incertezas desnecessárias na polarização dos caracteres.

III.1.2.1 *Mesosuchus*

Afinidade taxonômica: *Mesosuchus browni* Watson, 1912.

Ocorrência estratigráfica: Assembléia da Zona de *Cynognathus*, Scythiano da África do Sul (Dilkes, 1998).

Status monofilético: Dilkes (1998) apresenta como diagnose, incluindo características autapomórficas, para o táxon: presença de várias fileiras dentárias na maxila, sendo estas formadas por um número reduzido de dentes, dois dentes pré-maxilares com aproximadamente o dobro do tamanho dos dentes maxilares, dentes maxilares de inserção medial (*inset medially*) projetando abaixo da narina interna, oclusão entre dentes vomerianos e dentários, vômeres com formato de sela (*saddle shaped*) e projetando dorsalmente sobre a sínfise pré-maxilar, comprimento do espinho neural da *axis* muito maior que o comprimento do centro da *axis*, espinho neural da terceira vértebra cervical estreito crânio-caudalmente, presença de um vinco (*groove*) bem marcado medio-ventralmente nas duas primeiras vértebras caudais.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características dos materiais SAM-5882, SAM-6046, SAM-6536, SAM-7416 e SAM-7701; codificada através das descrições de Haughton (1921, 1924), Broom (1925), Carroll (1976), Hughes (1968), Malan (1963) e Dilkes (1998); além do aporte de informações de Benton, (1983c, 1990), Evans (1988), Dilkes (1995) e Whatley (2005); também auxiliada pelas fotografias dos materiais SAM-5882, SAM-6536, SAM-7416 e SAM-7701.

III.1.2.2 *Howesia*

Afinidade taxonômica: *Howesia browni* Broom, 1906.

Ocorrência estratigráfica: Assembléia da Zona de *Cynognathus*, Scythiano da África do Sul (Dilkes, 1995).

Status monofilético: Dilkes (1995) apresenta uma diagnose revisada para *Howesia browni* com características autapomórficas deste táxon: maxilas medialmente expandidas com múltiplas fileiras de dentes pequenos e cônicos com implantação anquilotecodote sem

sulco longitudinal, dentários com múltiplas fileiras de dentes cônicos, processo ventral do esquamosal largo que não se projeta posteriormente ao meio da fenestra temporal inferior, uma plataforma horizontal na região medial do ramo quadrado do pterigóide, contato entre jugal e ectopterigóide reduzido a menos que a metade do comprimento da expansão distal do ectopterigóide, escavações profundas nos arcos neurais das vértebras dorsais posteriores e sacrais e espinhos neurais das vértebras caudais proximais altos e inclinados posteriormente.

Codificação: a codificação desta OTU reflete a variação encontrada nos materiais SAM 5884, SAM 5885 e SAM 5886; codificada através das descrições de Broom (1906) e Dilkes (1995); além do aporte de informações de Benton, (1983c, 1990), Evans (1988), Dilkes (1998), Whatley (2005), auxiliada também pelas fotografias de SAM-5884, SAM-5885 e SAM-5886.

III.1.3 OTUs do grupo interno

O grupo interno da presente análise é denominado Rhynchosauridae sendo que apresentamos como definição taxonômica filogenética para este clado (modificada de Dilkes, 1998) como ancestral comum mais recente de *Rhynchosaurus*, *Stenaulorhynchus*, *Hyperodapedon* e todos os seus descendentes. A definição de Dilkes, 1998 também incluía *Scaphonyx*, excluído desta nova definição devido a sua condição de *nomen dubium* (Langer, 1998).

As unidades taxonômicas operacionais do grupo interno foram eleitas com base em diferentes critérios. Táxons formalmente descritos foram codificados como OTUs individuais, com diferentes materiais atribuídos a estes táxons incluídos nas mesmas, sendo estas: *Ammorhynchus navajoi*, *Hyperodapedon gordonii*, *Hyperodapedon huenei*, *Hyperodapedon huxleyi*, *Isalorhynchus genovefae*, *Mesodapedon kuttyi*, *Rhynchosaurus articeps*, *Rhynchosaurus brodiei*, *Stenaulorhynchus stockleyi* e *Supradapedon stockleyi*. Os dois espécimes associados ao “Rincossauro de Mariante”, não descrito formalmente mas com características morfológicas distinguíveis (Langer & Schultz, 2000a), foram codificados como uma OTU independente. Materiais relativamente completos sem designação específica consensual foram incluídos como OTUs individuais, neste caso todas as OTUs eleitas por este critério são materiais associados ao gênero *Hyperodapedon*. 11 destas OTUs são provenientes do Brasil, e outrora associados a *H. mariensis* ou *H. sanjuanensis* (18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene, 23A-Huene, FZB-3509, MCP-1693, MCP-4103, UFRGS- 0149, UFRGS- 0262, UFRGS- 0313, UFRGS- 0408), cinco provenientes da Argentina, normalmente considerados *H. sanjuanensis* (IML-3432, MCNSJ-574, MCNSJ-679, MCNSJ-680, MCNSJ-686), uma da

África (*Hyperodapedon* do Zimbábue) e duas da América do Norte (Rincossauro da Nova Escócia e *Hyperodapedon* de Wyoming). Como consequência disto, as entidades taxonômicas *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* foram desmembradas, sendo assim seus respectivos holótipos foram incluídos como OTUs independentes. Similarmente '*S.*' *sulcognathus* teve seus três espécimes associados incluídos em três OTUs diferentes, uma sendo o holótipo ('*S.*' *sulcognathus*) e outras duas com os materiais referidos mais completos (UFRGS-0290 e UFRGS-0298).

Com objetivo de se definir a validade de *Fodonyx spenceri* (*sensu* Hone & Benton, 2008), foram codificadas duas OTUs a partir deste possível táxon. A OTU denominada *Fodonyx spenceri* foi codificada com base nos novos materiais atribuídos por Hone & Benton (2008) para propor o gênero. Outra OTU denominada *Rhynchosaurus spenceri* foi codificada com base nos materiais inicialmente utilizados por Benton (1990) para propor o binômio *Rhynchosaurus spenceri*.

III.1.3.1 *Ammorhynchus*

Afinidade taxonômica: *Ammorhynchus navajoi* Nesbitt & Whatley, 2004.

Ocorrência estratigráfica: Membro Holbrook da Formação Moenkopi, (Anisiano) dos Estados Unidos da América (Nesbitt & Whatley, 2004).

Status monofilético: Nesbitt & Whatley (2004) apresentam como diagnose para este táxon a presença de um sulco longitudinal maxilar profundo que divide as áreas lateral e medial em aproximadamente mesma largura, sulco longitudinal em formato de “V” posteriormente, pelo menos duas linhas de dentes pouco espaçados sobre a crista medial maxilar sendo que a linha de dentes adjacente ao sulco longitudinal restrita ao terço posterior da maxila, linha de dentes lateral ao sulco longitudinal da maxila não se estendendo a região anterior da maxila, bateria dentária lingual bem desenvolvida com pelo menos três linhas de dentes se estendendo até a margem póstero-lateral, toda margem ântero-ventral da maxila contatando a pré-maxila. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação de *Ammorhynchus navajoi* reflete as características morfológicas dos materiais MSM-02-153/P4585, MSM-00-99/P4409, MSM-00-103/P4586 e MSM-02-145/P4544; codificada através da descrição de Nesbitt & Whatley (2004); além do aporte de informações de Hone & Benton (2008).

III.1.3.2 *Hyperodapedon gordonii*

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon gordonii* Huxley, 1859.

Ocorrência estratigráfica: Formação Lossiemouth Sandstones (Carniano), Escócia (Benton, 1983).

Status monofilético: apesar de *H. gordonii* ser um táxon amplamente utilizado em estudos tratando sobre rincossauros não existe uma diagnose proposta para o táxon. Apesar disso, através de critérios topotípicos é assumido a monofilia desta OTU.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas contida nos materiais BMNH-R 699, BMNH -R 3140, BMNH -R 3148, BMNH -R 3560, BMNH -R 4780, BMNH -R 4782, BMNH -R 4791, BMNH -R 4795, BMNH -R 4805, EM-1886.3, EM-1926.6, EM-1978.566, GSM-69764, GSM-90932/5, GSM-90933/4, NUGD-A, NUGD-B e RSM-1967.10.1a/B/C/D; codificada através da descrição de Benton (1983c), além do aporte de informações de Chatterjee (1980), Benton (1990), Langer (1996), Langer & Schultz (2000ab), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); auxiliada também pelas fotografias dos exemplares BMNH-699 e EM-1978.566.

III.1.3.3 *Hyperodapedon huenei*

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon huenei* Langer & Schultz, 2000b.

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria (Carniano), Rio Grande do Sul, Brasil (Langer & Schultz, 2000b).

Status monofilético: Langer & Schultz (2000b) apresentam como diagnose a combinação única de dois sulcos maxilares e uma única lâmina dentária, forame infra-orbital ausente e supra-occipital e opistóticos fundidos. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos esta OTU trata-se de um espécime, com monofilia assumida, uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: a codificação desta OTU é dada para UFRGS-0132 observado pessoalmente; suportada pelas descrições de Langer (1996) e Langer & Schultz (2000b); além do aporte de informações de Whatley (2005) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.4 *Hyperodapedon huxleyi*

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon huxleyi* Lydekker, 1885.

Ocorrência estratigráfica: Formação Maleri (Carniano), Índia (Chatterjee, 1974).

Status monofilético: Chatterjee (1974) apresenta como diagnose, crânio geralmente largo, com a largura sendo maior que o comprimento. Dentição distinta. Múltiplas fileiras de dentes maxilares na região medial e lateral do sulco longitudinal. A região portadora de dentes lateral ao sulco longitudinal é sempre maior e apresenta maior número de fileiras de dentes que a área medial. Uma única fileira de dentes é encontrada na região oclusal do dentário. No entanto, na superfície medial do dentário apresenta fileiras adicionais de dentes. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas contidas em BMNH- 281/1, GSI-281/1a, ISIR-1, ISIR-4, ISIR-5, ISIR-10, ISIR-11, ISIR-13/1 e ISIR-17; codificada através da descrição de Chatterjee (1974); além do aporte de informações de Chatterjee (1980), Benton (1990), Langer (1996), Langer & Schultz (2000b), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); também auxiliada pelas fotografias do exemplar BMNH-G281/1.

III.1.3.5 *Hyperodapedon mariensis*

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon mariensis* Tupi Caldas, 1933.

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria (Carniano), Brasil (Langer & Schultz, 2000b).

Status monofilético: Langer & Schultz, 2000a apresentam este táxon diferenciável com base no critério de topotipia (relacionando a *Hyperodapedon* brasileiro), não apresentando uma diagnose morfológica para o táxon. Dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para o holótipo do táxon *H. mariensis*, a monofilia desta OTU é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: A codificação desta OTU foi dada com base em FZB-1867, analisado pessoalmente; além do aporte de informações de Langer (1996), Langer & Schultz (2000b), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.6 *Hyperodapedon sanjuanensis*

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon sanjuanensis* Sill, 1970.

Ocorrência estratigráfica: Formação Ischigualasto (Carniano), Argentina (Langer & Schultz, 2000b).

Diagnose: Sill (1970) apresenta uma diagnose para este táxon comparando-o a '*Scaphonyx fischeri*' diferenciando-o por apresentar maior diferenciação dos dentes da primeira fileira lateral da bateria maxilar, sendo estes dentes fortemente triangulares com os últimos comprimidos ântero-posteriormente. Plataforma do jugal localizada mais próxima à órbita e com ângulo mais agudo que em '*Scaphonyx fischeri*'. Borda ventral da fenestra infra-temporal mais delgada que em '*Scaphonyx fischeri*'. Côndilo do basioccipital sempre duas vezes menor que o forame *magnum*. Pré-maxilar sempre com uma região edêntula medial na borda das narinas externas. Tibial e intermédio mais cilíndricos que em "*Scaphonyx fischeri*" e possivelmente fundidos. Dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para o holótipo do táxon *H. sanjuanensis*, a monofilia desta OTU é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: A codificação desta OTU foi dada com base na observação pessoal do holótipo de *Hyperodapedon sanjuanensis* (MACN-18185); além do aporte de informações de Langer (1996), Langer & Schultz (2000b), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.7 *Isalorhynchus*

Afinidade taxonômica: *Isalorhynchus genovefae* Buffetaut, 1983.

Ocorrência estratigráfica: Unidade Isalo II, "Grupo" Isalo (Triássico médio ou Superior), Madagascar (Whatley, 2005).

Status monofilético: Whatley (2005) apresenta caracteres autapomórficos na diagnose para *Isalorhynchus* a presença de uma única fileira de dentes laterais ao sulco principal da maxila (L1); dentes dimórficos na maxila e dentário; dentes da L1 duas vezes maiores que os dentes da fileira medial com franjas ântero-mediais e póstero-mediais bem distintas nas coroas dentárias; uma plataforma lateral a L1 que pode conter dentes adicionais na região posterior em adultos; metade anterior da superfície oclusal do dentário possuindo duas fileiras de dentes pouco espaçados que se estendem até a região mais anterior do dentário, jugal robusto com a ornamentação da superfície lateral compreendendo de uma crista oblíqua dorsal a crista *anguli oris*, sendo as duas cristas convergindo e formando uma dragona (*epaulet*) na superfície do processo subtemporal do jugal; costela da primeira vértebra caudal recurvadas em um ângulo agudo posteriormente; costelas das vértebras caudais 5 a 13 com um processo dorsal robusto em sua extremidade distal dando uma aparência bifurcada em vista anterior.

Whatley (2005) apresenta também uma diagnose para *Isalorhynchus genovefae* justificada pela presença de um outro possível táxon pertencente a *Isalorhynchus* que seria nomeado no futuro, sendo *Isalorhynchus genovefae* diferente deste pelos adultos não apresentarem mais que duas linhas de dentes mediais maxilares em toda a superfície oclusal, dentes linguais da maxila ausente e dentes mediais do dentário organizados em uma fileira única.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas contidas em FMNH-7-18-99-640, FMNH-8-2-96-31, FMNH-8-2-96-42, FMNH-9-4-98-441, FMNH-8-23-98-197, FMNH-8-27-97-134, FMNH-9-1-98-396, FMNH-9-7-98-481-1, FMNH-9-7-98-485, FMNH-9-7-98-485, FMNH-9-8-98-525, MAL-3, MAL- 4-11, MAL-12, MDE-R18, MDE-R19 e MDE-R20; sendo codificada através das descrições de Buffetaut (1983), Langer *et al* (2000) e Whatley (2005); além do aporte de informações de Hone & Benton (2008); também auxiliada pelas fotografias de MDE-R18, MDE-R19 e MDE-R20.

III.1.3.8 *Mesodapedon*

Afinidade taxonômica: *Mesodapedon kuttyi* Chatterjee, 1980.

Ocorrência estratigráfica: Formação Yerrapali do Super-grupo Gondwana (Triássico Médio), Índia (Langer & Schultz, 2000a).

Status Monofilético: Chatterjee (1980) apresenta como diagnose a presença de múltiplas fileiras dentárias na maxila; maxila dividida por dois sulcos longitudinais. Área dentígera lateral ao sulco principal sempre maior e com maior número de fileiras dentárias que a área medial. Duas fileiras de dentes oclusais no dentário, sendo estas ocludindo nos dois sulcos maxilares. Tanto as superfícies linguais da maxila quanto do dentário apresentam dentes adicionais. Dilkes (1998) comenta a possibilidade de este gênero ser sinônimo júnior de *Stenaulorhynchus*, com base na grande semelhança entre estes dois gêneros. Apesar da diagnose apresentada não apresentar caracteres autapomórfico, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas de ISIR-300 e ISIR-301; codificada através da descrição de Chatterjee (1980); além do aporte de informações de Langer (1996) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.9 *Rhynchosaurus articeps*

Afinidade taxonômica: *Rhynchosaurus articeps* Owen, 1942.

Ocorrência estratigráfica: Formação Tarporley Siltstone e Formação Grinshill Sandstone (ambas Anisiano-Landiniano ou Scythiano-Anisiano), Inglaterra (Benton *et al.*, 2002).

Status monofilético: Benton (1990) apresenta uma diagnose de *R. articeps* comparando-o com os demais rincossauros descritos em localidades inglesas, apontando seu tamanho consistentemente menor que os demais rincossauros ingleses, jugal mais raso e menor que a maxila em vista lateral, sendo isso o contrário da forma de Devon, além de possuir um crânio de constituição mais primitiva com comprimento maior que largura, diferentemente do *Rhynchosaurus* de Devon. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas dos materiais BATGM-M-20 A/B, BMNH-R-1236, BMNH-R-1237, BMNH-R-1238, BMNH-R-1239, BMNH-R-1240, MANCH-L-7642, SHRBM-4, SHRBM-6, SHRBM-7, SHRBM-G-132/1982, SHRBM-G-134/1982, SHRBM-B-90-P 230; codificadas pelas descrições de Owen (1863) e Benton (1990); além do aporte de informações de Langer (1996), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); auxiliada também pelas fotografias dos exemplares BMNH R-1236, BMNH-R-1237, BMNH-R-1238, BMNH-R-1239, SHRBM-G-132/1982 e SHRBM-B-90-P 230.

III.1.3.10 *Rhynchosaurus brodiei*

Afinidade taxonômica: *Rhynchosaurus brodiei* Benton, 1990.

Ocorrência estratigráfica: Formação Bronsgrove Sandstone (Landiniano ou Scythiano), Inglaterra (Benton *et al.*, 2002).

Status monofilético: a diagnose de Benton (1990) para este táxon é apresentada diferenciando-o de *R. articeps*. Os caracteres apresentados como diagnósticos são o tamanho, sendo *R. brodiei* maior com crânio entre 90-140mm, enquanto que *R. articeps* possui crânio 60-85mm; jugal de *R. brodiei* mais profundo que em *R. articeps*, sendo o maior osso em vista lateral do crânio; órbita de *R. brodiei* localizada mais anterior e maxila relativamente menor em relação a *R. articeps*. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas de BMNH-R-2623, BMNH-R-8495, GSM-59745, SHRCM-G07357-8, SHRCM-G3851, WARMS-Gz-17, WARMS-Gz-19, WARMS-Gz-34, WARMS-Gz-950/1, WARMS-Gz-955,

WARMS-Gz-959, WARMS-Gz-1046, WARMS-Gz-960, WARMS-Gz-4712, WARMS-Gz-4715 e WARMS-Gz-6097; codificadas através da descrição de Benton (1990); além do aporte de informações de Langer (1996), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); auxiliada também pelas fotografias dos exemplares BMNH-R-8495, WARMS-Gz-34, WARMS-Gz-950/1, WARMS-Gz-955, WARMS-Gz-959, WARMS-Gz-960, WARMS-Gz-4715 e WARMS-Gz-6097.

III.1.3.11 ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*

Afinidade taxonômica: ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* Azevedo & Schultz, 1987.

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria (Carniano), Brasil (Langer & Schultz, 2000a).

Status monofilético: apesar de ‘*Scaphonyx*’ representar um *nomem dubium* (Langer & Schultz, 2000a), ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* representa um táxon distinto sem um gênero formal válido (Schultz 1991, Langer & Schultz, 2000ab, Hone & Benton, 2008). Langer (1996) inclusive propõe um gênero novo para este táxon (*Teyumbaita*) designando uma diagnose, no entanto, esta proposição trata-se de um *nomem nudum*. Langer & Schultz (2000a) apresentam como caracteres diagnósticos para este táxon a presença de duas cristas *anguli oris* bem desenvolvidas no jugal, incisura anterior da maxila bastante marcada; dentes mediais do dentário grandes compondo uma linha principal e várias linhas secundárias. Dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para o holótipo do táxon, a monofilia desta OTU é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: a codificação desta OTU é baseada em UFRGS-0232, analisado pessoalmente; auxiliada pelas descrições de Azevedo (1982), Schultz (1986) e Azevedo & Schultz (1987); além do aporte de informações de Schultz (1991), Langer (1996), Langer & Schultz (2000ab), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.12 *Stenaulorhynchus*

Afinidade taxonômica: *Stenaulorhynchus stockleyi* Haughton, 1932.

Ocorrência estratigráfica: Formação Manda (Anisiano), Tanzânia (Tucker & Benton, 1982).

Status monofilético: apesar de representar um táxon amplamente utilizado em análises filogenéticas não há uma diagnose formal proposta para este táxon. Na presente análise a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete a variação morfológica de IGMPT-317 A/B, IGMPT-303e, BMNH-R-9270, BMNH-R-9271, BMNH-R-9273, BMNH-R-9275, BMNH-R-9277, BMNH-R-9279, BMNH-R-9281, BMNH R-10007, BMNH R-10008 e BMNH-1464; codificada através da descrição de Huene (1938); além do aporte de informações de Benton (1984b), Benton (1990), Langer (1996), Langer & Schultz (2000ab), Langer *et al.* (2000), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); auxiliada também pelas fotografias de IGMPT-317 A/B, BMNH-R-9270, BMNH-R-9273, BMNH-R-9275, BMNH-R-9277 e BMNH-R-9279.

III.1.3.13 *Supradapedon*

Afinidade taxonômica: *Supradapedon stockleyi* Boonstra, 1953.

Ocorrência estratigráfica: não há designação adequada sobre a posição estratigráfica deste táxon tanzaniano, entretanto, Chatterjee (1980) considera como possivelmente Triássico Superior.

Status Monofilético: Dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para um espécime, a monofilia desta OTU é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: esta OTU foi codificada com base nas características de SAM-11704; codificada pela descrição de Chatterjee (1980); além do aporte de informações de Langer (1996) e Hone & Benton (2008); auxiliada também por fotos do mesmo.

III.1.3.14 *Rhynchosaurus spenceri*

Afinidade taxonômica: *Fodonyx spenceri partim* (*sensu* Hone & Benton, 2008).

Ocorrência estratigráfica: metade superior da Formação Otter Sandstone, Grupo Sherwood Sandstone, (Anisiano) dos “Midlands”, Inglaterra (Hone & Benton, 2008).

Status monofilético: Benton, 1990 propõe como diagnose de *R. spenceri*, que circunscreve apenas os espécimes inicialmente utilizados para a definição do táxon, diferenciando-o de *R. articeps* por ser geralmente maior (com comprimento estimado do crânio 40-175 mm média 115 mm, comparado com 60-85 mm), provavelmente possuindo um crânio mais largo e mais alto, jugal mais largo e maxila relativamente menor. Também difere de *R. brodiei* possuindo crânio relativamente largo, dentes da fileira lateral da maxila muito maior que os demais dentes maxilares, e com secção transversal praticamente oval e aproximadamente de mesmo tamanho, ou pouco maior que os dentes mediais, segundo sulco medial maxilar presente inclusive em animais jovens, fileiras dentárias

na maxila de *R. spenceri* menos regular e freqüentemente “meandranticos”. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos. Esta diagnose apresenta ainda uma contradição clara, enquanto Benton (1990) aponta como caráter diagnóstico de *R. spenceri* à presença de dentes da fileira lateral da maxila muito maior que os demais dentes maxilares, logo adiante na diagnose é proposto que estes mesmo dentes são aproximadamente de mesmo tamanho, ou pouco maior que os dentes mediais.

Codificação: a OTU *R. spenceri* reflete as características morfológicas de EX 65/1984-1, EX 65/1984-313, EX 60/1985-3/2, EX 60/1985-13, EX 60/1985-56, EX 60/1985-57, EX 60/1985-132, EX 60/1985-282, EX 60/1985-290, EX 60/1985-292, EX 7/1986-3, EX 7/1986-4 e EX-Sem número; codificada com base na descrição de Benton (1990); além do aporte de informações de Langer (1996), Langer & Schultz (2000ab), Langer *et al.* (2000a), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008); auxiliada pelas fotografias de EX 65/1984-1, EX 65/1984-313, EX 60/1985-3/2, EX 60/1985-13, EX 60/1985-56, EX 60/1985-292, EX 7/1986-3, EX 7/1986-4 e EX-Sem número.

III 1.3.15 *Fodonyx*

Afinidade taxonômica: *Fodonyx spenceri partim* (*sensu* Hone & Benton, 2008)

Ocorrência estratigráfica: metade superior da Formação Otter Sandstone, Grupo Sherwood Sandstone, (Anisiano) dos Midlands Inglaterra (Hone & Benton, 2008).

Status monofilético: Hone & Benton (2008) diagnosticam *Fodonyx* com base em uma autapomorfia identificada no novo crânio associado: presença do processo paraoccipital em vista posterior direciona-se ventralmente. Estes autores ainda diferenciam *Fodonyx* dos demais rincossauros ingleses com base nas órbitas orientadas mais dorsalmente que lateralmente, a presença da crista principal do jugal alcançando a margem anterior da órbita, ornamentação externa do jugal com cristas e protuberâncias dorsais a crista principal, presença do sulco longitudinal do frontal com quase a mesma profundidade em toda a extensão, processo basipterigóide mais largo que longo e ossos chevron afilando distalmente. Ainda mencionam que *Fodonyx* não apresenta as características dos Hyperodapedontinae do Triássico Superior. Apesar desta diagnose não apresentar caracteres autapomórficos, a monofilia da OTU é aceita com base em critérios topotípicos.

Codificação: a codificação desta OTU reflete as características morfológicas de BRSUG 27200 e EX 79/1992; codificada com base na descrição de Hone & Benton (2008); auxiliada pelas fotografias de BRSUG 27200 e EX 79/1992.

III.1.3.16 “Rincossauro de Mariante”

Afinidade taxonômica: Esta OTU não possui um nome formalmente proposto, mas foi mencionado primeiramente por Schultz e Azevedo (1990).

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria Triássico Médio (Landiniano) do Brasil (Langer & Schultz, 2000a).

Status monofilético: apesar de não haver uma proposição nominal válida para estes materiais, tanto pela ocorrência estratigráfica, quanto por apresentar autapomorfias estes materiais são considerados uma forma distinta dos demais táxons rincossaurianos existentes. Langer (1996) propõe um nome para este táxon (*Imanguatugara mariantis*) incluindo uma diagnose, no entanto esta proposição trata-se de um *nomem nudum*. Langer & Schultz (2000a) apresentam como caráter autapomórfico para este táxon a presença de contato pré-frontal-pós-frontal.

Codificação: A codificação desta OTU é dada para UFRGS- 0168 e UFRGS- 0315 observados pessoalmente; auxiliada pela descrição de Schultz (1991); além do aporte de informações de Langer (1996), Langer & Schultz (2000b), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.17 *Hyperodapedon* do Zimbábue

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon* sp.

Ocorrência estratigráfica: Formação Peebly Arkose (Carniano), Zimbábue (Raath *et al.*, 1992).

Status monofilético: Não existe proposição de que esta OTU represente um táxon diferenciado. No entanto, dado que esta OTU é codificada somente para um espécime, a monofilia desta OTU é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: Esta OTU foi codificada com base nas características de Z-53/3 (1) e Z-53/3 (5); codificada com base na descrição de Raath *et al.* (1992); além do aporte de informações de Langer (1996) e Hone & Benton (2008).

III.1.3.18 Rincossauro da Nova Escócia

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon* sp.

Ocorrência Estratigráfica: Formação Wolfville (Carniano), Canadá (Baird, 1963).

Status monofilético: Não existe proposição de que esta OTU represente um táxon diferenciado. No entanto, dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para um espécime, a monofilia desta é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável. Ainda, por critérios topotípicos a monofilia desta OTU pode ser assumida.

Codificação a codificação desta OTU foi dada para o material descrito por Baird 1963, codificada através da própria descrição de Baird (1963); além do aporte de informações de Chatterjee (1980), Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) e Lucas *et al.* (2002).

III.1.3.19 *Hyperodapedon* de Wyoming

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon* cf. *sanjuanensis*

Ocorrência estratigráfica: Formação Popo Agie (Carniano), Estado Unidos da América (Lucas *et al.*, 2002).

Status monofilético: Não existe proposição de que esta OTU represente um táxon diferenciado. No entanto, dado que na presente análise esta OTU é codificada somente para um espécime, a monofilia desta é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável. Ainda, por critérios topotípicos a monofilia desta OTU pode ser assumida.

Codificação: esta OTU foi codificada com base nas características de USNM-494329; codificada pela descrição de Lucas *et al.* (2002).

III.1.3.20 OTUs denominadas 18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene, 23A-Huene, FZB-3509, MCP-1693, MCP-4103, UFRGS-0149, UFRGS-0262, UFRGS-0313 e UFRGS-0408 (materiais brasileiros sem designação específica)

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon* sp.

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria (Carniano), Brasil (Langer & Schultz, 2000b).

Status monofilético: não existe proposição atual de que estes materiais representem táxons diferenciados. No entanto, pela codificação de cada OTU incluir um espécime, as

respectivas monofilias são assumidas uma vez que suas condições ancestrais de outras OTUs são consideradas estatisticamente improváveis.

Codificação: estas OTUs foram codificadas com base na observação direta dos materiais FZB-3509, MCP-1693, MCP-4103, UFRGS-0149, UFRGS-0262, UFRGS-0313 e UFRGS-0408; com base em fotos para os espécimes 18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene, 23A-Huene; além do aporte de informações de Langer (1996), e Whatley (2005) para os materiais UFRGS-0149, UFRGS-0262, UFRGS-0313 e UFRGS-0408, e do aporte de informações de Huene 1942 e Langer, 1996 para 18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene, 23A-Huene.

III.1.3.21 OTUs denominadas IML-3432, MCNSJ-574, MCNSJ-679, MCNSJ-680, MCNSJ-686 (materiais argentinos sem designação específica)

Afinidade taxonômica: *Hyperodapedon* sp.

Ocorrência estratigráfica: Formação Ischigualasto (Carniano), Argentina (Langer & Schultz, 2000a).

Status monofilético: não existe proposição atual de que estes materiais representem táxons diferenciados. No entanto, pela codificação de cada OTU incluir um espécime, as respectivas monofilias são assumidas uma vez que suas condições ancestrais de outras OTUs são consideradas estatisticamente improváveis.

Codificação: estas OTUs foram codificadas com base na observação direta dos materiais; além do aporte de informações de Whatley (2005) para os materiais IML-3432, MCNSJ-574 e MCNSJ-680.

III.1.3.22 OTUs denominadas UFRGS-0290 e UFRGS-0298

Afinidade taxonômica: '*Scaphonyx*' *sulcognathus*

Ocorrência estratigráfica: Formação Santa Maria (Carniano), Brasil (Langer & Schultz, 2000a).

Status monofilético: não existe nenhuma proposição de que estes materiais sejam táxons diferenciados. No entanto, dado que cada OTU é codificada somente para um espécime, a monofilia destas é assumida uma vez que sua condição ancestral de outras OTUs é considerada estatisticamente improvável.

Codificação: a codificação desta OTU foi dada na observação direta de UFRGS-0290 e UFRGS-0298; além do aporte de informações de Langer (1996) e Whatley (2005).

III.1.4 Táxons excluídos a priori da Análise de Parcimônia

Três táxons propostos como Rhynchosauria, não foram incluídos como OTUs na análise de parcimônia devido ao pouco conhecimento acerca dos mesmos, pelos materiais extremamente fragmentários atribuídos ao táxon ou por haver dúvida quanto sua afinidade rincossauriana.

Eifelosaurus triadicus foi descrito por Jaekel (1904) com base em um pós-crânio parcial, proveniente dos estratos do Buntsandstein de “Hillesheim in der Eifel”, da Bacia Germânica (Triássico) da Alemanha. Jaekel (1904) aponta semelhanças entre este táxon e alguns “Sphenodontians”, no entanto, pouca informação posterior foi adicionada acerca deste táxon na literatura, sendo que este não foi incluído em nenhuma análise filogenética. Na presente análise excluiu-se este táxon pela má preservação do material que não permite análises profundas, combinada com a ausência de ilustrações adequadas e informações disponíveis sobre o mesmo na literatura.

Acrodonta irerhi (Dutuit, 1976) do nível T2 da Formação Argana (Permiano Superior) do Marrocos foi descrito com base em fragmentos de placas mandibulares associando aos “rhynchocéphales”, principalmente com base na premissa de que o Nível T2 da Formação Argana representava sedimentos do Triássico. Benton (1990) e Wilkinson & Benton (1995) argumentam a impossibilidade de posicionamento filogenético preciso deste táxon, associando tentativamente *Acrodonta* à *Howesia*. Já Langer (1996) apresenta este táxon apenas como “Rhynchosauria” *indet.* argumentando um posicionamento mais derivado que *Mesosuchus* pela presença de placas dentárias. Dutuit (1988) reavaliou os fragmentos descritos anteriormente e classificou *Acrodonta* como um Captorhynomorpha. Do mesmo modo Jalil & Dutuit (1996), com base em novos materiais coletados na mesma localidade, associa os três fragmentos descritos por Dutuit (1976) a dois táxons diferenciados de Captorhynomorpha e por isso foi excluído da análise de parcimônia.

O terceiro táxon excluído a priori foi *Otschalkia elderae* (Hunt & Lucas, 1991). Este rincossauro é conhecido por dois úmeros, dois fêmures e dois fragmentos de pré-maxila, da parte inferior do Grupo Dockum (Carniano Superior) do Texas. Este táxon foi primeiramente descrito por Elder (1978) nomeado como *Dockumensia* em sua tese de mestrado, que se trata de um *nomen nudum*. Estes materiais foram posteriormente reescrito e nomeado por Hunt & Lucas (1991) como *O. elderae*. Com base na maior robustez das peças anatômicas e a presença de um processo supinatório na região lateral do sulco ectoepicondilar Elder (1978) e Hunt & Lucas (1991) apontam uma afinidade deste táxon com *Stenaulorhynchus*. Benton (1990) aponta duas possibilidades de posição filogenética para este táxon: ou uma

proximidade com *Stenaulorhynchus* ou como grupo irmão dos táxons mais derivados. Dilkes (1998) aponta, entretanto, a maior semelhança do úmero de *Otischalkia* com os de *Hyperodapedon*, argumentando ainda que, apesar dos úmeros e pré-maxilas serem claramente pertencente a um rincossauro, os fêmures não apresentam qualquer característica diagnóstica deste grupo. Seria necessária uma melhor avaliação deste táxon para a inclusão do mesmo em uma análise filogenética, com uma reavaliação das peças anatômicas para definir se todos os materiais pertencem a um mesmo indivíduo. Caracteres morfológicos apresentados como presentes neste táxon também necessitam de uma melhor avaliação, principalmente no que concerne a presença do processo supinatório, dado que esta estrutura, como observado por Dilkes (1998), não é reconhecido na foto do úmero do holótipo (Hunt & Lucas, 1991, pg. 931 plate I). Ainda, a presença de processos supinatórios é reconhecida em úmeros bem preservados isolados da Formação Santa Maria, demonstrando a possibilidade da presença deste processo ser mais dispersa entre os rincossauros do que se supunha anteriormente.

III.2 Caracteres

Para o levantamento de caracteres anatômicos relevantes para a presente análise foram revisados todos os trabalhos de cunho sistemático filogenético que tratavam dos rincossauros (Benton, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000b; Langer *et al.*, 2000a; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008), outros trabalhos sem metodologia cladística formal também foram analisados (Chatterjee, 1980; Benton, 1984a, 1985, 1988; Evans 1988), além de um trabalho com metodologia fenética (Benton, 1983c).

Os trabalhos de Benton (1984a, 1985), Evans (1988) e Dilkes (1998) tratam das inter-relações de grupos mais inclusivos (os 3 primeiros Diapsida e o ultimo Archossauromorpha), sem um foco exclusivo nas inter-relações dos rincossauros. Consequentemente, estes possuem um número muito extenso de caracteres não variáveis em Rhynchosauria. Para estes trabalhos foi feito um levantamento prévio dos caracteres, selecionando aqueles nos quais os autores reconheceram variação dentre os táxons de rincossauros. Tais caracteres foram então codificados para os táxons rincossaurianos selecionados para a análise. No caso dos demais trabalhos, todos os caracteres foram analisados e codificados para as OTUs selecionadas para a análise, inclusive caracteres não variáveis em Rhynchosauria.

Dentre todos os caracteres revisados, dois grandes grupos foram separados: caracteres informativos e não informativos para a análise filogenética. Os caracteres são considerados informativos se apresentam variação no grupo interno selecionado (Rhynchosauridae), mas

que não se tratam de autapomorfias. Estes caracteres foram definidos de diferentes maneiras na literatura. Por isso, quando necessário, foram reescritos ou modificados para o contexto da presente análise. Já dentre os caracteres não variáveis no grupo interno, as apomorfias propostas para os nós premissas da análise foram tratadas separadamente (sessão III.2.3).

III.2.1 Caracteres informativos para a análise de parcimônia

1. Dimensões cranianas (comprimento na linha média do crânio em relação à máxima largura). Mais longo que largo (0), ou mais largo que longo (1). Reescrito de Benton (1990, 1), Dilkes (1995, 1; 1998, 1), Langer (1996, A1), Langer & Schultz (2000b, 1), Whatley (2005, 1) e Hone & Benton (2008, 1); modificado de Benton (1983c, 1; 1984a, Q1; 1985, Hyperodapedontinae 1; 1988, 1).

Whatley (2005) apresenta o “Rincossauro de Mariante” com codificação incerta, e Hone & Benton (2008) codifica-o possuindo crânio mais largo que longo. No entanto, este caráter é facilmente mensurável, sendo na presente análise reconhecido o estado plesiomórfico desta OTU.

2. Altura do crânio em vista lateral (linha média do crânio em relação à altura máxima). Menor que 50% do comprimento máximo da linha média (0), maior que 50% do comprimento máximo da linha média (1). Reescrito de Hone & Benton (2008, 2).

3. Orientação principal das órbitas. Lateral (0), dorsal (1). Reescrito de (Langer, 1996, A19), Langer & Schultz (2000b, 3) e Hone & Benton (2008, 5).

Hone & Benton (2008) apresentam *Fodonyx* e “Rincossauro de Mariante” com estado apomórfico, no entanto, em vista frontal do crânio fica evidente presença do estado plesiomórfico assinalado a estas OTUs na presente análise.

4. Ponto mais medial da órbita em vista dorsal. Presente como parte de uma curva (0), presente como vértice de um ângulo praticamente reto (1). Caráter pela primeira vez proposto. *R. articeps* foi codificado como polimórfico, pois o material BMNH-G-132/1982 possui o estado apomórfico, enquanto que os demais crânios associados à OTU apresentam o estado plesiomórfico.

5. Relação entre jugal e maxila no nível do ponto mais ventral da órbita. Jugal menor que a maxila (0), maior que a maxila (1). Reescrito de Benton (1988, 5; 1990, 5) e Hone & Benton (2008, 9); modificado de Benton (1983c, 5; 1984a, Q2; 1985, Hyperodapedontinae 2).

Benton (1983c, 1984a, 1985) definem o caráter de maneira subjetiva, apontando jugal com área central grande (Benton, 1983c), ou jugal grande com crista bem desenvolvida (Benton, 1984a, 1985) como estado derivado presente em Hyperodapdontinae. A definição dos estados desta maneira gera interpretações subjetivas, incluindo caracteres diferentes, não necessariamente coincidentes no mesmo estado. Benton (1988, 1990) e Hone & Benton (2008) interpretam *Stenaulorhynchus* com estado plesiomórfico, possuindo jugal reduzido em relação à maxila. Em nossa codificação, levando em conta o ponto mais inferior da órbita, é reconhecido o estado apomórfico para o táxon. Benton (1990) Hone & Benton (2008) codificam *R. brodiei* com estado apomórfico, mas na presente análise reinterpretamos *R. articeps* e *R. brodiei* possuindo mesmo estado, sendo este plesiomórfico. Benton (1990) apresenta ainda, *Hyperodapedon sanjuanensis* com dúvida na codificação, sugerindo o estado plesiomórfico para este táxon. Re-analisando o holótipo desta espécie (utilizado como OTU independente), foi codificado o estado apomórfico para o mesmo.

6. Contato maxila- pré-frontal. Presente (0), ausente (1). Modificado de Benton (1983c, 4).

Benton (1983c) apresenta dúvida na presença deste contato em *H. huxleyi*, na presente análise confirma-se a presença deste contato neste táxon com base na descrição e ilustrações de Chatterjee (1974).

7. Sutura pré-maxila-maxila superior à área dentígera. Ausência de um processo em forma de gancho (0), presença de processo em forma de gancho (1). Modificado de (Langer, 1996, A11), Dilkes (1998, 17) e Whatley (2005, 11). Figura 3.

Langer (1996) apresenta como condição plesiomorfica para *Howesia* + Rhynchosauridae a presença de uma invaginação na margem anterior da maxila. Enquanto, Dilkes (1998) reconhece *Mesosuchus* possuindo uma invaginação autapomórfica dentre os rincossauros. Já, Whatley (2005), codifica *Mesosuchus* com sutura simples vertical ou diagonal. Na presente análise é confirmada a opinião de Langer (1996) no que concerne a condição de Rhynchosauridae possuindo invaginação, todavia foi reconhecida a diferenciação desta nas OTUs 'S.' *sulcognathus*, UFGRS-0298, *H. huenei* e 18.4-Huene, que leva a formação deste processo em forma de gancho. Quanto a *Mesosuchus* e *Howesia* foi aceita a opinião de Whatley (2005) codificando o primeiro com sutura simples e *Howesia* com dúvidas.

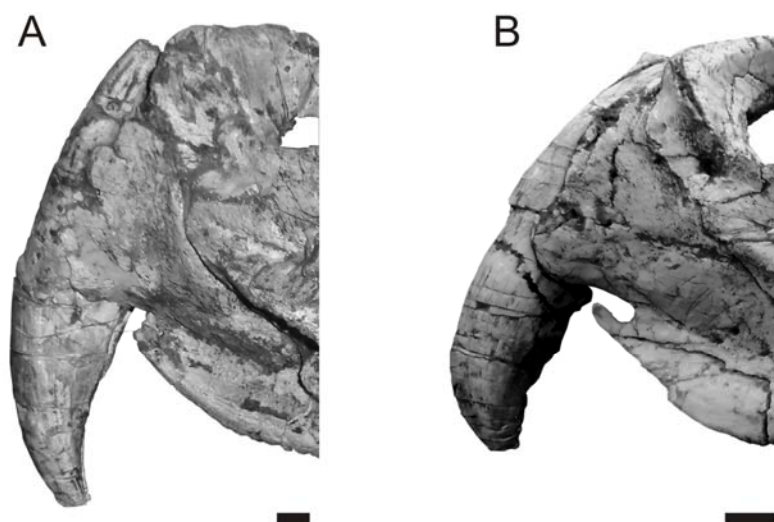


Figura 3 - Sutura pré-maxila-maxila superior à área dentígera. A (UFRGS-0408) - Estado plesiomórfico, sem processo em forma de gancho, B ('S.' *sulcognathus*) - Estado apomórfico, com processo em forma de gancho. Barras de escala = 1 cm.

8. Contato jugal-lacrimal. Mínimo (0) ou grande com processo anterior do jugal contatando amplamente o lacrimal (1). Whatley (2005, 9)

Whatley (2005) codifica *Howesia* como possuindo o estado plesiomórfico e *R. spenceri* com estado apomórfico. Na presente análise codificamos estes táxons como “?”, pois a preservação dos materiais atribuídos a estas OTUs não permitirem codificação precisa deste caráter. Whatley (2005) codifica, ainda, o “Rincossauro de Mariante” como possuindo o estado apomórfico, na presente análise este táxon não foi reconhecido como possuindo o estado plesiomórfico. Nesta região anatômica *Fodonyx* apresenta uma autapomorfia com o lacrimal possuindo uma projeção posterior que exclui em parte o jugal da região ventral da órbita.

9. Superfície lateral do jugal. Com crista *anguli oris* não se estendendo ao ramo cranial do jugal (0) ou se estendendo ao ramo cranial do jugal (1). Reescrito de Langer (1996, A16), Langer & Schultz (2000b, 4), Whatley (2005, 30) e Hone & Benton (2008, 11); modificado de Benton (1983c, 6; 1984a, Q2; 1988, Hyperodapedontinae 2) e Dilkes (1995, 17; 1998 33). Figura 4.

Benton (1983c) utiliza uma codificação subjetiva reconhecendo a presença de uma crista pronunciada apenas em Hyperodapedontinae. Benton (1984a, 1985), como discutido no caráter 5, analisa no mesmo caráter o tamanho do jugal e a presença da crista neste osso.

Dilkes (1995, 1998) tratam em seu caráter apenas a presença ou ausência de crista no jugal, deste modo este caráter seria invariável no grupo interno. Também, por não ser encontrado nas OTUs do grupo interno o estado “ausência de crista no jugal” de Whatley (2005) foi retirado da análise. Langer (1996) apresenta *R. spenceri* com o estado apomórfico, estado não confirmado pela presente análise. Hone & Benton (2008) reconhecem a presença de uma crista no jugal também em *Mesosuchus* e *Howesia*, sendo que estas estruturas não foram reconhecidas nestes táxons, estes autores ainda reconhecem *R. spenceri*, *Fodonyx* e “Rincossauro de Mariante” possuindo o estado apomórfico, também não reconhecidos nesta análise.

10. Superfície do jugal superior a crista *anguli oris*. Sem uma segunda crista (0), com uma segunda crista dorsal (1) Reescrito de Langer (1996, A17), Langer & Schultz (2000b, 5), Whatley (2005, 31) e Hone & Benton (2008, 10). Figura 4.

Langer (1996) apresenta 19.2-Huene, 19.4-Huene e possivelmente *H. huenei* com uma segunda crista no jugal superior a crista *anguli oris*. Na observação destas OTUs não se observa a presença desta segunda nestas OTUs. Langer & Schultz (2000b) reconhecem *R. spenceri* e todos os Hyperodapedontinae com a região dorsal a *anguli oris* possuindo ornamentações. Na presente análise, não foi reconhecido nenhum estado diferenciado de escavações dorsal a *anguli oris* nestas OTUs que justifique a inclusão de estado diferenciado neste caráter. Whatley (2005), no que diz respeito a regiões ornamentadas superior a *anguli oris*, não diferencia a presença de escavações ou de uma segunda crista, apresentando a codificação do estado apomórfico em “Rincossauro de Mariante”, *R. spenceri* e variável entre os Hyperodapedontinae (com o estado apomórfico em *Isalorhynchus*, UFRGS-0298, *H. gordonii*, *H. huenei*, UFRGS-0149, UFRGS-0313, MCNSJ-574 e IML-3432). Reinterpretando estas codificações anteriores, foi utilizando apenas como estado diferenciado a presença de crista superior a *anguli oris*. Whatley (2005) ainda codifica UFRGS-0290 e UFRGS 0408 como “?”, estados não confirmados na presente análise sendo UFRGS-0290 apresentando o estado apomórfico e UFRGS-0408 com o estado plesiomórfico, no que diz respeito à presença de crista superior a *anguli oris*.

11. Superfície arqueada do jugal sobrepondo a maxila lateralmente. Ausente ou se estendendo pouco sobre a maxila (0) ou presente e bem desenvolvida (1). Whatley (2005, 32). Figura 4.

Whatley (2005) apresenta *Isalorhynchus* com o estado plesiomórfico. Entretanto, na presente análise reinterpretou-se o estado encontrado neste táxon como apomórfico. Whatley (2005)

também apresenta IML-3432 possuindo “?” que na presente análise foi reconhecido com o estado apomórfico.

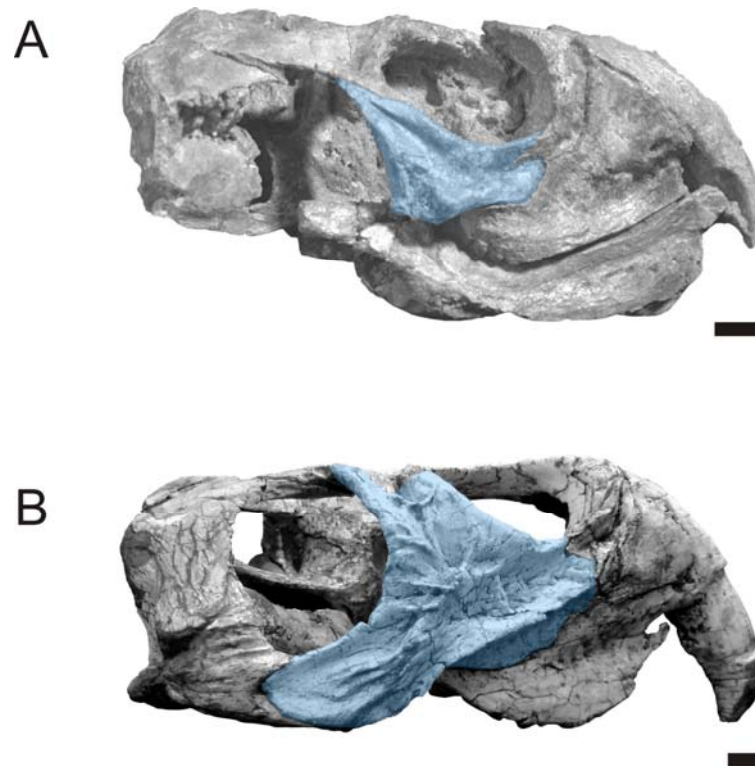


Figura 4 - Vistas laterais direitas dos crânios, com jugais destacados (Caracteres 9, 10 e 11). A - (*Fodonyx*) Estados plesiomórficos, superfície lateral do jugal com crista *anguli oris* não se estendendo ao ramo cranial do jugal, superfície do jugal superior a crista *anguli oris* sem uma segunda crista e ausência de uma superfície do jugal sobrepondo lateralmente a maxila, B (*'S.'* *sulcognathus*) – Estados apomórficos, superfície lateral do jugal com crista *anguli oris* se estendendo ao ramo cranial do jugal, superfície do jugal superior a crista *anguli oris* com uma segunda crista e presença de uma superfície arqueada do jugal sobrepondo a maxila lateralmente. Barras de escala = 1cm

12. Processo subtemporal do jugal. Robusto com altura maior que 50% do comprimento (0), mais frágil com altura menor que 50% comprimento (1). Dilkes (1995, 18; 1998, 32), Whatley (2005, 28).

O processo subtemporal do jugal foi medido da linha da margem posterior da órbita até a margem posterior do jugal, e a altura medida no meio do comprimento da região do jugal formando a margem inferior da fenestra temporal inferior. Whatley (2005) utiliza como

medida anterior do processo subtemporal do jugal o ponto do jugal correspondente ao ponto mais posterior do dentário; já a altura do processo é definida na região imediatamente posterior a margem anterior da fenestra temporal inferior. A delimitação do processo subtemporal do jugal foi alterada devido à extensão posterior do dentário ser utilizado como caráter significativamente variável no grupo interno, sendo assim, a medida do processo subtemporal do jugal poderia ser alterada simplesmente pela diferente extensão posterior do dentário nas diferentes OTUs. Já o local da medição da altura do processo foi alterado, pois o formato da margem anterior da fenestra temporal inferior não é constante e pode alterar a medida da altura. Dilkes (1995,1998) não apresenta coordenadas precisas de como foram medidos os processos nas análises. Assim, este autor apresenta *Stenaulorhynchus* como 0, no entanto, a região que forma a margem inferior da fenestra temporal inferior neste táxon está reconstruída e não foi possível tomar as medidas para esta OTU na presente análise.

13. Relação entre a largura da barra entre a órbita e a fenestra temporal inferior e máxima abertura da órbita. Menos que 0.4 (0), mais que 0.4 (1). Langer & Schultz (2000b, 6) e Whatley (2005, 42); Reescrito de Langer (1996, A20) e Hone & Benton (2008, 12).

A medida da largura da barra foi tomada no ponto médio da altura da barra pós-orbital. Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) codificam “Rincossauro de Mariante” com o estado apomórfico, mas na presente análise não se confirma este estado.

14. Margem anterior do nasal na linha média. Transverso ou fracamente convexa (0), com reentrância na linha média (1). Modificado Dilkes (1995, 12; 1998, 13), Langer (1996, A25) e Whatley (2005, 8). Figura 5.

Dilkes (1995, 1998), Langer (1996) e Whatley (2005) reconhecem a presença de um processo anterior dos nasais na linha média em *Mesosuchus*. Esta codificação foi confirmada na presente análise, entretanto, este estado não está presente no grupo interno e não foi incluído. Whatley (2005) reconhece também pela primeira vez o estado diferenciado da margem anterior dos nasais de ‘S.’ *sulcognathus* e UFRGS-0298, no entanto, Whatley (2005) considera UFRGS-0408 também possuindo o estado derivado. UFRGS-0408 foi codificado como incerto na presente análise, pois esta região não está preservada adequadamente.

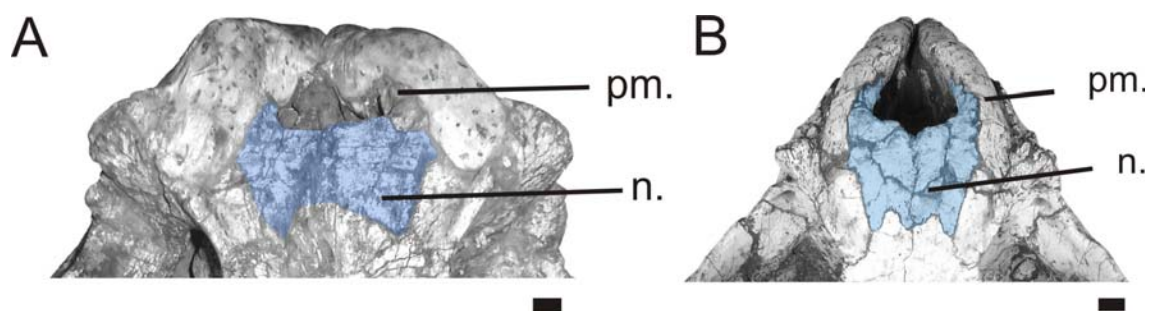


Figura 5 – Região rostral do crânio evidenciando o nasal. A (UGRGS-0313) - Estado plesiomórfico, com margem anterior do nasal transversa, B ('S.' *sulcognathus*) – Estado apomórfico, com margem do nasal com reentrância na linha média. Barra de escalas = 1 cm.

Legenda: **n**= nasal; **pm.**= pré-maxila.

15. Superfície dorso-medial do pré-frontal próximo à órbita. Plano a pouco côncava (0), fortemente côncava próximo à órbita (1). Reescrito de Whatley (2005, 13).

Whatley (2005) reconheceu uma distribuição mais uniforme deste caráter dentre os Hyperodapedontinae, com apenas *Isalorhynchus* e *H. huxleyi* apresentando o estado plesiomórfico. Na presente análise, interpretamos uma variação maior deste caráter. Confirmamos a presença do estado plesiomórfico em *Isalorhynchus*, mas para *H. huxleyi* foi codificado o estado apomórfico com base na descrição de Chatterjee (1974). Adicionalmente, reconhecemos o estado plesiomórfico em UFRGS-0298, *H. mariensis*, UFRGS-0262 e IML-3432.

16. Margem ântero-lateral do pré-frontal e lacrimal estendendo-se anteriormente a órbita em vista dorsal. Ausente (0), presente (1). Reescrito de Whatley (2005, 14).

17. Depressões longitudinais na superfície dorsal dos frontais. Mais marcadas na região posterior (0), presentes uniformemente em todo o frontal (1). Reescrito de Langer & Schultz (2000b, 2) e Hone & Benton (2008, 14); modificado de Dilkes (1995, 14; 1998, 20), Langer (1996, A27) e Whatley (2005, 16). Figura 6.

Dilkes (1995, 1998) e Langer (1996) codificam presença ou ausência do sulco no frontal para este caráter. Assim, o estado apomórfico (presença) se faz sinapomorfia de Rhynchosauria. Os trabalhos subsequentes admitem a presença do sulco no frontal sinapomórfico para Rhynchosauria, entretanto, reconhecem diferenciações nos estados presentes no grupo, apontando profundidades diferenciadas deste sulco em alguns táxons. Tendo em vista estas diferenças, Langer & Schultz (2000b) apresentam *Stenaulorhynchus* possuindo o estado

plesiomórfico e *Rhynchosaurus articeps* com dúvida; Whatley (2005) reconhece o estado apomórfico apenas em *Stenaulorhynchus* e *Howesia*; e Hone & Benton (2008) codificam *Fodonyx* como possuindo o estado derivado. Na presente análise se reconheceu plesiomórfico para *Fodonyx* e *R. articeps*, e o estado apomórfico para *Stenaulorhynchus* e “*Hyperodapedon*” exceto nas OTUs IML-3432 e MCNSJ-574.

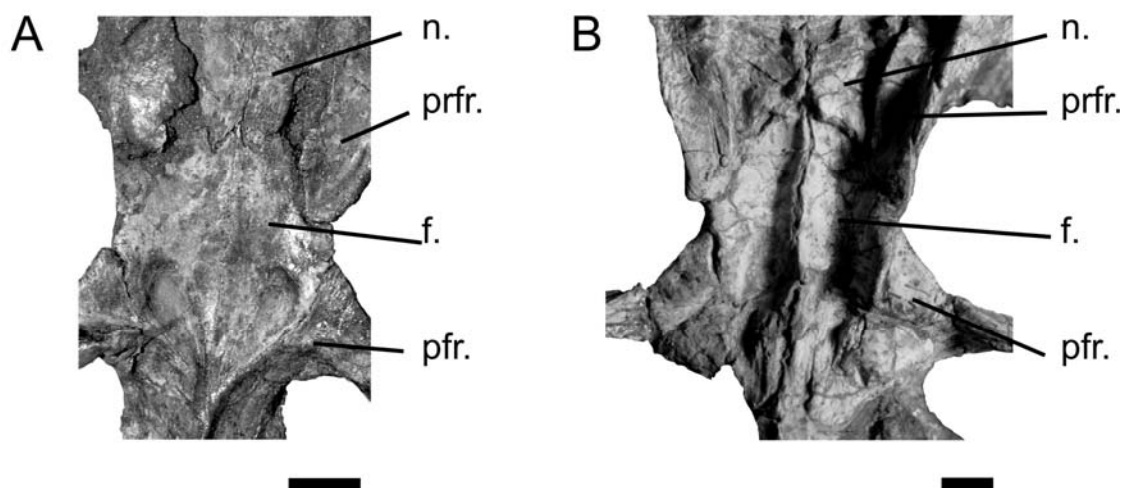


Figura 6 – Superfície dorsal do frontal. A (*Fodonyx*) – Estado plesiomórfico, com depressões longitudinais mais marcadas na região posterior, B (19.2-Huene) – Estado apomórfico, com depressões longitudinais uniformemente em todo o frontal. Legenda: **f.**= frontal; **n.**= nasal; **pfr.**= pós-frontal; **prfr.**= pré-frontal.

18. Sutura entre frontais pós-frontais elevadas formando uma crista bem marcada em "V". Ausente (0), presente (1). Caráter pela primeira vez proposto. Figura 7.

19. Razão entre comprimento do frontal e parietal, na linha média do crânio. Frontal maior (0), frontal menor (1). Reescrito de Benton (1988, 6; 1990, 7), Dilkes (1995, 13; 1998, 19), Langer (1996, A15), Whatley (2005, 15) e Hone & Benton (2008, 19).

Benton (1988, 1990), com base nos táxons conhecidos até o momento, apresentam o estado derivado como apomorfia de *Howesia* + Rhynchosauridae. Dilkes (1995, 1998), entretanto, coloca o estado derivado apomórfico para Rhynchosauridae. Na presente análise codificamos *Howesia* como plesiomórfico para este caráter seguindo a codificação de Dilkes (1995, 1998).

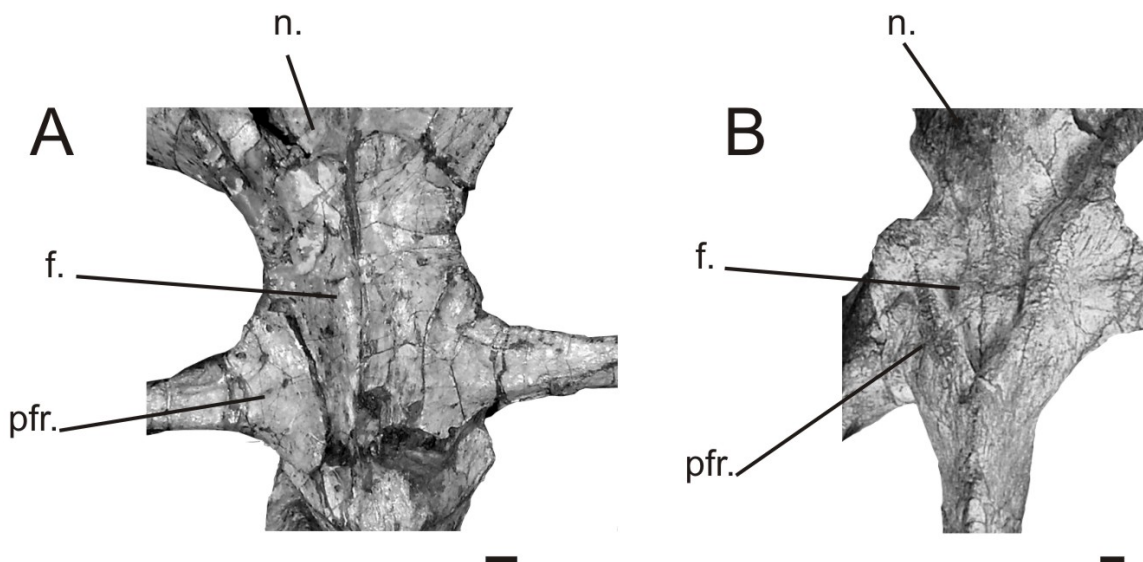


Figura 7 – Região dorsal do crânio evidenciando a sutura entre frontais e pós-frontais. A (UFRGS-0408) – Estado plesiomórfico, sem crista bem marcada em formato de “V”, B (“Rincossauro de Mariante”) – Estado apomórfico, com crista bem marcada em formato de “V”. Estruturas do assoalho da órbita, lateral do crânio e palato retiradas para melhor visualização. Barra de escala = 1cm. Créditos da fotografia B: Rodrigo Carrilho. Legenda: **f.**= frontal; **pfr.**= pós-frontal.

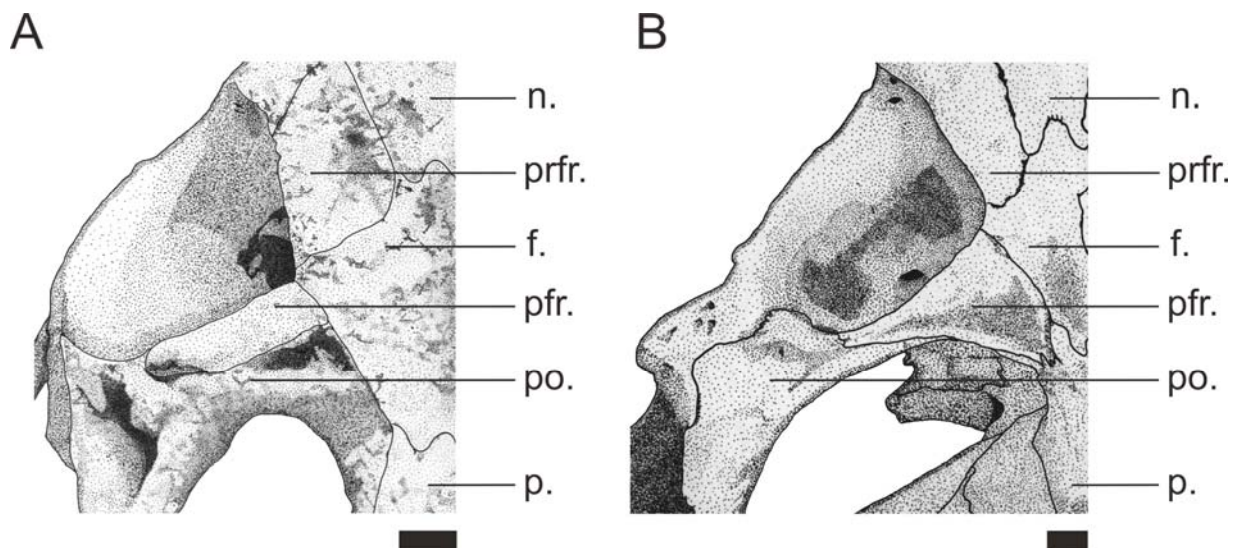


Figura 8 – Vista dorsal da região mediana lateral do crânio. A (*Stenaulorhynchus*, IGMPT-317 A/B) – Estado plesiomórfico, pós-frontal excluído da fenestra temporal superior, B (*'S. sulcognathus'*) – Estado apomórfico, pós-frontal participando da fenestra temporal superior. Barra de escala = 1cm. Legenda: **f.**= frontal; **n.**= nasal; **p.**= parietal; **pfr.**= pós-frontal; **po.**= pós-orbital; **prfr.**= pré-frontal.

20. Pós-frontal excluído da fenestra temporal superior. Sim (0), não (1). Reescrito de Dilkes (1998, 24), Whatley (2005, 22) e Hone & Benton (2008, 17); modificado de Benton (1983c, 3). Figura 8.

Benton (1983c) apresenta o caráter como participação ou não do pós-frontal na fossa temporal superior, entretanto, a fossa temporal superior dos rincossauros do grupo interno é extremamente reduzida e muitas vezes de tamanho equivalente a fenestra temporal superior. Whatley (2005) apresenta “Rincossauro de Mariante”, ‘*Scaphonyx sulcognathus*’ e UFRGS-0298 possuindo o pós-frontal excluído da fenestra temporal superior, no entanto, foi possível verificar a presença deste osso na margem da fenestra temporal superior destas OTUs. Hone & Benton (2008) codificam *R. brodiei* como possuindo o pós-frontal excluído da fenestra temporal superior, mas na presente análise não se reconheceu este estado, dado que este táxon não possui tal região anatômica adequadamente preservada.

21. Superfície dorsal do pós-frontal. Plano (0), marcadamente côncavo (1). Modificado Dilkes (1995, 15; 1998, 20, 21), Whatley (2005, 17, 18) e Hone & Benton (2008, 15, 16).

Os autores anteriores codificam presença ou ausência de escavações na região de sutura do frontal e pós-frontal e no próprio pós-frontal em seus estados. Desta maneira, os estados reconhecidos por estes autores são subjetivos, visto que todos os rincossauros possuem o crânio com escavações na região em questão. Assim, foi preferida a utilização de um caráter analisando a concavidade do pós-frontal, não adequadamente delimitada nos trabalhos anteriores, mas com variação significativa entre as OTUs do grupo interno.

22. Processos ântero-ventral do pós-orbital em vista lateral. Ventral ao ponto médio da altura da órbita (0) ou dorsal ao ponto médio da altura da órbita (1). Modificado de Dilkes (1998, 23), Whatley (2005, 20) e Hone & Benton (2008, 18).

Os trabalhos anteriores apresentam como caráter a relação entre o processo ântero-ventral e pósterodorsal do pós-orbital. Observando esta variação, Whatley (2005) apresenta o “Rincossauro de Mariante” como possuindo o ramo ântero-ventral maior que o ramo pósterodorsal do pós-orbital, no entanto, esta OTU claramente possui o ramo pósterodorsal maior que o processo ântero-ventral. Utilizando as proposições anteriores para este caráter e recodificando o “Rincossauro de Mariante”, o grupo interno da presente análise não apresenta variação. Mas, quando se analisa a extensão ântero-ventral do pós-orbital na barra pós-orbital

reconhece-se uma variação dos estados encontrados no grupo interno. Sendo assim, a proposição clássica para este caráter foi alterada e este incluído na análise.

23. Processo ventral do pós-orbital. Anterior ao jugal (0) ou entrando na margem dorsal do jugal (1). Whatley (2005, 21).

Whatley (2005) apresenta todos os Hyperodapedontinae, com exceção de *Isalorhynchus*, com a condição apomórfica. Entretanto, na presente análise se reconhece uma variação maior entre estes táxons, com a presença da condição plesiomórfica em UFRGS-0149 e UFRGS-0262.

24. Contato pós-orbital-parietal na superfície dorsal. Presente (0), ausente (1). Reescrito de Dilkes (1998, 22) e Whatley (2005, 19).

A restrição da definição do caráter para a superfície dorsal deu-se, porque além da variação deste contato em vista dorsal ser mais significativa, com esta definição a delimitação dos estados torna-se mais objetiva. Dilkes (1998) reconhece a ausência deste contato em *Hyperodapedon* e ‘*Scaphonyx*’. Whatley (2005) apresenta ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*, UFRGS-0298 e “Rincossauro de Mariante” possuindo o contato entre pós-orbital-parietal, entretanto, em vista dorsal este contato não é observado nestas OTUs. Whatley (2005), ainda, não reconheceu este contato em *H. gordonii*, mas na descrição e ilustrações de Benton (1983c) nota-se um contato entre estes ossos em vista dorsal, e por isso modificamos a codificação de Whatley (2005).

25. Corpo do parietal expandido lateralmente. Ausente (0), presente (1). Caráter pela primeira vez proposto. Figura 9.

Esta expansão refere-se a pequenas projeções observadas em vista dorsal nas superfícies laterais do ramo principal do parietal, relacionada ao contato do parietal com o supra-occipital.

26. Processo transversal do parietal. Dirigido póstero-lateralmente (0), lateralmente (1). Reescrito de Langer (1996, A18).

Os materiais relacionados à *R. articeps* BMNH-G-132, BMNH-R-1237 e BMNH-B-90 e BMNH-P 230 demonstram a condição plesiomórfica desta OTU, já *Stenaulorhynchus* possui a porção distal direcionada anteriormente, mas a região proximal deste processo é direcionada póstero-lateralmente, por esta razão interpretou-se o estado plesiomórfico neste táxon.

27. Ramo transverso do Parietal. Porção distal não inclinado anteriormente (0) Porção distal inclinado anteriormente (1). Caráter pela primeira vez proposto. Figura 9.

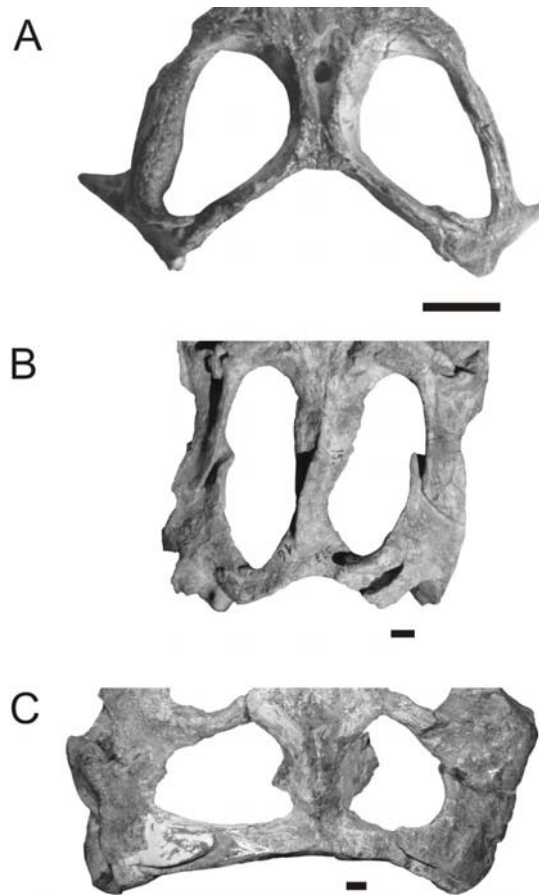


Figura 9 - Vistas dorsais da região posterior do crânio. Caráter 25 - A (*Mesosuchus* SAM-6536) - Estado plesiomórfico ausência do corpo do parietal expandido, B e C (*Stenaulorhynchus* IGMPT-317 A/B e *H. mariensis* respectivamente) – Estado apomórfico, presença do corpo do parietal expandido. Caráter 27 – A e C (*Mesosuchus* SAM-6536 e *H. mariensis* respectivamente) - Estados plesiomórficos, ausência da região distal dos ramos laterais do parietal inclinado anteriormente, B (*Stenaulorhynchus* IGMPT-317 A/B) – Estado apomórfico, presença da região distal dos ramos laterais do parietal inclinado anteriormente.

Barras de escala = 1cm.

28. Processo ventral do esquamosal. Restrito com largura menor que 50% de sua extensão ventral (0), amplo com largura maior que 50% de sua extensão ventral (1). Modificado de Benton (1990, 11), Langer & Schultz (2000b, 8) e Hone & Benton (2008, 24). Figura 10.

Benton (1990) e Langer & Schultz (2000b) apresentam como estados de caráter sem definição objetiva de medidas: processo ventral restrito ou amplo. Este caráter foi definido objetivamente por Hone & Benton (2008) relacionando a largura do processo com a largura da fenestra temporal inferior. Na presente análise preferiu-se relacionar a largura deste processo com o próprio comprimento, para evitar que diferentes formatos da fenestra temporal inferior interfiram na codificação.

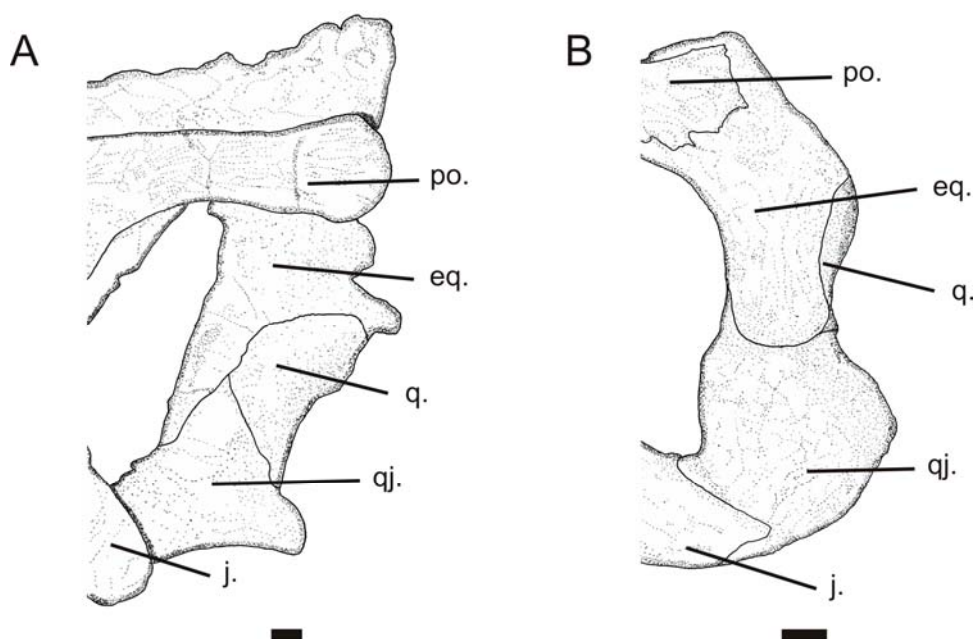


Figura 10 - Vistas laterais da região posterior dos crânios. Caráter 28 e 29 – A (“Rincossauro de Mariante”, UFRGS-0168) - Estado plesiomórfico, processo ventral do esquamosal restrito com largura menor que 50% de sua extensão ventral e ramo ventral do esquamosal anterior ao quadradojugal, B (UFRGS-0262) – Estado apomórfico, processo ventral do esquamosal amplo com largura maior que 50% de sua extensão ventral e ramo ventral do esquamosal recobrindo lateralmente a região dorsal do quadradojugal. Barras de escala = 1cm. Legenda: **eq.**= esquamosal; **j.**= jugal; **po.**= pós-orbital; **q.**= quadrado; **qj.**= quadradojugal.

29. Contato entre ramo ventral do esquamosal e quadrado jugal. Ramo ventral do esquamosal anterior ao quadradojugal (0), ramo ventral do esquamosal recobrindo lateralmente a região dorsal do quadradojugal (1). Modificado de Whatley (2005, 33). Figura 10.

Whatley (2005) apresenta seu caráter sobre largura relativa entre processo ventral do esquamosal e quadradojugal em substituição aos caracteres 11 de Benton (1990) e caráter 8 de Langer & Schultz (2000b). Na presente análise optou-se por codificar tanto o caráter

relacionado ao tamanho do processo ventral do esquamosal (caráter 28) quanto incluir um caráter sobre os diferentes formatos da sutura esquamosal-quadradojugal relacionado ao caráter 33 de Whatley (2005). Entendemos que o formato desta sutura pode variar independente do tamanho do processo ventral do esquamosal.

30. Supratemporal. Presente (0), ausente (1). Benton (1990, 10), Langer (1996, A10), Dilkes (1998, 31), Langer & Schultz (2000b, 7), Whatley (2005, 26), Hone & Benton (2008, 23); Modificado de Evans (1988, O3, P4) e Benton (1984a, O1; 1985, Rhynchosauridae 1; 1988, 9).

Benton (1984a, 1985, 1988) e Evans (1988) apresentam ausência de supratemporal como apomorfia de Rhynchosauridae. Benton (1990), Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) apresentam dúvida quanto à codificação de *Stenaulorhynchus*. Já, Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) apresentam o “Rincossauro de Mariante” com o estado apomórfico. A presença de supratemporal em *Stenaulorhynchus* tem sido alvo de discussão a um longo tempo na literatura. Huene (1938) descreve o esquamosal deste táxon bifurcado dorsalmente contatando medialmente o parietal. Na presente análise reconheceu-se que a bifurcação dorsal reconhecida por Huene (1938) trata-se do supratemporal deste táxon. Do mesmo modo, em *R. articeps* e “Rincossauro de Mariante” foi reconhecida a presença de supratemporal.

31. Processo paraoccipital do opistótico direcionado ventralmente. Ausente (0), presente (1). Caráter pela primeira vez proposto. Figura 11.

Hone & Benton (2008) apresentam o estado derivado como uma característica autapomórfica de *Fodonyx*, não sendo incluído em sua análise de parcimônia. Aqui, se reconheceu uma distribuição mais ampla deste caráter, não corroborando este estado como autapomórfico para *Fodonyx*.

32. Suturas entre os pterigóides. Maior ou igual que a distância que a margem posterior da sutura e a articulação basipterigóide (0), menor que distância entre a margem posterior da sutura e a articulação basipterigóide (1). Modificado de Whatley (2005, 38).

As medidas da distância entre a sutura dos pterigóides e a articulação basipterigóide são tomadas da margem posterior da sutura até a região mais anterior do processo base-pterigóide do basisfenóide. Este caráter foi modificado, pois a proposição original apresenta um estado não observado em Rhynchosauria em que os pterigóides não se articulam. Whatley (2005) apresenta ainda, uma distribuição mais uniforme dos estados com algumas codificações não

reconhecidas na presente análise: *Howesia* com “?”; ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*, UFRGS-0298, *H. huenei*, UFRGS-0149, UFRGS-0408 e UFRGS-0262 com estado apomórfico e *H. gordonii* com o estado plesiomórfico. Estes estados não foram confirmados, pois *Howesia* foi reconhecida como possuindo o estado apomórfico, ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*, UFRGS-0298, *H. huenei* e UFRGS 0149 foram reconhecidos possuindo o estado plesiomórfico e UFRGS 0408 e UFRGS 0262 como dúvida quanto à codificação devido à má preservação dos materiais.



Figura 11 - Processo paraoccipital do opistótico em vista occipital, A (‘S.’ *sulcognathus*) - Estado plesiomórfico direcionado lateralmente, B (*Fodonyx*) – Estado apomórfico, direcionado ventralmente. Barras de escala = 1 cm.

33. Elementos formando a borda da fenestra sub-orbital. Ectopterigóide, palatino e maxila (0), maxila excluída (1). Reescrito de Dilkes (1995, 20; 1998, 41), Langer (1996, A23), Whatley (2005, 36) e Hone & Benton (2008, 26).

Dilkes (1995, 1998) e Hone & Benton (2008) colocam apenas os rincossauros do Triássico Inferior possuindo o estado plesiomórfico, Langer (1996) apresenta dúvida na codificação de *Mesosuchus* e considerou *R. brodiei* e “Rincossauro de Mariante” como possuindo o estado apomórfico. Whatley (2005) considera o estado apomórfico exclusivo de Hyperodapedontinae, com *Stenaulorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico. No que concerne a *R. brodiei*, o espécime BMNH R8494, único que apresenta essa região adequadamente preservada, possui o estado plesiomórfico. Em *Mesosuchus* e “Rincossauro de Mariante” também foram reconhecidos o estado plesiomórfico, enquanto que *Stenaulorhynchus* foi codificado com estado apomórfico.

34. Margem posterior do ectopterigóide na margem posterior da franja transversa do pterigóide. Não alcançando a margem posterior da franja transversa (0) ou alcançando a margem posterior da franja transversa (1). Reescrito de Whatley (2005, 37) e Hone & Benton (2008, 28), modificado de Dilkes (1998, 42). Figura 12

Dilkes (1998) apresenta *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus* possuindo o estado apomórfico, Whatley (2005) apresenta UFRGS-0149, UFRGS-0408 e UFRGS-0262 com dúvida sobre sua codificação, já Hone & Benton (2008) apresenta *R. articeps*, *R. brodiei*, *R. spenceri*, *Stenaulorhynchus*, *Fodonyx*, *H. huenei*, *H. gordonii*, *H. mariensis* e *Hyperodapedon* de Wyoming possuindo o estado apomórfico. Entretanto, não se confirma este estado nestas OTUs, é reconhecido o estado plesiomórfico em *Stenaulorhynchus*, *R. articeps*, *R. spenceri*, *H. huenei*, *H. gordonii*, *H. mariensis*, UFRGS-0149, UFRGS-0408 e UFRGS-0262, e com dúvida nas codificações em *R. brodiei* e *Hyperodapedon* de Wyoming.

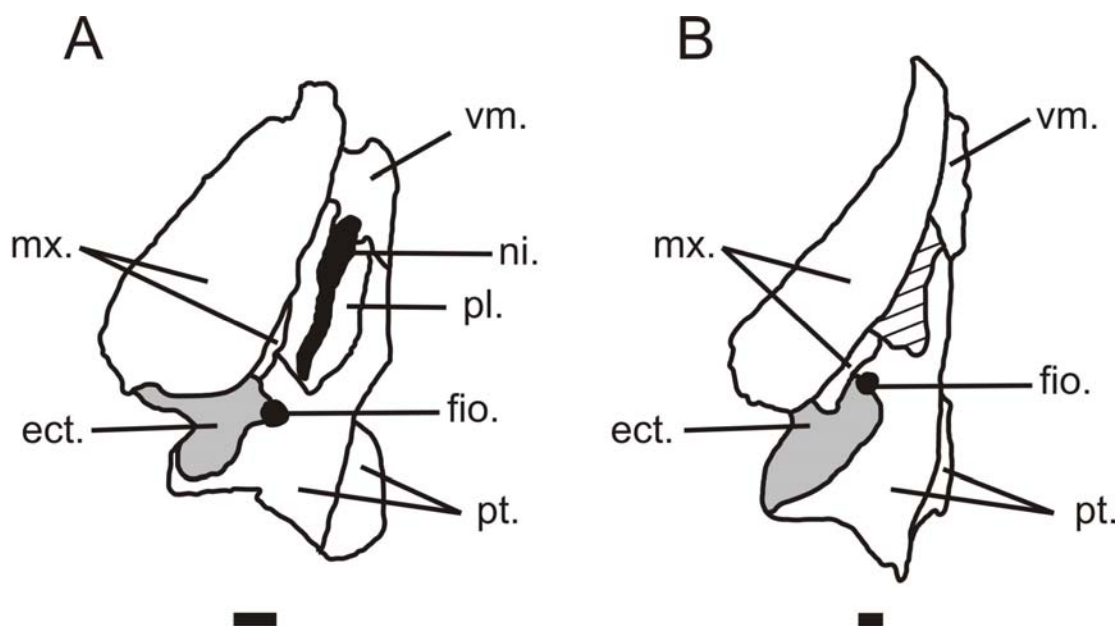


Figura 12 – Representação esquemática da vista palatal da região lateral direita. A (*H. huenei*) – Estado plesiomórfico com ectopterigóide não alcançando a margem posterior da franja transversa do pterigóide, B (UFRGS-0313) – Estado apomórfico, com ectopterigóide alcançando a margem posterior da franja transversa do pterigóide. Barra de escala = 1cm. Legenda: **ect.**= ectopterigóide; **fio.**= fenestra infra-orbital; **mx.**= maxila; **ni.**= narina interna; **pl.**= palatino; **pt.**= pterigóide.

35. Posição do côndilo occipital em relação à superfície articular do quadrado. A frente (0), ou em linha (1). Reescrito de Langer (1996, A12), Dilkes (1998, 51), Langer & Schultz (2000b, 11), Whatley (2005, 41) e Hone & Benton (2008, 29); modificado de Benton (1983c, 9; 1984a, P2; 1985, Rhynchosaurinae 2; 1988, 10).

Whatley (2005) apresenta *Isalorhynchus* com o estado plesiomórfico e o “Rincossauro de Mariante” com incerteza. Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008) apresentam *R. spenceri* com estado plesiomórfico, já Hone & Benton (2008) apresentam

também o “Rincossauro de Mariante” com estado apomórfico. Na presente análise se reconheceu o “Rincossauro de Mariante” como possuindo o estado plesiomórfico, *R. spenceri* como incerto, dado que o holótipo (único crânio associado a esta OTU), não apresenta esta estrutura preservada. Já *Isalorhynchus* foi considerado possuindo o estado apomórfico com base nas figuras de Whatley (2005).

36. Tamanho relativo entre basioccipital e basisfenóide/ paraesfenóide. Basisfenóide/paraesfenóide maior (0), basioccipital maior (1). Langer (1996, A14), Langer & Schultz (2000b, 10), Whatley (2005, 35), Hone & Benton (2008, 30); modificado de Benton (1983c, 11).

Benton (1983c) apresenta *Rhynchosaurus* como dúvidas na codificação. O mesmo se dando para Whatley (2005) com relação à UFRGS-0290. Na presente análise se reconhece o estado plesiomórfico de *Rhynchosaurus articeps* e o estado apomórfico de UFRGS-0290.

37. Posição Relativa do processo basipterigóide do basisfenóide e processo ectopterigóide do pterigóide. Em linha (0) ou processo basipterigóide do basisfenóide claramente posterior (1) Reescrito de Dilkes (1995, 21) e Langer (1996, A26).

Langer (1996) apresenta *Mesosuchus*, *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” com estado apomórfico e *H. gordonii* e *H. huxleyi* com o estado plesiomórfico. Entretanto, na presente análise não se reconheceu estes estados nestes táxons. O processo basipterigóide do basisfenóide de *Stenaulorhynchus* e do “Rincossauro de Mariante” são proximalmente posteriores ao processo ectopterigóide do pterigóide, mas as superfícies articulares encontram-se deslocadas anteriormente e em linha com este processo do pterigóide por isso foram codificados como possuindo o estado plesiomórfico.

38. Processo basipterigóide. Mais longo que largo (0), mais largo que longo (1). Reescrito de Langer (1996, A13), Langer & Schultz (2000b, 9), Whatley (2005, 39) e Hone & Benton (2008, 31); modificado de Benton (1983c, 10). Figura 13.

As medidas tomadas do processo base-pterigóide são: largura rostro-occipital, comprimento dorso-ventral. Benton (1983c) apresenta dúvida quanto a codificação de *Rhynchosaurus*; Langer (1996) apresenta *Mesosuchus* com o estado apomórfico; e Hone & Benton (2008) apresentam *Fodonyx* e “Rincossauro de Mariante” possuindo o estado apomórfico. Não foram reconhecidos estes estados nestes táxons, mas sim *R. articeps*, *Mesosuchus*, *Fodonyx* e o “Rincossauro de Mariante” com o estado plesiomórfico.

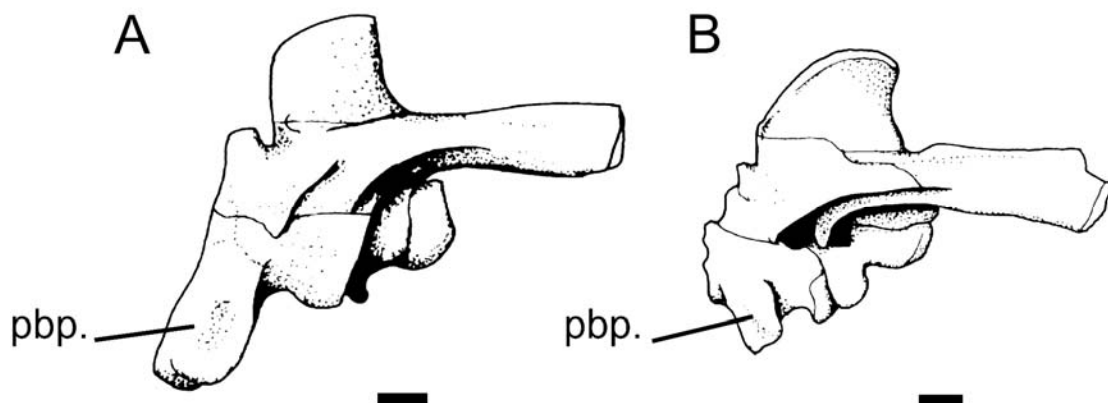


Figura 13 – Neurocrânios em vista lateral esquerda. A (*Stenaulorhynchus*, IGMPT-303e) – Estado plesiomórfico, com processo basipterigóide mais longo que largo, B (19.2-Huene) – Estado apomórfico, com processo basipterigóide mais largo que longo. Barras de escala = 1 cm. A e B retirados de Benton (1983c). Legenda: **pbp.**= processo basipterigóide.

39. Altura máxima da mandíbula em relação ao comprimento máximo. Menor que 0.25 (0), maior que 0.25 (1). Reescrito de Benton (1990, 13), Dilkes (1995, 22; 1998, 70), Langer (1996, B1), Langer & Schultz (2000b, 12), Whatley (2005, 63) e Hone & Benton (2008, 35); modificado de Benton (1983c, 15; 1984a, Q6; 1985, Hyperodapedontinae 6; 1988, 11).

Benton (1983c) apresenta dúvida na condição de *Rhynchosaurus*. Benton (1990) reconhece *Howesia*, *R. brodiei*, *Hyperodapedon sanjuanensis* e *Howesia* com estado plesiomórfico. Whatley (2005) apresenta MCNSJ-574 com o estado plesiomórfico. Hone & Benton (2008) apresentam *Hyperodapedon sanjuanensis* e *Fodonyx* com o estado plesiomórfico e o “Rincossauro de Mariante” com o estado apomórfico. Na presente análise se reconheceu *Hyperodapedon sanjuanensis* com estado apomórfico além de *R. brodiei*, *Howesia*, *Fodonyx*, “Rincossauro de Mariante” e MCNSJ 574 não apresentarem mandíbulas suficientemente completas que possam ser mensuradas.

40. Tamanho relativo do dentário. Metade ou menos que o comprimento total da mandíbula (0) mais que a metade do comprimento total da mandíbula (1). Reescrito de Benton (1990, 14), Dilkes (1995, 23), Langer (1996, B4), Langer & Schultz (2000b, 13), Whatley (2005, 64) e Hone & Benton (2008, 36).

Whatley (2005), apesar de apresentar *Stenaulorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico em sua discussão (pg. 97), apresenta este táxon possuindo o estado apomórfico em sua matriz de

dados. Na presente análise codificou-se esta OTU com o estado plesiomórfico. Já, Hone & Benton (2008) apresentam *Howesia* possuindo o estado plesiomórfico, mas, este táxon não apresenta mandíbula suficientemente preservada para esta mensuração.

41. Processo retro-articular projetando-se dorsalmente a articulação mandibular. Presente (0), ausente (1). Reescrito de Dilkes (1998, 75) e Whatley (2005, 67).

Dilkes (1998) apresenta *Hyperodapedon* e *Scaphonyx* não possuindo processo retro-articular, do mesmo modo Whatley (2005) apresenta *H. gordonii* e *H. sanjuanensis* sem este processo. Na presente análise foi possível reconhecer o processo retro-articular em todos os táxons, exceto os exemplares descritos por Huene (1942): 19.4-Huene, 18.4-Huene e 23A-Huene e '*S. sulcognathus*'. Diferentes tamanhos deste processo estão distribuídos nas diferentes OTUs de rincossauros, entretanto, a ausência completa deste processo somente é observada nestas quatro OTUs.

42. Sulco medial na maxila. Ausente (0), presente (1), presente e estendendo até a metade anterior (2). Modificado de Chatterjee (1980, 4), Benton (1983c, 18; 1984a, P1, Q3; 1985, Rhynchosaurinae 1; 1988, 15; 1990, 18), Dilkes (1995, 9; 1998, 62), Langer (1996, C16), Langer & Schultz (2000b, 14), Langer *et al.* (2000a, 4), Whatley (2005, 50, 51) e Hone & Benton (2008, 43).

A evolução do sistema de lâminas e sulcos do aparato mastigatório dos rincossauros tem recebido historicamente grande atenção nos estudos filogenéticos deste grupo. O principal caráter observado nas análises trata do número e posição dos sulcos na maxila. Generalizava-se (Chatterjee, 1980; Benton, 1983c, 1984a, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998) que os rincossauros do Triássico Médio teriam dois sulcos na maxila, enquanto que aqueles do Triássico Superior teriam apenas um. Posteriormente se reconheceu '*S. sulcognathus*' e *H. huenei* como táxons do Triássico Superior possuindo também um sulco medial (Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000b; Langer *et al.*, 2000a; Whatley, 2005 e Hone & Benton, 2008). A interpretação corrente é que dois sulcos representam o estado plesiomórfico deste caráter (Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000b; Langer *et al.*, 2000a; Hone & Benton, 2008). Nesbitt & Whatley (2004), todavia, argumentam com base em *Ammorhynchus*, (segundo os autores seria o rincossauro com aparato de lâminas e sulcos mais antigo) que o estado plesiomórfico seria a presença de apenas um sulco na maxila. Whatley (2005) apresenta dois caracteres diferentes para codificar as variações encontradas nos sulcos maxilares dos rincossauros. Em seu caráter 50 são analisados quantos sulcos se estendem até a metade

anterior da maxila, sendo o estado plesiomórfico nenhum e o estado apomórfico um. Em sua matriz, entretanto, estão codificados três estados e não apenas dois. Já no seu caráter 51, é analisada a presença ou ausência de uma região sem dentes entre as fileiras dentárias mediais e a superfície oclusal posterior.

Na presente análise, não só é utilizada a presença de um segundo sulco medial, mas também a extensão deste sulco, além de não se reconhecer diferença entre sulco e uma região sem dentes na maxila interpretada por Whatley (2005). Diferentemente de Chatterjee (1980), Benton (1983c, 1984a, 1985, 1988), Dilkes (1995, 1998) e Langer *et al.* (2000a) não se reconhecem todas as diferentes espécies de *Rhynchosaurus* possuindo dois sulcos. Diferentemente de Benton (1990), Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) não se reconhece *R. articeps* possuindo dois sulcos, pois os materiais mais completos relacionados a este táxon (incluídos na OTU) não possuem a área oclusal da maxila exposta. Ainda *R. brodiei*, é reconhecido como possuindo apenas um sulco na maxila ao contrário do reconhecido por Benton (1990) e Langer (1996) que reconhecem dois sulcos neste táxon. Diferentemente de Whatley (2005), foi reconhecido dois sulcos alcançando a região anterior de '*Scaphonyx*' *sulcognathus*, UFRGS-0298, UFRGS-0290, *Stenaulorhynchus* e "Rincossauro de Mariante". Em relação a Hone & Benton (2008), se reconheceu dois sulcos na maxila do "Rincossauro de Mariante" ao contrário de apenas um, e não foi possível determinar o estado de *Fodonyx* e *H. mariensis* ao contrário de respectivamente dois sulcos e um sulco reconhecidos por estes autores.

43. Área lateral ao sulco principal da maxila. Menor que a área medial (0), maior ou igual (1). Reescrito de Benton (1990, 19), Langer (1996, C5), Langer & Schultz (2000b, 15), Langer *et al.* (2000, 6), Whatley (2005, 52) e Hone & Benton (2008, 44), modificado de Chatterjee (1980, 4).

Chatterjee (1980) apresenta *Mesodapedon* possuindo área lateral maior que área medial, além de *Supradapedon* e *Hyperodapedon* possuindo área medial maior. Benton (1990) apresenta *Mesosuchus*, *Howesia* e *Isalorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico. Langer (1996) apresenta *R. articeps*, *Supradapedon* e *Isalorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico. Whatley (2005) apresenta *H. gordonii* com o estado apomórfico. Hone & Benton (2008) apresentam *Ammorhynchus*, *Fodonyx* e *Isalorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico, além do "Rincossauro de Mariante" e *H. mariensis* com estado apomórfico e *Hyperodapedon* do Zimbábue com incerteza sobre sua codificação. Na presente análise *Mesosuchus* e *Howesia* não foram codificados neste caráter, dado que estes táxons não apresentam sulco na maxila. *R.*

articeps, *Fodonyx* e *H. mariensis* foram codificados como não passível de mensurar devido as condições da preservação (mandíbula adpressa). Ao contrário de alguns autores prévios *Mesodapedon*, *H. gordonii* e “Rincossauro de Mariante” foram reconhecidos como possuindo o estado plesiomórfico e *Supradapedon*, *Isalorhynchus* e *Ammorhynchus* foram reconhecidos como possuindo o estado apomórfico.

44. Formato da área lateral ao sulco principal. Formato de crista (0), formato de “almofada” (1). Langer *et al.* (2000a, 1). Figura 14.

Este caráter está relacionado a combinação do alargamento da área lateral com o aumento do número de fileiras laterais ao sulco principal. No entanto, não há correspondência perfeita entre o número de fileiras dentárias e o formato da área lateral, e por isso este caráter foi incluído na análise. Preferiu-se codificar a OTU *R. spenceri* como incerto, pois não foi possível acessar seguramente o estado encontrado nos materiais atribuídos a mesma. Com base nas fotos observadas, tanto da literatura, quanto as que foram acessadas de outras fontes é dúbia a interpretação, talvez apresentando um estado intermediário, não possível de se definir objetivamente.

45. Dentes maxilares laterais ao sulco principal. Formando uma linha clara (0), duas linhas claras (1), mais que duas (2). Modificado de Langer (1996, C10), Langer & Schultz (2000b, 16) e Langer *et al.* (2000a, 2).

Langer (1996) apresenta ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* e UFRGS-0298 possuindo bateria dentária na região lateral ao sulco principal. Langer & Schultz (2000b) apresentam *R. articeps* com o estado plesiomórfico. Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) e Langer *et al.* (2000a) apresentam *H. gordonii* possuindo mais do que duas fileiras dentárias na região lateral ao sulco principal da maxila. Na presente análise se reconhece a presença de apenas duas fileiras dentárias laterais ao sulco principal em ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* e UFRGS-0298, também existe dúvida na codificação de *R. articeps*, devido aos materiais mais completos não possuírem a região oclusal maxilar visível, e polimorfismo em *H. gordonii*, dado as ilustrações de Benton (1983c) ilustrarem diferentes espécimes com diferentes números de fileiras laterais.

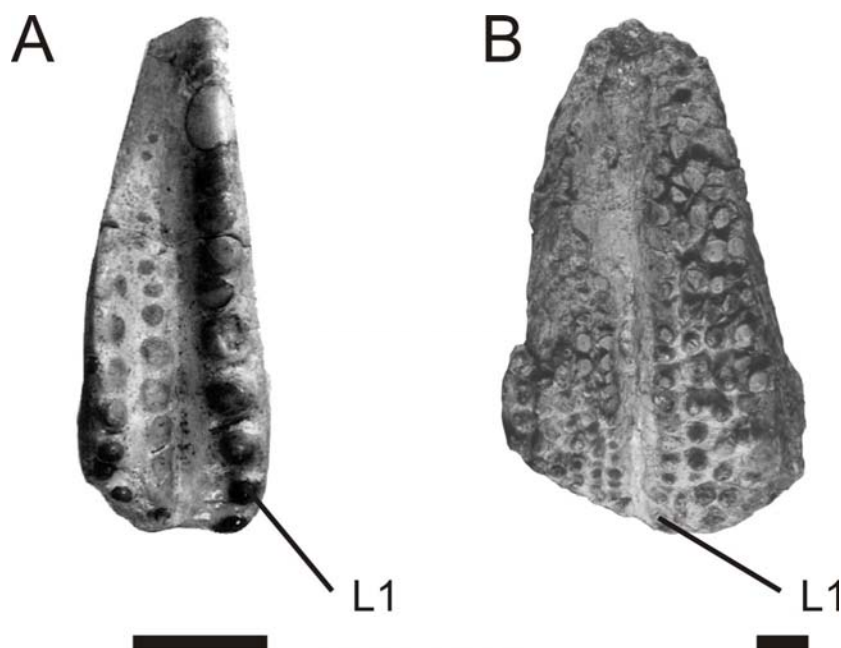


Figura 14 – Maxilas esquerdas em vista oclusal. A (*R. brodiei* GSM-59745)- Estado plesiomórfico, com região lateral ao sulco maxilar em formato de crista, B (*Supradapedon*) - Estado apomórfico, com região lateral ao sulco maxilar em formato de “almofada”. Barra de escala = 1cm. Legenda: **L1**= primeira fileira lateral ao sulco principal.

46. Números de fileiras de dentes mediais ao sulco principal maxilar. Duas (0), duas e dentes esparsos (1), três ou mais (2). Modificado de Langer (1996, C15) e Langer *et al.* (2000a, 3).

A codificação deste caráter leva em conta não somente os dentes oclusais, mas também os dentes linguais, e diferentemente de Langer (1996) são analisados tanto os táxons com sulco maxilar medial quanto os táxons sem o sulco medial.

47. Relação de número de fileiras dentárias na maxila. Mais mediais ao sulco principal (0), mais laterais ao sulco principal (1). Reescrito de Langer *et al.* (2000a, 7).

Langer *et al.* (2000a) apresenta *H. huenei* possuindo o estado plesiomórfico, entretanto, é reconhecido o estado apomórfico deste táxon, possuindo 5 fileiras longitudinais na região lateral e apenas 4 na região medial.

48. Dentes oclusais da placa dentária maxilar. 4 fileiras ou mais alcançando a metade anterior (0) duas ou três fileiras alcançando a metade anterior (1). Modificado de Whatley (2005, 53).

Whatley (2005) apresenta 4 estados neste caráter, incluindo os estados: uma única fileira de dentes e bateria dentária. Na presente análise reconheceu-se apenas dois estados nas OTUs do grupo interno. O estado tratando de uma única fileira dentária não é observado em

Rhynchosauria. Já o estado reconhecido por Whatley (2005) para *Mesosuchus* e *Howesia* (presença de baterias dentárias) não foi utilizado na presente análise, pois a presença de baterias dentárias é plesiomórfico para *Howesia* + Rhynchosauridae. Whatley (2005) apresenta ainda o “Rincossauro de Mariante” com codificação incerta. Na presente análise se reconhece a presença de um número reduzido de fileiras dentárias alcançando a metade anterior da maxila nesta OTU.

49. Borda medial maxilar na região posterior. Borda em forma de quina (0), borda arredondada com muitos dentes não linguais (1). Modificado de Langer (1996, C14). Figura 15.

Langer (1996) apresenta este caráter passível de mensuração apenas nos táxons que apresentam sulco medial maxilar, entretanto na presente análise utiliza-se a borda medial independente da presença de um segundo sulco, pois foi interpretada a homologia entre as bordas mediais maxilares em todas as OTUs do grupo interno, independentemente do número de sulcos maxilares. Langer (1996) reconhece ainda a presença da borda arredondada em *H. huenei* não reconhecida na presente análise.

50. Dentes linguais na maxila. Ausente (0), poucos dentes esparsos (1), ou um grande número de dentes na superfície lingual da maxila (2). Modificado de Chatterjee (1980, 3), Benton (1983c, 20; 1984a, Q4; 1985, Hyperodapedontinae 4; 1988, 17; 1990, 20), Dilkes (1995, 7; 1998, 63), Langer (1996, C4), Langer & Schultz (2000b, 17), Langer *et al.* (2000a, 5), Whatley (2005, 55) e Hone & Benton (2008, 45).

Hone & Benton (2008) apresentam o “Rincossauro de Mariante” sem dentes linguais na maxila, entretanto, foi possível reconhecer um grande número de dentes linguais nesta OTU.

51. Dentes da maxila. Só cônicos (0) cônicos e ântero-posteriormente comprimidos (piramidais) (1). Modificado Whatley (2005, 48). Figura 16.

Whatley (2005) incluiu outro estado, retirado na presente análise, tratando de dentes comprimidos lateralmente, encontrados apenas em seu grupo externo. Esta autora apresenta ainda ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*, UFRGS-0298, *H. huenei* e “Rincossauro de Mariante” com incerteza na codificação, mas na presente análise se reconheceu o estado apomórfico dos três primeiros e o estado plesiomórfico do último.

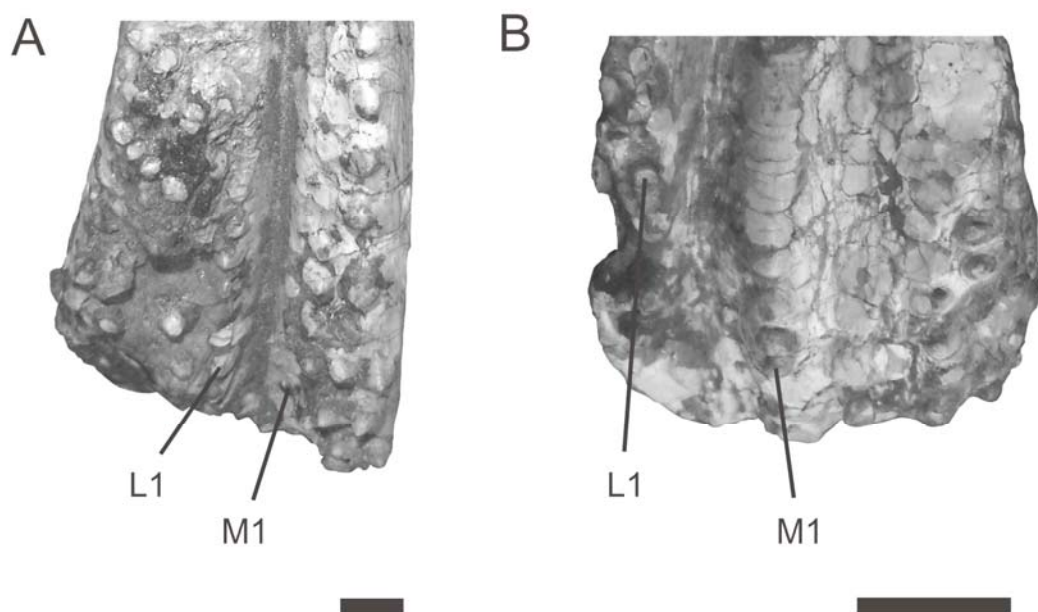


Figura 15 – Região posterior da placa maxilar em vista oclusal, A (UFRGS-0408)- Estado plesiomórfico com região medial em formato de quina, B (UFRGS-0298)- Estado apomórfico com borda medial arredondada com muitos dentes não linguais. A- Placa maxilar esquerda invertida, B- Placa maxilar direita. Barra de escala = 1cm. Legenda: **L1**= primeira fileira lateral ao sulco principal; **M1**= primeira fileira medial ao sulco principal.

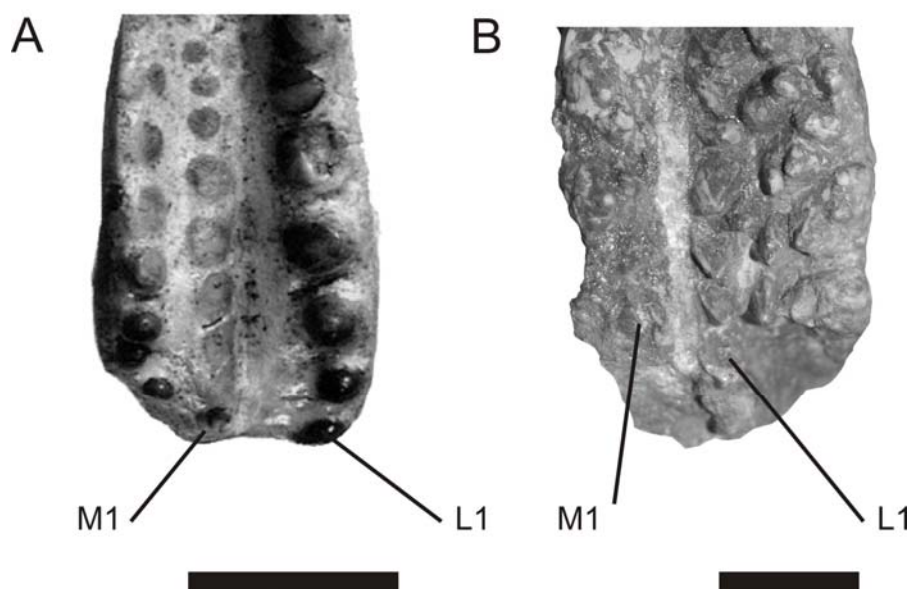


Figura 16 – Região posterior das placas maxilares esquerdas em vista oclusal, A (*R. brodiei* GSM-59745) - Estado plesiomórfico com dentes maxilares somente cônicos, B (18.4-Huene) - Estado apomórfico com dentes maxilares piramidais. Barra de escala = 1cm. Legenda: **L1**= primeira fileira lateral ao sulco principal; **M1**= primeira fileira medial ao sulco principal.

52. Dentes da primeira fileira lateral ao sulco principal (L1) e da segunda fileira lateral ao sulco principal (L2). Mesmo tamanho que os demais dentes (0), dentes da L1 maiores que os demais dentes (1) dentes da L2 maiores que os demais dentes (2). Modificado de Whatley (2005, 54).

Para a descrição da dentição maxilar foi usada a nomenclatura de Chatterjee (1974). As linhas laterais ao sulco principal são denominadas L1, L2, etc. e as linhas mediais ao sulco principal M1, M2, etc., sendo L1 e M1 as linhas adjacentes ao sulco principal. O caráter original de Whatley (2005) estava relacionado apenas ao tamanho dos dentes da L1, mas na presente análise se reconheceu em *S. sulcognathus*, UFRGS-0290 e *Hyperodapedon* de Wyoming a presença de dentes L2 maiores que os demais dentes, por isso a proposição do segundo estado. Whatley (2005) apresenta *Stenaulorhynchus* possuindo os dentes da L1 maiores que os demais dentes, mas não se reconheceu qualquer diferença significativa nos dentes da L1 neste táxon. Um aspecto peculiar da OTU *Hyperodapedon* de Wyoming é que, esta possui pequeno porte e apresenta na maxila duas fileiras de dentes laterais e uma medial. Esta fórmula dentária seria diferenciada em relação aos demais *Hyperodapedon*. Segundo Whatley (2005) e as observações da presente análise quanto a materiais juvenis, as primeiras fileiras dentárias maxilares a se formarem são L1, M1 e M2 como ocorre em UFRGS-0407, FZB-3506, MCNSJ-588 e MCNSJ-625, estas linhas seriam ainda homólogas as linhas encontradas nos táxons do Triássico Médio.

53. Número de lamina no dentário, na região posterior. Uma (0), duas (1). Langer & Schultz (2000b, 19), Langer *et al.* (2000a, 8); modificado de Benton (1985, Rhynchosaurinae 1; 1988, 15) e Whatley (2005, 57). Figura 17.

Do mesmo modo que o número de sulcos na maxila, o número de lâminas no dentário tem recebido historicamente muita importância nas reconstruções filogenéticas dos rincossauros. Inicialmente (Benton, 1985, 1988) os caracteres tratavam de uma correspondência entre o número de sulcos na maxila e lâminas no dentário. Langer & Schultz (2000b) pela primeira vez reconhecem a ausência de uma correspondência em todos os táxons entre o número de sulcos e lâminas, utilizando em sua análise filogenética um caráter tratando do número de sulcos e outro com número de lâminas. Estes autores, entretanto, reconhecem a presença de duas lâminas em *R. articeps*, *Stenaulorhynchus* e *R. spenceri*. Langer *et al.* (2000a), do mesmo modo, reconhecem a presença de duas lâminas em *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*. Whatley (2005) identifica a variação deste caráter em relação ao número

de campos dentários e a oclusão destes campos na região posterior do dentário. Este autor reconheceu a presença de dois campos dentário em praticamente todos os táxons do grupo interno (exceto em IML 3432 e MCNSJ 574 reconhecidos com apenas um campo dentário), nos demais táxons terminais foram reconhecidos dois campos em que apenas um oclude (*R. articeps*, *Stenaulorhynchus*, *R. spenceri*, “Rincossauro de Mariante”, ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus*, ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* UFRGS-0298, ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* UFRGS-0290 e UFRGS 0408), ou ainda os dois campos ocludindo (*Isalorhynchus*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. huenei*, UFRGS 0262 e UFRGS 0149). Na presente análise se definiu a presença de uma segunda lâmina medial no dentário a apenas em ‘*Scaphonyx*’ *sulcognathus* e UFRGS-0298. O caráter correlato que relaciona os campos dentários e sua oclusão não foi utilizado na presente análise devido à dificuldade de se delimitar com objetividade os campos dentários e relacionar quais dentes ocluíram com a maxila.

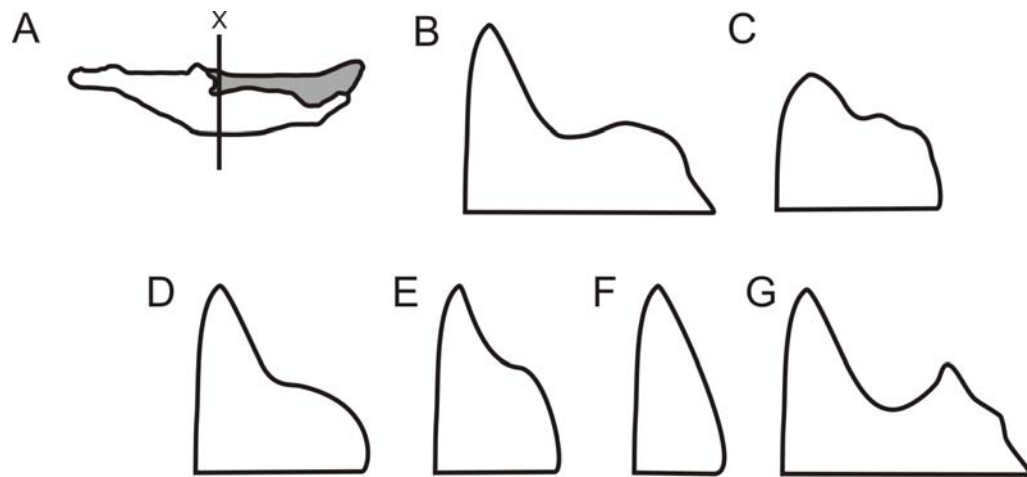


Figura 17 – Representação esquemática da topografia do dentário em diferentes OTUs. A- Representação esquemática de uma mandíbula esquerda em vista medial, com o dentário destacado e apontando o plano de corte X representados nos itens (B-G). B-F (B= *Stenaulorhynchus*, BMNH R-10007; C= *R. brodiei*, Gz-9501, D= *H. huenei*; E= UFRGS-0408; F= MCP-1693) - Estados plesiomórficos (1 lâmina) evidenciando as diferentes topografias do dentário consideradas plesiomórficas na análise, G (‘*S.*’ *sulcognathus*) - Estado apomórfico evidenciando a topografia do dentário com duas lâminas. Os diferentes cortes esquemáticos não estão na mesma escala.

54. Dentes comprimidos ântero-posteriormente no dentário. Ausentes (0), presentes (1). Modificado de Whatley (2005, 58).

Whatley (2005) apresenta no enunciado 3 estados para este caráter, mas em sua matriz de dados apresenta 4 estados, sendo que a distribuição do estado não listado no enunciado representa as OTUs de “*Hyperodapedon*” sem dentes na região lingual do dentário. Dentre os estados listados por Whatley (2005) no enunciado deste caráter, o estado que representa a presença de dentes comprimidos lateralmente não é reconhecido dentre os rincossauros e não foi considerado na presente análise. Whatley (2005) ainda introduz a terminologia “dentes pencilatos” que representaria a presença de dentes de pequeno tamanho, muito próximos uns dos outros e geralmente lateralmente comprimidos presente nas lâminas dentárias dos rincossauros. Esta terminologia não foi empregada na presente análise, pois a morfologia dos dentes presentes nas lâminas dentárias inclui compressão não só lateral mas também ântero-posterior, não cabendo a terminologia empregada. Whatley (2005) aponta também a presença destes dentes no espécime relacionado a *R. spenceri* (BRSUG-26542), mas em sua matriz codifica este táxon como não possuindo este estado. Na presente análise foram utilizados apenas dois estados, pois a diferença entre as OTUs do grupo interno está relacionada somente a presença ou ausência de dentes comprimidos nas lâminas do dentário.

55. Dentes dentários posteriores. Na metade anterior (0), na metade posterior do comprimento total da mandíbula (1). Reescrito de Langer (1996, B2), modificado de Langer & Schultz (2000b, 18) e Hone & Benton (2008, 48).

Langer (1996) apresenta *R. articeps* e “Rincossauro de Mariante” com o estado plesiomórfico, mas na presente análise optou-se por codificar dúvida quanto a este caráter, pois a preservação dos materiais não permite codificação confiável deste caráter. Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008) apresentam um caráter relacionando em qual das metades da mandíbula (anterior ou posterior) há um maior número de dentes. Todavia, a distribuição deste caráter é a mesma encontrada em relação à posição dos dentes posteriores do dentário. Hone & Benton (2008), ainda codificam *H. mariensis* e o “Rincossauro de Mariante” possuindo o estado apomórfico, mas as condições de preservação não permitem esta análise no holótipo de *H. mariensis* e no exemplar UFRGS-0315 do “Rincossauro de Mariante”.

56. Dentes linguais no dentário. Ausentes (0), formando uma única linha (1), formando mais de uma linha (2). Modificado de Chatterjee (1980, 6), Benton (1983c, 21; 1984a, Q7; 1985, Hyperodapedontinae 7; 1990, 21), Langer (1996, C8), Langer & Schultz (2000b, 20), Langer *et al.* (2000a, 9) e Hone & Benton (2008, 47). Figura 18.

A maioria dos trabalhos anteriores limita-se a analisar a presença ou ausência dos dentes linguais no dentário (Chatterjee, 1980; Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000b; Langer *et al.*, 2000a; Hone & Benton, 2008), sendo que Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008) reconhecem dentes linguais no dentário em *R. articeps*. Na presente análise não se reconheceu dentes linguais no dentário deste táxon devido à má preservação dos materiais. Benton (1990) apresenta um maior número de estados, relacionando o número de fileiras de dentes do dentário. No entanto, em nenhum dos seus estados restringe a análise das fileiras dentárias linguais, analisando em um mesmo caráter tanto as fileiras oclusais quanto linguais, na presente análise optou-se por diferenciar a análise das linhas de dentes oclusais e linguais, pois são nestes dentes que ocorrem as variações mais significativas.

57. Presença de um aglomerado de dentes linguais no dentário. Ausente (0), presente (1). Modificado de Benton (1985, Hyperodapedontinae 7), Langer (1996, C9), Langer & Schultz (2000b, 21), Langer *et al.*, 2000a, 10) e Whatley (2005, 56). Figura 18.

Este aglomerado de dentes reconhecido na presente análise foi tratado de diferentes formas na literatura, tendo recebido em alguns casos o nome de dentes linguais “primary” (Langer & Schultz, 2000b; Langer *et al.*, 2000a) considerados exclusivos de táxons com duas lâminas dentárias. Na presente análise as muitas fileiras de dentes encontrados mediais a lâmina medial do dentário das OTUs relacionadas à ‘*S.*’ *sulcognathus* são considerados homólogos ao grande número de dentes mediais a crista medial de *Stenaulorhynchus*, *R. spenceri* e “Rincossauro de Mariante”, mesmo que a presença de uma segunda lâmina no dentário não seja reconhecida nestes últimos táxons.

58. Intercentro ossificado nas vértebras truncais. Presente (0) ou ausente (1). Reescrito de Evans (1988, D5), Dilkes (1998, 80) e Whatley (2005, 72); modificado Dilkes (1995, 28), Langer & Schultz (2000b, 22) e Hone & Benton (2008, 52).

Evans (1988) não apresenta na descrição de seu caráter qual o estado seria apomórfico e qual o plesiomórfico, mas apresenta *Mesosuchus* e *Howesia* possuindo um estado diferente de Rhynchosauridae. Dilkes (1995), Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008), utilizam como caráter a presença ou ausência de intercentros pós-axiais, mas na presente análise utiliza-se a presença ou ausência de intercentro na região truncal, pois a variação deste caráter dentro do grupo interno ocorre nesta região. Hone & Benton (2008) apresentam a ausência de intercentros pós-axiais como apomorfia de Rhynchosauria, com *Mesosuchus*, *Howesia* e *Stenaulorhynchus* possuindo esta condição. Na presente análise reconheceu-se a

presença desta estrutura nestas OTUs. Hone & Benton (2008) apresentam ainda *H. mariensis* como possuindo o estado apomórfico, entretanto, o holótipo (utilizado aqui como OTU) não apresenta material pós-craniano dorsal preservado, e por isso este táxon foi codificado com incerteza.

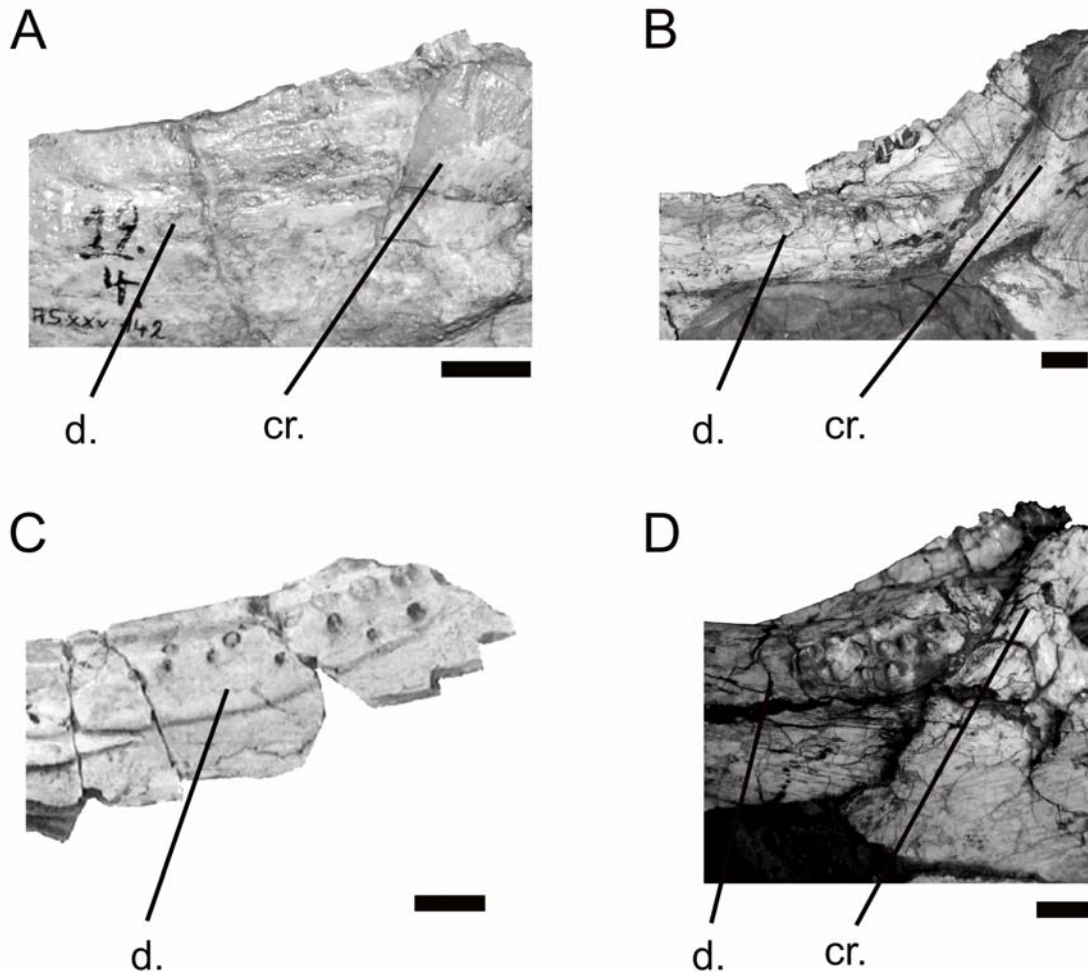


Figura 18 – Vistas mediais da região posterior dos dentários direitos. Caráter 56 - A (19.4-Huene) - Estado plesiomórfico ausência de dentes linguais dentários, B (UFRGS-0408) – Estado apomórfico, dentes linguais dentário formando uma linha, C e D (*R. brodiei*, Gz-9501 e UFRGS-0298 respectivamente) - Estados apomórficos com mais de uma fileira de dentes linguais dentários. Caráter 57 – A, B e C (19.4-Huene; UFRGS-0408; *R. brodiei*, Gz-9501) - Estados plesiomórficos, sem aglomerado de dentes mediais dentários, D (UFRGS-0298) – Estado apomórfico, com presença de aglomerado de dentes linguais dentários. Barras de escala = 1 cm. Fotografia C retirada de Benton, 1990, prancha 3. Legenda: **cr.**= coronóide; **d.**= dentário.

59. Epipófises pós-zigapofiseais cervicais. Em formato de espinho (0), em formato de crista (1). Modificado de Whatley (2005, 68).

Whatley (2005) reconhece pela primeira vez a variação dos estados das epipófises cervicais em Rhynchosauria, apresentando três estados, ausente (0), presente como espinho (1) ou presente como uma crista baixa (2). O estado ausente reconhecido em *Rhynchosaurus articeps* não foi considerado na presente análise devido à preservação do material não possibilitar a análise. Os demais estados encontrados por Whatley (2005) foram reescritos para o contexto da presente análise. Como Whatley (2005), foi reconhecido que *Mesosuchus*, *Howesia*, *Stenaulorhynchus* e *Isalorhynchus* apresentam epipófise em formato de espinho. No entanto, '*Scaphonyx*' *sulcognathus* (tomado como formato de espinho por Whatley, 2005) foi codificado com epipófise em formato de crista, sendo assim codificado com o mesmo estado que *H. gordonii*, *H. huxleyi* e UFRGS 0408 (reconhecidos como possuindo crista baixa por Whatley, 2005).

60. Espinhos neurais dorsais. Alto (0) ou baixo com altura menor que comprimento (1). Dilkes (1998, 85); reescrito de Whatley (2005, 75).

Dilkes (1998) apresenta espinhos neurais dorsais baixo como autapomórfico de *Stenaulorhynchus*. Como Whatley (2005), na presente análise se interpretou o estado encontrado em *Stenaulorhynchus* como plesiomórfico com base nas ilustrações de Huene (1938, figuras 13-25).

61. Epipófises pós-zigapofiseais truncais distais. Ausente (0), presente (1). Whatley (2005, 69).

62. Segunda costela sacral. Com entalhe entre a superfície de articulação com o ílio e o processo posterior (0), ou processo posterior contínuo com a superfície de articulação com o ílio (1). Modificado Dilkes (1998, 87) e Whatley (2005, 77). Figura 19.

Dilkes (1998) reconheceu três estados para o caráter sobre as costelas sacrais. Ausência de segunda costela sacral bifurcada; segunda costela sacral bifurcada com processo caudal não pontiagudo; e o ultimo estado costela bifurcada com processo posterior pontiagudo. Com estes estados este autor reconhece *Mesosuchus* e *Howesia* possuindo processo posterior pontiagudo; *Rhynchosaurus*, *Scaphonyx* e *Hyperodapedon* não possuindo processo posterior e *Stenaulorhynchus* possuindo processo posterior não pontiagudo. De forma semelhante à Dilkes (1998), Whatley (2005) reconhece processo posterior na segunda costela sacral em

todos rincossauros, definindo seu caráter com três estados. Processo posterior alongado e de mesma largura em toda sua extensão; processo posterior afilando; e processo posterior achatado se estendendo da margem posterior da costela. Desse modo, Whatley (2005) reconheceu *Mesosuchus*, *Howesia*, *R. articeps*, *Isalorhynchus*, *H. huxleyi* e UFRGS 0408 possuindo um processo posterior alongado e de mesma largura em toda sua extensão; *Stenaulorhynchus* possuindo processo posterior afilando e MSNSJ 680 possuindo processo posterior achatado. Observando a variação encontrada nas segundas costelas sacrais de rincossauros e as codificações apresentadas por Dilkes (1998) e Whatley (2005), interpretou-se que as diferenças codificadas por estes autores estão relacionadas à presença ou ausência de um entalhe que separa parte da região de articulação da costela com o ílio do processo posterior da costela. Deste modo, o estado observado por estes autores como único de *Stenaulorhynchus* trata-se apenas do estreitamento latero-medial do processo posterior da costela da segunda vértebra sacral deste táxon.

63. Espinhos neurais caudais proximais. Alto, com altura duas vezes maior que o comprimento (0), mais baixo, com altura menor que duas vezes que o comprimento (1). Modificado de Dilkes (1998, 88).

Dilkes (1998) apresenta seu caráter com 4 estados (sendo reconhecido apenas três em Rhynchosauria), *Mesosuchus*, *Howesia* e *Rhynchosaurus* apresentam espinhos neurais caudais proximais maior que três vezes o comprimento, *Scaphonyx* e *Stenaulorhynchus* possuem espinhos neurais caudais proximais com altura entre duas e três vezes maior que o comprimento e *Hyperodapedon* possui espinhos neurais caudais proximais com altura menor que comprimento. Na presente análise optou-se por apresentar apenas dois estados, pois a diferença reconhecida entre os estados 2 e 3 de Dilkes (1998) são pouco significativos dentre o grupo interno, seguindo a metodologia de Ramírez (2003) para definição dos estados dos caracteres contínuos.

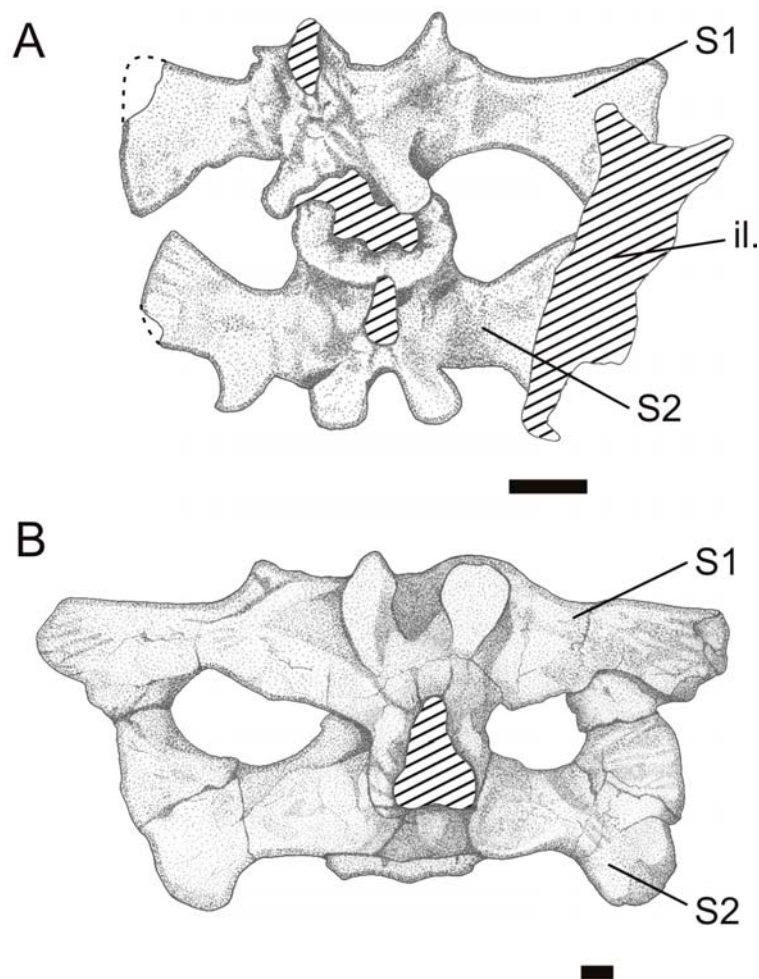


Figura 19 – Costelas sacrais em vista dorsal. A (*Mesosuchus*, SAM – 6046) – Estado plesiomórfico, com entalhe entre a superfície de articulação com o ílio e o processo posterior na costela da vértebra sacral 2, B (MCNSJ – 679) – Estado apomórfico, sem entalhe entre a superfície de articulação com o ílio e o processo posterior na costela da vértebra sacral 2. Barra de escala = 1 cm. Reconstituição de SAM – 6046 baseado em Dilkes (1998). Legenda: **il.**= ílio; **S1**= vértebra sacral 1; **S2**= vértebra sacral 2.

64. Razão entre comprimento (medio-lateral) do processo transversal caudal + costela caudal e comprimento (crânio-caudal) do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda. Menor ou igual a 1 (0), maior que 1 (1). Modificado Dilkes (1998, 89), Whatley (2005, 78), Hone & Benton (2008, 56).

Dilkes (1998), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) apresentam este caráter simplesmente relacionando os comprimentos do processo transversal caudal e do centro vertebral. Dilkes (1998) apresenta *Mesosuchus*, *Howesia* e *Stenaulorhynchus* possuindo processo transversal caudal maior que o centro vertebral caudal e *Rhynchosaurus*, *Scaphonyx* e

Hyperodapedon possuindo processo transverso caudal menor que comprimento do centro vertebral. Whatley (2005) apresenta *Mesosuchus*, *Howesia*, *Rhynchosaurus articeps* e UFRGS 0408 possuindo o processo transverso caudal maior que centro, e *Stenaulorhynchus*, *Isalorhynchus*, *H. gordonii* e *H. huxleyi* possuindo processo transverso caudal menor que comprimento do centro. Hone & Benton (2008) apresentam *Mesosuchus*, *Howesia* e *Stenaulorhynchus* possuindo processo transverso caudal maior que o centro vertebral caudal e *R. articeps*, *H. gordonii* e *H. huxleyi* possuindo o processo transverso caudal menor que o centro vertebral.

Whatley (2005), entretanto, reconhece a diferenciação entre o processo transverso caudal e costela caudal, em seu caráter 80, sem discutir se a medida do “processo transverso” foi feita com base somente no processo transverso ou com base no processo transverso juntamente com a costela caudal. No caso da codificação de *Isalorhynchus* como possuindo processo transverso curto, é provável que Whatley (2005) utilizou somente a extensão do processo transverso, pois este táxon apresenta suturas claras entre este e a costela.

Em muitos casos dentre os amniotas, no entanto, as costelas caudais estão fundidas aos processos transversos sem nenhum traço de sutura (Romer, 1956; Hoffstetter & Gasc, 1969), impossibilitando se estar seguro de que somente o processo caudal esteja sendo medido e codificado. Na presente codificação utiliza-se o processo transverso + costela caudal para medir esta variação, diminuindo a possibilidade de se analisar medidas não homólogas. Para uma definição mais precisa do caráter, utiliza-se ainda, a codificação dos processos transversos + costelas do terço proximal da cauda. Dado que em OTUs que apresentam grande parte da cauda preservada (e.g: MCNSJ-679), é possível reconhecer que os processos transversos + costelas caudais apresentam diferentes proporções nas diferentes regiões da cauda.

65. Processo transverso da interclavícula. Cada ramo menor que metade do ramo posterior (0) cada ramo com pelo menos metade do ramo posterior (1). Modificado de Dilkes (1998, 96, 97), Whatley (2005, 85, 86) e Hone & Benton (2008, 60).

Dilkes (1998) e Whatley (2005) utilizam dois caracteres tratando da região anterior da interclavícula. O primeiro caráter trata do formato desta região (96 de Dilkes, 1998 e 85 de Whatley, 2005), em que Dilkes (1998) apresenta *Mesosuchus* possuindo um formato de diamante (“broad diamond”), e *Rhynchosaurus*, *Stenaulorhynchus*, *Scaphonyx* e *Hyperodapedon* possuindo formato de âncora (“gracile ancor”). Utilizando o mesmo enunciado, Whatley (2005) apresenta não só *Mesosuchus* possuindo o estado plesiomórfico

mas também *Stenaulorhynchus*, e apresenta *R. articeps*, *R. spenceri*, *Isalorhynchus*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. sanjuanensis* e UFRGS 0408 possuindo o estado apomórfico. O segundo caráter tratado por estes autores analisa a presença de uma escavação entre as articulações das clavículas, ou a margem anterior ligeiramente convexa. Desta maneira, Dilkes (1998) reconhece *Mesosuchus* com escavação na margem anterior, *Rhynchosaurus*, e *Hyperodapedon* possuindo margem ligeiramente convexa, *Scaphonyx* com dúvida na codificação e *Stenaulorhynchus* possuindo polimorfismo. Já Whatley (2005), para este mesmo enunciado, apresenta *Mesosuchus* e *R. articeps* possuindo esta escavação na margem anterior e *Stenaulorhynchus*, *R. spenceri*, *Isalorhynchus*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. sanjuanensis* e UFRGS 0408 possuindo margem ligeiramente convexa. Hone & Benton (2008) utilizam apenas o caráter que analisa o formato da região anterior da interclavícula em formato de diamante ou âncora, e reconhecem o estado de formato de diamante em *Mesosuchus* e o estado de âncora em *R. articeps*, *R. brodiei*, *Stenaulorhynchus*, *H. gordonii*, *H. huxleyi* e *Scaphonyx*. Na presente análise se interpretou que os dois caracteres tratando da margem anterior da interclavícula são relacionados à extensão dos ramos laterais da interclavícula, sendo que a margem anterior em formato de diamante e com uma escavação é reconhecida quando os ramos laterais são curtos e as articulações com as clavículas são mais próximas, e que as diferenças reconhecidas entre os diversos autores para os táxons *R. articeps* e *Stenaulorhynchus* é derivado da falta de objetividade dos caracteres anteriormente propostos. A OTU UFRGS-0408 foi codificado com dúvida em todos os caracteres relacionados à interclavícula, pois esta não está preservada.

66. Expansão latero-medial no processo caudal da interclavícula. Distal (0) somente no terço médio (1). Modificado de Evans (1988, P10), Dilkes (1998, 98), Whatley (2005, 87) e Hone & Benton (2008, 61).

Evans (1988) apresenta Rhynchosauridae possuindo interclavícula em formato de T e com ramo bulboso, enquanto que *Mesosuchus* e *Howesia* não. Dilkes (1998) e Whatley (2005) definem dois estados presente em Rhynchosauria, sendo que Dilkes (1998) reconhece a ausência da expansão latero-medial distal da interclavícula em *Hyperodapedon*, e a presença desta expansão nos demais táxons utilizados em sua análise (*Mesosuchus*, *Howesia*, *Rhynchosaurus* e *Scaphonyx*). Whatley (2005) por sua vez reconhece a presença da expansão em *Mesosuchus*, *Stenaulorhynchus*, *Isalorhynchus*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. sanjuanensis* e UFRGS 0408, mas não em *R. articeps*. Hone & Benton (2008) reconhecem a presença de expansão latero-medial do ramo caudal da interclavícula em Rhynchosauria (*Mesosuchus*, *R.*

articeps, *R. brodiei*, *H. gordonii*, *H. huxleyi* e *H. sanjuanensis*). Na presente análise, como Hone & Benton (2008), reconheceu-se a presença de expansão no ramo caudal da interclavícula como plesiomorfia para Rhynchosauria, mas foram observados dois estados para este caráter dentre as OTUs do grupo interno.

67. Processo posterior do coracóide. Presente (0), ausente (1). Benton (1990, 23), Dilkes (1995, 24), Langer (1996, D11), Langer & Schultz (2000b, 25), Hone & Benton (2008, 58); reescrito de Whatley (2005, 82); modificado de Benton (1983c, 25; 1984a, Q8; 1985, Hyperodapedontinae 8; 1988, 21) e Dilkes (1998, 94).

Benton (1990) apresenta *Howesia* possuindo processo posterior do coracóide, entretanto, os elementos da cintura escapular deste táxon estão perdidos (Dilkes, 1995). Dilkes (1998) reconhece estado plesiomórfico para *Mesosuchus* e o estado apomórfico para *Rhynchosaurus*, *Stenaulorhynchus*, *Scaphonyx* e *Hyperodapedon*. No presente trabalho este caráter teve sua análise restrita ao processo posterior. Whatley (2005) apresenta *Stenaulorhynchus*, com dúvidas em sua codificação, argumentando contradição entre os diferentes materiais associados a este táxon. No entanto, o material IGP-317B, que se trata de um indivíduo adulto, possui seu coracóide (IGP-317J) completo e com processo posterior desenvolvido. Por isso a codificação na presente análise de *Stenaulorhynchus* como tal. Já Hone & Benton (2008) codificam *H. mariensis* não possuindo processo posterior do coracóide, no entanto, o holótipo deste táxon, utilizado na codificação desta OTU, não possui esta região anatômica preservada.

68. Forame do coracóide. Restrito ao coracóide (0), entre escápula e coracóide (1). Reescrito Langer (1996, D3), Langer & Schultz (2000b, 24) e Hone & Benton (2008, 59); modificado de Whatley (2005, 83).

Whatley (2005) atribui à existência do forame do coracóide relacionado à presença de um processo anterior do coracóide, reconhecendo quatro estados diferentes. Destes, apenas três estariam presentes em Rhynchosauria: processo anterior contata o próprio coracóide e forma o forame do coracóide, processo anterior contata a escápula sobrepondo parte da superfície medial da escápula e formando o forame entre escápula e coracóide, ou ainda processo anterior presente em formato de gancho não contatando nenhuma estrutura. Desta forma, aquela autora reconhece *Stenaulorhynchus* possuindo processo anterior contatando o próprio coracóide, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, '*Scaphonyx*' *sulcognathus* e *H. sanjuanensis* possuindo processo anterior do coracóide contatando a escápula, e *R. articeps* e *Isalorhynchus* possuindo

processo anterior em formato de gancho. Na presente análise, a proposta de Whatley (2005) para definir este caráter não foi utilizada, pois mesmo em OTUs com escápula e coracóide perfeitamente preservadas, como '*Scaphonyx*' *sulcognathus* e MCNSJ 679, não foi reconhecido esta relação entre forame do coracóide e a existência de um processo anterior do coracóide. Langer (1996) reconhece o forame do coracóide restrito ao coracóide em *Mesosuchus* e UFRGS 0262, mas segundo Dilkes (1998) não há evidência de forame no coracóide em *Mesosuchus*. Já em UFRGS 0262 não foi reconhecido o forame formado apenas pelo coracóide. Langer & Schultz (2000b) reconhecem *H. mariensis* como possuindo forame somente formado pelo coracóide e *H. sanjuanensis* possuindo o forame entre escápula e coracóide, mas no holótipo do primeiro não existem escápulas e coracóides preservados e no segundo não é possível definir o estado no holótipo devido à condição de preservação desta estrutura.

69. Margem dorsal do ílio. Processo anterior menor que 15 % do comprimento do processo posterior (0), maior que 15%, porém menor 50% que o comprimento do processo posterior (1), processo anterior maior que 50% do comprimento do processo posterior (2). Reescrito de Langer (1996, D1); modificado de Benton (1983c, 26), Dilkes (1995, 25; 1998, 102), Langer & Schultz (2000b, 27), Whatley (2005, 88) e Hone & Benton (2008, 62).

Benton (1983c) reconhece pela primeira vez a variação nas lâminas ilíacas como um caráter significativo, apresentando *Rhynchosaurus* com lâmina ilíaca anterior pequena e *Stenaulorhynchus*, '*Scaphonyx*', *Hyperodapedon* e '*Paradapedon*' possuindo lâmina ilíaca anterior grande. Dilkes (1995) apresenta *Mesosuchus*, *Howesia* e *Rhynchosaurus* possuindo no ílio processo anterior pequeno e posterior grande e *Stenaulorhynchus*, *Scaphonyx* e *Hyperodapedon* possuindo processo anterior do ílio tão grande quanto posterior. Dilkes (1998) apresenta em seu caráter quatro estados e reconhece em Rhynchosauria *Mesosuchus*, *Howesia* e *Rhynchosaurus* com a margem dorsal do ílio com processo posterior maior e processo anterior menor, e *Stenaulorhynchus*, '*Scaphonyx*' e *Hyperodapedon* possuindo margem dorsal do ílio com processos anterior e posterior igualmente desenvolvidos. Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008) apresentam seus caracteres como razão entre lâmina anterior e posterior do ílio, de modo que estes autores reconhecem *R. articeps*, *Stenaulorhynchus*, *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* possuindo lâmina anterior do ílio menor que lâmina posterior e somente *H. gordonii* e *H. huxleyi* com lâmina anterior tão grande quanto posterior. Whatley (2005) apresenta seu caráter como a relação do processo anterior com a margem ântero-ventral do ílio, reconhecendo três estado: projeção anterior pequena ou

ausente, projeção anterior desenvolvida, todavia, não ultrapassando a margem ântero-ventral do ílio e projeção anterior bem desenvolvida e ultrapassando a margem ântero-ventral do ílio. Whatley (2005) interpreta *Mesosuchus*, *Howesia* e *R. articeps* possuindo o primeiro estado, *Stenaulorhynchus* e *Isalorhynchus* possuindo o segundo estado e *H. gordonii* e *H. huxleyi* possuindo o terceiro estado. Na presente análise optou-se por utilizar o mesmo caráter de Langer (1996) que além de reconhecer melhor toda a variação encontrada nos ílios das OTUs do grupo interno (reconhecendo três estados para este caráter), apresenta uma medida objetiva dos processos anterior e posterior deste osso. Na análise de Langer (1996) obteve-se o mesmo resultado da presente análise, exceto por *Isalorhynchus* que foi analisado após os novos materiais descritos por Whatley (2005).

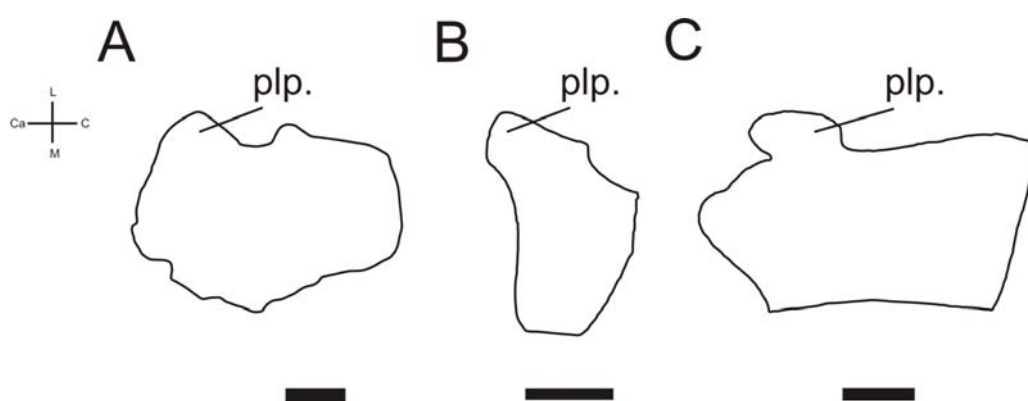


Figura 20 – Contorno da vista ventral dos púbis direitos. A (*Howesia*, SAM – 5886) – Estado plesiomórfico, processo lateral do púbis em formato de tubérculo, B (*H. gordonii*) – Estado apomórfico, processo lateral projetado, C (*Stenaulorhynchus*, IGMPT-317 A/B) – Estado apomórfico, processo lateral do púbis pedicelado. Barra de escala = 1 cm. A, modificado de Dilkes (1995), B, modificado de Benton (1983), C, modificado de Huene (1938). Legenda: **c.**= caudal; **ca.**= cranial; **l.**= lateral; **m.**= medial; **plp.**= processo lateral do púbis.

70. Processo lateral do púbis. Presente como tubérculo (0), projetado (1) ou pedicelado (2). Modificado de Dilkes (1998, 103), Whatley (2005, 89). Figura 20

Dilkes (1998) apresenta seu caráter apresentando presença ou ausência do processo lateral, interpretando a presença deste processo em todos os táxons de Rhynchosauria analisados. Whatley (2005) apresenta em seu caráter tratando do processo púbico lateral três estados sendo que reconhece em Rhynchosauria apenas dois destes. O primeiro estado reconhecido em Rhynchosauria é a presença deste processo sem expansão distal em *Mesosuchus*, *Howesia*, *R. articeps* e *H. gordonii*, e o segundo estado reconhecido é a presença deste processo com

expansão distal em *Stenaulorhynchus*, *Isalorhynchus* e *H. huxleyi*. Na presente análise se reconhece a presença do processo púbico lateral plesiomórfico em Rhynchosauria, mas foram reconhecidos três estados diferenciados.

71. Tubérculo púbico. Ausente (0), presente (1). Whatley (2005, 90). Figura 21.

72. Processo caudal do ísquio. Aproximadamente paralelo à coluna vertebral (0) ou orientado obliquamente a esta (1). Modificado de Whatley (2005, 92). Figura 21.

Whatley (2005) apresenta dois estados relacionados a este caráter, o primeiro com o processo caudal do ísquio orientado em ângulo agudo, reconhecido em *Mesosuchus*, *Howesia*, *R. articeps*, *Stenaulorhynchus* e *Isalorhynchus*, e o segundo com o processo caudal do ísquio reto ou ligeiramente côncavo, reconhecido em *H. gordonii*, *H. huxleyi* e UFRGS-0408. Todavia, na presente análise optou-se por analisar a diferença encontrada nos diferentes ângulos da orientação do processo caudal do ísquio nos dois estados de caráter ao invés de utilizar a forma deste processo no estado apomórfico como Whatley (2005).

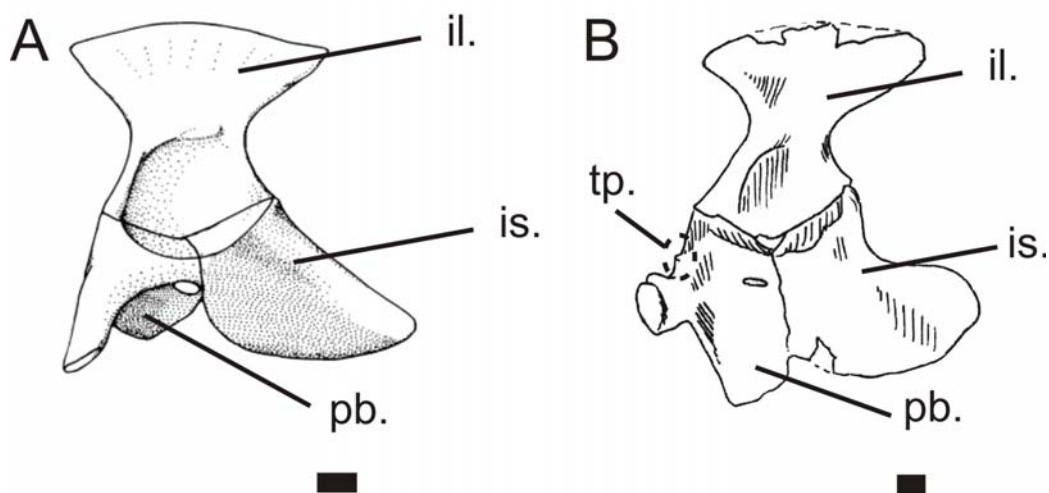


Figura 21 – Vista lateral das cinturas pélvicas, Caráter 71 – A (*H. gordonii*) – Estado plesiomórfico, ausência de tubérculo púbico, B (*Isalorhynchus*, FMNH-9-8-98-525) – Estado apomórfico, presença do tubérculo púbico. Caráter 72 – B (*Isalorhynchus*, FMNH-9-8-98-525) - Estado plesiomórfico com processo caudal do ísquio aproximadamente paralelo a coluna vertebral, A (*H. gordonii*) - Estado apomórfico com processo caudal do ísquio obliquamente orientado em relação à coluna vertebral. Barra de escala = 1cm. A, retirado de Whatley (2005, invertido); B, retirado de Benton (1983c). Legenda: **il.**= ílio; **is.**= ísquio; **pb.**= púbis; **tp.**= tubérculo púbico.

73. Tamanho relativo entre úmero e fêmur. Fêmur maior (0), fêmur e úmero de mesmo tamanho (1). Reescrito de Benton (1990, 24) Dilkes (1995, Excluído B.24; 1998, 106), Langer (1996, D2), Langer & Schultz (2000b, 26), Whatley (2005, 93) e Hone & Benton (2008, 64); modificado de Benton (1983c, 27); 1984a, Q9; 1985, Hyperodapedontinae 9; 1988, 22).

Benton (1983c) apresenta fêmur maior que úmero em *Stenaulorhynchus*, *Rhynchosaurus* e *Scaphonyx*, e ausência de fêmur maior que úmero em '*Paradapedon*' e *Hyperodapedon*. Benton (1984a, 1985 e 1988) apresentam fêmur de aproximadamente mesmo tamanho que úmero em *Scaphonyx* e *Hyperodapedon*. Dilkes (1995) não inclui este caráter em sua análise por considerar úmero tão longo quanto fêmur autapomórfico para *Hyperodapedon* (*sensu* Benton, 1990). Dilkes (1998) reconhece apenas *Hyperodapedon* possuindo razão 1:1 entre fêmur e úmero. Langer & Schultz (2000b) e Hone & Benton (2008) apresentam *H. sanjuanensis* possuindo fêmur maior que úmero, no entanto, não há úmero e fêmur completo preservado no holótipo de *H. sanjuanensis*, utilizado como OTU na presente análise. Whatley (2005) apresenta MCNSJ-574 possuindo razão 1:1 entre fêmur e úmero, todavia não se reconheceu este estado para esta OTU.

74. Posição do trocânter interno. Contínuo com a cabeça/faceta articular proximal (0) ou origina-se no eixo abaixo da superfície articular (1). Whatley (2005, 94).

Whatley (2005) reconhece *Stenaulorhynchus* possuindo o estado apomórfico, mas na presente análise se reconheceu o estado plesiomórfico deste táxon com base na ilustração de Huene (1938, pg. 23), e nas fotografias dos materiais.

75. Tamanho relativo das facetas articulares do astrágalo. Faceta tibial maior que a faceta do centrale (0), faceta do centrale maior ou do mesmo tamanho que a faceta tibial (1). Langer (1996, D5), Langer & Schultz (2000b, 28), Langer *et al.* (2000a, 11), Hone & Benton (2008, 68).

Langer & Schultz (2000b), Langer *et al.* (2000a) e Hone & Benton (2008) reconhecem o estado apomórfico em '*S. sulcognathus*', mas esta peça anatômica está preservada somente em UFRGS-0290 codificado na presente análise como uma OTU independente. Hone & Benton (2008) codificam ainda, *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* possuindo o estado

apomórfico, todavia os holótipos destes táxons, utilizados na presente análise como OTUs independentes, não apresentam esta peça anatômica preservada.

76. Tamanho do quarto tarsal distal. Comprimento duas vezes maior que outro tarsal distal (0), menos de duas vezes o tamanho de qualquer outro tarsal distal (1). Reescrito de Langer (1996, D8), Langer e Schultz (2000b, 29), Whatley (2005, 100) e Hone & Benton (2008, 72). Langer & Schultz (2000b) apresentam *R. articeps* e *R. spenceri* possuindo o quarto tarsal distal duas vezes maior que os demais tarsais distais e *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* possuindo o primeiro tarsal distal menor que duas vezes os outros tarsais distais. Na presente análise não se reconheceu este estado para estes táxons, pois *R. articeps* não possui esta peça anatômica suficientemente preservada (Benton, 1990). *R. spenceri* não possui o quarto tarsal distal preservado, pois o material EXEM-79/1992 utilizado para a codificação deste caráter por Langer & Schultz (2000b) (Langer com. pess.) foi associado à *Fodonyx* por Hone & Benton (2008), e codificado na presente análise juntamente com a OTU *Fodonyx*. Já *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* foram codificados com dúvida dado que os holótipos destes táxons (utilizados como OTUs independentes) não possuem esta peça anatômica preservada. Whatley (2005) codifica, do mesmo modo, *R. spenceri* possuindo o estado plesiomórfico, não reconhecido na análise, pois os materiais associados à OTU *R. spenceri* na presente análise não possuem esta região preservada. Hone & Benton (2008) codificam *R. articeps* com estado plesiomórfico, e *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* com o estado apomórfico, mas como explicado anteriormente estes táxons foram codificados com dúvida.

77. Comprimento do meta-tarsal I. Mais longo que largo (0), mais largo que longo (1). Reescrito de Langer (1996, D7); modificado de Benton (1983c, 28) e Hone & Benton (2008, 75).

Benton (1983c) apresenta o caráter como meta-tarsal I reduzido presente em *Stenaulorhynchus*, *Scaphonyx*, *Paradapedon* e *Hyperodapedon* e ausente em *Rhynchosaurus*. Hone & Benton (2008) apresentam o caráter como comprimento do meta-tarsal I em relação ao comprimento da primeira falange. Estes dois autores, entretanto, não apresentam codificações conflitantes com as da presente análise.

III.2.2 Caracteres não informativos para a análise de parcimônia

Os caracteres listados a seguir foram utilizados nas análises anteriores, mas não na presente análise por (1) serem invariáveis no grupo interno, (2) tratarem de autapomorfia de alguma OTU, ou (3) terem sido mal definido, ou não embasado em diferenças reais dentre as formas do grupo interno.

Chatterjee (1980)

1-Dentição pré-maxilar. Invariável no grupo interno.

2-Dentição maxilar na região oclusal, uma linha, ou várias linhas. Invariável no grupo interno.

7-Dentição palatal, várias linhas de dentes, uma linha, ausente. Invariável no grupo interno.

Benton (1983c)

2-Frontal mais longo que largo. Frontal mais largo que longo é autapomorfico de *Stenaulorhynchus*.

7-Parietal menor que (nasal + frontal). Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*.

8-Pterigóides direcionados posteriormente. Caráter de difícil codificação objetiva, e apesar de Benton (1983c) apresentar *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus* com estado diferente dos demais rincossauros, não se reconheceu estados diferentes quanto a este caráter no grupo interno.

12- *Dorsum sellae* alta. Caráter de codificação problemática dado que esta estrutura só é confiavelmente observada quando o neuro-crânio está desarticulado, além disso, não foi observado dentre as OTUs do grupo interno que possuíam esta estrutura preservada estados de caráter diferenciados. Apesar de Benton (1983c) apresentar *Stenaulorhynchus* com estado diferenciado.

13-Exoccipital fazendo parte do côndilo occipital. Invariável no grupo interno, apesar de Benton (1983c) apontar a participação do exoccipital no côndilo occipital de *Stenaulorhynchus* este estado não foi confirmado nesta análise.

14-Tubérculo esfenoccipital bifurcado ventralmente. Os tubérculos esfenoccipitais encontram-se na sutura entre o basioccipital e o basisphenóide sendo que a sutura divide estes

tubérculos em dois. Diferentes táxons apresentam diferentes divisões, mas não foi reconhecido nenhum padrão codificável, e nem mesmo um estado distinto em *Stenaulorhynchus* como proposto por Benton (1983c).

16-Fossa adutora se estendendo por mais do que a metade do comprimento total da mandíbula. Apesar de Benton (1983c), codificar *Stenaulorhynchus* como possuindo uma fossa adutora maior que metade do comprimento total da mandíbula este estado não pode ser confirmado nesta análise.

17- Dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno.

22-Vértebras pré-sacrais 8 e 9 reduzidas. Invariável no grupo interno.

23-Escápula comprimida. Benton (1983c) apresenta *Stenaulorhynchus* com escápula comprimida, no entanto, não foi reconhecida nenhuma característica relacionada à compressão deste elemento que diferencie *Stenaulorhynchus* das demais OTUs.

24- Fossa glenóide lateral grande. Benton (1983c) apresenta *Stenaulorhynchus* com grande fossa glenóide lateral. No entanto, não há nenhuma característica objetiva que demonstre uma condição diferenciada deste táxon para com os demais rincossauros.

Benton (1984a)

M1- Pré-maxila possuindo um pequeno número de dentes acrodontes, ou nenhum. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1).

M2 – Narina única medial. Invariável no grupo interno.

M3 – Parietais fundidos. Invariável no grupo interno.

M4 – Três tarsais proximais. Invariável no grupo interno.

N1 – Pré-maxila em formato de bico e sem dentes. Invariável no grupo interno. Caráter parcialmente duplicado (caráter M1).

N2 – Forame parietal ausente. Invariável no grupo interno.

N3 – Dentes anquilotecodontes. Invariável no grupo interno.

N4 – Bateria de dentes funcionais na maxila e dentário. Invariável no grupo interno.

O2 – Mandíbulas com aparato de lâminas e sulcos que se encaixam. Invariável no grupo interno.

O3 - Centrale grande e firmemente unido ao astrágalo. As condições encontradas no grupo interno não justificam estados de caráter diferenciados utilizável em uma análise filogenética.

P3 – Uma fileira de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17).

Q5 – Ausência de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Caráter parcialmente duplicado (P3).

Benton (1985)

Rhynchosauria 1-Pré-maxila possuindo um pequeno número de dentes acrodontes, ou nenhum. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1), Benton (1984a, caráter N1).

Rhynchosauria 2- Narina única medial. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2).

Rhynchosauria 3- Parietais fundidos. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, M3).

Rhynchosauria 4 – Presença de três tarsais proximais. Invariável no Grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4).

Rhynchosauroida 1 – Pré-maxila em formato de bico e sem dentes. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e N1), caráter duplicado na análise (Rhynchosauria 1).

Rhynchosauroida 2 – Forame parietal ausente. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2).

Rhynchosauroida 3 – Dentes com implantação anquilotecodonte. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3).

Rhynchosauroida 4 – Baterias de dentes funcionais na maxila e dentário. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4).

Rhynchosauridae 2 – Aparato de sulcos e lâminas das maxilas encaixantes. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2).

Rhynchosauridae 3 – Centrale grande e firmemente unido ao astrágalo. As condições encontradas no grupo interno não justificam estados de caráter diferenciados utilizável em uma análise filogenética. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O3), caráter parcialmente duplicado (Rhynchosauria 4).

Rhynchosaurinae 3 – Fileira única de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3).

Hyperodapedontinae 5 – Ausência de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3) e parcialmente duplicado (Rhynchosaurinae 3).

Evans (1988)

A4-Vértebras cervicais tão longas quanto as dorsais. Invariável no grupo interno. Apesar de Evans (1988) reconhecer a presença deste caráter em *Mesosuchus* não foi reconhecido estado diferenciado neste táxon.

C6-Fêmur frágil e sigmoidal. Não foram observados estados significativamente diferentes entre os rincossauros, nem mesmo *Mesosuchus* e *Noteosuchus* propostos como possuindo estado diferente dos demais rincossauros por Evans (1988).

D5-Borda posterior da fenestra temporal inferior abaulada. Caráter de difícil codificação objetiva não sendo reconhecido nos rincossauros estados diferentes codificáveis, apesar de Evans (1988) apontar *Mesosuchus* e *Howesia* com estados diferenciados.

E7- Primeiro carpal distal perdido ou fundido. Este caráter não é significativo na presente análise, pois a codificação só é possível em materiais com membro anterior articulado, encontrado apenas em *Mesosuchus* e *H. gordonii*.

E8-Perda do intermedius no carpo. Este caráter não é significativo na presente análise, pois a codificação só é possível em materiais com membro anterior em articulação, encontrado apenas em *Mesosuchus* e *H. gordonii*.

E11-Perda do forame perfurado no calcânhar. Invariável no grupo interno.

E15-Perda dos centrais da mão. Este caráter só seria codificável para *H. gordonii* devido à preservação desta peça anatômica, não sendo significativo na presente análise.

E23-Redução do comprimento do pé. Na presente análise não se reconheceu variação filogeneticamente codificável entre as OTUs do grupo interno em relação ao tamanho dos pés.

E30-Ílio curto em relação ao ísquio. Caráter subjetivo e insignificativamente variável no grupo interno, não justificando a inclusão deste caráter.

F1 – Pré-maxila com pequeno número de dentes acrodontes ou nenhum. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1).

F2 – Narina única medial. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2).

F3 – Centro cervical menor que das médio-dorsais. Invariável no grupo interno.

F4 – Falanges curtas em relação aos metapodiais. Caráter não definido objetivamente. Ainda, caracteres tratando objetivamente sobre o tamanho destas peças anatômicas foram incluídos na análise (76 e 77).

F5 – Três tarsais proximais com centrale incorporado na fileira proximal. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4).

G8-Ausência de cleitro. Invariável no grupo interno.

G10-Ausência de forame entre *ulnare* e *intermedius*. Este caráter só seria codificável para *H. gordonii* devido à preservação destas peças anatômicas, não sendo significativo na presente análise.

G15-Quadradojugal alto com reduzido processo anterior. Invariável no grupo interno.

H2-Costelas orientadas paralelas à coluna vertebral cervical. Invariável no grupo interno.

I4-Espinhos neurais dorsais altos e retangulares. Caráter de difícil codificação objetiva e insignificativamente variável no grupo interno que justifique a inclusão deste caráter.

I14-Primeiro tarsal distal aumentado. Autapomorfia de *Mesosuchus*.

I16-Comprimento do quinto meta-tarsal pelo menos duas vezes maior que o comprimento do segundo centro sacral. Invariável no grupo interno.

J2-Quadradojugal reduzido ou ausente. Invariável no grupo interno.

J7-Angular reduzido a menos que 1/3 da lateral da mandíbula. Invariável no grupo interno. Apesar dos rincossauros do Triássico superior possuírem o angular participando de uma área maior da lateral da mandíbula, a altura da mandíbula também aumenta tornando a proporção entre a altura do angular e a altura da mandíbula relativamente constante entre os rincossauros.

J9-Ausência de cleitro. Invariável no grupo interno. Caráter duplicado (G8).

J26-Perda de forame perfurador no calcânhar. Invariável no grupo interno.

K10-Três ou menos dentes pré-maxilares de cada lado. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosauria 1 e Rhynchosauroida 1).

K11-Região pré-maxilar em formato de cinzel. Invariável no grupo interno.

K22-Redução no comprimento dos meta-tarsais. Caráter de difícil codificação objetiva e insignificativamente variável no grupo interno que justifique a inclusão deste caráter.

K25-Ausência de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3).

K28-Dentes de secção transversal circular ou quadrada. Invariável no grupo interno. Apesar de haver diferenças na secção transversal dos dentes dos rincossauro os estados utilizados por Evans (1988) não variam dentre os táxons do grupo interno.

L2-Sutura fronto-parietal transversa. Caráter de difícil codificação objetiva que envolve diversos caracteres como formato do frontal, formato do parietal, mas que não variam substancialmente no grupo interno que represente estados diferentes.

L10-Processo paraoccipital distalmente expandido. Invariável no grupo interno.

L14-Supra-temporal quando presente alto. Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*.

M2-Centros cervicais menores que os centros dorsais médios. Invariável no grupo interno.

M6-Interclavícula em formato de T ou de cruz. Invariável no grupo interno.

O2-Forame parietal ausente na sutura fronto-parietal. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2), Benton (1985, caráter Rhynchosauroidea 2).

O8-Vértebra platicela. Invariável no grupo interno.

O9-Processo transversal longo nas vértebras dorsais. Caráter de codificação objetiva difícil e o comprimento dos processos transversos dorsais não variam consideravelmente no grupo interno.

O10-Costelas “de articulações” longas. Caráter de difícil codificação objetiva, sem, no entanto, variar significativamente no grupo interno.

P7-Dentes tecodontes. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroidea 3).

P9-Pós-orbital e frontal fundidos. Invariável no grupo interno. Apesar de Evans (1988) codificar *Mesosuchus* possuindo pós-orbital e frontal fundidos, não se reconhece este estado neste táxon.

Benton (1988)

2-Pré-maxila com poucos dentes acrodontes, ou nenhum. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 1), Evans (1988, caráter F1 e caráter K10).

3-Pré-maxila em formato de bico e sem dentes. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Evans (1988, caráter F1 e caráter K10), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 1), caráter parcialmente duplicado (caráter 2).

4- Narina única medial. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2).

7- Parietais fundidos. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 3).

8- Ausência de forame parietal. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 2), Evans (1988, caráter O2).

12- Dentes anquilotecodontes. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7).

13- Baterias dentárias na maxila e dentário. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 4).

14- Aparato maxilo-dentário encaixante. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2).

20- Ausência de dentes no pterigóide. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25).

23- Três tarsais proximais. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 4), Evans (1988, caráter F5).

24 - Centrale grande e proximamente associado ao astrágalo. Caráter de difícil codificação objetiva e parcialmente duplicado no caráter 23. As condições encontradas no grupo interno não variam consideravelmente a ponto de justificar um caráter diferenciado. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4 e caráter O3), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5).

Benton (1990)

2-Dentes pré-maxilares: presente (0) reduzido em número ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosauria 1 e caráter Rhynchosauroida 1), Evans (1988, caráter F1), Evans (1988, caráter K10), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 2 e caráter 3).

3- Formato da pré-maxila: margem ventral reta e com dentes (0), formato de bico e sem dentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter K10).

4- Narinas: narinas separadas e laterais (0), narina única medial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4).

6-Formato do frontal: mais longo que largo (0), mais largo que longo (1). Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 2).

8-Parietais: separados (0), fundidos (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 3), Benton (1988, caráter 7).

9-Forame parietal: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 2), Evans (1988, caráter O2), Benton (1988, caráter 8).

15- Implantação dentária: subtecodonte ou tecodonte (0), anquilotecodonte (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12).

17- Oclusão das mandíbulas: oclusão chata ou sobreposição unilateral dos dentes (0), aparato de sulcos e lâminas, onde a(s) lâmina(s) do dentário encaixam-se precisamente no(s) sulco(s) maxilar (es) (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 14).

22-Dentes no pterigóide: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20).

25-Número de tarsais proximais: duas (0), três com a incorporação do centrale (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4 e caráter O3), Benton (1985, caracteres parcialmente duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 23 e caráter 24).

26-Tamanho relativo do centrale: pequeno (0), grande e associado ao astrágalo (1). Invariável no grupo interno.

Dilkes (1995)

2- Pré-maxila e região anterior do dentário: dentes presentes (0), edêntula (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosauria 1 e caráter

Rhynchosauroida 1), Evans (1988, caráter F1), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 2 e caráter 3), Benton (1990, caráter 2).

3- Formato da pré-maxila: margem ventral horizontal (0), formato de bico (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter K10), Benton (1990, caráter 3).

4- Narinas externas: separadas (0), narina única medial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4).

5- Contato entre pré-maxila e frontal. Invariável no grupo interno.

6- Maxila: margem ventral horizontal (0), margem ventral convexa (1). Invariável no grupo interno.

8-Placa dentária maxilar: ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 4), Benton (1988, caráter 13).

10-Oclusão das mandíbulas: sobreposição unilateral (0), oclusão plana (1), lâminas e sulcos (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 14), Benton (1990, caráter 17).

11- Implantação dentária: subtecodonte (0), anquilotecodonte (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15).

16- Fusão dos parietais: ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 3), Benton (1988, caráter 7), Benton (1990, caráter 8).

19- Dentes no ramo palatal do pterigóide: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20), Benton (1990, caráter 22).

26-Razão entre largura distal do fêmur e comprimento total do fêmur: menor ou igual a 0.3 (0), maior que 0.3 (1). Invariável no grupo interno. Dilkes (1995) apresenta *Rhynchosaurus* com porção distal do fêmur menor que 0,3 do comprimento do fêmur, no entanto, esta codificação não foi confirmada devido à ausência desta região anatômica neste táxon (vide descrição de Benton, 1990), tornando-o invariável nos táxons do grupo interno.

27- Número de tarsais proximais: dois (astrágalo e calcâneo) (0), três (astrágalo, calcâneo e centrale) (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4), Benton (1985, caracteres parcialmente duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 23 e caráter 24), Benton (1990, caráter 25).

Excluído B9-Forame parietal: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2), Benton (1985, caráter Rhynchosauroides 2), Evans (1988, caráter O2), Benton (1988, caráter 8).

Langer (1996)

A2-Formato da abertura externa da narina. Aberturas externas separadas e laterais a latero-dorsais (0), narinas unidas em uma única abertura externa dorsal e mediana (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, caráter 4).

A3-Fusão dos parietais. Ausente (parietais separados e suturados entre si) (0), presente (anquilosados) (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 3), Benton (1988, caráter 7), Benton (1990, caráter 8), Dilkes (1995, caráter 16).

A4-Forame parietal. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, excluído B9).

A5-Morfologia dos pré-maxilares. Pré-maxilares com borda ventral horizontal (0), pré-maxila em formato de bico (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter K11), Benton (1990, caráter 3), Dilkes (1995, caráter 3).

A6 – Morfologia dos maxilares e dentários. Oclusão com maxilar e dentário retilíneo (0), oclusão maxilar convexo e/ou dentário côncavo (1). Invariável no grupo interno.

A7-Contato pós-orbital X frontal. Ausente (0), presente (1). Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*.

A8-Frontal bordeja a fenestra temporal superior. Não (0), sim (1). Autapomorfia de *Mesosuchus*.

A9-Borda lateral do frontal. Penetra na órbita (0), não penetra na órbita (1). Autapomorfia de “Rincossauro de Mariante”.

A11-Borda anterior do maxilar. Sem invaginação (0), com invaginação (1). Invariável no grupo interno.

A21-Contato pré-maxilar X pré-frontal. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno.

A22-Barra infra-temporal. Presente completa (0), ausente ou incompleta (1). Invariável no grupo interno.

A24-Formato do frontal. Mais longo que largo (0), mais largo que longo (1). Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 2), Benton (1990, caráter 6).

A25-Processo anterior dos nasais, penetrando na narina externa única. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno.

B3-Sínfise mandibular. Composta somente pelo dentário (0), composta pelo dentário mais o esplenial (1), composta somente pelo esplenial (2). Invariável no grupo interno.

C1-Dentes no pré-maxilar. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 1), Evans (1988, caráter F1), Evans (1988, caráter K10), Benton (1988 caracteres duplicados 2 e caráter 3), Benton (1990, caráter 2), Dilkes (1995, caráter 2).

C2-Substituição dentária. Polifiodonte (0), sem substituição: acréscimo posterior como em dentição acrodonte (1). Invariável no grupo interno.

C3-Dentes no pterigóide. Presentes (0), ausentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosaurinae 3 e caráter Hyperodapedontinae 5), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20), Benton (1990, caráter 22), Dilkes (1995, caráter 19).

C6-Aparato mastigatório de lâminas no dentário e sulcos na maxila. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 17), Benton (1990, caráter 17), Dilkes (1995, caráter 10).

C7-Número de sulcos maxilares no juvenil. Um (0), dois (1). Como este caráter implica na presença de um adulto e um juvenil de cada OTU, e a proposta desta análise de utilizar indivíduos como certas OTUs este caráter passa a não ter sentido na análise.

C11–Tipo de implantação dentária (*sensu* Wild, 1973, pg. 48). Acrodonte, pleurodonte ou pleuroacrodonte (0), subtecodonte ou protecodonte (1), tecodonte (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15), Dilkes (1995, caráter 11).

C12–Ligação do dente ao osso. Anquilotecodonte sem osso compacto (0), anquilotecodonte com osso compacto (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15), Dilkes (1995, caráter 11).

C13–Dentes marginais dos maxilares e do dentário. Uma linha de dentes (0), área portadora de dentes composta por baterias de dentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 4), Benton (1988, caráter 13), Dilkes (1995, caráter 8). Caráter parcialmente duplicado (C10).

D4–Tamanho do centrale. Menor que $\frac{1}{2}$ *astragalus* (em vista dorsal) ou inexistente (0), maior ou igual a $\frac{1}{2}$ *astragalus* (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1990, caráter 26).

D6 – Articulação distal da tíbia. Somente com *astragalus* (0), com *astragalus* e *centrale* (1). Invariável no grupo interno.

D9–Relação largura distal/ comprimento do fêmur. Bem menos que 0,3 (0), aproximadamente 0,3 (1). Mesmo caráter que Dilkes (1995, caráter 26). Dilkes (1995) e Langer (1996) apresentam *Rhynchosaurus* com porção distal do fêmur menor que 0,3 do comprimento do fêmur, no entanto, esta codificação não foi confirmada devido a ausência desta região anatômica neste táxon (vide descrição de Benton 1990), tornando-o invariável nos táxons do grupo interno.

Dilkes (1998)

4-Fenestra temporal inferior. Presente e fechada ventralmente (0), presente e aberta ventralmente (1), ou ausente (2). Invariável no grupo interno.

9–Pré-maxila e parte anterior do dentário. Dentes presentes (0), ou edêntula (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caracteres duplicados Rhynchosauria 1 e caráter Rhynchosauroida 1), Evans (1988, caráter F1), Evans (1988, caráter K10), Benton (1988,

caracteres parcialmente duplicados 2 e caráter 3), Benton (1990, caráter 2), Dilkes (1995, caráter 2), Langer (1996, caráter C1).

16-Maxila. Margem ventral horizontal (0), ou margem ventral convexa (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter de Dilkes (1995, caráter 6).

27-Forame parapineal. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N2), Benton (1985, caráter Rhynchosauroides 2), Evans (1988, caráter O2), Benton (1988, caráter 8), Benton (1990, caráter 9), Dilkes (1995, caráter excluído B9), Langer (1996, caráter A4).

35-Quadradojugal. Presente com processo anterior (0), presente sem processo anterior (1), ausente (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter G15).

39-Contato entre ectopterigóide e jugal. Restrito com área de contato aproximadamente igual ou menor que o contato entre ectopterigóide e pterigóide (0), ou ectopterigóide expandido caudalmente (1). Invariável no grupo interno.

43-Orientação do processo basipterigóide. Ântero-lateral (0), lateral (1). Invariável no grupo interno. Este caráter foi excluído dado que a diferença observada por Dilkes (1998) na orientação do processo basipterigóide é resultante do tamanho deste processo e não da orientação. Em todos os táxons observados as articulações basipterigóide apresentam orientação ântero-laterais, no entanto, quando os processos basipterigóide são bem desenvolvidos (condição plesiomórfica) esta orientação fica mais evidente, enquanto que no estado derivado esta orientação fica menos evidente.

46-Ramo ventral do opistótico em formato de clava. Ausente (0), presente (1). Autapomorfia de *Mesosuchus*.

54-Supra-occipital. Formato de placa (0), ou formato de pilar (1). Invariável no grupo interno.

55-Implantação dentária. Subtecodonte (0), anquilotecodonte (1), ou pleurodonte (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroides 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15), Dilkes (1995, caráter 11), Langer (1996, caráter C11 e caráter C12).

60-Placa dentária maxilar. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroides 4), Benton (1988, caráter 13), Dilkes (1995, caráter 8), Langer (1996, caráter C10), Langer (1996, caráter C13).

65-Oclusão das mandíbulas. Sobreposição unilateral (0), oclusão plana (1), aparato de lâminas e sulcos (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter

O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 14), Benton (1990, caráter 17), Dilkes (1995, caráter 10), Langer (1996, caráter C6).

66-Dentes vomerianos. Presente (0), ausente (1). Invariável no Grupo interno.

67-Dentes palatinos. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 7).

68-Dentes no ramo palatino do pterigóide. Presente em dois campos (0), presente em um campo (1), presente em três campos (2), ausente (3). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20), Benton (1990, caráter 22), Dilkes (1995, caráter 19), Langer (1996, caráter C3).

71-Sínfise mandibular. Formado amplamente ou na totalidade pelo dentário (0), formado somente pelo esplenial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Langer (1996, caráter B3).

72-Divergência dos dentários cranial a sínfise. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno.

73-Silhueta dentário-coronóide-surangular. Horizontal a convexo (0), ou côncavo caudal ao coronóide (1). Invariável no grupo interno.

77-Costelas cervicais frágeis e afilando, dispostas em ângulo agudo em relação à vértebra. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter H2).

78-Processo acessório das vértebras cervicais. Ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno.

81-Razão entre os comprimentos dos centros vertebrais médio-cervicais e médio-dorsais. Menor ou igual a 1 (0), maior que 1 e menor que 1.5 (1), ou maior que 1.5 (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter A4).

84-Arcos neurais médio-dorsais. Levemente escavados (0), ou fortemente escavados (1). Invariável no grupo interno.

91- Largura distal do espinho hemal. Equivalente a proximal (0), afilando (1), maior que largura proximal (2). Invariável no grupo interno, no entanto, não foi reconhecido em nenhuma OTU analisada o estado afilando. Todas OTUs do grupo interno apresentam estados muito semelhantes sem que seja possível de separar claramente.

95- Formato clavicular. Largo proximalmente (0), ou fino proximalmente (1). Invariável no grupo interno.

104- Ápron anterior do púbis. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno.

109- Centrale medial no carpo. Presente (0), ausente (1). Este caráter não é significativo na presente análise, pois a codificação só é possível em materiais com membro anterior em articulação, encontrado apenas em *Mesosuchus* e *H. gordonii*. Mesmo caráter que Evans (1988) caráter E8.

111- Proporções relativas do fêmur. Largura distal/comprimento total menor ou igual 0.3 (0), ou largura distal/comprimento total maior que 0.3 (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1995, caráter 26), Langer (1996, caráter D9). Dilkes (1995, 1998). Langer (1996) apresentam *Rhynchosaurus* com porção distal do fêmur menor que 0,3 do comprimento do fêmur, no entanto, esta codificação não foi confirmada devido à ausência desta região anatômica neste táxon (vide descrição de Benton 1990), tornando-o invariável nos táxons do grupo interno.

112- Número de tarsais proximais em uma linha transversa. Dois consistindo de astrágalo e calcâneo (0), ou três consistindo de astrágalo, calcâneo e centrale. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4), Benton (1985, caracteres parcialmente duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 23 e caráter 24), Benton (1990, caráter 25), Dilkes (1995, caráter 27). No entanto, Dilkes (1995, 1998) coloca a incorporação do centrale como tarsal proximal apenas em Rhynchosauridae enquanto que Benton (1985, 1988, 1990) e Evans (1988) em Rhynchosauria.

115- Forame perfurador. Entre astrágalo e calcâneo (0), ou entre regiões distal de tíbia e fíbula (1). Invariável o grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter E11).

116-Tubérculo lateral do calcâneo. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Apesar de Dilkes (1998) reconhecer a presença de tubérculo do calcâneo apenas em *Howesia*, *Stenaulorhynchus* e *Scaphonyx*, é observado a presença desta estrutura em todos os rincossauros.

118-Centrale. Presente e contata o tarsal distal 4 (0), ou presente e não contata o tarsal distal 4. Invariável no grupo interno.

121-Quinto tarsal distal. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno.

123-Razão dos comprimentos dos meta-tarsais I e IV. Maior ou igual a 0.4 (0), menor que 0.4 e maior ou igual que 0.3 (1), ou menor que 0.3 (2). Apesar de Dilkes (1998) codificar uma diferenciação com *Stenaulorhynchus* e *Hyperodapedon* com o estado 2 e *Mesosuchus*, *Rhynchosaurus* e *Scaphonyx* possuindo o estado 1, não se observa diferenças significantes entre os táxons do grupo interno que justifique a inclusão deste caráter.

124-Razão entre os dígitos 3 e 4. menor ou igual que 0.8 (0), maior que 0.8 e menor que 0.9 (1), ou maior que 0.9 (2). Dilkes (1998) não especifica se os dígitos medidos seriam dos membros anteriores ou posteriores. No entanto, dígitos completos não reconstituídos de rincossauros são raros sendo codificável confiavelmente para poucos táxons do grupo interno (*H. gordonii* e MCNSJ 574) que possuem o mesmo estado não sendo significativo na presente análise.

125-Pré-frontais. Separados ao longo da linha média (0) ou se encontrando na linha média (1). Invariável no grupo interno.

129- Zigapófises caudais. Inclínadas (0), ou parcialmente ou totalmente verticais (1). Invariável no grupo interno.

142-Sutura entre ectopterigóide e pterigóide. Sobreposição simples entre ectopterigóide e pterigóide (0), ou sobreposição complexa entre ectopterigóide e pterigóide. Não foi observada no grupo interno nenhuma diferença quanto à sutura ectopterigóide e pterigóide que justifique a inclusão de um caráter relacionado a estes estados.

Langer & Schultz (2000b)

23- Largura distal dos ossos chevron. (0) mesma largura ou mais largo que área proximal (0), afinando (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 91). No entanto, não foi reconhecido em nenhum dos táxons analisados o estado afinando. Todas OTUs do grupo interno apresentam estados muito parecidos sem que seja possível de separar claramente.

Langer et al. (2000a)

1-Área maxilar lateral ao sulco principal. 0-em formato de crista, suficiente para portar uma ou duas linhas longitudinais de dentes; 1- em formato de almofada, com superfície ventral grande e suficiente para portar diversas fileiras longitudinais de dentes. Este caráter trata de duas características não necessariamente coincidentes, que são o tamanho da área lateral ao sulco principal da maxila e o número de dentes nesta área, ainda o tamanho da área lateral possui íntima relação com seu formato. Áreas laterais menores levam ao formato de crista da área maxilar lateral ao sulco principal, enquanto que áreas maiores levam a um formato de almofada com várias fileiras dentárias.

Whatley (2005)

2-Tamanho relativo do rostro na linha média. Maior que 50% do comprimento total do crânio (0), ou menor que 50% do comprimento total do crânio (1). Invariável no grupo interno.

3-Fenestra temporal inferior. Presente e aberta ventralmente (0), presente e fechada ventralmente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 4). Apesar de Whatley (2005) apresentar *Rhynchosaurus articeps* possuindo o estado plesiomórfico, não é possível codificar este caráter para este táxon.

4-Formato da pré-maxila. Margem ventral horizontal (0), margem ventral direcionada ventralmente (1), ou em formato de colmilho (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter K11), Benton (1990, caráter 3), Dilkes (1995, caráter 3), Langer (1996, caráter A5), Dilkes (1998, caráter 16).

5-Contato pré-maxila pré-frontal. Ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Langer (1996, caráter A21), Dilkes (1998, caráter 7).

6-Pré-maxila. Dentes presentes (0), ou ausentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter M1 e caráter N1), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 1), Evans (1988, caráter F1), Evans (1988, caráter K10), Benton (1988, caracteres duplicados 2 e caráter 3), Benton (1990, caráter 2), Dilkes (1995, caráter 2), Langer (1996, caráter C11), Dilkes (1998, caráter 9).

7-Narinas externas. Separadas (0), ou narina única medial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, caráter 4), Langer (1996, caráter C11).

10-Maxila. Margem ventral horizontal (0), ou margem ventral convexa (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter de Dilkes (1995, caráter 6), Dilkes (1998, caráter 16).

12-Razão entre comprimento do nasal e frontal. Maior que 1.0 (0), ou menor ou igual a 1.0 (1). Invariável no grupo interno. Entretanto, Dilkes (1998, caráter 18) considera Rhynchosauria possuindo o frontal maior que o nasal enquanto que Whatley (2005, caráter 12) considera apenas Rhynchosauridae possuindo frontal maior que nasal. Na presente análise foi confirmado *Mesosuchus* e *Howesia* possuindo o frontal maior que o nasal, como o sugerido por Dilkes (1998).

23-Contato mediano dos parietais. Sutura presente (0), ou fundidos (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter

Rhynchosauria 3), Benton (1988, caráter 7), Benton (1990, caráter 8), Dilkes (1995, caráter 16), Langer (1996, caráter A3).

24-Superfície dorsal parietal. Ampla (0), ou com constrição e com crista sagital (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 26).

25-Forame parapineal. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, caráter 4), Langer (1996, caráter A4), Dilkes (1998, caráter 27).

27-Margem da órbita do jugal expandida lateralmente. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Apesar de Whatley (2005) ter reconhecido um estado apomórfico em *R. articeps* e *Stenaulorhynchus* não foi reconhecido nesta análise um estado diferenciado nestes táxons que justifique a utilização deste caráter.

34-Processo anterior do quadrado jugal. Presente (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter G15), Dilkes (1998, caráter 35).

40-Ramo ventral do opistótico em formato de clava. Presente (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 46). Dilkes (1998) apresenta apenas *Mesosuchus* com ramo ventral do opistótico desenvolvido, enquanto que Whatley (2005) além de *Mesosuchus* codifica *Stenaulorhynchus* com ramo ventral do opistótico desenvolvido. Na presente análise não se reconhece *Stenaulorhynchus* possuindo este estado, tornando este caráter autapomórfico de *Mesosuchus*.

43-Fenestra temporal inferior. Menor que a órbita (0), ou do mesmo tamanho ou maior que a órbita (1). Invariável no grupo interno.

44-Supra-occipital. Em formato de placa (0), ou em formato de pilar (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 54).

45-implantação dentária. Subtecodonte (0), ou anquilotecodonte (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15), Dilkes (1995, caráter 11), Langer (1996, caráter C11), Langer (1996, caráter C12), Dilkes (1998, caráter 55).

46-Curvatura individual dos dentes. Presente (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno.

47-Placa dentária maxilar. Ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter 4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 4),

Benton (1988, caráter 13), Dilkes (1995, caráter 8), Langer (1996, caráter C10), Langer (1996, caráter C13), Dilkes (1998, caráter 60).

49-Franjas dentárias na fileira dentária maxilar (L1). Ausente (0), ou presente consistentemente e direcionada medialmente (1). Whatley (2005) apresenta este caráter, apontando o estado derivado em Hyperodapedontinae. Entretanto, este caráter está intimamente ligado aos dentes piramidais encontrados na fileira L1 (caráter 48 de Whatley, 2005). Esta sobreposição de caracteres é mais evidente quando plotados na matriz, pois os táxons que apresentam L1 com franjas necessariamente apresentam dentes piramidais na L1. Na presente análise, se reconhece que as franjas apresentadas por Whatley (2005) são resultantes da compressão ântero-posterior dos dentes da L1. Inclusive, na análise de Whatley (2005), somente *H. gordonii* possui codificação diferente para estes dois caracteres sendo apomórfico para a compressão e duvidoso para a presença das franjas.

56-Dentes anteriores no dentário. Fileira única (0), bateria dentária (1), duas fileiras longitudinais ou campos bem definidos (2), ou ausentes (3). Apesar de Whatley (2005) considerar a região anterior do dentário como mais informativa para estudar a evolução da configuração dentária dos rincossauros, na presente análise foi reconhecido que tanto a região anterior quanto posterior apresentam as mesmas configurações dentárias. Entretanto, a região anterior seria menos informativa, pois as estruturas podem estar mascaradas pelo desgaste sofrido em estágios ontogenéticos anteriores.

59-Oclusão das mandíbulas. Sobreposição unilateral (0), oclusão plana (1), ou sulco e lâmina (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 14), Benton (1990, caráter 17), Dilkes (1995, caráter 10), Langer (1996, caráter C6), Dilkes (1998, caráter 65).

60-Dentes vomerianos. Presente (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 66).

61-Dentes palatinos. Presente (0), ou ausentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 67).

62-Dentes no ramo palatino do pterigóide. Presente em três campos (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20), Benton (1990, caráter 22), Dilkes (1995, caráter 19), Langer (1996, caráter C3), Dilkes (1998, caráter 68).

65-Sínfise mandibular. Formado amplamente ou inteiramente pelo dentário (0), ou formada somente pelo esplenial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Langer (1996, caráter B3), Dilkes (1998, caráter 71).

66-Divergência do dentário anterior à sínfise. Ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 72).

70-Costelas cervicais. Frágeis, afilando, em um ângulo agudo em relação à vértebra (0), ou robusta com extremidade distal obtusa (1). Invariável no grupo interno. Apesar de Whatley (2005) reconhecer o estado plesiomórfico em *Stenaulorhynchus*, na presente análise não se reconheceu este estado para este táxon. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter H2), Dilkes (1998, caráter 77).

71-Processo acessório nas costelas cervicais. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 78).

73-Razão entre o comprimento do centro vertebral médio-cervical e comprimento do centro vertebral médio-dorsal. Maior que 1.5 (0), menor ou igual a 1.0 (1), ou maior que 1.0 e menor que 1.5 (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter A4), Dilkes (1998, caráter 81).

74-Superfície lateral dos arcos neurais sobre o processo transversal nas vértebras dorsais posteriores. Levemente escavada (0), ou profundamente escavada (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 84).

76-Região lombar. Não diferenciada (0), costelas de pelo menos poucas das últimas pré-sacrais projetando lateralmente, mas não expandida (1), ou costelas de pelo menos poucas das últimas pré-sacrais projetando lateralmente e expandidas distalmente (2). Invariável no grupo interno. Whatley (2005), apresenta 3 estados no enunciado e apenas dois na matriz, sendo a codificação indicando a OTU MCNSJ-680 como autapomórfico com últimas pré-sacrais projetando lateralmente mas não expandidas. Observando esta OTU, não é claro nenhum estado de caráter distinguível dos demais táxons.

79-Zigapófises caudais. Inclínadas (0), ou praticamente ou totalmente verticais (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998) caráter 129. Whatley (2005) apresenta *R. articeps* possuindo as zigapófises caudais inclínadas. No entanto, a morfologia das vértebras caudais de *R. articeps* apresenta o mesmo estado dos demais rincossauros do grupo interno.

80-Primeira costela caudal proximalmente. Levemente recurvada (0), projetando lateralmente (1), ou angulada agudamente na direção posterior (2). O estado 2 seria autapomórfico de *Isalorhynchus*, o estado 1 estaria presente em *R. articeps* e na OTU

MCNSJ-681 de Whatley (2005), já o estado 0 é codificado para os demais táxons. A diferenciação de costelas caudais dos processos transversos caudais nesta análise só foi possível em *Isalorhynchus* e 23A-Huene, devido à preservação do material, sendo que estes apresentam o mesmo estado de caráter, tornando este caráter não significativo na presente análise.

81-Largura distal dos espinhos hemais proximais em vista lateral. Grandemente expandido (0), afilando (1), ou pouco maior ou aproximadamente de mesma largura em toda a estrutura (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 91), Langer & Schultz (2000b, caráter 23). No entanto, não foi reconhecido em nenhum dos táxons analisados o estado afilando. Todas OTUs do grupo interno apresentam estados muito parecidos sem que seja possível separar claramente.

84-Formato clavicular. Largo proximalmente (0), ou fino proximalmente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 95). Whatley (2005) reconhece '*Scaphonyx*' *sulcognathus* como possuindo clavícula larga proximalmente, no entanto, este táxon não possui esta peça anatômica preservada.

91-Ápron anterior do púbis. Ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 104). Em sua discussão do caráter Whatley (2005) sugere a presença de um ápron anterior no púbis de um espécime de *R. articeps* (BATGM-M20A e BATGM-M20B), mas em sua matriz não apresenta a codificação deste estado para este táxon.

95-Proporções do fêmur. Largura distal/comprimento total menor ou igual a 0.3 (0), ou largura distal/comprimento total maior que 0.3 (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1995, caráter 26), Langer (1996, caráter D9), Dilkes (1998, caráter 111). Dilkes (1995, 1998) e Langer (1996) apresentam *Rhynchosaurus* com porção distal do fêmur menor que 0,3 do comprimento do fêmur e Whatley (2005) apresenta *R. articeps* como possuindo esta relação maior que 0.3. No entanto, nenhuma destas codificações foi confirmada devido à ausência desta região anatômica adequadamente preservada neste táxon (vide descrição de Benton 1990), tornando este caráter invariável no grupo interno.

96-Número de tarsais proximais. Dois, consistindo de astrágalo e calcâneo (0), ou três, consistindo de astrágalo calcâneo e centrale (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4), Benton (1985, caracteres parcialmente duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 23 e caráter 24), Benton (1990, caráter 25), Dilkes (1995, caráter 27), Dilkes (1998, caráter 112). No entanto, Dilkes (1995, 1998) e Whatley (2005)

colocam a incorporação do centrale como tarsal proximal apenas em “Rhynchosauridae” enquanto que Benton (1985, 1988, 1990) e Evans (1988) em Rhynchosauria.

97-Forame entre astrágalo e calcâneo. Presente (0), ou ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter E11), Dilkes (1998, caráter 115). O estado 0 é reconhecido em *R. articeps* por Whatley (2005), mas na presente análise não foi possível acessar o estado deste táxon. Tornando o grupo interno invariável para o caráter.

98-Centrale contata a tibia. Ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno.

99-Centrale contatando o tarsal distal IV. Presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 118).

101 – Razão entre comprimento dos meta-tarsais I e IV. Maior ou igual a 0.4 (0), menor que 0.4 e maior ou igual a 0.3 (1), ou menor que 0.3 (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 123). Apesar de aparentemente haver uma diferenciação codificada por Dilkes (1998) que coloca apenas *Stenaulorhynchus* e *Hyperodapedon* com o estado derivado, e Whatley (2005) apresentar certa variação entre os espécimes de *Hyperodapedon* incluídos na análise, não se observa diferenças significantes entre os táxons do grupo interno que justifique estados diferenciados entre as OTUs do grupo interno.

Hone & Benton (2008)

3-Fenestra temporal inferior: fechada ventralmente (0), aberta ventralmente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998) caráter 4, Whatley (2005) caráter 3.

4-Narinas externas: separadas (0), narina única medial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2 e caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, caráter 4), Langer (1996, caráter C11), Whatley (2005, caráter 7).

6-Margem ventral da pré-maxila: horizontal (0), direcionada ventralmente e formando... (1). Invariável no grupo interno. Apesar de estar faltando o término da frase este caráter é provavelmente o mesmo caráter que Evans (1988, caráter K11), Benton (1990, caráter 3), Dilkes (1995, caráter 3), Langer (1996, caráter A5), Dilkes (1998, caráter 16), Whatley (2005, caráter 4).

7-Contato entre pré-maxila e pré-frontal: ausente (0), ou presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Langer (1996, caráter A21), Dilkes (1998, caráter 7), Whatley (2005, caráter 5).

8-Margem ventral da maxila: horizontal (0), convexa (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter de Dilkes (1995, caráter 6), Dilkes (1998, caráter 6), Whatley (2005, caráter 10).

13-Formato do frontal: mais longo que largo (0), mais largo que longo (1). Autapomorfia de *Stenaulorhynchus*. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 2), Benton (1990, caráter 6), Langer (1996, caráter A24).

20-Parietais: separados (0), fundidos (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M3), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 3), Benton (1988, caráter 7), Benton (1990, caráter 8), Dilkes (1995, caráter 16), Langer (1996, caráter A3), Whatley (2005, caráter 23).

21-Superfície dorsal do parietal: ampla (0), com constrição e crista sagital (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 26), Whatley (2005, caráter 24).

22-Forame parietal: sempre ou algumas vezes presente (0), sempre ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M2), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 2), Evans (1988, caráter F2), Benton (1988, caráter 4), Benton (1990, caráter 4), Dilkes (1995, caráter 4), Langer (1996, caráter A4), Dilkes (1998, caráter 27), Whatley (2005, caráter 25).

25-Processo anterior do quadrado jugal: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter G15), Dilkes (1998, caráter 35), Whatley (2005, caráter 34).

27-Sutura ectopterigóide e pterigóide: sobreposição complexa (0), sobreposição simples (1). Não foi observado no grupo interno nenhuma diferença quanto à sutura ectopterigóide e pterigóide que justifique a inclusão de um caráter relacionado a estes estados. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 142).

32-Orientação do processo basipterigóide. Ântero-lateral (0), lateral (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 43). Este caráter foi excluído dado que a diferença observada por Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) na orientação do processo basipterigóide é resultante do tamanho deste processo e não da orientação. Em todos os táxons observados as articulações basipterigóide apresentam orientação ântero-laterais, no entanto, quando o processo basipterigóide é bem desenvolvido (condição plesiomórfica), esta orientação fica mais evidente, enquanto que no estado derivado esta orientação fica menos evidente.

33-Ramo ventral do opistótico em formato de clava: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 46), Whatley (2005, caráter 40). Dilkes (1998) caráter 46 apresenta apenas *Mesosuchus* com ramo ventral do opistótico desenvolvido, enquanto que Whatley (2005) além de *Mesosuchus* apresenta *Stenaulorhynchus* com ramo ventral do opistótico desenvolvido. Já Hone & Benton (2008) reconhecem o ramo ventral do opistótico expandido em *Mesosuchus* e *Fodonyx*. Na presente análise não se reconhece o estado derivado em *Stenaulorhynchus* e *Fodonyx*, tornando este caráter autapomórfico de *Mesosuchus*.

34-Formato do supra-occipital: em formato de placa ou no formato de V invertido (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 54), Whatley (2005, caráter 44).

37-Sínfise mandibular: formado amplamente pelo dentário (0), formado somente pelo esplenial (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Langer (1996, caráter B3), Dilkes (1998, caráter 71), Whatley (2005, caráter 65).

38-Divergência dos dentários na frente da sínfise: ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 72), Whatley (2005, caráter 66).

39-Implantação dentária: subtecodonte ou tecodonte (0), anquilotecodonte (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N3), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 3), Evans (1988, caráter P7), Benton (1988, caráter 12), Benton (1990, caráter 15), Dilkes (1995, caráter 11), Langer (1996, caráter C11), Langer (1996, caráter C12), Dilkes (1998, caráter 55), Whatley (2005, caráter 45).

40-Dentes pré-maxilares: presentes (0), ausentes (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 1), Benton (1984a, caráter 1), Benton (1985, caráter Rhynchosauria 1), Evans (1988, caráter K10), Benton (1988, caracteres duplicados 2 e caráter 3), Benton (1990, caráter 2), Dilkes (1995, caráter 2), Langer (1996, caráter C11), Dilkes (1998, caráter 9), Whatley (2005, caráter 6).

41-Número de fileiras dentárias na maxila: fileira única (0), múltiplas fileiras (baterias) dentárias (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter N4), Benton (1985, caráter Rhynchosauroida 4), Benton (1988, caráter 13), Dilkes (1995, caráter 8), Langer (1996, caráter C10), Langer (1996, caráter C13), Dilkes (1998, caráter 60), Whatley (2005, caráter 47).

42-Oclusão dentária: sobreposição unilateral (0), oclusão plana (1), aparato das mandíbulas com sulcos e lâminas (2). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter O2), Benton (1985, caráter Rhynchosauridae 2), Benton (1988, caráter 14),

Benton (1990, caráter 17), Dilkes (1995, caráter 10), Langer (1996, caráter C6), Dilkes (1998, caráter 65), Whatley (2005, caráter 59).

49-Dentes vomerianos: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 66), Whatley (2005, caráter 60). No entanto, Dilkes (1998) e Whatley (2005) apresentam *Rhynchosaurus* não possuindo dentes vomerianos, enquanto que Hone & Benton (2008) apresentam dúvida sobre a codificação deste táxon. Na presente análise não se reconhece dentes vomerianos neste táxon.

50-Dentes palatinos: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Chatterjee (1980, caráter 7), Dilkes (1998, caráter 67), Whatley (2005, caráter 61). Chatterjee (1980) aponta a presença de dentes palatinos em *Mesosuchus*, *Howesia*, *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus* ao contrário de Dilkes (1998), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) que apontam apenas em *Mesosuchus* e *Howesia*. Na presente análise é seguida a visão de Dilkes (1998), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008), dado que não foram observados dentes palatinos em *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus*.

51-Dentes pterigoideanos: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1983c, caráter 17), Benton (1984a, caráter P3), Benton (1985, caráter Rhynchosaurinae 3), Evans (1988, caráter K25), Benton (1988, caráter 20), Benton (1990, caráter 22), Dilkes (1995, caráter 19), Langer (1996, caráter C3), Dilkes (1998, caráter 68), Whatley (2005, caráter 62). Evans (1988), Benton (1990), Dilkes (1995, 1998), Langer (1996) e Whatley (2005) codificam Rhynchosauridae não apresentando dentes no pterigóide, Benton (1983c, 1985) apresentam *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus* possuindo 1 linha de dentes no pterigóide, Dilkes (1998) apresenta dúvida nas codificações de *Howesia* e *Stenaulorhynchus*, já Hone & Benton (2008) apresentam *Howesia* e Rhynchosauridae não possuindo dentes no pterigóide. Nesta análise concordamos com a visão de Evans (1988), Benton (1990), Dilkes (1995), Langer (1996) e Whatley (2005) dado que não foi observado dentes pterigoideanos em *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*, mas foram observados em *Howesia*.

53-Costelas cervicais frágeis e afilando: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter H2), Dilkes (1998, caráter 77), Whatley (2005, caráter 70). Apesar de Evans (1988) utilizar como caráter apenas a disposição das costelas cervicais em relação às vértebras, esta disposição e a morfologia das costelas são coincidentes. Evans (1988), Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) apresentam Rhynchosauridae sem costelas cervicais frágeis e afiladas paralelas as vértebras cervicais enquanto que Whatley (2005) apresenta *Stenaulorhynchus* possuindo este estado também. Na

presente análise é seguida a visão de Evans (1988), Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008), pois não se verificou o estado plesiomórfico em *Stenaulorhynchus*.

54-Processo acessório das costelas cervicais: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 78), Whatley (2005, caráter 71). Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) apresentam Rhynchosauridae não possuindo o processo acessório das costelas cervicais, e Whatley (2005) apresenta *Stenaulorhynchus* possuindo tal processo acessório. Na presente análise não foi reconhecido em *Stenaulorhynchus* o estado plesiomórfico reconhecido por Whatley (2005).

55-Arcos neurais das médio-dorsais: fortemente escavado (0), pouco escavado (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 84), Whatley (2005, caráter 74). Hone & Benton (2008), diferentemente de Dilkes (1998) e Whatley (2005), colocam *R. articeps* e *R. brodiei* com as vértebras muito escavadas, entretanto, não foi observada diferença nos estados de caracteres destes dois táxons que justifique a presença de dois estados dentro de Rhynchosauridae.

57-Largura distal dos ossos chevron relativa à largura da área proximal: mesma largura ou maior (0), fina/afilando (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 91), Langer & Schultz (2000b, caráter 23), Whatley (2005, caráter 81). No entanto, não foi reconhecido em nenhum dos táxons analisados o estado afilando. Todas OTUs do grupo interno apresentam estados muito parecidos sem que seja possível separar claramente os estados.

63-Ápion anterior no púbis: ausente (0), presente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 104), Whatley (2005, caráter 91).

65-Proporções relativas do fêmur, largura distal /comprimento total: menor que 0.3 (0), maior que 0.3 (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1995, caráter 26), Langer (1996, caráter D9), Dilkes (1998, caráter 111), Whatley (2005, caráter 95). Dilkes (1995, 1998), Langer (1996) e Hone & Benton (2008) apresentam *Rhynchosaurus* com porção distal do fêmur menor que 0,3 do comprimento do fêmur e Whatley (2005) apresenta *R. articeps* como possuindo esta relação maior que 0.3, no entanto, nenhuma destas codificações foi confirmada devido à ausência desta região anatômica adequadamente preservada neste táxon (vide descrição de Benton 1990), tornando-o invariável nos táxons do grupo interno. Além disso, Hone & Benton (2008) apresentam *Howesia* possuindo porção distal do fêmur com mais de 0,3 do comprimento total. Este estado não é confirmado na presente análise, dado a preservação dos materiais associados a este táxon não permitirem tal análise.

66-Número de tarsais proximais: dois (0), três, com incorporação do centrale (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1984a, caráter M4), Benton (1985, caracteres parcialmente duplicados Rhynchosauria 4 e caráter Rhynchosauridae 3), Evans (1988, caráter F5), Benton (1988, caracteres parcialmente duplicados 23 e caráter 24), Benton (1990, caráter 25), Dilkes (1995, caráter 27). No entanto, Dilkes (1995, 1998), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) colocam a incorporação do centrale como tarsal proximal apenas em “Rhynchosauridae” enquanto que Benton (1985, 1988, 1990) e Evans (1988) em Rhynchosauria.

67-Forame perfurador: entre astrágalo e calcâneo (0), entre extremidades distais da tíbia e fíbula (1). Invariável o grupo interno. Mesmo caráter que Evans (1988, caráter E11), Dilkes (1998, caráter 115), Whatley (2005, caráter 97).

69-Tubérculo lateral no calcâneo: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 116). Apesar de Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) reconhecerem a presença de tubérculo do calcâneo apenas em *Howesia*, *Stenaulorhynchus* e *Scaphonyx*, este estado é observado em todas OTUs do grupo interno com esta peça anatômica preservada.

70-Tamanho do centrale relativa à largura do calcâneo: pequeno (0), tamanho similar (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Benton (1990, caráter 26), Langer (1996, caráter D4).

71-Contato entre centrale e tarsal distal IV: presente (0), ausente (1). Invariável no grupo interno. Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 118), Whatley (2005, caráter 99).

73-Razão entre o comprimento do meta-tarsal I e IV: maior que 0.4 (0), menor que 0.4 e maior que 0.3 (1), menor que 0.3 (2). Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 123), Whatley (2005, caráter 101). Apesar de aparentemente haver uma diferenciação codificada por Dilkes (1998), que coloca apenas *Stenaulorhynchus* e *Hyperodapedon* com o estado derivado, Whatley (2005), que codifica certa variação entre os espécimes de *Hyperodapedon* incluídos na análise, e Hone & Benton (2008), que codificam ‘*Scaphonyx fisheri*’ apresentando o estado plesiomórfico, não se observa diferenças significativas nos estados apresentados nos táxons do grupo interno.

74-Razão entre o comprimento dos dígitos III e IV: menor que 0.81 (0), maior que 0.81 (1). Mesmo caráter que Dilkes (1998, caráter 124). Dilkes (1998) e Hone & Benton (2008) não especificam se os dígitos medidos seriam dos membros anteriores ou posteriores. No entanto, dígitos completos de rincossauros são raros, sendo codificável confiavelmente para

poucos táxons do grupo interno (*H. gordonii* e MCNSJ 574) que possuem o mesmo estado, não sendo importante na análise de parcimônia na presente análise.

III.2.3 Apomorfias dos nós premissas da análise

Tendo em vista a metodologia de polarização dos caracteres escolhida (com *Mesosuchus* e *Howesia* como grupos externos e suas inter-relações com as demais OTUs mantidas fixas) três nós foram tidos como premissas da análise: Rhynchosauria, *Howesia* + Rhynchosauridae e Rhynchosauridae (Figura 22).

Chatterjee (1980), não propõe apomorfias para nenhuma das inter-relações propostas, este autor discute apenas a evolução dos caracteres a luz de sua filogenia demonstrando as principais morfoclinas encontradas na evolução dos rincossauros. Benton (1983c) também não apresenta apomorfias para nenhum grupo dado a metodologia fenética empregada. Já, Evans (1988) apresenta apomorfias apenas para Rhynchosauria. Portanto, Chatterjee (1980) e Benton (1983c) não serão discutidos na sessão a baixo, enquanto Evans (1988) só será considerada na discussão sobre as apomorfias de Rhynchosauria.

A seguir é apresentada uma revisão das apomorfias propostas para estes nós premissas com base e na revisão dos caracteres propostos na literatura (Benton, 1984a, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Langer, 1996; Langer & Schultz, 2000b, Langer *et al.*, 2000a, Whatley, 2005, Hone & Benton, 2008).

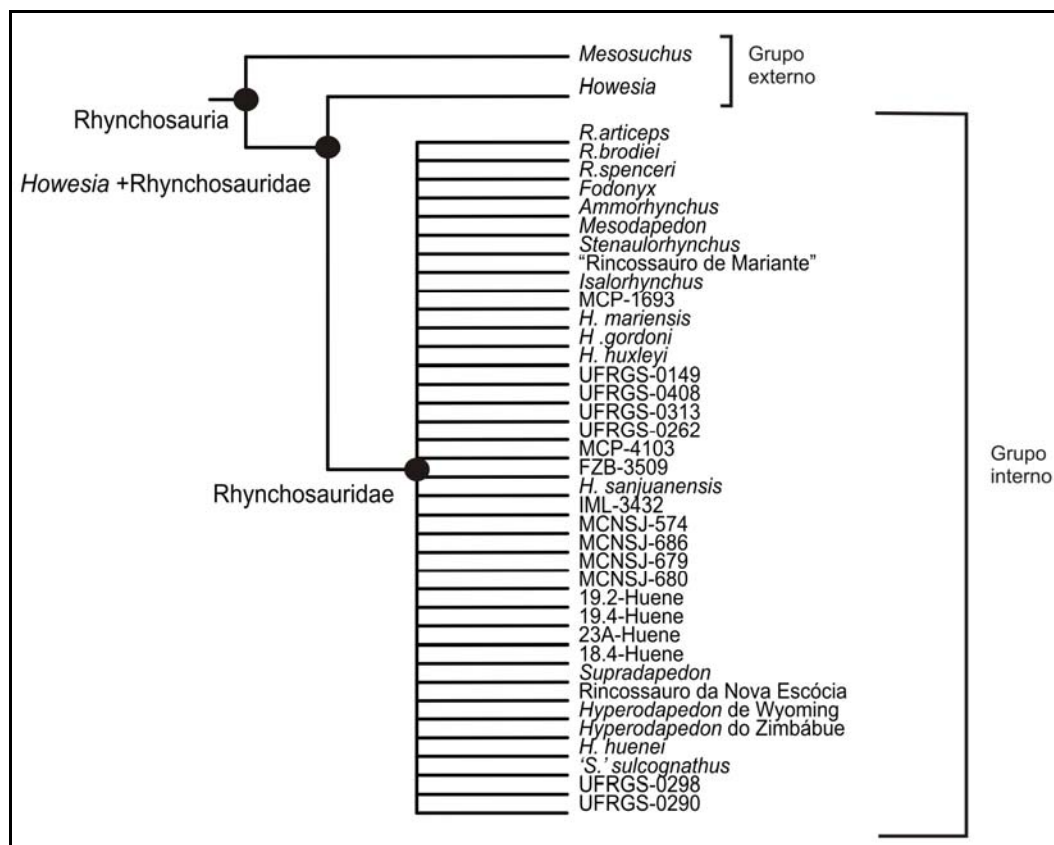


Figura 22 – Topologia apontando os três nós premissas da análise (Rhynchosauria, *Howesia* + Rhynchosauridae e Rhynchosauridae), discriminando as OTUs pertencentes aos grupos interno e externo.

III.2.3.1 Apomorfias de Rhynchosauria

Com base nos trabalhos revisados são aceitas como apomorfias de Rhynchosauria:

Comprimento do rostro na linha média menor que 50% do comprimento total do crânio (Whatley, 2005, caráter 2).

Presença de narina única medial (Benton, 1984a, caráter M2; 1985, caráter Rhynchosauria 2; 1988, caráter 4; 1990, caráter 4; Evans, 1988, caráter F2; Dilkes, 1995, caráter 4; 1998, caráter 10; Langer, 1996, caráter A2; Whatley, 2005, caráter 7; Hone & Benton, 2008, caráter 4).

Contato entre pré-maxila e pré-frontal (Dilkes, 1995, caráter 5; 1998, caráter 7; Langer, 1996, caráter A21; Whatley, 2005, caráter 5; Hone & Benton, 2008, caráter 7).

Pré-maxila direcionada ventralmente em relação à maxila (Dilkes, 1998, caráter 6).

Depressões na superfície dos frontais (Dilkes, 1995, caráter 14; 1998, caráter 20; Langer, 1996, caráter A27; Hone & Benton, 2008, caráter 15).

Parietais fundidos (Benton, 1984a, caráter M3; Benton, 1985, caráter Rhynchosauria 3; Dilkes, 1995, caráter 16; Langer, 1996, caráter A3; Whatley, 2005, caráter 23; Hone & Benton, 2008, caráter 20).

Superfície dorsal dos parietais restrita, com constrição e crista sagital (Whatley, 2005, caráter 24; Hone & Benton, 2008, caráter 21).

Múltiplas fileiras dentárias na maxila (Dilkes, 1998, caráter 61; Whatley, 2005, caráter 53).

Mais de duas fileiras de dentes no dentário (Dilkes, 1998, caráter 64; Whatley, 2005, caráter 57).

Oclusão das mandíbulas plana (Dilkes, 1995, caráter 10; 1998, caráter 65; Whatley, 2005, caráter 59; Hone & Benton, 2008, caráter 42).

Presença de três tarsais proximais (Benton, 1985, caráter Rhynchosauria 4; 1988, caráter 23; 1990, caráter 25; Evans, 1988, caráter F5).

Outras apomorfias utilizadas na literatura, no entanto, necessitam de maior investigação para que sejam confirmadas como tais para Rhynchosauria.

Fenestra pós-temporal de mesmo tamanho ou maior que a órbita (Whatley, 2005, caráter 43).

Whatley (2005) propõe esta apomorfia para Rhynchosauria. Entretanto, Dilkes (1995) e Dilkes (1998) reconstituem *Howesia* e *Mesosuchus*, respectivamente, como possuindo fenestra pós-temporal reduzida e menor que a órbita. Na presente análise, não se reconheceu *Mesosuchus* e *Howesia* possuindo o estado proposto por Whatley (2005) visto as reconstituições de Dilkes (1995, 1998). Além do mais, com base nas fotografias dos materiais é possível que a região occipital destes dois táxons não esteja suficientemente preservada para tal inferência.

Margem ventral da maxila convexa (Hone & Benton, 2008, caráter 8). Hone & Benton apresentam este estado em sua lista de sinapomorfias, entretanto, em sua matriz não reconhece este estado em *Mesosuchus*. Dilkes (1995, caráter 6; 1998, caráter 6) e Whatley (2005, 10) reconhecem este estado como apomorfia de *Howesia* + Rhynchosauridae.

Pré-maxila em formato de bico (Dilkes, 1995, caráter 3; Langer, 1996, caráter A5). Este caráter tem enunciado subjetivo sobre a condição encontrada em *Mesosuchus* e em Rhynchosauridae. No entanto, a condição da pré-maxila em formato de bico seria melhor designada para a condição encontrada em Rhynchosauridae, ou talvez *Howesia* + Rhynchosauridae. Entretanto, mas a condição em *Howesia* não pode ser verificada pela ausência desta parte anatômica preservada.

Pré-maxila direcionada ventralmente e... (Hone & Benton, 2008, caráter 6). Estes autores não apresentam o enunciado completo de seu caráter, possivelmente relacionado à condição da pré-maxila direcionada ventralmente encontrado em Rhynchosauria.

Pré-maxila possuindo um pequeno número de dentes acrodontes, ou nenhum (Benton, 1984a, caráter M1; 1985, caráter Rhynchosauria 1; 1988, caráter 2; 1990, caráter 2; Evans, 1988, caráter F1). Estes enunciados não apresentam definição objetiva sobre o número de dentes da pré-maxila que são considerados apomórficos. Ainda, o enunciado relaciona diferentes caracteres que podem representar apomorfias de diferentes clados em um único estado.

Depressões na superfície do pós-frontal (Dilkes, 1998, caráter 21; Hone & Benton, 2008, caráter 16). Estes autores apresentam este estado como apomórfico para Rhynchosauria, mas na presente análise reconheceu-se uma variação filogeneticamente significativa na presença deste estado entre os táxons do grupo interno (caráter informativo 21) que só poderá ser analisada após a análise de parcimônia.

Côndilo occipital anterior aos quadrados (Benton, 1990, caráter 12; Langer, 1996, caráter A12). Dilkes (1995) não reconhece este estado como sinapomorfia de Rhynchosauria, pois esta poderia ser uma sinapomorfia de grupo mais inclusivo, visto que *Prolacerta* (Gow, 1975), *Proterosuchus* (Cruickshank, 1972) e *Euparkeria* (Ewer, 1965) possuem este estado.

Dentes anquilotecodontes com osso compacto (Langer, 1996, caráter C12). Na literatura não é reconhecido a anquilose nos dentes em *Mesosuchus* (Benton, 1984a caráter N3; Benton, 1985 caráter Rhynchosauroides 3; Evans, 1988 caráter P7; Benton, 1988 caráter 12; Benton, 1990 caráter 15; Dilkes, 1995, caráter 11; Langer, 1996 caráter C11; Langer, 1996 caráter C12; Dilkes, 1998 caráter 55; Whatley, 2005 caráter 2005; Hone & Benton, 2008 caráter 37). Cabreira (2004) apresenta argumentos que justificam a condição diferenciada da dentição de *Hyperodapedon*, entretanto, esta não seria derivada de uma condição tecodonte. Portanto o termo anquilotecodonte, empregado para esta condição não seria adequado. É necessário um estudo mais amplo para verificar se a condição apresentada por Cabreira (2004) para *Hyperodapedon* é a mesma encontrada em *Howesia* e os demais Rhynchosauridae.

Ausência de curvatura individual dos dentes (Whatley, 2005, caráter 46). Dilkes (1998) reconstruiu *Mesosuchus* com curvatura nos dentes pré-maxilares e nos primeiros dentes maxilares. Com base nesta reconstituição, e nas fotografias de SAM-6536, na presente análise se reconhece também curvatura nestes dentes.

Dentes mandibulares mais posteriores na metade posterior da mandíbula (Langer, 1996, caráter B2). Apesar de Langer (1996) apresentar como apomorfia de Rhynchosauria a presença de dentes posteriores do dentário na metade posterior, em sua própria codificação e na presente análise se reconheceu *Mesosuchus* possuindo o estado plesiomórfico.

Centros vertebrais cervicais menores que centros dorsais (Evans, 1988, caráter F3). Dilkes (1995) argumenta que *Mesosuchus* não apresenta este estado, e Laurin (1991) reconhece este estado como plesiomórfico para Diapsida.

Arcos neurais das medio-dorsais suavemente escavados (Hone & Benton, 2008, caráter 55). Caráter de definição subjetiva, Hone & Benton (2008) apresentam apenas *R. articeps* e *R. brodiei* possuindo vértebras muito escavadas, tornando a ausência de vértebras médio-dorsais muito escavadas plesiomórfico para Rhynchosauria. Dilkes (1995) apresenta como característica diagnóstica de *Howesia* a presença de vértebras dorsais posteriores e sacrais com escavações laterais. Dilkes (1998) apresenta *Mesosuchus* possuindo arcos neurais médio-dorsais fortemente escavados e dúvida em *Howesia*. Whatley (2005) apresenta, além de *Mesosuchus*, também *Howesia* e *Euparkeria* com arcos neurais médio-dorsais fortemente escavados. Dependendo da interpretação sobre este caráter, diferentes clados podem possuir como apomorfia a ausência ou presença de vértebras fortemente escavadas.

Altura dos espinhos neurais caudais proximais 3 vezes maior que comprimento (Dilkes, 1998, caráter 88). Whatley (2005) argumenta que os espinhos neurais caudais proximais de *Mesosuchus*, *Howesia* e *R. articeps* apresentam alguma variação entre estas medidas, além da preservação destas peças anatômicas serem precária. Assim, esta autora não considera tal característica como apomorfia de Rhynchosauria.

Processo caudal da interclavícula com expansão latero-medial distal (Hone & Benton, 2008, caráter 61). Na presente análise se reconheceu diferentes pontos com expansões do ramo caudal da inter-calvícula (caráter 66), sendo que a expansão distal como apomorfia só será confirmado após a análise de parcimônia.

Centrale e calcâneo de tamanho similar (Hone & Benton, 2008, caráter 70). Benton (1990) e Langer (1996) apresentam *Mesosuchus* e *Howesia* com centrale pequeno em relação a Rhynchosauridae.

Razão entre os meta-tarsais I e IV entre 0.3 e 0.4 (Dilkes, 1998, caráter 123; Hone & Benton, 2008, caráter 73). Dilkes (1998) reconhece a presença do estado derivado também em

Proterosuchus, por isso Whatley (2005) prefere não incluir este estado como apomorfia para Rhynchosauria.

Falanges curtas em relação aos metapodiais (Evans, 1988, caráter F4). Dilkes (1995) argumenta que este caráter não é quantificável e que parece ser apomórfico para Rhynchosauridae.

III.2.3.2 Apomorfias de *Howesia* + Rhynchosauridae

Com base nos trabalhos revisados são aceitas como apomorfias de *Howesia* + Rhynchosauridae:

Ausência do processo anterior dos nasais penetrando na narina externa (Dilkes, 1995, caráter 12; 1998, caráter 13; Langer, 1996, caráter A25). Whatley (2005, 8) não só reconhece a ausência deste processo como sinapomorfia deste clado mas também especifica qual seria o estado apomórfico para o mesmo: margem anterior dos nasais transversa.

Maxila com margem ventral (oclusal) convexa (Dilkes, 1995, caráter 6; 1998, caráter 16; Langer, 1996, caráter A6; Whatley, 2005, 10).

Ausência de substituição dentária, e com acréscimo posterior de dentes (Langer, 1996, caráter C2).

Baterias de dentes funcionais na maxila e dentário (Benton, 1984a, caráter N4; 1985, caráter Rhynchosauroida 4; 1988, caráter 13; 1990, caráter 16; Dilkes, 1995, caráter 8; Langer, 1996, caráter C13). Dilkes (1998, caráter 60) e Whatley (2005, caráter 47) reconhecem como apomorfia deste grupo a presença de baterias dentárias apenas nos maxilares. Hone & Benton (2008) reconhece múltiplas fileiras dentárias na maxila como o mesmo que baterias dentárias maxilares. Como apontado anteriormente, múltiplas fileiras dentárias na maxila é apomórfico para Rhynchosauria.

Dentes nas superfícies oclusal e lingual da maxila (Benton, 1990, caráter 20; Dilkes, 1995, caráter 7; 1998, caráter 63; Langer, 1996, caráter C4; Whatley, 2005, caráter 55; Hone & Benton, 2008, caráter 45).

Presença de dentes linguais no dentário (Langer, 1996, caráter C8; Hone & Benton, 2008, caráter 47).

Outras características propostas na literatura não são apomórficas para *Howesia* + Rhynchosauridae, mas sim para outros clados, ou não foram reconhecidas como caráter válido para a reconstrução filogenética deste grupo.

Forame parietal ausente (Benton, 1984a, caráter N2; 1985, caráter Rhynchosauroidea 2; 1988, caráter 8; 1990, caráter 9; Langer, 1996, caráter A4; Whatley, 2005, caráter 25; Hone & Benton, 2008, caráter 22). Benton (1990) trata este caráter como reversão a uma condição encontrada em “Diapsida” e Dilkes (1995) apresenta a presença deste forame como autapomórfico para *Mesosuchus*, com base na condição encontrada em outros Archosauromorpha.

Parietais fundidos (Benton, 1988, caráter 7). Parietais fundidos são encontrados em *Mesosuchus* sendo esta característica considerada apomórfica para Rhynchosauria, como apontado anteriormente.

Frontal menor que parietal (Benton, 1988, caráter 6; 1990, caráter 7). Frontal menor que parietal não ocorre em *Mesosuchus* e *Howesia*, tornando este estado possivelmente apomórfico para Rhynchosauridae. Entretanto, este estado varia dentro do grupo interno e só poderá ser confirmada como apomorfias após a análise de parcimônia.

Ausência do ramo ventral do opistótico em formato de clava (Hone & Benton, 2008, caráter 33). Na presente análise não foi reconhecido o estado derivado em *Stenaulorhynchus* e *Fodonyx*, tornando este caráter autapomórfico de *Mesosuchus*.

Processo basipterigóide longo e delgado (Langer, 1996, caráter A13). O mesmo estado encontrado em *Howesia* é reconhecido para *Mesosuchus*. Assim, este estado seria pelo menos apomórfico para Rhynchosauria.

Implantação dentária tecodonte (Langer, 1996, caráter C11). Langer (1996) reconhece como tecodonte também *Trilophosaurus* e *Macrocnemus* e Dilkes (1998) reconhece dentição tecodonte em *Mesosuchus* tornando esta apomorfia neste caso pelo menos para Rhynchosauria.

Ausência de dentes pterigoideanos (Hone & Benton, 2008, caráter 51). *Howesia* possui claramente dentes pterigoideanos (Dilkes, 1995), tornando esta característica apomórfica para Rhynchosauridae.

Dentes anquilotecodonte (Benton, 1984a, caráter N3; 1985, caráter Rhynchosauroidea 3; 1988, caráter 12; 1990, caráter 15; Evans, 1988, caráter P7; Dilkes, 1995, caráter 11; 1998, caráter 55; Whatley, 2005, caráter 45; Hone & Benton, 2008, caráter 39). Chatterjee (1974) propõe o termo anquilotecodonte para descrever a condição encontrada nos rincossauros. Cabreira (2004) apresenta argumentos que justificam a condição diferenciada da dentição de *Hyperodapedon* em relação à condição plesiomórfica dos diápsidos, mas não derivado de uma condição tecodonte. Portanto, o termo anquilotecodonte não seria adequado. Seria necessário um estudo mais amplo para

verificar se a condição apresentada por Cabreira (2004) para *Hyperodapedon* é a mesma encontrada em *Howesia* e os demais Rhynchosauridae, para justificar a proposição de uma nova apomorfia para o grupo.

Presença de interclavícula com formato de âncora “gracile ancor” (Dilkes, 1998, caráter 96; Hone & Benton, 2008, caráter 60). Este estado apomórfico proposto para o grupo apresenta definição subjetiva. Por isso, foi modificado e utilizado como caráter variável dentre os Rhynchosauridae (ver caráter 65 dos caracteres utilizados na análise de parcimônia).

Contato entre centrale e tíbia (Whatley, 2005, caráter 98). Whatley (2005), apesar de reconhecer em sua lista de apomorfias este estado como apomórfico para *Howesia* + Rhynchosauridae, discute a presença deste contato em diversos grupos de Archosauromorpha podendo esta ser uma sinapomorfia mais inclusiva.

Contato entre centrale e tarsal distal 4 (Whatley, 2005, caráter 99). Apesar de Whatley (2005) reconhecer a ausência deste estado em *Howesia*, de acordo com Dilkes (1995) tanto *Howesia* quanto *Mesosuchus* possuem este contato, tornando este estado ao menos sinapomórfico para Rhynchosauria.

Razão entre os dígitos 3 e 4 maior que 0.81 (Hone & Benton, 2008, caráter 74). Como o argumentado por Whatley (2005), os dígitos dos rincossauros são frequentemente reconstituídos. Na presente análise não foi possível codificar este caráter para *Howesia*, *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus* não sendo possível delimitar de qual clado seria esta sinapomorfia.

Devido à fragmentação dos materiais relacionados à *Howesia* outras características são possíveis apomorfias para *Howesia* + Rhynchosauridae ou para Rhynchosauridae, dependendo do tipo de otimização utilizada, sendo tratadas a seguir:

Pré-maxila em formato de bico e sem dentes (Benton, 1984a, caráter N1; 1985, caráter Rhynchosauroida 1; 1988, caráter 3; 1990, caráter 3).

Pré-maxila sem dentes (Langer, 1996, caráter C1; Hone & Benton, 2008, caráter 40).

Pré-maxila e parte anterior do dentário edêntula (Dilkes, 1998, caráter 9).

Borda anterior da maxila com invaginação (Langer, 1996, caráter A11).

Sínfise dentária composta somente pelo esplenial (Langer, 1996, caráter B3; Dilkes, 1998, caráter 71; Hone & Benton, 2008, caráter 37).

Divergência dos dentários em frente à sínfise (Dilkes, 1998, caráter 72; Hone & Benton, 2008, caráter 38).

Ausência de dentes vomerianos (Dilkes, 1998, caráter 66; Hone & Benton, 2008, caráter 49).
Presença de costelas cervicais frágeis e afilando (Hone & Benton, 2008, caráter 53).
Presença de processo acessório nas costelas cervicais (Hone & Benton, 2008, caráter 54).
Fêmur com largura distal/comprimento total maior que 0.3 (Hone & Benton, 2008, caráter 65). Com base em Dilkes (1995, 1998) e Whatley (2005), *Howesia* foi considerada com dúvida na codificação, com isso este estado passa a não ser apomórfico para *Howesia* + Rhynchosauridae (*contra* Hone & Benton, 2008).
Razão entre o comprimento do meta-tarsal I e IV menor que 0.3 (Hone & Benton, 2008, caráter 73).

III.2.3.3 Apomorfias de Rhynchosauridae

Nesta sessão serão tratadas apenas apomorfias propostas na literatura para este clado. Apomorfias resultantes da análise de parcimônia serão tratadas na sessão IV.1 e IV.2. Com base na literatura são propostas como apomorfias de Rhynchosauridae:

Presença de crista no jugal (Dilkes, 1995, caráter 17; 1998, caráter 33). Whatley (2005, caráter 30) reconhece como apomorfia a presença desta crista (*anguli oris*) não se estendendo ao ramo cranial do jugal. Na presente análise se reconheceu a extensão desta crista como variável dentre os Rhynchosauridae (caráter utilizado 9). Assim, a apomorfia, como escrita por Whatley (2005), só poderá ser confirmada após a análise de parcimônia.

Razão entre nasal e frontal menor ou igual a 1 (Whatley, 2005, caráter 12).

Razão entre processo ântero-ventral e póstero-dorsal do pós-orbital menor que 1 (Dilkes, 1998, caráter 23; Hone & Benton, 2008, caráter 18).

Margem ventral do processo subtemporal do jugal côncavo próximo ao contato com a maxila (Whatley, 2005, caráter 29).

Supra-occipital em formato de pilar (Dilkes, 1998, caráter 54; Whatley, 2005, caráter 44; Hone & Benton, 2008, caráter 34).

Mandíbulas com aparato de lâminas e sulcos que se encaixam (Benton, 1984a, caráter O2; 1985, caráter Rhynchosauridae 2; 1988, caráter 14; 1990, caráter 17; Dilkes, 1995, caráter 10; 1998, caráter 65; Whatley, 2005, caráter 59; Hone & Benton, 2008, caráter 42).

Ausência de dentes palatinos (Dilkes, 1998, caráter 67; Whatley, 2005, caráter 61; Hone & Benton, 2008, caráter 50).

Ausência de dentes pterigoideanos (Benton, 1990, caráter 22; Dilkes, 1995, caráter 19; 1998, 68; Langer, 1996, caráter C3; Whatley, 2005, caráter 62). Apesar de Benton (1984a, 1985) apresentar a ausência de dentes pterigoideanos como apomórfico de Hyperodapedontinae e Dilkes (1998) como apomorfia dúbia de Rhynchosauridae, esta característica é tomada como apomórfica de Rhynchosauridae, com base na clara ausência destes dentes em *Stenaulorhynchus*, *Rhynchosaurus* e os demais táxons do Triássico Médio e Superior.

Zigapófises caudais parcialmente ou totalmente vertical. (Dilkes, 1998, caráter 129). Whatley (2005) apresenta *R. articeps* possuindo as zigapófises caudais inclinadas. Este caráter é de difícil codificação objetiva, mas a morfologia das vértebras caudais de *R. articeps* apresentam o mesmo estado dos demais rincossauros do grupo interno.

Largura distal dos espinhos hemais proximais em vista lateral pouco maior ou aproximadamente de mesma largura em toda estrutura (Whatley, 2005, caráter 81).

Ausência de ápron anterior do púbis (Hone & Benton, 2008, caráter 63).

Contato entre centrale e tarsal distal IV (Dilkes, 1998, caráter 118; Hone & Benton, 2008, caráter 71). Apesar de Dilkes (1998) não descrever este contato em *Mesosuchus* e o colocar em sua matriz como não possuindo este contato, em sua reconstituição (Dilkes, 1998, pg.518) ele apresenta este contato (ver também Dilkes, 1995).

Algumas características propostas como apomorfias de Rhynchosauridae não puderam ser acessadas seguramente no grupo, ou variam dentro do grupo e só poderão ser confirmadas como apomorfias no presente estudo após a análise de parcimônia:

Razão entre frontal e parietal menor ou igual a 1 (Dilkes, 1995, caráter 13; 1998, caráter 19; Langer, 1996, caráter A15; Whatley, 2005, 15; Hone & Benton, 2008, 19).

Processos posteriores do parietal direcionados lateralmente (Langer, 1996, caráter A18).

Ausência de supratemporal (Benton, 1984, caráter O1; 1985, caráter Rhynchosauridae 1).

Contato entre ectopterigóide e palatino que exclui a maxila da fenestra sub-orbital (Dilkes, 1995, caráter 20; 1998, caráter 41; Langer, 1996, caráter A23; Hone & Benton, 2008, caráter 26).

Margem posterior do ectopterigóide alcançando a margem posterior da franja transversa do pterigóide (Dilkes, 1998, caráter 42; Hone & Benton, 2008, caráter 28).

Dois sulcos na maxila (Dilkes, 1995, caráter 9; 1998, caráter 62; Hone & Benton, 2008, caráter 43).

Duas lâminas no dentário (Langer, 1996, caráter B5).

Três fileiras longitudinais se estendendo a metade anterior da maxila (Whatley, 2005, caráter 53).

Meta-tarsal I de mesmo comprimento que a primeira falange (Hone & Benton, 2008, caráter 75).

Outras características apontadas como apomorfias para este grupo não foram tidas como válida na presente análise ou necessitam de maior investigação:

Barra infra-temporal completa (Langer, 1996, caráter A22). Esta característica não pode ser codificada confiavelmente para *R. articeps* e *R. brodiei*, mas visto que estes táxons são tidos como rincossauros basais (Benton, 1984a, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Langer, 1996; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008) esta característica pode vir a ser considerada apomorfia de Rhynchosauridae, pela polarização empregada.

Silhueta dentário-coronóide-surangular côncavo caudal ao coronóide. Dilkes (1998, caráter 73). Assim como Whatley (2005), na presente análise se reconheceu a presença desta característica em todos os rincossauros.

Presença de escavação entre as articulações das clavículas (Dilkes, 1998, caráter 97). Na presente análise se reconheceu que as diferenças observadas na margem anterior da interclavículas estão relacionadas ao tamanho dos ramos transversos desta peça anatômica e foram reconhecidos diferentes estados dentre os Rhynchosauridae.

Forame perfurador entre regiões distal da tíbia e fíbula (Dilkes, 1998, caráter 115). Não foi possível acessar seguramente este caráter. No entanto, segundo as observações da presente análise, não foi reconhecido forame entre as regiões distais da tíbia e fíbula em Rhynchosauridae.

Centrale grande e unido ao astrágalo (Benton, 1984a, caráter O3; 1985, caráter Rhynchosauridae 3; 1988, caráter 24; 1990, caráter 26; Langer, 1996, caráter D4; Hone & Benton, 2008, caráter 66). Dilkes (1995) argumenta que o tamanho do centrale não pode ser quantificado objetivamente e exclui este caráter da lista de apomorfia de Rhynchosauridae.

Três tarsais proximais. Dilkes (1995, 27; 1998, 112; Whatley, 2005, 96). A presença de três tarsais proximais foi reconhecido em *Mesosuchus* e *Howesia* (Hughes, 1968) e como apomorfia para Rhynchosauria (Benton 1985, Evans 1988, Benton 1988, Benton 1990), no entanto, Dilkes (1995, 1998) ao consideram a presença de três tarsais proximais apomórfico de Rhnchosauridae, visão aceita na presente análise.

III. 3 Análises computacionais

Após a escolha do grupo interno, grupo externo e dos caracteres utilizados na análise, o delineamento dos parâmetros computacionais com as variáveis da parcimônia é necessário para uma proposta filogenética. Para este delineamento é necessário escolher o software utilizado, o algoritmo de buscas das árvores mais parcimoniosas e a otimização dos caracteres.

A matriz OTU X caráter (apêndice III) foi construída com o software NDE (Nexus Data Editor) (Page, 2001) e todas as análises foram efetuadas com o software TNT (Tree analysing using New Technology) versão 1.0 (Goloboff, *et al.*, 2003). Todas as buscas computacionais das árvores mais parcimoniosas foram feitas utilizando o algoritmo de busca heurístico. Os parâmetros da análise heurística foram delimitados como 10000 réplicas com *Random Stepwise addition*, *TBR Branch Swapping* e *Hold 20*.

Não foi utilizado nenhum mecanismo de pesagem diferenciada dos caracteres, mas os caracteres de estados múltiplos 42, 45, 46, 50, 56, 69 e 70 foram ordenados, pois foram considerados possuindo hierarquia de homologias entre os estados (Platinick, 1979; Lipscomb, 1992; Goloboff, 1997). Para a descrição das árvores obtidas foi utilizada a otimização acelerada (ACCTRAN) dos caracteres (Swofford & Maddison, 1987), pois esta otimização apresenta melhor concordância com as proposições de homologias primárias, que deveriam ser privilegiadas, a menos que a análise de parcimônia apresente argumentos contrários (De Pinna, 1991).

As árvores mais parcimoniosas das diferentes análises foram sumarizadas em consenso estrito (Sokal & Rohlf, 1981), e consenso de maioria (Margush & McMorris, 1981), para melhor visualização e para discussões das relações. Mas, quando possível, foi priorizado a discussão de cada árvore mais parcimoniosa obtida, pois a metodologia de consenso estrito apresenta um sumário incompleto dos enunciados de três táxons (*tree taxon statements*) comuns a todas as árvores mais parcimoniosas (Wilkinson, 1994, 2003), sendo “muito estrito” (Swofford, 1991).

Duas análises contendo diferentes números de OTUs foram feitas. A primeira análise foi feita com todas as 39 OTUs, e outra análise com número menor de táxons com a finalidade de refinar a informação filogenética obtida. Esta análise posterior foi efetuada após obter os resultados da análise completa retirando os 5 táxons com mais de 75% de dados ausentes (vide tabela 1) incluídos em politomia no clado 6 (figura 23). Na sessão IV são dadas maiores informações sobre esta análise posterior.

Após as análises efetuadas, dois índices de suporte de clado foram utilizados em nas análises (Apêndice IV). Foi efetuado a reamostragem de *bootstrap* (Felsenstein, 1983) com os mesmos parâmetros utilizados nas análises de parcimônia e com 50% como limite mínimo. Do mesmo modo foi utilizado o índice de decaimento (suporte de Bremer) para os clados obtidos (Bremer, 1988, 1994).

Tabela 1- OTUs codificadas, mostrando o número de caracteres com dados ausentes e a porcentagem destes caracteres.

Táxon	Número de caracteres “?”	% Dados ausentes
<i>Mesosuchus</i>	1	1,298701
<i>H. huxleyi</i>	1	1,298701
<i>Stenaulorhynchus</i>	2	2,597403
<i>H. gordonii</i>	6	7,792208
<i>Isalorhynchus</i>	11	14,28571
UFRGS-0408	13	16,88312
<i>Howesia</i>	14	18,18182
<i>'S.' sulcognathus</i>	14	18,18182
<i>H. huenei</i>	20	25,97403
23A-Huene	21	27,27273
UFRGS-0298	22	28,57143
UFRGS-0149	23	29,87013
<i>R. articeps</i>	24	31,16883
"Rincossauro de Mariante"	24	31,16883
19.2-Huene	26	33,76623
MCNSJ-574	28	36,36364
MCNSJ-680	31	40,25974
IML-3432	33	42,85714
19.4-Huene	35	45,45455
<i>Fodonyx</i>	36	46,75325
UFRGS-0313	36	46,75325
<i>H. mariensis</i>	37	48,05195
UFRGS-0262	40	51,94805
FZB-3509	41	53,24675
MCP-4103	42	54,54545
MCNSJ-686	43	55,84416
<i>R. brodiei</i>	44	57,14286
18.4-Huene	44	57,14286
MCP-1693	44	57,14286

<i>H.sanjuanensis</i>	45	58,44156
<i>R. spenceri</i>	47	61,03896
UFRGS-0290	57	74,02597
MCNSJ-679	59	76,62338
<i>Hyperodapedon</i> do Zimbábue	62	80,51948
<i>Mesodapedon</i>	62	80,51948
<i>Ammorhynchus</i>	65	84,41558
<i>Supradapedon</i>	66	85,71429
<i>Hyperodapedon</i> de Wyoming	67	87,01299
Rincossauro da Nova Escócia	70	90,90909

IV Resultados

A análise feita com todas as 39 OTUs gerou um total de 3420 árvores mais parcimoniosas com 176 passos cada, índice de consistência 0.4830 e índice de retenção 0.7547. Todas as árvores foram reunidas em consenso estrito (figura 23), e consenso de maioria (figura 24) para uma discussão simplificada. O consenso estrito desta análise apresentou pouca resolução, com apenas 8 clados reconhecidos no grupo interno. O clado mais basal do grupo interno (clado 1) é formado por *R. articeps* e *R. brodiei*. O seguinte clado (clado 2), inclui os demais componentes do grupo interno, mas não apresenta estrutura bem definida em sua base. Este é formado por uma politomia envolvendo *Ammorhynchus*, *R. spenceri*, *Fodonyx*, um clado com *Mesodapedon*, *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” (Clado 3), e um grande clado com as demais OTUs (Clado 5). No clado contendo *Mesodapedon*, *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante”, foi encontrada uma maior proximidade entre *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” (clado 4). O clado 5 contém a maior quantidade de OTUs da análise e apresenta *Isalorhynchus* como mais basal, seguida de uma politomia (clado 6) envolvendo as 23 OTUs restantes. Estas incluem espécimes atribuídos a *Hyperodapedon*, *Supradapedon*, além do clado 7, esse último contendo *H. huenei* na base e um agrupamento sem definição de ‘*S. sulcognathus*, UFRGS 0298 e UFRGS 0290 (clado 8).

O consenso de maioria apresenta maior resolução, definindo alguma estruturação adicional. Há a aproximação de *Ammorhynchus* ao clado 3 (em 72 % das árvores mais parcimoniosas) e *R. spenceri* ao clado 5 (em 72% das árvores). Adicionalmente, as OTUs pertencentes ao clado 6 apresentam uma maior estruturação, com UFRGS-0262 sendo o membro mais basal (em 56% das árvores), seguido por uma politomia envolvendo *H. mariensis*, MCNSJ-686 e um possível clado (em 56% das árvores). Neste possível clado, em 56 % das árvores, *H. gordonii* encontra-se mais basal seguido de uma grande politomia envolvendo 9 OTUs e outros três possíveis clados. Um destes possíveis clados é encontrado em 74% das árvores, agrupando 18.4-Huene, 19.4-Huene e 23A-Huene. Outro possível clado é encontrado em 63% das árvores, incluindo 7 OTUs relacionadas à *Hyperodapedon* (MCP-1693, MCP-4103, UFRGS-0149, MCNSJ-679, MCNSJ-680, 19.2-Huene e *Hyperodapedon* do Zimbábue). O ultimo possível clado é encontrado em 89% das árvores e aproxima *H. huxleyi* ao clado 7. Neste, ainda há aproximação em 52% das árvores de UFRGS 0298 e UFRGS 0290.

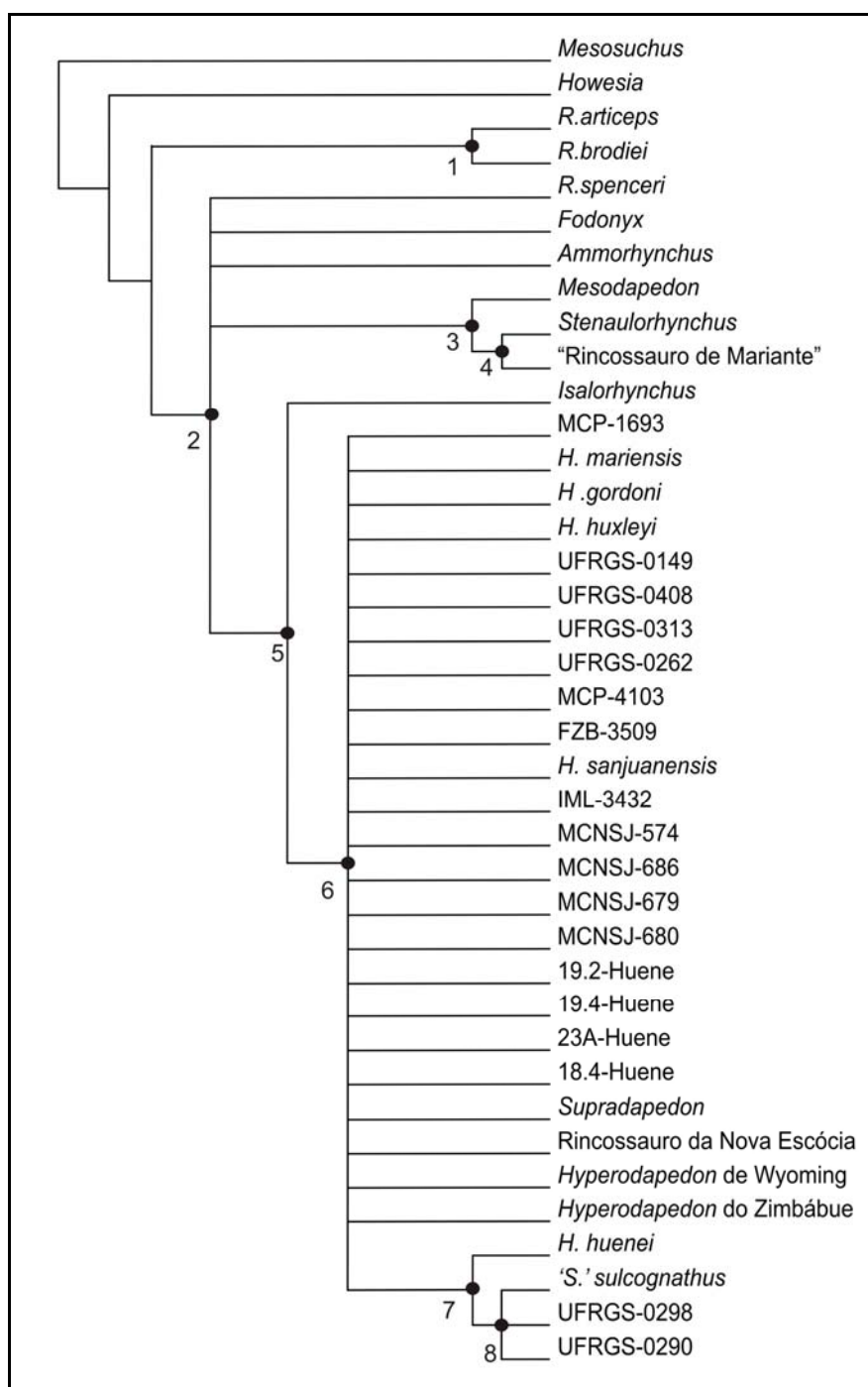


Figura 23- Cladograma de consenso estrito de 3420 árvores mais parcimoniosas obtidas com a inclusão das 39 OTUs codificadas.

Dado que a quantidade de dados ausentes pode ser um dos motivos de se encontrar uma grande quantidade de árvores mais parcimoniosas em uma análise (e.g. Nixon & Wheeler, 1992; Wilkinson, 1995; Kearney & Clark, 2003; Wilkinson, 2003; Wiens, 2005), após obter as topologias com todas as OTUs, a segunda análise foi feita para tentar uma melhor definição das inter-relações do clado 6 (politômico na análise completa). Nesta

segunda análise retirou-se da análise de parcimônia as 5 OTUs daquele clado com maior quantidade de dados ausentes i. e.: Rincossauro da Nova Escócia, *Hyperodapedon* de Wyoming, *Supradapedon*, *Hyperodapedon* do Zimbábue e MCNSJ-679.

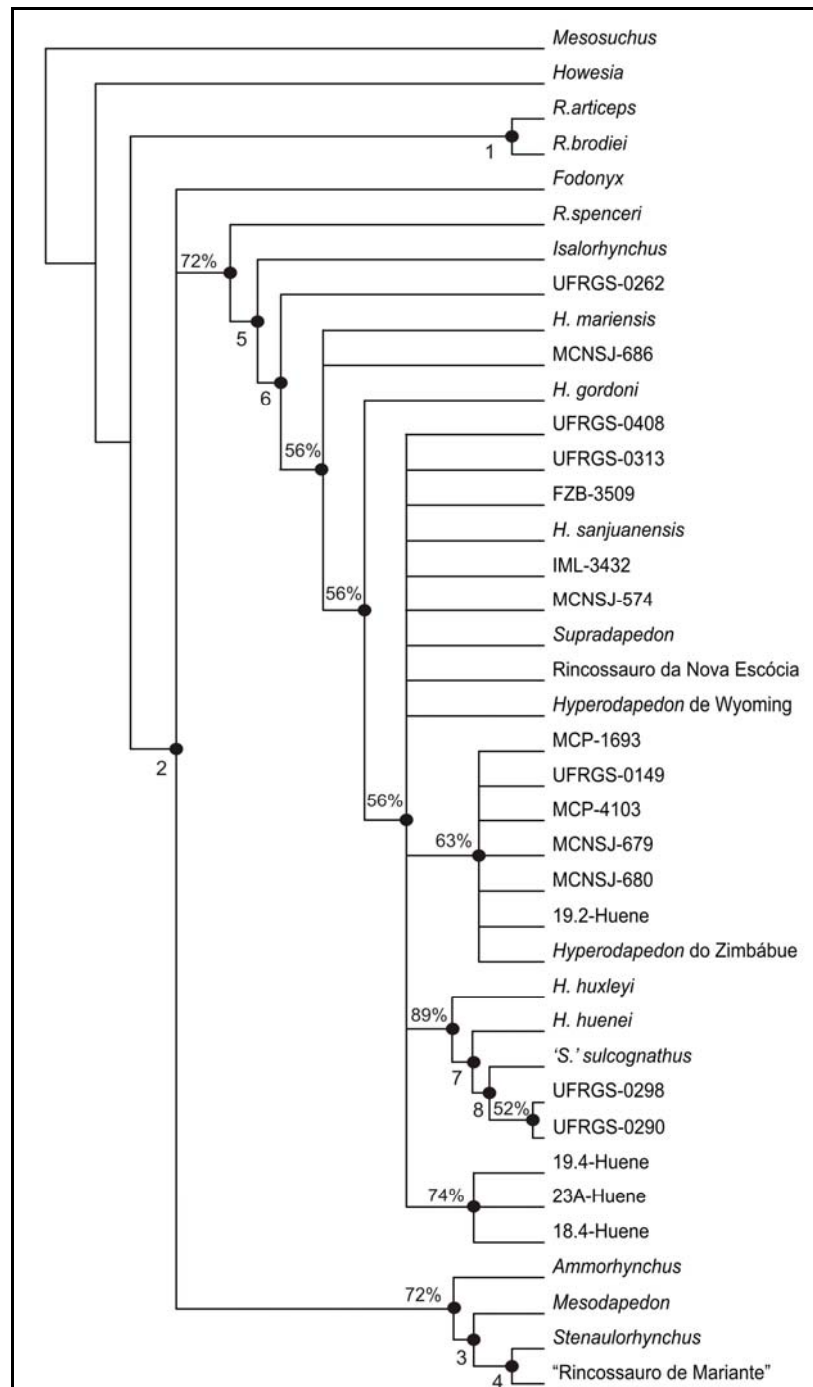


Figura 24- Consenso de maioria (50% de limite mínimo) das 3420 árvores mais parcimoniosas. Os nós encontrados o consenso estrito estão anotados, bem como as porcentagens dos possíveis clados encontrados em mais de 50% das árvores.

Esta segunda análise encontrou 16 árvores mais parcimoniosas (apêndice V) com 174 passos, índice de consistência 0.4857 e índice de retenção 0.7514. As árvores de consenso estrito e de maioria possuem a mesma topologia (figura 25), e apresentam maior resolução em relação ao consenso estrito obtido com as 39 OTUs, sem apresentar contradição em relação a este, ou em relação ao consenso de maioria da análise completa.

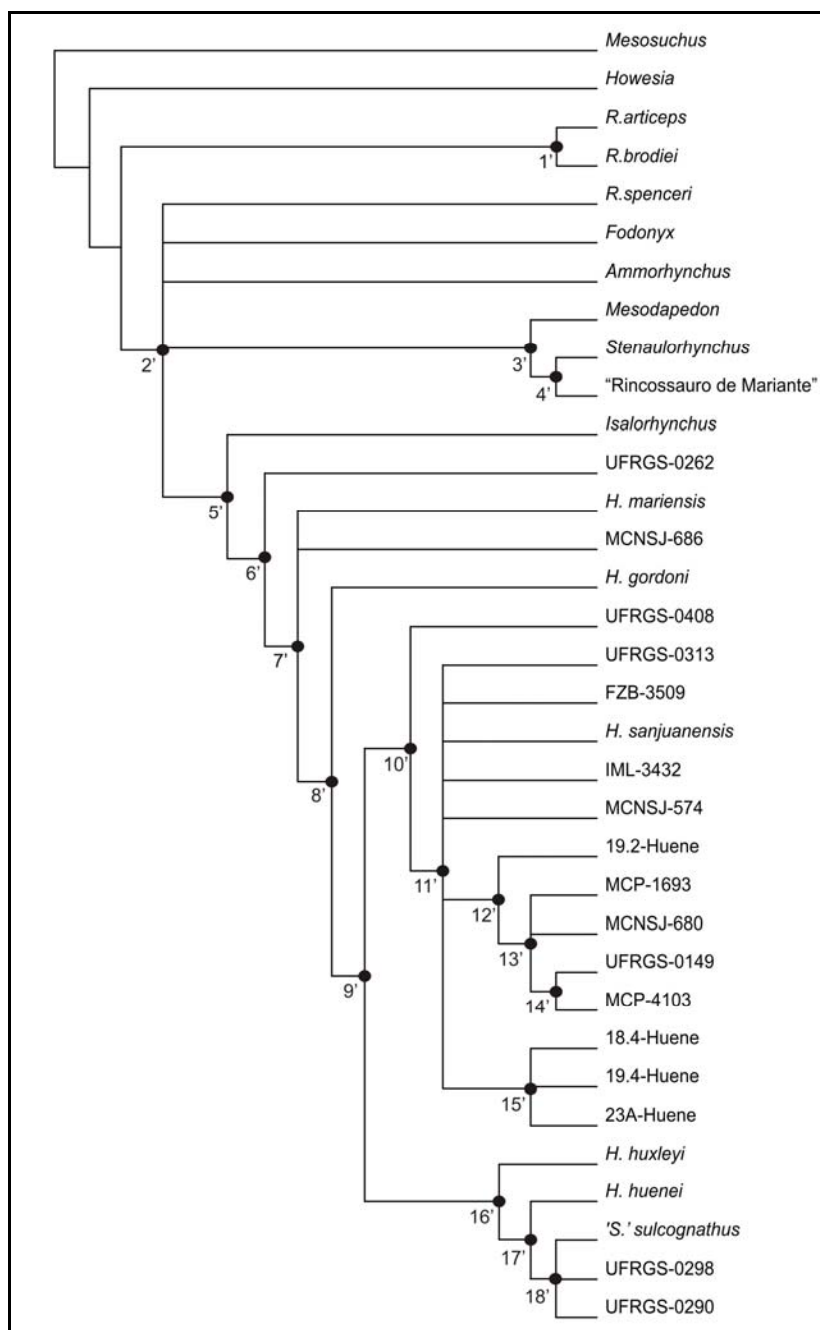


Figura 25- Consenso estrito entre 16 árvores mais parcimoniosa, excluindo os 5 táxon com maior quantidade de dados ausentes do Triássico Superior.

Nos consensos desta análise posterior, as relações entre os cladogramas 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 8 da análise completa se mantiveram (cladogramas 1', 2', 3', 4', 5', 6', 17' e 18' da análise reduzida), no entanto, em comparação com o consenso de maioria da análise completa, houve o colapso das possíveis posições de *Ammorhynchus* e *R. spenceri* e das relações entre as OTUs atribuídas a '*S.* *sulcognathus*'.

Para as OTUs do Triássico Superior (clado 6') houve uma melhor resolução na análise reduzida. A OTU UFRGS-0262 foi encontrada como mais basal seguida por uma politomia que envolve *H. mariensis*, MCNSJ-686 e o clado 8'. Este clado 8' por sua vez apresenta *H. gordonii* como mais basal e uma dicotomia entre os cladogramas 10' e 16'. O clado 10' apresenta UFRGS-0408 como OTU mais basal seguida por uma politomia envolvendo UFRGS-0313, FZB-3509, *H. sanjuanensis*, IML-3432, MCNSJ-574, clado 12' e clado 15'. O clado 12' apresenta 19.2-Huene mais basal seguida por uma politomia envolvendo MCP-1693, MCNSJ-680 e um clado com UFRGS-0149 e MCP-4103 (clado 14'). O clado 15' é formado por 18.4-Huene, 19.4-Huene e 23A-Huene em politomia. Já o clado 16' é formado por *H. huxleyi* na base, seguido por *H. huenei* como grupo irmão de uma politomia contendo as três OTUs relacionadas à '*S.* *sulcognathus*' (clado 18').

Com base nas 16 árvores mais parcimoniosas encontradas, foi possível reconhecer algumas relações não representadas nos consensos. A politomia contida na base do clado 2' é causada pela variação na posição de *Ammorhynchus* e *Fodonyx*. A politomia na base do clado 11' é causada pelas posições alternativas de *H. sanjuanensis*. Já a politomia formada pelas OTUs associadas a '*S.* *sulcognathus*' é causada pela variação de UFRGS-0290. Uma topologia apresentando as posições alternativas destas OTUs está representada na figura 26.

R. spenceri possui posição fixa sempre mais próxima ao clado 5' que ao clado 3'. *Ammorhynchus* pode ser encontrado como irmão do clado 3' em oito árvores, ou como irmão do clado 5' também em 8 árvores. *Fodonyx* é encontrado como OTU mais basal relacionadas ao clado 3' em 8 árvores, ou mais próximo ao clado 5' (mais basal a *R. spenceri*) nas outras 8 árvores. *H. sanjuanensis* é encontrado em 8 árvores como irmão de MCNSJ-574 + IML-3432, ou pode ser encontrado estruturando um clado contendo UFRGS-0313, *H. sanjuanensis*, FZB-3509, 19.4-Huene, 23A-Huene e 18.4-Huene nas outras 8 árvores. Já no caso do clado 18' (OTUs associadas a '*S.* *sulcognathus*'), a OTU UFRGS-0290 pode ser encontrada como mais próxima a '*S.* *sulcognathus*' ou a UFRGS-0298 nos mesmos números de árvores mais parcimoniosas.

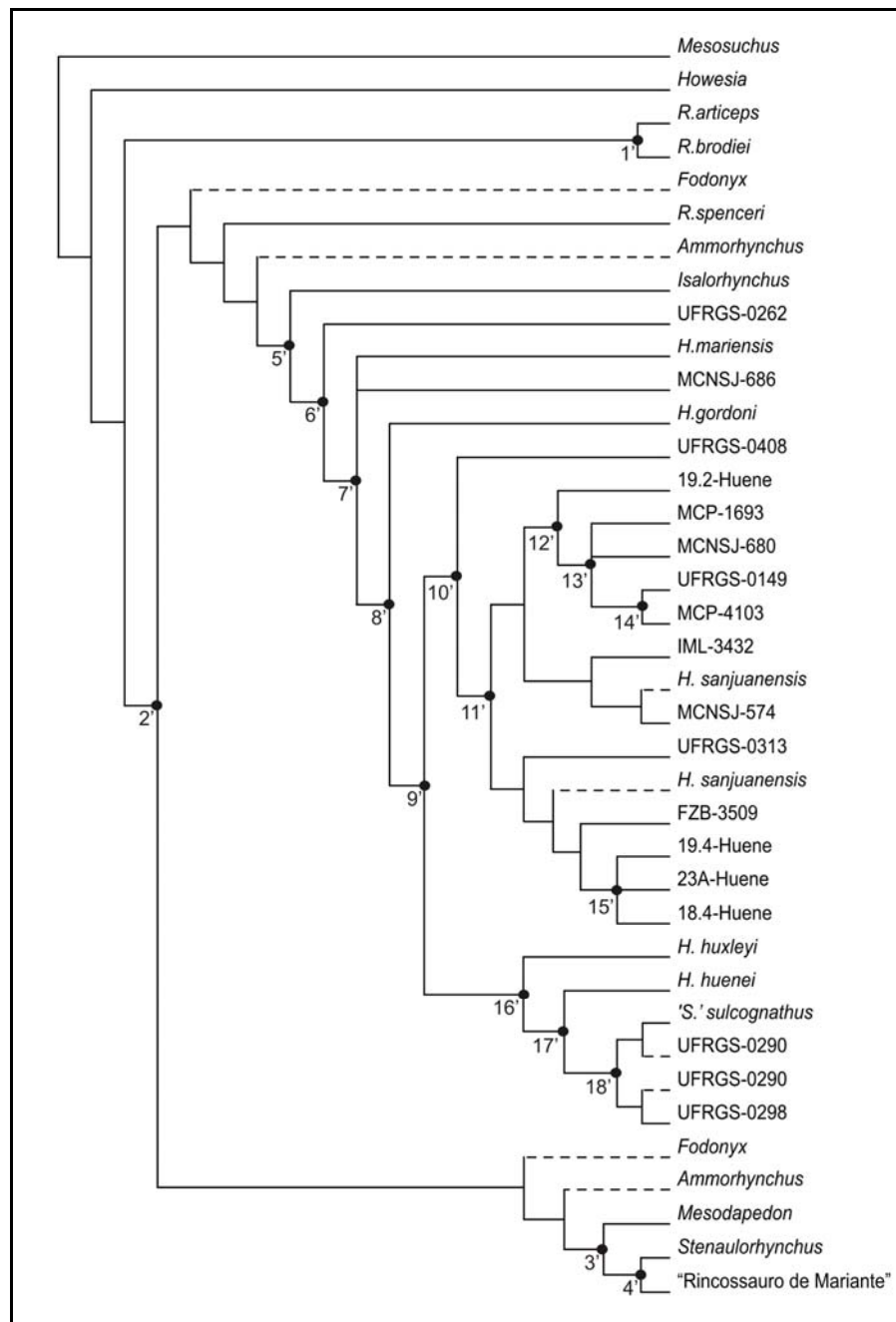


Figura 26- Topologia apontando as posições alternativas de *Ammorhynchus*, *Fodonyx*, *H. sanjuanensis* e UFRGS-0290.

IV.1 Apomorfias dos nós premissas analisadas após a análise de parcimônia

Efetuada a análise de parcimônia, algumas características já propostas anteriormente como apomorfias de Rhynchosauridae (vide sessão III 2.3), ou para algum clado mais inclusivo puderam ser assinaladas ou confirmadas, ao passo que outras não.

Whatley (2005, caráter 30) reconhece como apomorfia de Rhynchosauridae a presença da crista *anguli oris* não se estendendo ao ramo cranial do jugal. A presença desta crista foi aceita como apomorfia de Rhynchosauridae (vide sessão III.2.3.3), ainda, a presença desta crista não se estendendo ao ramo cranial do jugal foi confirmada como o estado plesiomórfico para a estrutura (caráter 9, estado 0).

A presença de depressões na superfície do pós-frontal foi proposta como apomorfia de Rhynchosauria por Dilkes (1998, caráter 21) e Hone & Benton (2008, caráter 16), na presente análise se modificou o caráter proposto por estes autores (caráter 21) e foi tido como plesiomórfico de Rhynchosauria a presença do pós-frontal praticamente plano.

A presença do frontal menor que parietal foi proposto como apomorfia de *Howesia* + Rhynchosauridae por Benton (1988, caráter 6; 1990, caráter 7) e como apomorfia de Rhynchosauridae por Dilkes (1995, caráter 13), Langer (1996, caráter A15), Dilkes (1998, caráter 19), Whatley (2005, caráter 15) e Hone & Benton (2008, caráter 19). Dadas as codificações da presente análise, encontrou-se o frontal menor que o comprimento do parietal na linha média do crânio como apomórfico de Rhynchosauridae, apenas com reversão em *Fodonyx*.

Langer (1996, caráter A18) apresenta como apomorfia de Rhynchosauridae a presença dos processos posteriores do parietal lateralizados. Reescreveu-se o caráter (caráter 26) e *R. articeps* e *Stenaulorhynchus* foram recodificados como plesiomórficos, não sendo confirmada a apomorfia proposta por Langer (1996) para este grupo.

Ausência de supratemporal foi proposta como apomorfia de Rhynchosauridae por Benton (1984, caráter O1; 1985, caráter Rhynchosauridae 1). No entanto, dadas as recodificações da presente análise e do resultado obtido, a condição plesiomórfica dentre os Rhynchosauridae é a presença de supratemporal (caráter 30).

Dilkes (1995, caráter 20), Langer (1996, caráter A23), Dilkes (1998, caráter 41) e Hone & Benton (2008, caráter 26) apresentam o contato entre ectopterigóide e palatino excluindo a maxila da fenestra suborbital como apomorfia de Rhynchosauridae. Na presente análise

(caráter 33) não se reconheceu a presença deste contato como apomórfico deste clado, pois *R. brodiei* e “Rincossauro de Mariante” apresentam maxila participando da fenestra sub-orbital, tornando a exclusão da maxila na fenestra suborbital possivelmente sinapomórfico de Hyperodapedontidae (clado 2 na análise completa ou 2’ na análise reduzida).

Dilkes (1998, caráter 42) e Hone & Benton (2008, caráter 28) apresentam a margem posterior do ectopterigóide alcançando a margem posterior da franja transversa como apomórfico de Rhynchosauridae, mas esta sinapomorfia não pôde ser confirmada. O estado plesiomórfico para Rhynchosauria e Rhynchosauridae é a margem posterior do ectopterigóide não alcançando a margem posterior da franja transversa, pois *Mesosuchus*, *Howesia*, *R. articeps* e “Rincossauro de Mariante” apresentam este estado.

Dilkes (1995, caráter 9; 1998, caráter 62), Langer (1996, caráter C16) e Hone & Benton (2008, caráter 43) propõem como apomorfia de Rhynchosauridae a presença de dois sulcos na maxila. No entanto, encontrou-se que o estado plesiomórfico pra Rhynchosauridae seria a presença de apenas um sulco na maxila (vide sessão V.2.4).

Whatley (2005, caráter 53) apresenta como apomorfia de Rhynchosauridae a presença de três fileiras longitudinais se estendendo a metade anterior da maxila. Foi confirmada a presença de duas ou três fileiras se estendendo até a metade anterior da maxila como apomorfia para este clado.

Langer (1996, caráter B5) apresenta como apomorfia de Rhynchosauridae a presença de duas cristas no dentário. Na presente análise, modificou-se o enunciado do caráter (caráter 53) e restringiu-se a distribuição da condição apomórfica. Dessa forma, a presença de duas lâminas no dentário não foi encontrada como o estado apomórfico deste grupo (vide sessão V.2.7).

Hone & Benton (2008, caráter 61) apresentam como apomorfia de Rhynchosauria a presença do processo caudal da interclavícula com expansão latero-medial distal (caráter 66). Essa apomorfia foi confirmada na presente análise mesmo com a inclusão de mais um estado neste caráter (expansão do terço médio).

Hone & Benton (2008, caráter 75) apresentam como apomorfia de Rhynchosauridae meta-tarsal I de mesmo comprimento que a primeira falange. Este caráter foi modificado na presente análise (caráter 77), sendo que o estado apomórfico (meta-tarsal I mais largo que longo) não foi reconhecido para Rhynchosauridae.

IV.2 Descrição das árvores de Consenso

Nesta sessão são apresentadas as descrições das árvores de consenso estrito obtidos tanto na análise incluindo as 39 OTUs quanto da análise reduzida contendo as 34 OTUs. Estão representadas as sinapomorfias e as possíveis sinapomorfias para cada nó obtido. As possíveis sinapomorfias são dadas com base em inter-relações recuperadas não no consenso estrito, mas nas árvores mais parcimoniosas encontradas.

IV.2.1 Análise com 39 OTUs

Clado 1 Sinapomorfias: caráter 72 (0→1)

Clado 2 Sinapomorfias: caráter 5 (0→1), caráter 63 (0→1), caráter 69 (0→1), caráter 70 (0→1 ou 2), caráter 77 (0→1).

Possíveis sinapomorfias: caráter 24 (0→1), caráter 25 (0→1), caráter 26 (0→1), caráter 33 (0→1).

Clado 3 Sinapomorfias: não foram encontradas sinapomorfias que sustentem este clado em todas as árvores mais parcimoniosas. Este nó possui grande divergência quanto os possíveis táxons irmãos, de modo que dependendo da árvore analisada a modificação ocorrida no nó 3 poderia ser interpretada de diferentes maneiras.

Possíveis sinapomorfias: caráter 42 (0→2), caráter 50 (1→2), caráter 52 (1→0).

Clado 4 Sinapomorfias: caráter 57 (0→1).

Clado 5 Sinapomorfias: caráter 50 (1→0), caráter 51 (0→1), caráter 56 (2→1).

Possíveis sinapomorfias: caráter 9 (0→1), caráter 11 (0→1), caráter 28 (0→1), caráter 39 (0→1), caráter 43 (0→1), caráter 44 (0→1), caráter 54 (0→1) caráter 55 (0→1).

Clado 6 Sinapomorfias: caráter 45 (0→2) e caráter 68 (0→1).

Clado 7 Sinapomorfias: caráter 42 (0→1), caráter 43 (1→0), caráter 50 (0→1).

Possíveis sinapomorfias: caráter 7 (0→1), caráter 32 (1→0), caráter 56 (1→2).

Clado 8 Sinapomorfias: caráter 4 (0→1), caráter 6 (0→1), caráter 10 (0→1), caráter 14 (0→1), caráter 17 (1→0), caráter 21 (0→1), caráter 42 (1→2), caráter 44 (1→0), caráter 45 (2→1), caráter 47 (1→0), caráter 53 (0→1), caráter 57 (0→1).

IV.2.2 Análise com 34 OTUs

Clado 1' Sinapomorfias: caráter 72 (0→1)

Clado 2' Sinapomorfias: caráter 5 (0→1), caráter 63 (0→1), caráter 69 (0→1), caráter 70 (0→1 ou 2), caráter 77 (0→1).

Possíveis sinapomorfias: caráter 24 (0→1), caráter 25 (0→1), caráter 26 (0→1), caráter 33 (0→1).

Clado 3' Sinapomorfias: não foram encontradas sinapomorfias que sustentem este clado em todas as árvores mais parcimoniosas. Este nó possui grande divergência quanto os possíveis táxons irmãos, de modo que dependendo da árvore analisada a modificação ocorrida no nó 3' poderia ser interpretada de diferentes maneiras.

Possíveis sinapomorfias: caráter 42 (0→2), caráter 50 (1→2), caráter 52 (1→0).

Clado 4' Sinapomorfias: caráter 57 (0→1).

Clado 5' Sinapomorfias: caráter 50 (1→0), caráter 51 (0→1), caráter 56 (2→1).

Possíveis sinapomorfias: caráter 9 (0→1), caráter 11 (0→1), caráter 28 (0→1), caráter 39 (0→1), caráter 43 (0→1), caráter 44 (0→1), caráter 54 (0→1), caráter 55 (0→1).

Clado 6' Sinapomorfias: caráter 45 (0→2) e caráter 68 (0→1).

Clado 7' Sinapomorfias: caráter 22 (0→1), caráter 23 (0→1).

Clado 8' Sinapomorfias: caráter 15 (0→1).

Clado 9' Sinapomorfias: caráter 34 (0→1), caráter 47 (0→1), caráter 52 (1→0).

Clado 10' Sinapomorfias: caráter 61 (0→1)

Clado 11' Sinapomorfias: caráter 56 (1→0), caráter 60 (0→1), caráter 64 (0→1).

Clado 12' Sinapomorfias: caráter 46 (2→0).

Clado 13' Sinapomorfias: caráter 34 (1→0).

Clado 14' Sinapomorfias: caráter 4 (0→1), caráter 23 (1→0).

Clado 15' Sinapomorfias: caráter 41 (0→1).

Clado 16' Sinapomorfias: caráter 68 (1→0).

Clado 17' Sinapomorfias: caráter 7 (0→1), caráter 32 (1→0), caráter 42 (0→1), caráter 43 (1→0), caráter 50 (0→1), caráter 56 (1→2).

Clado 18' Sinapomorfias: caráter 4 (0→1), caráter 6 (0→1), caráter 10 (0→1), caráter 14 (0→1), caráter 17 (1→0), caráter 21 (0→1), caráter 42 (1→2), caráter 44 (1→0), caráter 45 (2→1), caráter 47 (1→0), caráter 53 (0→1), caráter 57 (0→1).

IV.3 Definição dos clados obtidos

Com base na topologia da análise com 34 OTUs, além dos clados Rhynchosauria e Rhynchosauridae, tomados como premissa e definidos *a priori* na análise (vide sessões III.1.1 e III.1.3), definições propostas anteriormente para subgrupos de Rhynchosauridae puderam ser aplicadas como tal, enquanto outras foram redefinidas (figura 27).

Hyperodapedontidae foi definido como todos os rincossauros mais próximos a *Hyperodapedon* que a *Rhynchosaurus articeps*, como proposto por Langer & Schultz (2000b). Na presente análise esta definição inclui o clado 2' excluindo obviamente *R. articeps* e também *R. brodiei*.

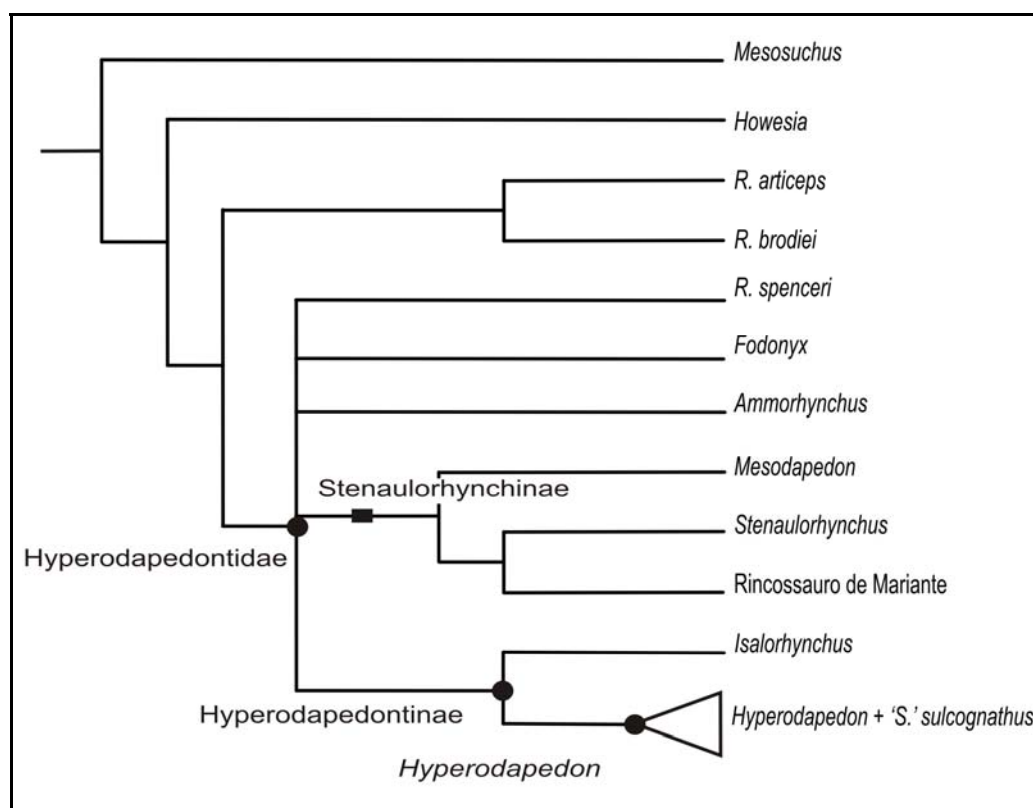


Figura 27 – Clados nomeados reconhecidos na análise de parcimônia.

As demais definições apresentadas por Langer & Schultz (2000b) (*Hyperodapedontinae* e *Hyperodapedon*) foram modificadas. Estes autores definiram *Hyperodapedontinae* como todos rincossauros mais próximos a *Hyperodapedon* do que a *R. spenceri*. Na presente análise, devido à posição dúbia de *Ammorhynchus*, que pode estar incluído (árvores 3, 7, 9, 10, 12, 14, 15 e 16) ou não (árvores 1, 2, 4, 5, 6, 8, 11 e 13) em *Hyperodapedontinae* segundo a definição de Langer & Schultz (2000b), foi preferida uma nova definição para esse grupo. Com base no princípio “node based”, a redefinição de *Hyperodapedontinae* inclui o ancestral comum mais recente de *Isalorhynchus genovefae*, *Hyperodapedon gordonii* e todos os seus descendentes, circunscrevendo o clado 5’ da presente análise. Esta nova definição mantém a proposição original de Langer & Schultz (2000b) (que não incluía *Ammorhynchus*) de que todos os rincossauros mais próximos a *Hyperodapedon* que a *R. spenceri* sejam incluídos neste grupo.

Dada a definição de *Hyperodapedontinae* e os componentes do clado 5’ há um problema acerca da taxonomia das OTUs relacionadas à ‘S.’ *sulcognathus* e a definição de *Hyperodapedon*. ‘S.’ *sulcognathus* foi tido como um gênero diferenciado em vários trabalhos anteriores (Schultz, 1991, Langer & Schultz, 2000ab, Hone & Benton, 2008), e *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b) reconhecido como um gênero monofilético.

Langer & Schultz (2000b), invocando uma recuperação da definição inicial de Lyddeker (1888), definem *Hyperodapedon* como todos rincossauros mais próximos a *H. gordonii* que a '*S. sulcognathus*'. Na presente análise, quando aplicada esta definição, *Hyperodapedon* incluiria apenas *H. gordonii*, sendo, portanto, muito restritiva. Preferimos propor uma nova definição “*stem based*” para este gênero, incluindo todos rincossauros mais próximos a *Hyperodapedon gordonii* que a *Isalorhynchus genovefae*. Fica clara então a inclusão de '*S. sulcognathus*' em *Hyperodapedon*. Para as discussões seguintes, as referências taxonômicas das OTUs '*S. sulcognathus*', UFRGS-0298 e UFRGS-0290 serão mantidas para facilitar o reconhecimento das mesmas.

Adicionalmente, um clado não definido por Langer & Schultz (2000b) pôde ser nomeado. O clado 3' da presente análise é correspondente ao clado nomeado como Stenaulorhynchinae por Langer & Schultz (2000a). A definição de Langer & Schultz (2000a) foi tomada como traslado do nome Stenaulorhynchidae apresentado como a categoria de família por Kuhn (1933), que por sua vez baseou-se na descrição de *S. stockleyi* e *S. major* de Haughton (1932). Langer & Schultz (2000a) utilizaram uma definição com base em apomorfias para esta proposição, no entanto, nesta nova análise, preferiu-se redefini-lo com o princípio “*stem-based*”, incluindo todos os rincossauros mais próximos a *Stenaulorhynchus* que a *Hyperodapedon gordonii*.

V Discussão

V.1 Comparação das topologias obtidas com as topologias das análises anteriores

V.1.1 Posição relativa entre *R. articeps*, *R. brodiei* e *Stenaulorhynchus*

A posição mais basal de *R. articeps* e *R. brodiei* em relação aos demais rincossauros do Triássico Médio e Superior recuperada na presente análise é condizente com as propostas de Dilkes (1995, 1998) e Whatley (2005). Adicionalmente, estes dois táxons formam um clado, concordando com a hipótese de Hone & Benton (2008) e possivelmente com a hipótese de Whatley (2005) de que estes representem uma única espécie. A aproximação de *R. articeps* e *R. brodiei* é ainda não conflitante com Langer (1996), que encontra estes dois táxons formando uma politomia com os mais derivados.

As diferentes propostas anteriores que encontraram *Stenaulorhynchus* mais derivado que *R. articeps* e *R. brodiei* (Dilkes, 1995; 1998; Langer, 1996; Whatley, 2005) sugerem diferentes apomorfias para este clado. Dilkes (1995) apresenta como apomorfias para este a presença da articulação basipterigóide posterior à franja transversa do pterigóide, lâmina ilíaca com processo anterior tão desenvolvido quanto posterior e razão entre largura da região distal do fêmur e comprimento total do fêmur maior que 0,3. Langer (1996) apresenta como caráter apomórfico deste clado a presença do processo anterior do ílio anterior marcado, porém menor que 50% do comprimento do processo posterior, presença do primeiro metatarsal mais largo que longo e razão entre largura distal do fêmur e comprimento total do fêmur de aproximadamente 0,3. Dilkes (1998), por sua vez, encontra como sinapomorfias deste clado a presença do processo anterior da lâmina ilíaca tão desenvolvido quanto processo posterior, razão entre largura da região distal do fêmur e comprimento total do fêmur maior que 0,3 e razão entre dígitos 3 e 4 maior ou igual a 0,9. Dilkes (1998) aponta também quatro reversões ambíguas (DELTRAN) como sinapomorfias do clado, sendo estas a presença de fenestra temporal inferior fechada, ausência de costelas cervicais frágeis e afilando dispostas em ângulo agudo em relação a coluna vertebral, ausência de processo acessório nas costelas cervicais e arcos neurais das vértebras médio-dorsais levemente escavadas. Whatley (2005) apresenta um grande número de caracteres que suportam este clado, como fenestra temporal inferior presente e fechada ventralmente, superfície dorso-medial do pré-frontal próximo a

órbita fortemente côncava, processo subtemporal do jugal frágil com altura menor ou igual a 50% do comprimento, presença de região edêntula entre as fileiras mediais na região oclusal posterior nas maxilas, razão entre o tamanho do processo transversal e do centro vertebral caudal maior ou igual a 1, zigapófises caudais praticamente vertical, processo posterior do coracóide pouco expandido ou não expandido (caso otimizado com ACCTAN), margem anterior da interclavícula suavemente convexa, processo ântero-dorsal do ílio bem desenvolvido não estendendo além da margem ântero-ventral, processo púbico lateral presente com expansão distal e ausência do forame entre astrágalo e calcâneo.

Destas sinapomorfias propostas anteriormente para este clado, os caracteres relacionados a fenestra temporal inferior, arcos neurais médio-dorsais, zigapófises caudais, costelas cervicais, processo acessório das costelas cervicais, razão entre largura distal/comprimento total do fêmur, ausência do forame entre astrágalo e calcâneo e razão entre dígito 3 e 4 não foram incluídos na análise como explicado na sessão II. 2.2.

Outras características propostas como sinapomorfias de *Stenaulorhynchus* e as OTUs mais derivadas se mantiveram na presente análise. O comprimento do processo anterior da lâmina ilíaca entre 15% e 50% do comprimento do processo posterior foi mantido como tal. O primeiro meta-tarsal mais largo que longo proposto como apomórfico para este clado, também foi mantido (contra Hone & Benton, 2008), mesmo que nos consensos estritos das análises essa não seja a única polarização possível. Nas 16 árvores mais parcimoniosas, quando plotamos o estado plesiomórfico em *Mesosuchus*, *Howesia* e *R. articeps* e o estado apomórfico em *Stenaulorhynchus*, *Fodonyx*, *H. gordonii*, *H. huxleyi* e MCNSJ-574, qualquer que seja a posição assumida por *Ammorhynchus* e *Fodonyx*, esse estado é reconhecido como apomorfia do clado 2'.

No que concerne o processo lateral do púbis, o caráter foi modificado (caráter 70), sendo possível interpretar os estados derivados 1 e 2 do caráter modificado como refinamento da condição apomórfica reconhecida por Whatley (2005). Deste modo, a apomorfia proposta anteriormente se mantém, reconhecendo-se, entretanto, que a condição plesiomórfica para este clado é a presença do processo lateral do púbis pedicelado.

Além das apomorfias anteriormente propostas confirmadas na presente análise, novas apomorfias de *Stenaulorhynchus* e dos demais táxons mais derivados foram reconhecidas. O jugal maior que a maxila no nível do ponto mais ventral da órbita foi reconhecido como apomorfia deste clado com base na reinterpretação do enunciado do caráter anteriormente proposto por Benton (1983c, 1984, 1985, 1988, 1990) e Hone & Benton (2008).

A ausência do contato pós-orbital-parietal (na superfície dorsal) na presente análise tornou-se apomorfia deste clado, com reversão em *Stenaulorhynchus*, *H. gordonii*, UFRGS-0313, FZBPV-3509 e 19.4-Huene. Dilkes (1998) havia reconhecido esse estado como apomórfico de ‘*Scaphonyx*’ + *Hyperodapedon*, mas com a inclusão de um maior número de OTUs foi possível reconhecer que esta apomorfia delimita um grupo mais inclusivo. Do mesmo modo, Whatley (2005) reconheceu este estado como apomórfico de Hyperodapedontinae. A maior diferença com relação à análise de Whatley (2005) está no fato de “Rincossauro de Mariante” ter sido codificado com o estado derivado e a inclusão da OTU *Fodonyx*, que também apresenta o estado apomórfico, aumentando a inclusibilidade desta apomorfia.

A presença de processo transversal do parietal dirigido lateralmente foi reconhecida como apomórfica deste clado com base na reinterpretação dos estados de *R. articeps* e *Stenaulorhynchus*, codificados com o estado plesiomórfico. Otimizando este caráter, esta nova análise restringe a apomorfia ao clado 2 e 2’, ao invés de Rhynchosauridae (contra Langer, 1996). Como discutido no caráter 33 e na sessão V.1, a distribuição do estado sobre a maxila excluída da fenestra sub-orbital pelo contato pterigóide e ectopterigóide foi reinterpretado e reconhecido como apomórfico deste clado. A presença de espinhos neurais caudais baixos, com altura menor que duas vezes o comprimento, foi outro caráter considerado apomórfico para o clado em questão. Ademais, um novo caráter proposto na presente análise mostrou-se uma apomorfia deste clado: a presença do corpo do parietal expandido lateralmente, apenas com reversão em “Rincossauro de Mariante”.

Com as reavaliações feitas na presente análise, outros caracteres propostos anteriormente como apomórficos de *Stenaulorhynchus* e todos os táxons mais derivados (Hyperodapedontidae) acabaram não se confirmando como tal. O processo subtemporal do jugal frágil com altura menor que 50% do comprimento para *Stenaulorhynchus* e os demais táxons derivados não se manteve. A presença de uma região edêntula entre as fileiras mediais na região oclusal posterior da maxila foi apontada por como sinapomórfica para este clado. No entanto, este caráter foi modificado, sendo que o resultado obtido não condiz com a hipótese de Whatley (2005) (vide sessões III.2.1 e V.2.4). O caráter relacionado à posição posterior do processo basipterigóide do basisfenóide em relação ao processo ectopterigóide do pterigóide teve sua distribuição reavaliada, sendo o surgimento deste estado reconhecido como homoplástico em *Fodonyx*, *H. gordonii* e *H. huxleyi*. O caráter relacionado ao comprimento do processo transversal caudal foi modificado no caráter 64 da análise de parcimônia, e a presença da razão entre comprimento do processo transversal caudal + costela

caudal e comprimento do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda maior que 1 foi reconhecida como sendo plesiomórfica para Rhynchosauria. A condição apomórfica surge no clado 6 na topologia da análise completa, e no clado 6' no caso da análise com menor quantidade de táxons. Como o explicado na discussão do caráter 65, a maneira clássica de interpretar os caracteres relacionados à região anterior da interclavícula na presente análise foi modificada, não sendo encontradas apomorfias designadas para este clado relacionadas à região anterior da interclavícula. A apomorfia proposta para este clado relacionada à ausência do processo posterior do coracóide só é dada para a topologia de Whatley (2005) na otimização do tipo ACCTRAN, pois a autora, com base em uma possível inconsistência entre diferentes espécimes de *Stenaulorhynchus*, codificou este táxon com dúvida. Na presente análise se codificou *Stenaulorhynchus* possuindo o estado plesiomórfico, portanto, a condição plesiomórfica do clado 2' é a presença do processo posterior do coracóide.

A condição plesiomórfica da superfície dorsal do pré-frontal próximo a órbita para este clado, nos consensos das análises completa e reduzida seria plana ou pouco côncava. Quando as 16 árvores mais parcimoniosas são tomadas individualmente, é possível reconhecer diferenças nesta otimização. Quando *Fodonyx* assume a posição relacionada ao clado 3' (árvores 1, 2, 3, 5, 6, 7 e 12), a otimização reconhecida nos consensos estritos se mantém. Entretanto, quando *Fodonyx* assume a posição mais relacionada à Hyperodapedontinae (árvores 4, 8, 10, 11, 13, 14, 15 e 16), este caráter possui otimização que concorda com a proposição de Whatley (2005).

Em relação às outras propostas de posições relativas entre *Stenaulorhynchus*, *R. articeps* e *R. brodiei*, as análises de Benton (1990) e Hone & Benton (2008) apresentam *Stenaulorhynchus* basal a esses. Benton (1990) suporta esta relação na presença do dentário ocupando menos que 50% do comprimento total da mandíbula em *Mesosuchus*, *Howesia* e *Stenaulorhynchus*. Hone & Benton (2008), além do caráter utilizado por Benton (1990), apontam como plesiomorfia encontrada em *Stenaulorhynchus*, ausente nas OTUs mais derivadas, o comprimento do processo transversal caudal maior que o comprimento do centro vertebral caudal, presença do tubérculo lateral no calcâneo e o quarto tarsal distal duas vezes maior que os demais tarsais distais. Estes autores apontam ainda a presença de sobreposição simples na sutura entre ectopterigóide e pterigóide como sinapomorfia deste possível clado caso este caráter seja otimizado utilizando DELTRAN. Como explanado na sessão III 2.2., este caráter relacionado ao tipo de sutura entre pterigóide e ectopterigóide não foi utilizado na análise de parcimônia.

Já o caráter relacionando ao comprimento do dentário maior que 50% do comprimento total da mandíbula na presente análise representa o estado plesiomórfico de Rhynchosauridae, com reversão de *Stenaulorhynchus*. O caráter relacionado ao comprimento do processo transversal caudal, como explicitado anteriormente, foi modificado no caráter 64 da análise de parcimônia e a razão entre comprimento do processo transversal caudal + costela caudal e comprimento do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda maior que 1 foi considerado plesiomórfico para Rhynchosauria, sendo que a condição presente em *Stenaulorhynchus* pode ser facilmente reconhecida com base na figura 1b de Huene (1938).

A presença de tubérculo lateral do calcâneo foi reconhecida em todas as OTUs com esta peça preservada e não foi incluída na análise de parcimônia. Já o caráter relacionado ao quarto tarsal distal não pôde ser codificado para *R. articeps*, como explanado no caráter 76, concordando com a interpretação de Whatley (2005).

Há ainda outra possível posição relativa entre *Stenaulorhynchus* e *R. articeps*. As primeiras propostas filogenéticas reconheceram *R. articeps* (único representante do gênero até o momento) formando um grupo monofilético com *Stenaulorhynchus*. Essa proposição não representa a idéia corrente, e foi tomada com base em estados hoje reconhecidos como simplesiomorfias, ou caracteres baseados em interpretações errôneas sobre certas estruturas. Benton (1984a, 1985) assume esta relação com base na presença de dois sulcos no dentário e duas cristas no dentário, côndilo occipital localizado bem anterior em relação aos quadrados e presença de uma única fileira de dentes no pterigóide. Benton (1988) utiliza estas mesmas características, apenas desvinculando o caráter da ausência de dentes pterigoideanos como sinapomórfico de *Rhynchosaurus* + *Stenaulorhynchus*.

A presença de dois sulcos na maxila e duas cristas no dentário são incluídos nas análises posteriores como caráter válido para a reconstrução filogenética do grupo. No entanto, não apontam uma afinidade entre *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*. A posição do côndilo occipital bem à frente do quadrado é tida como uma simplesiomorfia nas reconstruções filogenéticas posteriores. Já a possível fileira de dentes no pterigóide não é confirmada em nenhum táxon do Triássico Médio e Superior.

Como introduzido anteriormente, na presente análise houve ainda a recuperação de *R. articeps* e *R. brodiei* formando um clado. Esta proposição concorda com Hone & Benton (2008), no entanto, os caracteres sinapomórficos atribuídos a este clado são diferentes. Nessa nova interpretação, a relação destas OTUs é sustentada por uma sinapomorfia (processo caudal do ísquio orientado obliquamente em relação à coluna vertebral) homoplástica em relação a *H. gordonii*, *H. huxleyi* e UFRGS-0408, enquanto que em Hone & Benton (2008)

este clado é sustentado por quatro reversões (caráter 55, 65, 73 e 75). Na presente análise, os caracteres 55, 65 e 73 não foram incluídos (sessão III.2.2), já o caráter 75 (tamanho do meta-tarsal I) foi utilizado modificado como caráter 77 da presente análise, e o meta-tarsal I mais largo que longo foi reconhecido como sinapomorfia do clado 2 na análise completa e do clado 2' na análise posterior com menor número de OTUs.

V.1.2 Posições relativas de *Stenaulorhynchus*, *Mesodapedon* e “Rincossauro de Mariante”

Apesar de *Stenaulorhynchus* ser um táxon bem conhecido e utilizado em todas as análises (mesmo pré-cladísticas) que tratam das inter-relações do rincossauros, *Mesodapedon* e “Rincossauro de Mariante”, que são duas formas com provável íntima relação com este táxon, são negligenciadas na maioria das análises. *Mesodapedon* é geralmente retirado das análises de parcimônia pelo parco material existente, e conseqüentemente grande quantidade de dados ausentes (e.g.: Langer, 1996; Dilkes, 1998), enquanto que “Rincossauro de Mariante” ou não é incluído (e.g.: Dilkes, 1995), ou é retirado por sua enigmática morfologia que apresenta caracteres que apontam relações conflitantes (e.g.: Whatley, 2005).

Chatterjee (1980) foi o primeiro autor a considerar *Mesodapedon* no cenário evolutivo dos rincossauros. Este autor utilizou caracteres dentários para inferir uma grande dicotomia entre os rincossauros do Triássico Médio e Superior. *Stenaulorhynchus* e *Mesodapedon* estariam inseridos em grupos distintos, diagnosticáveis pela relação entre a largura da área lateral e medial da maxila. Com o advento de análises cladísticas, os caracteres dentários continuaram a ser levados em conta nas reconstruções evolutivas, mas uma maior quantidade de caracteres foi incorporada à base de dados, e a idéia inicial de Chatterjee (1980) foi rejeitada.

Apesar das primeiras propostas filogenéticas para Rhynchosauria (Benton 1984a, 1985 e 1988; Evans 1988) apresentarem critérios mais claros para definir as inter-relações entre os táxons do que a de Chatterjee (1980), o número de táxons terminais utilizados é muito reduzido, e *Mesodapedon* não é incluído. Benton (1990) retoma os estudos sobre *Mesodapedon* sem inseri-lo na análise de parcimônia, e, com base nos poucos caracteres codificáveis de sua base de dados, sugere uma posição basal dentre os Rhynchosauridae, podendo o gênero tanto estar relacionado à *Stenaulorhynchus* quanto ser mais derivado, como grupo irmão de *R. articeps*, *R. brodiei* e todos os rincossauros mais derivados. Wilkinson & Benton (1995) reavaliaram os resultados obtidos por Benton (1990) à luz do “*Safe Taxonomic Reduction*” (Wilkinson, 1995) e Consenso Reduzido (“*Reduced cladistic consensus*”,

Wilkinson, 1994), encontrando este táxon em posição flutuante na filogenia. Esse pode estar relacionado não só a *Stenaulorhynchus*, mas também a *R. spenceri* ou ser grupo irmão de *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b). Langer (1996) também analisa *Mesodapedon* a posteriori em sua análise e encontra uma grande gama de possibilidades para a posição filogenética deste táxon. Mas, com base nas múltiplas fileiras de dentes no dentário mediais à crista cortante sem uma linha principal, sugere a posição deste táxon como próximo a *Stenaulorhynchus* ou ao “Rincossauro de Mariante”. Dilkes (1998), por sua vez, com base em caracteres presentes tanto em *Mesodapedon* quanto em *Stenaulorhynchus*, sugere a sinonimização destes táxons. No entanto, as características apontadas para justificar esta sinonimização constituem-se em simplesiomorfias no contexto em que *Stenaulorhynchus*, *Mesodapedon* e “Rincossauro de Mariante” estão inseridos, ou de características não interpretadas como válidas na presente análise.

A posição filogenética do “Rincossauro de Mariante” foi explorada por um menor número de autores. O primeiro autor a incluir esta OTU em uma análise de parcimônia foi Langer (1996), que encontrou como apomorfia de *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” o processo basipterigóide do basisfenóide claramente posterior ao processo ectoptergóide do pterigóide, o comprimento do dentário menor que 55 % do comprimento total da mandíbula, múltiplas fileiras de dentes mediais à crista cortante do dentário sem uma linha principal e presença de dentes abundantes na crista medial da crista medial maxilar. Langer & Schultz (2000a), reconhecem também a proximidade entre *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante”, todavia sem a execução de análise de parcimônia.

Whatley (2005) inclui “Rincossauro de Mariante” em sua análise, mas não apresenta explicações claras sobre a posição deste. Em sua análise incluindo todos os táxons terminais, esta autora encontra o mesmo como grupo irmão de *Isalorhynchus* + OTUs relacionadas à *Hyperodapedon* e ‘*S.*’ *sulcognathus*. Já em sua topologia tomada como hipótese filogenética, esta relação colapsa, sendo encontrada politomia envolvendo, além de “Rincossauro de Mariante”, *R. spenceri*, *Isalorhynchus* e as OTUs relacionadas à *Hyperodapedon* e ‘*S.*’ *sulcognathus*. Já em sua análise focando em *Hyperodapedon*, esta OTU é retirada, juntamente com *R. spenceri* e UFRGS-0290, por provocarem perda na robustez dos clados.

Das apomorfias propostas por Whatley (2005) supostamente presentes no “Rincossauro de Mariante” que uniriam esta OTU com os clados mais derivados, aquelas tratando da margem da órbita no jugal expandida lateralmente, costelas cervicais, processo acessório nas costelas cervicais, razão entre o comprimento do centro vertebral médio-cervical e comprimento do centro vertebral médio-dorsal não foram incluídas na análise de

parcimônia (vide sessão III.2.2). Adicionalmente, como explicitado na sessão III.2.1, certos estados codificados por Whatley (2005) não foram confirmados como presentes no “Rincossauro de Mariante”, como o crânio mais largo que longo, contato jugal-lacrimaral amplo, ausência de supra-temporal e a barra entre a órbita e a fenestra temporal inferior com largura maior que 40% da abertura da órbita.

A presença de basioccipital maior que basisfenóide/paraesfenóide foi confirmada em “Rincossauro de Mariante” na presente análise, mas esta representaria, dada a otimização usada, uma aquisição independente em relação à *Hyperodapedontinae*. A presença de espinhos neurais truncais baixos não pôde ser codificada para esta OTU, tendo na análise de Whatley (2005) este estado sido definido como apomórfico para “Rincossauro de Mariante” simplesmente pela otimização empregada.

Hone & Benton (2008) apresentam o “Rincossauro de Mariante” como pertencente ao clado *Hyperodapedon* sem apresentar uma extensa discussão sobre este resultado. Estes autores consideram como características presentes nesta OTU, que a uniriam com os *Hyperodapedon*, a presença de crânio mais largo que longo, crânio mais alto que 50% do comprimento total do crânio, fenestra temporal inferior fechada, jugal maior que a maxila em vista lateral, barra do jugal e pós-orbital mais larga que 50% da máxima abertura da órbita, ausência de supra-temporal, largura do processo ventral do esquamosal na altura média maior que 50% da largura da fenestra temporal inferior, côndilo occipital em linha com os quadrados, basioccipital maior que basisfenóide, orientação lateral do processo basipterigóide, um sulco maxilar, área lateral ao sulco principal da maxila maior que área medial, altura da mandíbula maior que $\frac{1}{4}$ do comprimento total da mandíbula e maior número de dentes do dentário localizado na metade posterior do dentário.

Como o explicado na sessão III.2.1, as codificações do “Rincossauro de Mariante” relacionadas à largura do crânio, largura da barra pós-orbital, largura do processo ventral do esquamosal, posição do côndilo occipital, número de sulcos maxilares, área lateral ao sulco maxilar, altura da mandíbula e posição do maior número de dentes do dentário não foram mantidas. Já os caracteres relacionados à orientação do processo base-pterigóide e fenestra temporal inferior não foram incluídos na análise de parcimônia, como o explicado na sessão III.2.2. Desse modo, a posição derivada de “Rincossauro de Mariante”, encontrada por Hone & Benton (2008), é suportada por muitos caracteres que erroneamente foram atribuídos como presentes nesta OTU, e revisados nesta nova análise.

Na presente reavaliação da filogenia de Rhynchosauria, pela primeira vez houve a inclusão concomitante das três formas na análise de parcimônia. Mesmo com o número

reduzido de caracteres codificáveis para *Mesodapedon* e os caracteres conflitantes presentes em “Rincossauro de Mariante” a relação destas 3 OTUs foi resgatada mesmo no consenso estrito da análise completa. Foi obtido um clado (3 e 3’) com *Stenaulorhynchus*, *Mesodapedon* e “Rincossauro de Mariante”. Adicionalmente, *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” apresentam-se mais próximos (clado 4 e 4’).

O clado 3 e 3’ é sustentado por dois caracteres homoplásticos relacionados à dentição maxilar. Presença de dois sulcos se estendendo até a região anterior da maxila, reconhecida também no clado 8 ou 18’ (que inclui as OTUs relacionadas ao táxon ‘*S.* *sulcognathus*’), e presença de dentes da fileira L1 do mesmo tamanho que os demais dentes maxilares, encontrada também no clado 6 na análise completa e no clado 9’ da análise reduzida. Já a presença de muitos dentes na superfície lingual da maxila pode representar uma homoplasia ou uma simplesiomorfia, dependendo da posição de *Ammorhynchus*. O clado 4 ou 4’, aproximando *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante”, é dado pela presença de um aglomerado de dentes dentários, homoplástico com *R. spenceri* e clado 8 ou 18’.

V.1.3 Possíveis Posições de *Ammorhynchus*, *Fodonyx* e *R. spenceri*

V.1.3.1 Posição de *R. spenceri*

Visto que, nos consensos, a posição precisa de *R. spenceri* não pôde ser resgatada, a discussão da posição desta OTU na presente análise foi tomada com base nas 16 MPTs da análise reduzida. Como apontado na sessão IV, foi observado que em todas as 16 MPTs *R. spenceri* está próxima a Hyperodapedontinae (clado 5 ou 5’). Esta relação é suportada pela presença de crânio mais largo que longo, crânio com altura maior que 50% do comprimento máximo da linha média e ramo ventral do esquamosal entrando na região dorsal do quadradojugal.

Desde a descrição de *R. brodiei* e *R. spenceri* por Benton (1990), pairam incertezas sobre a monofilia do gênero *Rhynchosaurus*. Benton (1990) não inclui *R. spenceri* em sua análise de parcimônia pela quantidade de dados ausente deste táxon, entretanto, nas considerações sobre os táxons não incluídos na análise de parcimônia, apresenta o mesmo inserido em uma politomia com as demais espécies de *Rhynchosaurus* e Hyperodapedontinae. Nesta discussão, o autor apresenta apenas uma possível sinapomorfia do gênero, que seria a presença do dentário se estendendo posterior ao ponto médio da mandíbula, condição que teria surgido paralelamente em Hyperodapedontinae. Na presente análise, como apontado anteriormente, este estado é tido como plesiomórfico para Rhynchosauridae com reversão em *Stenaulorhynchus*.

Wilkinson & Benton (1995), com base na matriz de Benton (1990), argumentam que *R. spenceri* apresenta caracteres suficientemente diferenciados para ser incluído na análise de parcimônia, não preenchendo os pré-requisitos do “*Safe Taxonomic Reduction*” para deleção de táxons. O gênero *Rhynchosaurus* não se apresenta monofilético em nenhuma das hipóteses obtidas e, apesar de Wilkinson & Benton (1995) não listarem apomorfias dos clados obtidos nesta reinterpretação, é possível reconhecer na matriz de Benton (1990) os caracteres que apontam as novas posições propostas. *R. spenceri* apresenta posição derivada em relação às demais espécies do gênero, sendo encontrado como grupo irmão de Hyperodapedontinae, relação que é suportada pela presença do crânio mais largo que longo e jugal robusto. Na presente análise, confirma-se estas codificações para estes caracteres, com *R. spenceri* possuindo os mesmos estados que os Hyperodapedontinae. Apesar disso, o caráter relacionado ao tamanho do jugal não define apenas a relação *R. spenceri* + Hyperodapedontinae, mas sim o clado 2 e 2', como explicado anteriormente.

Já *R. articeps* e *R. brodiei* apresentam duas posições relativas nesta reinterpretação de Wilkinson & Benton (1995). Estes poderiam formar um clado, ou *R. brodiei* ser mais derivado, por apresentar jugal mais robusto. Na presente análise este caráter foi revisado, e se interpretou o mesmo estado para estas duas OTUs, não tendo sido encontrada nenhuma árvore mais parcimoniosa com *R. brodiei* mais derivado que *R. articeps*.

Langer (1996), de modo semelhante, não reconhece *Rhynchosaurus* como gênero monofilético, encontrando *R. spenceri* mais derivado. Das 10 sinapomorfias propostas na análise de Langer (1996) para o clado menos inclusivo englobando *R. spenceri*, apenas duas são codificadas para esta OTU: crânio mais largo que longo e superfície do jugal sobre a maxila com crista *anguli oris* se estendendo ao ramo cranial do jugal. As demais são interpretadas como tal apenas pela polarização do tipo ACCTRAN daquela análise. O crânio mais largo que longo também sustenta esta relação na presente análise, enquanto que o estado reconhecido para *R. spenceri* sobre a extensão da crista *anguli oris* não é o mesmo que o reconhecido para Hyperodapedontinae. A própria codificação de Langer (1996) apresenta dúvida sobre o estado de *R. spenceri* no que concerne a crista *anguli oris*. O autor reconhece a condição plesiomórfica da OTU *R. spenceri*, mas prefere codificá-lo com o estado apomórfico com base na descrição de Benton (1990), que sugere a presença de uma estrutura no jugal de *R. spenceri* ausente em *R. articeps* e *R. brodiei*.

Langer & Schultz (2000b) reconhecem, além dos caracteres de Langer (1996) para a aproximação de *R. spenceri* à Hyperodapedontinae, a presença de cristas e elevações superior a crista *anguli oris* como sinapomórfico deste grupo. Como o explicado no caráter 10, não foi

reconhecida nenhuma característica significativamente diferente na área superior à crista *anguli oris* em *R. spenceri* e os Hyperodapedontinae que justifique a inclusão de um estado diferenciado.

Como explicado na sessão anterior, Whatley (2005) encontra *R. spenceri* em uma politomia juntamente com “Rincossauro de Mariante”, *Isalorhynchus* + as OTUs relacionadas à *Hyperodapedon* e ‘*S.*’ *sulcognathus*. Desta maneira, as apomorfias que unem *R. spenceri* as OTUs mais derivadas e os caracteres excluídos na presente análise são os mesmos discutidos na sessão anterior como supostamente sinapomórficos de “Rincossauro de Mariante” e os táxons mais derivados.

Destas sinapomorfias propostas por Whatley (2005), poucos caracteres estão codificados para *R. spenceri* na matriz. Esta autora apontou a presença de amplo contato jugal-lacrimar, presença do jugal ornamentado com cristas e elevações superior a *anguli oris*, mas, como discutido na sessão III.2.1, essas codificações não foram mantidas. Das outras codificações apontadas por Whatley (2005) para esta OTU, se mantiveram na presente análise apenas crânio mais largo que longo, ramo ventral do esquamosal entrando na região dorsal do quadradojugal (reinterpretando o caráter 33 de Whatley, 2005) e presença de espinhos neurais truncais altos.

V.1.3.2 Posição de *Fodonyx*

A OTU *Fodonyx* apresenta duas possíveis posições. Esta pode ser encontrada como pertencente à Stenaulorhynchinae (ramo externo mais basal ao clado 3’) ou como ramo externo mais basal do clado 5’ (basal a *R. spenceri*), cada qual suportada por diferentes caracteres. A presença de contato amplo entre lacrimal e jugal, e a ausência de intercentro ossificado nas vértebras truncais apontam uma afinidade de *Fodonyx* ao clado 5’. Enquanto que a presença do ponto mais medial da órbita em vista dorsal como vértice de um ângulo praticamente reto e a presença da sutura entre frontais pós-frontais elevadas formando uma crista bem marcada em “V” apontam uma mais próxima relação ao clado 3’.

Destes caracteres, o contato amplo entre jugal e lacrimal foi proposto por Whatley (2005) como apomórfico de *R. spenceri* + “Rincossauro de Mariante” + Hyperodapedontinae, e ausência de intercentro ossificado nas vértebras truncais tem sido utilizada para definir clados mais inclusivos de Rhynchosauridae que não incluem *Stenaulorhynchus* (Dilkes, 1995, 1998 e Langer & Schultz, 2000b para definir Hyperodapedontinae e Whatley, 2005 para definir *R. spenceri* + “Rincossauro de Mariante” + Hyperodapedontinae). Já os caracteres

utilizados para a definição de *Fodonyx* mais próximo ao clado 3' são aqui pela primeira vez propostos.

V.1.3.3 Monofilia e status nomenclatural de *R. spenceri* e *Fodonyx*

As posições relativas recuperadas entre as OTUs *R. spenceri* e *Fodonyx* representam implicações tanto na monofilia do táxon *Rhynchosaurus* quanto *Fodonyx* (*sensu* Benton, 1990 e Hone & Benton, 2008 respectivamente). Estas implicações, por sua vez, evidenciam a necessidade de uma revisão nomenclatural destes táxons.

A posição mais derivada da OTU *R. spenceri* em relação a *R. articeps* e *R. brodiei*, vem como uma reiteração das proposições de Wilkinson & Benton (1995), Langer (1996), Langer & Schultz (2000b), Whatley (2005) e Hone & Benton (2008) de que o gênero *Rhynchosaurus* (*sensu* Benton, 1990) não representa uma entidade monofilética. De maneira similar, as OTUs *R. spenceri* e *Fodonyx* não compartilhando um ancestral comum exclusivo se opõe à hipótese de Hone & Benton (2008) de que os novos materiais descritos formam um mesmo táxon com aqueles descritos anteriormente por Benton (1990).

Para justificar a inclusão destes novos materiais na mesma entidade que os materiais descritos inicialmente como *R. spenceri*, Hone & Benton (2008) utilizam a suposta autapomorfia “presença do processo paraoccipital direcionado ventralmente em vista posterior”. Este caráter não foi incluído na análise de Hone & Benton (2008), mesmo com a explícita opinião dos autores de que se deve incluir autapomorfias na lista de caracteres (Hone & Benton, 2008, página 12). Na presente análise incluiu-se este caráter na análise de parcimônia, mas diferentemente de Hone & Benton (2008), foi encontrada uma distribuição mais ampla deste estado; presente, além da OTU *Fodonyx*, em *Mesosuchus*, “Rincossauro de Mariante”, *H. huenei* e no clado 13'. Ademais, este estado não pode ser verificado nos materiais utilizados por Benton (1990) na definição de *R. spenceri* devido a não preservação dos materiais.

Hone & Benton (2008), com o objetivo de resolver os conflitos relacionados à parafilia de *Rhynchosaurus*, reavaliam o binômio *R. spenceri*, agregando à espécie os novos materiais que compõe a OTU *Fodonyx* da presente análise. Estes autores propõem um gênero novo, tendo em vista a sua posição derivada em relação às demais espécies de *Rhynchosaurus*. O referido trabalho obteve êxito na proposição do novo gênero para *R. spenceri*, efetuando um ato nomenclatural válido para os materiais originalmente associados à espécie *R. spenceri*. Entretanto, o crânio descrito por Hone & Benton (2008) apresenta caracteres significativamente diferentes tanto com relação aos materiais originais de *R.*

spenceri quanto com relação aos demais rincossauros. Estas diferenças foram notadas inclusive por Hone & Benton (2008), em seus caracteres 1,2 e 9, onde se nota codificações contrastantes entre os materiais descritos por Benton (1990) e os novos materiais descritos.

Por mais que na proposição do caráter 5 da presente análise (caráter 9 de Hone & Benton, 2008) tenha sido reconhecido o mesmo estado nas OTUs *R. spenceri* e *Fodonyx*, foram encontradas outras diferenças entre *R. spenceri* e *Fodonyx*. Além daquelas relacionada às proporções cranianas (caracteres com sinal filogenético reconhecido), também encontradas por Hone & Benton (2008; 1, 2), foi reconhecida a ausência de um aglomerado de dentes linguais no dentário de *Fodonyx*, que está presente em *R. spenceri*. Adicionalmente, foi encontrada uma autapomorfia de *Fodonyx* na região do contato entre lacrimal e jugal, com o lacrimal possuindo um prolongamento póstero-ventral que exclui em parte o jugal da região ventral da órbita. Com base nestas evidências, parece claro que o crânio descrito por Hone & Benton (2008) representa gênero e espécie diferentes de *R. spenceri* (*sensu* Benton, 1990), ficando claro a necessidade de uma reorganização taxonômica de *R. spenceri* e *Fodonyx*.

V.1.3.4 Posição de *Ammorhynchus*

A posição de *Ammorhynchus* foi explorada anteriormente apenas na análise de Hone & Benton (2008). Apesar de Nesbitt & Whatley (2004) apresentarem uma discussão sobre as implicações de *Ammorhynchus* na polarização de caracteres dentários na evolução dos rincossauros, estes autores não apresentam uma análise de parcimônia incluindo o táxon. Hone & Benton (2008) posicionam *Ammorhynchus* como grupo irmão de Hyperodapedontinae, todavia, não apontam em sua lista de sinapomorfias os caracteres que sustentam esta proximidade. Com base na matriz é possível reconhecer que apenas a presença de um único sulco maxilar em *Ammorhynchus* foi utilizada para aproximá-lo de Hyperodapedontinae.

Do mesmo modo que *Fodonyx*, *Ammorhynchus* foi, na presente análise, encontrado possuindo possível relação com Stenaulorhynchinae ou Hyperodapedontinae. No entanto, apesar desta OTU ser lábil, dadas estas duas posições, ela apresenta relações fixas com *Fodonyx*, clado 3' e Hyperodapedontinae. Quando incluído em Stenaulorhynchinae (próxima ao clado 3', árvores 1, 2, 4, 5, 6, 8, 11 e 13), *Ammorhynchus* apresenta-se como grupo irmão deste, mesmo quando *Fodonyx* apresenta-se também relacionado a este clado (árvores 1, 2, 4, 5 e 6). Quando *Ammorhynchus* está relacionada ao clado 5', encontra-se sempre como grupo irmão deste, e mais derivado que *Fodonyx* e *R. spenceri*.

Dado o parco material relacionado à *Ammorhynchus*, esta OTU apresenta um grande número de dados ausentes, e poucos caracteres codificáveis para sustentar ambas as hipóteses. No entanto, as possíveis posições implicam em novas interpretações da evolução de caracteres dentários (sessão V.2) dos subgrupos de Rhynchosauria. A presença de um grande número de dentes linguais na maxila em *Ammorhynchus* compartilhado somente por *Mesodapedon*, *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante” indica uma relação com o clado 3’. Já a presença da área lateral ao sulco principal com aproximadamente mesma largura que a área medial aponta afinidade ao clado 5’.

V.1.3.4.1 Considerações estratigráficas sobre *Ammorhynchus*

Existem conflitos na literatura no que diz respeito às idades assinaladas para as formações em que ocorrem os rincossaurídeos do Triássico Médio. *Ammorhynchus* é encontrado no Membro Holbrook da Formação Moenkopi dos Estados Unidos da América, de idade Anisiano Inferior (Benz, 1980; Lucas & Schoch, 2002). Baseado em Nesbitt & Whatley (2004), *Ammorhynchus* representaria o mais antigo rincossauro do Triássico Médio. No entanto, com base nas revisões estratigráficas recentes das localidades das outras OTUs (*R. articeps*, *R. brodiei* e *Stenaulorhynchus*) esta afirmação é questionável. *R. articeps* é proveniente da Formação Tarporley Siltstone e Formação Grinshill Sandstone, enquanto que *R. brodiei* é proveniente da Formação Bromsgrove Sandstone, que possuem idades propostas variando entre Scythiano e Anisiano (Walker, 1969; Paton, 1974; Warrington *et al.*, 1980). Benton *et al.* (2002), em uma ampla discussão sobre os “red-beds” ingleses, aponta Anisiano como idade para estas formações, reconhecendo a impossibilidade de refinamento mais seguro, apesar de na figura 3.19 (capítulo 3), apresentar a Formação Tarporley Sandstone como possuindo idade Anisiano Médio. De uma mesma forma, *Stenaulorhynchus* é proveniente Formação Manda da Tanzânia, proposta como idade Anisiano (Tucker & Benton, 1982), Scythiano/Anisiano (Catuneanu *et al.*, 2005), ou ainda conter faunas com diferentes idades, sendo a localidade de *Stenaulorhynchus* sugerindo idade mais antiga Scythiano/Anisiano Inferior (Abdala & Ribeiro, 2003). Assim, não é possível afirmar seguramente que Membro Holbrook da Formação Moenkopi apresentaria uma idade mais antiga que as demais localidades supracitadas.

V.1.4 Inter-relações dos Hyperodapedontinae

O estudo dos Hyperodapedontinae remete ao início das investigações sobre rincossauros em geral, estando estreitamente ligado à história dos estudos sobre o gênero *Hyperodapedon*. A

diferenciação de *Hyperodapedon* em relação à *Rhynchosaurus* (primeiros rincossauro conhecidos) foi notada desde o princípio (Huxley, 1869, 1887; Lyddeker, 1885, 1888). Tendo-se estabelecido uma clara diferenciação morfológica dos rincossauros do Triássico Superior, em relação aos mais antigos, posteriormente tratada como resultado da suposta “evolução explosiva” do grupo (Romer, 1962).

Essa idéia de uniformidade morfológica dos rincossauros do Triássico Superior, acoplada à suposta “evolução explosiva” do grupo, mantém-se em estudos mais recentes tanto de cunho filogenético quanto bioestratigráfico. Nos trabalhos bioestratigráficos, estes conceitos ficam mais claros, pois consideram o morfótipo *Hyperodapedon* ou biochron-*Hyperodapedon* (Hunt & Lucas, 1991) para correlações estratigráficas do Triássico Superior, independente da existência de diferentes táxons propostos (Lucas, 1998; Lucas *et al.*, 2002; Lucas & Heckert, 2002; Langer, 2005).

A uniformidade morfológica dos rincossauros do Triássico Superior é comumente reconhecida, e evidencia um aspecto problemático nos estudos deste grupo, principalmente naqueles de alfa-taxonomia, sendo possível encontrar na literatura diversas proposições, sinonimizações e invalidações de táxons ao longo dos mais de um século de estudos. A última destas mudanças taxonômicas (abandono de ‘*Scaphonyx*’ por Langer & Schultz, 2000a) foi relativamente coincidente com a incorporação, nas análises filogenéticas, de Hyperodapedontinae, recentemente descritos com morfologia diferenciadas como *Isalorhynchus*, ‘*S.*’ *sulcognathus* e *H. huenei*. Deste modo, a postulada uniformidade dos Hyperodapedontinae foi perturbada e caracteres que evidenciavam condições intermediárias foram reconhecidos nas filogenias.

Apesar disso, análises filogenéticas posteriores à descrição de alguns destes novos táxons não os incorporaram prontamente, e seguiram utilizando como táxons terminais de Hyperodapedontinae apenas *Hyperodapedon* e ‘*Scaphonyx*’ (Benton, 1984a, 1985, 1988; Dilkes, 1995, 1998), sempre encontrados como grupos irmãos. Benton (1984a, 1985, 1988) cunhou apomorfias para Hyperodapedontinae, boa parte delas mantidas, mesmo que muitas vezes modificadas, nas análises posteriores.

Dos caracteres inicialmente utilizados por Benton (1984a, 1985) para definir este grupo, apenas a ausência de dentes no pterigóide teve sua aplicação totalmente desvinculada de Hyperodapedontinae. As demais características que continuam de certo modo vinculados à Hyperodapedontinae são crânio mais largo que longo, jugal ocupando grande área da face e com uma pronunciada crista lateral, sulco único na placa dentária maxilar, mandíbula inferior muito alta, dentário com uma ou duas fileiras dentárias, coracóide sem processo posterior e

fêmur aproximadamente mesmo comprimento do úmero. Benton (1988), adicionalmente a estes caracteres, aponta a ausência de supra-temporal como caráter apomórfico de Hyperodapedontinae e define objetivamente o caráter relacionado à altura da mandíbula comparando a altura com o comprimento total desta, de forma que altura com pelo menos $\frac{1}{4}$ do comprimento total é considerado apomórfico.

Benton (1990) foi o primeiro a analisar um maior número de Hyperodapedontinae reconhecidos como válidos até momento em sua análise de parcimônia i.e.: *H. gordonii*, *H. huxleyi*, '*Scaphonyx*' *fisheri*, '*Scaphonyx*' *sanjuanensis*, além de analisar a posição de outros a posteriori (*Supradapedon*, Rincossauro da Nova Escócia e *Isalorhynchus*), encontrando este grupo monofilético. Este autor, além dos caracteres propostos por Benton (1984a, 1985, 1988) como sinapomorfias deste clado, adiciona o processo ventral do esquamosal largo, côndilo occipital aproximadamente em linha com o quadrado, área lateral ao sulco maior ou de mesmo tamanho que área medial.

Dilkes (1995) adiciona às apomorfias propostas anteriormente a presença do processo sub-temporal do jugal frágil com altura menor que 50% do comprimento, e a ausência de intercentros ossificados pós-axial. Já Dilkes (1998) adiciona, além dos caracteres de Dilkes (1995), apenas a ausência do contato pós-orbital-parietal, orientação lateral do processo basipterigóide e razão do processo transversal caudal e do comprimento do centro vertebral menor ou igual a 1.

Langer (1996) apresenta como apomorfia de Hyperodapedontinae já mencionadas anteriormente na literatura a posição em linha entre o côndilo occipital e altura da mandíbula maior que $\frac{1}{4}$ do comprimento total da mandíbula. Aponta também características não propostas anteriormente como sinapomórficas de Hyperodapedontinae, como a presença de uma segunda crista no jugal, superior à principal, também relacionada à inserção do músculo *adductor externus superficialis* (sensu Sill, 1971) e presença dos dentes no dentário estendendo-se à metade posterior da mandíbula.

Langer & Schultz (2000b) apresentam resultados concordantes com os de Langer (1996) e simplesmente incorporam a presença do dentário mais longo que metade do comprimento total da mandíbula como sinapomórfico de Hyperodapedontinae. Já Langer *et al.* (2000a) inclui apenas Hyperodapedontinae em seu grupo interno, baseados na matriz de Langer & Schultz (2000b), utilizando somente caracteres codificáveis para os novos materiais de *Isalorhynchus* descritos. Estes autores encontram como única sinapomorfia de Hyperodapedontinae a presença da faceta articular astragalar para o centrale maior que a faceta astragalar articular tibial.

Whatley (2005) apresenta os Hyperodapedontinae fortemente suportados pela presença de margem do pré-frontal robusta, ausência do contato pós-orbital-parietal, pós-frontal penetrando na fenestra temporal superior, crista *anguli oris* se estendendo anteriormente ao meio da maxila, maxila excluída da fenestra sub-orbital, dentes maxilares tanto cônicos quanto ântero-posteriormente comprimidos, dentes maxilares L1 com franjas medialmente direcionadas, ausência de uma região sem dentes na região medial da maxila, sulco principal maxilar dividindo a maxila com região lateral maior ou de mesmo tamanho que a área medial, ausência de dentes linguais na maxila, dentes posteriores do dentário organizados em dois campos com ambos ocludindo, dentes no dentário tanto cônicos quanto pencilatos e altura da mandíbula maior que 25% do comprimento total.

Hone & Benton (2008) reconhecem como apomorfias para Hyperodapedontinae: crânio mais largo que longo, crânio mais alto que 50% de seu comprimento total, fenestra temporal inferior fechada, jugal maior que a maxila em vista lateral, barra do jugal e pós-orbital mais larga que 50% da máxima abertura da órbita, ausência de supra-temporal, largura do processo ventral do esquamosal na altura média maior que 50% da largura da fenestra temporal inferior, côndilo occipital em linha com os quadrados, basioccipital maior que basisfenóide, orientação lateral do processo basipterigóide, altura da mandíbula maior que ¼ do comprimento total da mandíbula, ausência de dentes linguais da maxila, maior número de dentes do dentário localizado na metade posterior do dentário, ausência do processo posterior do coracóide, e faceta articular do centrale no astrágalo maior que a faceta articular tibial no astrágalo.

Com base nas reinterpretações dos caracteres propostos e das recodificações das OTUs proferidas na presente análise (sessão III.2.1), são reconhecidos como caracteres sinapomórficos de Hyperodapedontinae a ausência de dentes maxilares linguais, a presença de dentes cônicos e ântero-posteriormente comprimidos (piramidal) na maxila, largura da área lateral ao sulco principal da maxila maior ou igual que largura da área medial e presença de dentes comprimidos ântero-posteriormente no dentário. Caso *Ammorhynchus* não esteja relacionado à Hyperodapedontinae, ou novos materiais desta OTU venham a confirmar a ausência de tais características, pode-se adicionar como sinapomorfia deste clado a presença da crista *anguli oris* se estendendo ao ramo cranial do jugal, ramo ventral do jugal sobrepondo lateralmente a maxila bem desenvolvido, presença do ramo ventral do esquamosal amplo com largura maior que 50% de sua extensão ventral, máxima altura da mandíbula em relação ao máximo comprimento da mandíbula maior que 0.25 e a presença dos dentes dentários posteriores na metade posterior do comprimento total da mandíbula. Ainda, caso se confirme

o estado sobre o formato da área lateral ao sulco principal (caráter 44) de *R. spenceri* como plesiomórfico, a presença da área lateral ao sulco principal em formato de “almofada” passa a ser apomórfico para Hyperodapedontinae.

Outras características não são assumidas como apomorfia de Hyperodapedontinae devido somente à otimização empregada, visto a impossibilidade de codificação de *R. spenceri* e *Ammorhynchus*. O crânio mais largo que longo foi reconhecido como sinapomórfico de *R. spenceri* + Hyperodapedontinae, como em Langer (1996), Langer & Schultz (2000b) e Whatley (2005). Esta codificação de *R. spenceri* já era notada na descrição inicial de Benton (1990), que descreve esta OTU com o estado derivado, fato reconhecido também por Wilkinson & Benton (1995). Mesmo Hone & Benton (2008) reconhecem este estado em *R. spenceri*, mas pela ausência deste estado no novo crânio descrito, apontam-no como sinapomórfico de Hyperodapedontinae. Do mesmo modo, a margem ântero-lateral do pré-frontal e lacrimal estendendo-se anteriormente à órbita, barra pós-orbital maior que 40% da máxima abertura da órbita e a posição do côndilo occipital em linha com os quadrados, não puderam ser codificadas para *R. spenceri*.

A ausência de supra-temporal apresenta distribuição que limita as conclusões sobre em que nível da filogenia surgiu esta apomorfia. Com base na polarização deste caráter nas 16 árvores mais parcimoniosas, a ausência desta estrutura seria reconhecida também como apomórfica de *R. spenceri* + todos os táxons mais derivados. No entanto, não é possível a codificação do caráter não só para *R. spenceri*, mas também *Isalorhynchus* e UFRGS-0262 (Hyperodapedontinae mais basais). Desta maneira, é preferível não assinalá-lo seguramente como apomorfia em nenhum clado da filogenia.

Outras características dependem das posições alternativas de *Ammorhynchus* e *Fodonyx*. Como apresentado na sessão V.1.3, a presença de área lateral ao sulco principal maior que área medial é uma das características que aproximaria *Ammorhynchus* de Hyperodapedontinae. Nesse caso, essa passa a ser uma característica de *Ammorhynchus* + Hyperodapedontinae. Caso esta OTU não seja grupo irmão de Hyperodapedontinae, por outro lado, este estado passa a ser apomórfico do clado.

A ausência de intercentros não é dada como apomórfica de Hyperodapedontinae, pois *Fodonyx* possui o estado apomórfico (EXEMS 79/1992). Nas árvores 4, 8, 11, 13, 14, 15 e 16, em que *Fodonyx* está mais próximo a Hyperodapedontinae, este estado passa ser apomórfico para o clado *Fodonyx* + todas as OTUs mais derivadas. Nas demais árvores, pela otimização, este estado passa a ser apomórfico de Rhynchosauridae. O caráter relacionado à faceta articular astragalar para o centrale apresenta também duas interpretações possíveis, caso

Fodonyx esteja relacionado ao clado 5' a apomorfia passa a ser deste clado, caso *Fodonyx* não esteja relacionado a este clado o estado passa a ser apomorfia de *R. spenceri* + Hyperodapedontinae.

Alguns caracteres propostos na literatura como sinapomórficos de Hyperodapedontinae, foram excluídos para a presente análise, como o explicado na sessão III.2.2, aqueles relacionados à fenestra temporal inferior, orientação do processo basipterigóide, dentes pterigoideanos e franjas medialmente direcionadas nos dentes da fileira L1.

Dos demais caracteres propostos anteriormente como sinapomórficos para este clado, alguns foram reconhecidos na presente análise como sinapomorfia de outros grupos. Como o explicado na sessão V.1.1, a razão entre comprimento do processo transversal caudal + costela caudal e comprimento do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda maior que 1 (caráter 64) foi reconhecido como plesiomórfico para Rhynchosauria e a presença do comprimento do dentário maior que 50% do comprimento total da mandíbula foi recuperado como caráter plesiomórfico para *Howesia* + Rhynchosauridae.

A presença de crista *anguli oris* (como explicado na sessão III.2.3.3) e a presença do contato pós-orbital-parietal em vista dorsal (dada a otimização adotada) são consideradas apomorfias de Rhynchosauridae. O caráter que diz respeito ao tamanho do jugal teve sua distribuição primeiramente alterada a partir da descrição de *R. brodiei*, que apresenta o jugal relativamente mais robusto que o jugal de *R. articeps*. Na presente análise, com a nova delimitação do caráter, o estado apomórfico passa a ser reconhecido em Hyperodapedontidae (clado 2 e 2'), como o mencionado anteriormente. Pela otimização empregada, o processo subtemporal do jugal robusto, presença da fenestra sub-orbital formada somente pelo pterigóide e ectopterigóide (como explicado na sessão IV.1) e basioccipital maior que basisfenóide são encontrados desde a base de Hyperodapedontidae.

V.1.4.1 Monofilia de *Hyperodapedon*

Uma vez definido Hyperodapedontinae, tendo como base os táxons terminais utilizados nas análises anteriores e as posições propostas para tais, foram reavaliadas as posições de *Isalorhynchus*, *Supradapedon*, *H. huenei* e '*S.* *sulcognathus*', e apontadas as posições filogenéticas de OTUs compostas de materiais escassos do Triássico Superior (Rincossauro da Nova Escócia, *Hyperodapedon* do Zimbábue e *Hyperodapedon* de Wyoming). Todas estas questões, por sua vez, remetem a uma maior: a monofilia de *Hyperodapedon*. Para a discussão

deste ponto, tanto a análise completa quanto a análise reduzida apresentam aspectos importantes.

A presente discussão tem como ponto de partida a última grande proposta taxonômica para Hyperodapedontinae, em que Langer & Schultz (2000ab) apresentam *Scaphonyx fisheri* como *nomen dubium* e relacionam os materiais outrora associados a este táxon aos binomes *Hyperodapedon mariensis* e *Hyperodapedon sanjuanensis*. Os trabalhos de Benton (1984a, 1985, 1988) e Dilkes (1995, 1998), que consideram apenas *Hyperodapedon* e *Scaphonyx* como táxons terminais, não se fazem necessários para discutir inter-relações dentre os Hyperodapedontinae e monofilia de *Hyperodapedon*.

Como explicado anteriormente, Benton (1990) codificou uma grande quantidade de táxons em sua matriz, mas os táxons menos completos, como *Isalorhynchus*, *Supradapedon* e o Rincossauro da Nova Escócia não foram incluídos na análise de parcimônia. Seria possível inferir, com base no momento histórico da análise, que a codificação de *Scaphonyx sanjuanensis* teria sido feita com base no holótipo da espécie (MACN-18185, Sill, 1970), e que o táxon terminal *Scaphonyx fisheri* teria sido codificado com base em IMGPT-19.2 e IMGPT-23A descritos por Huene (1942), estabelecendo a equivalência destes, respectivamente, com as OTUs *Hyperodapedon sanjuanensis* e 19.2-Huene + 23A-Huene da presente análise. Ainda assim, a comparação entre os resultados obtidos seria prejudicada pela discrepância entre os táxons reconhecidos, OTUs e características incluídos na análise de parcimônia. De modo geral, é possível reconhecer que Benton (1990) foi o primeiro autor a contestar a monofilia de *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b), mesmo que não haja discussão extensa sobre *Isalorhynchus* e *Supradapedon* estarem incluídos dentre as espécies de *Hyperodapedon*. Este autor ainda aponta a possível inclusão de Rincossauro da Nova Escócia dentre os *Hyperodapedon*, também sem apresentar uma discussão sobre este resultado obtido.

Wilkinson & Benton (1995), com a mesma base de dados de Benton (1990), apresentam, de modo mais objetivo, a posição de *Isalorhynchus*, *Supradapedon* e Rincossauro da Nova Escócia. Estes podem ser grupos irmãos de *Hyperodapedon* ou estarem posicionados entre os diferentes táxons deste gênero. No entanto, a inclusão dessas formas em uma mesma entidade taxonômica não foi formalizada. Tanto Benton (1990) quanto Wilkinson & Benton (1995) aproximam, ainda, *H. gordonii* e *H. huxleyi* pela presença de dentes linguais no dentário e úmero de praticamente mesmo tamanho que fêmur.

Langer (1996) inclui pela primeira vez '*S.*' *sulcognathus* e *H. huenei* em uma análise de parcimônia e analisa a posteriori *Isalorhynchus*, *Supradapedon*, Rincossauro da Nova

escócia e o *Hyperodapedon* do Zimbábue. Este autor apresenta a visão, que perdura na maioria das análises seguintes, de que '*S.* *sulcognathus*' seria o representante mais basal de Hyperodapedontinae, seguido de *H. huenei*. Langer (1996) apresenta *H. huenei* mais próximo dos demais *Hyperodapedon* pela presença de três caracteres dentários: presença de uma crista no dentário, ausência de dentes linguais no dentário (interpretando a não homologia dos dentes dentários linguais de *H. huenei* com os dentes linguais dos demais rincossauros) e ausência de um sulco medial ao sulco principal maxilar. Este autor aproximou, ainda, os demais *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b) com base na ausência de dentes linguais na maxila. Já a posição apontada por este autor para *Isalorhynchus*, tomada apenas com base nos materiais descrito por Buffetaut (1983), não é muito conclusiva, sugerindo somente uma posição relacionada à Hyperodapedontidae *incertae sedis*. *Supradapedon* foi relacionado à *H. gordonii*, o Rincossauro da Nova Escócia foi classificado como *Hyperodapedon sanjuanensis* e o *Hyperodapedon* do Zimbábue tido como *Hyperodapedon huxleyi*.

Apesar do trabalho de Langer & Schultz (2000b) ser derivado do trabalho de Langer (1996), os caracteres propostos para estabelecer as inter-relações entre os Hyperodapedontinae e as interpretações sobre os estados de alguns táxons foram alterados. *H. huenei* é apresentado mais derivado que '*S.* *sulcognathus*' pela presença da depressão do frontal com mesma profundidade em toda a extensão, processo ventral do esquamosal em formato de placa, área lateral da placa maxilar com mais de duas fileiras em secção transversal, uma única lâmina dentária e ausência dentes linguais primários (*primary*).

Langer & Schultz (2000b) apresentam os demais Hyperodapedontinae (*H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. sanjuanensis* e *H. mariensis*) compartilhando a presença de um único sulco maxilar, ausência de dentes linguais maxilares, presença da região distal dos chevrons afilando e a presença do quarto tarsal distal aproximadamente de mesmo tamanho que os demais tarsais distais. No entanto, as últimas duas apomorfias são dadas somente utilizando o parâmetro DELTRAN de otimização de caracteres. Esses autores aproximam também *H. gordonii* e *H. huxleyi* pela presença do úmero com aproximadamente mesmo tamanho que fêmur e lâminas anterior e posterior do ílio com aproximadamente mesma extensão. Nesta análise há ainda a aproximação de *H. sanjuanensis* a '*Scaphonyx fisheri*' (codificado com base em Huene, 1929, 1942, ou seja, uma compilação de diversos espécimes, incluindo as OTUs 18.4-Huene, 19.2-Huene, 19.4-Huene e 23A-Huene da presente análise), que compartilham a ausência de dentes linguais dentários. Estes compartilham também, convergentemente com *H. huxleyi* e *H. mariensis*, a presença da área lateral ao sulco principal

maxilar maior que a área medial; e, convergentemente com *H. gordonii*, a presença do forame coracóide entre coracóide e escápula.

Langer *et al.* (2000a) descrevem novos materiais de *Isalorhynchus* e executam uma nova análise tomando como base a matriz de Langer & Schultz (2000b). Este táxon estaria possivelmente relacionado a *H. gordonii*, *H. huxleyi* ou a *H. sanjuanensis* pela ausência de um segundo sulco maxilar, ausência de dentes maxilares linguais e área lateral ao sulco principal maior que a área medial. Neste mesmo trabalho, o gênero *Isalorhynchus* foi considerado como sinônimo júnior de *Hyperodapedon*.

Hone & Benton (2008) apresentam '*S.* *sulcognathus*' como membro mais basal de Hyperodapedontinae, seguido de *H. huenei* e dos demais *Hyperodapedon* + “Rincossauro de Mariante” (vide sessão V.1.2). A presença de menos de duas fileiras dentárias no dentário é tida como sinapomórfica de *H. huenei* e os demais *Hyperodapedon*, e a presença de um único sulco maxilar, área lateral ao sulco principal maior que área medial e forame coracoideano formado pelo coracóide e escápula como sinapomórfico dos demais *Hyperodapedon* + “Rincossauro de Mariante”. Estes autores apresentam também *H. gordonii* e *H. huxleyi* possuindo um ancestral comum exclusivo, compartilhando a presença de úmero com aproximadamente mesmo tamanho que fêmur e lâminas anterior e posterior do ílio com aproximadamente mesma extensão. Hone & Benton (2008) não apresentam discussão sobre as posições de *Isalorhynchus*, *Supradapedon*, Rincossauro da Nova Escócia, *Hyperodapedon* do Zimbábue e *Hyperodapedon* de Wyoming, apenas codificam os caracteres possíveis para estes materiais e classificam-nos como Hyperodapedontinae em sua tabela de classificação dos rincossauros.

Dado o foco do trabalho de Whatley (2005), que descreve novos materiais de *Isalorhynchus*, este apresenta um grande avanço nos estudos de Hyperodapedontinae. Além da posição de *Isalorhynchus* ser pela primeira vez seguramente assinalada, outros pontos sedimentados nas propostas anteriores sobre as inter-relações dos rincossauros foram revistos com a inclusão de táxons terminais representados por espécimes do Triássico Superior do Brasil e Argentina. Isso revelou aspectos importantes da evolução do Hyperodapedontinae, incluindo a parafília de *Hyperodapedon*.

Whatley (2005) apresenta *Isalorhynchus* como o Hyperodapedontinae mais basal, apontando diversos caracteres que sugerem um ancestral comum exclusivo de *Hyperodapedon* + '*S.* *sulcognathus*'. Foram propostas como sinapomorfias deste clado a presença da superfície do pós-frontal pouco côncava, presença do processo ventral do pós-orbital entrando na margem dorsal do jugal, ramo ventral do jugal sobrepondo a maxila

abaixo da *anguli oris* em uma grande superfície arqueada, ectopterigóide alcançando o canto da franja transversa, sutura entre os pterigóides menor que a distância entre distância da região posterior da sutura a articulação basipterigóide, processo basipterigóide mais largo que longo, côndilo occipital em linha com a articulação crânio-mandibular, quatro ou mais linha dentárias se estendendo a metade anterior da placa dentária maxilar, dentes maxilares sem diferenciação clara de tamanho, ausência de dentes na região anterior do dentário, epipófises pós-zigapofiseais cervicais presente como uma crista baixa, processo anterior do coracóide encontrando a escápula anteriormente ou sobrepondo medialmente para formar o forame coracoideano, processo ântero-dorsal do ílio bem desenvolvido ultrapassando o limite anterior da margem ântero-ventral do ílio, ausência de expansão distal do processo púbico lateral, ausência do tubérculo púbico lateral dorsal ao processo púbico lateral, processo caudal do ísquio levemente côncavo e tamanho do quarto tarsal distal aproximadamente do mesmo tamanho que os demais tarsais distais.

Whatley (2005) apresenta diferentes proposições para o posicionamento das OTUs relacionadas a ‘S.’ *sulcognathus* e de *H. huenei*. Sua discussão é centrada na presença de um ancestral comum exclusivo destas OTUs. Apesar disso, a topologia reconhecida como sua hipótese filogenética não reconhece um clado formado por *H. huenei* + ‘S.’ *sulcognathus* (apêndice I). Todavia, esta autora apresenta uma análise reduzida em que há a aproximação entre *H. huenei* com ‘S.’ *sulcognathus* + UFRGS-0298 pela presença de nasal com margem anterior côncava medialmente, sutura maxila-pré-maxila com processo em forma de gancho, jugal com cristas e elevações superior a crista *anguli oris*, presença de uma região sem dentes na região pósteromedial da maxila, epipófises pós-zigapofiseais cervicais em formato de espinho e clavícula larga proximalmente. Este grupo apresentaria ainda dentes posteriores do dentário formando dois campos, sendo que um oclui e outro não. Entretanto, na sua matriz de dados, o estado apomórfico deste último caráter não é reconhecido em *H. huenei*. Há ainda a aproximação de ‘S.’ *sulcognathus* e UFRGS-0298 pela presença de contato pós-obital-parietal, pós-frontal participando da fenestra temporal superior e presença de dentes posteriores do dentário formando dois campos, sendo que um oclui e outro não.

V.1.4.1.1 Posição de *Isalorhynchus*

Na presente análise, *Isalorhynchus* teve sua posição assinalada de acordo com a hipótese de Whatley (2005), sendo reconhecido como grupo irmão dos demais Hyperodapedontinae, apesar dos caracteres apontados como sinapomórficos de *Hyperodapedon*+ ‘S.’ *sulcognathus* por Whatley (2005) não se manterem na totalidade.

Foram encontrados dois caracteres não ambíguos que suportam *Hyperodapedon*+ ‘S.’ *sulcognathus* na presente análise: a presença de dentes maxilares laterais ao sulco principal formando mais que duas linhas e forame do coracóide formado entre escápula e coracóide. Existem ainda caracteres que foram inferidos como apomórfico deste clado, baseado na impossibilidade de se codificar UFRGS-0262, aplicando-se a otimização ACCTRAN: depressão longitudinal presente uniformemente em todo o frontal e processo basipterigóide, mais largo que comprido. Do mesmo modo, a presença de epipófises pós-zigapofíseais cervicais em formato de crista é tida como apomorfia deste clado dado a ausência da codificação em UFRGS-0262 e *H. mariensis*. Já a presença de 4 fileiras ou mais alcançando a metade anterior da placa maxilar, a razão entre comprimento (medio-lateral) do processo transversal caudal + costela caudal e comprimento do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda menor ou igual a 1, margem dorsal do ílio com processo anterior maior que 50% do comprimento do processo posterior, processo lateral do púbis projetado, tubérculo púbico ausente, processo caudal do ísquio orientado obliquamente em relação à coluna vertebral e quarto tarsal distal menos de duas vezes o tamanho de qualquer outro tarsal distal são tidos como apomorfias deste clado, pois as OTUs UFRGS-0262, *H. mariensis* e MCNSJ-686 não apresentam tais caracteres codificados.

V.1.4.1.2 Posição e monofilia de ‘S.’ *sulcognathus*

Como apresentado anteriormente, duas posições filogenéticas são propostas na literatura para ‘S.’ *sulcognathus*, sendo que estas estão intimamente relacionadas à posição de *H. huenei*. Na presente análise, a hipótese pouco ortodoxa de Whatley (2005) foi apoiada. O clado aproximando *H. huenei* aos materiais associados a ‘S.’ *sulcognathus* foi recuperado tanto na análise completa (clado 7) quanto na análise reduzida (clado 17’).

O clado *H. huenei* + ‘S.’ *sulcognathus*, UFRGS 0298 e UFRGS 0290 é suportado pela presença de processo em forma de gancho na sutura pré-maxila-maxila superior à área dentígera, suturas entre os pterigóides maior que a distância da margem posterior da sutura até a articulação basipterigóide, presença de sulco medial na maxila, área lateral ao sulco principal da maxila menor que a área medial, poucos dentes esparsos na superfície lingual da maxila e dentes linguais no dentário formando mais de uma linha.

Adicionalmente há a formação, nas duas análises desenvolvidas, de um clado incluindo as três OTUs relacionadas a ‘S.’ *sulcognathus* (‘S.’ *sulcognathus*, UFRGS 0298 e UFRGS 0290), sendo que este é o único clado com alto suporte na presente análise (*bootstrap* de 93%, índice de decaimento 7 na análise completa e *bootstrap* de 98% e índice de

decaimento 7, na análise reduzida), demonstrando a grande quantidade de sinapomorfias reconhecíveis para estas OTUs e a clara diferenciação morfológica destas em relação a quaisquer outras.

Três grupos de caracteres evidenciam a aproximação entre as três OTUs de ‘S.’ *sulcognathus*: apomorfias codificáveis nos três espécimes, reversões e caracteres ausentes em UFRGS-0290. As apomorfias codificáveis para os três espécimes que apóiam a presença de um ancestral comum exclusivo destes são a superfície do jugal superior à crista *anguli oris* com uma segunda crista, sulco medial na maxila presente e estendendo até a metade anterior, dentes maxilares laterais ao sulco principal formando duas linhas claras e presença de um aglomerado de dentes linguais no dentário. As reversões encontradas suportando este clado são depressões longitudinais na superfície dorsal dos frontais mais marcadas na região posterior, formato de crista da área lateral ao sulco principal e mais fileiras mediais ao sulco principal em relação ao número de fileiras laterais.

Os caracteres tomados como apomorfias deste clado, mas não passíveis de codificação para UFRGS-0290 são a presença do ponto mais medial da órbita em vista dorsal presente como vértice de um ângulo praticamente reto, ausência do contato maxila- pré-frontal, margem anterior do nasal na linha média com reentrância, superfície dorsal do pós-frontal marcadamente côncava e duas laminas no dentário na região posterior.

A OTU UFRGS-0290, apesar de apresentar uma grande quantidade de dados ausentes, possui caracteres que apontam afinidades com as outras duas OTUs mais completas relacionadas a ‘S.’ *sulcognathus*. Esta OTU apresenta posição lábil nas 16 topologias recuperadas na análise reduzida. A presença da borda medial maxilar na região posterior arredondada com muitos dentes não linguais aponta uma maior relação com UFRGS-0298, enquanto que a presença de dentes da L2 maiores que os demais dentes maxilares aponta uma maior relação com a OTU ‘S.’ *sulcognathus* (UFRGS-0232). UFRGS-0290 apresenta maior robustez das peças preservadas e um tamanho avantajado, tomado com base no comprimento das placas maxilares, representando talvez um indivíduo de estado ontogenético mais avançado de ‘S.’ *sulcognathus* ou uma forma diferenciada de rincossauro, e necessita de mais estudos para corroborar tanto uma hipótese quanto outra.

V.1.4.1.3 Demais *Hyperodapedon*

Reconhecida a parafilía de *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b), outros pontos ainda necessitam discussão. Como explanado na sessão IV, foi reconhecida certa estruturação entre as OTUs do Triássico Superior incluídas na análise reduzida. Esta estruturação é frágil e

dada na maioria das vezes com base em caracteres fortemente homoplásticos. Apesar dessa fragilidade, a estruturação evidencia a subestimação da variação morfológica dos rincossauros do Triássico Superior da América do Sul, que na maioria das vezes são sumarizados como táxons terminais em *H. mariensis* (para os materiais brasileiros) e *H. sanjuanensis* (para os materiais argentinos). Quando esta variação morfológica não é ignorada fica clara a não monofilia de *Hyperodapedon* e a posição derivada do clado formado por *H. huenei* e as OTUs de '*S.*' *sulcognathus*.

UFRGS-0262 é dada como a OTU mais basal do clado 6' pela presença, nas OTUs mais derivadas, convergentemente com *Stenaulorhynchus*, do processo ântero-ventral do pós-orbital (em vista lateral) dorsal ao ponto médio da altura da órbita e pela presença nas OTUs mais derivadas, exceto por UFRGS-0149, MCP-4103 e 19.2- Huene, do processo ventral do pós-orbital entrando na margem dorsal do jugal.

H. mariensis e MCNSJ-686 foram recuperados em uma politomia basal às demais OTUs mais derivadas pela presença, nessas, da superfície dorso-medial do pré-frontal próxima à órbita fortemente côncava. Este caráter, como apresentado anteriormente, está presente também em *Stenaulorhynchus*, "Rincossauro de Mariante" e *Fodonyx*, podendo ser uma evidência de que *Fodonyx* esteja incluído em *Stenaulorhynchinae*. A condição encontrada no clado 8' reverte em '*S.*' *sulcognathus* UFRGS-0298, IML-3432 e 19.4-Huene.

H. gordonii é tido como a OTU mais basal do clado 8' pela presença, naquelas do clado 9', da margem posterior do ectopterigóide alcançando a margem posterior da franja transversa do pterigóide (revertendo em *H. huenei* e no clado 13'), mais fileiras dentárias laterais ao sulco principal em relação à região medial (revertendo no clado 18') e dentes da primeira fileira lateral ao sulco principal (L1) e da segunda fileira lateral ao sulco principal (L2) com mesmo tamanho que os demais dentes (homoplástico com o clado 3' e com o surgimento da condição 2 em UFRGS-0290 e a OTU '*S.*' *sulcognathus* UFRGS-0232).

Para o clado 10', apenas a presença de epipófises pós-zigapofiseais truncais distais pode ser assinalada como sinapomorfia. Entretanto, esta só é tomada com base na otimização assumida, pois dentre as OTUs deste clado apenas UFRGS-0408 e MCNSJ-680 apresentam codificação para este caráter.

O clado 11' apresenta como sinapomorfias a ausência de dentes linguais dentários (com reversão em UFRGS-0149), presença de espinhos neurais truncais baixos com altura menor que comprimento (homoplástico com *R. spenceri* e *H. gordonii*) e razão entre comprimento (medio-lateral) do processo transversal caudal + costela caudal e comprimento

(crânio-caudal) do centro vertebral caudal no terço proximal da cauda maior que 1 (como reversão ao estado plesiomórfico), codificável apenas para MCNSJ-680 e 23A-Huene.

O clado 12' é sustentado pela presença de duas fileiras de dentes mediais ao sulco principal maxilar, codificado para 19.2-Huene, MCP-1693 e UFRGS-0149, sendo que este estado é convergente com *Mesodapedon*. 19.2-Huene é mantido basal ao clado 13' pela presença da margem posterior do ectopterigóide não alcançando a margem posterior da franja transversa do pterigóide, como reversão ao estado plesiomórfico. Como explicado anteriormente, esta reversão ocorre também em *H. huenei*.

UFRGS-0149 e MCP-1693 se aproximam pela presença do ponto mais medial da órbita (em vista dorsal) formando o vértice de um ângulo praticamente reto. Este estado foi reconhecido como ocorrendo várias vezes na filogenia dos rincossauros. Além do clado 14', ele pode ser encontrado em *Stenaulorhynchus* e *Fodonyx*, nos rincossauros não Hyperodapedontinae; e no clado 18' (como apontado anteriormente), FZB-3509 e clado 15', dentre os Hyperodapedontinae. O agrupamento formado por 19.4-Huene, 23A-Huene e 18.4-Huene é dado pela ausência do processo retro-articular projetando-se dorsalmente à articulação mandibular.

Nesta análise houve ainda a aproximação de *H. huxleyi* ao clado 17', dada a reversão do forame coracóide formado somente pelo coracóide. No entanto, esta apomorfia é dada apenas pela otimização ACCTRAN empregada, dado que não há escapulo-coracóides preservados em *H. huenei*, UFRGS-0298 e UFRGS-0290.

O contraste entre as topologias de consenso de maioria da análise completa e o consenso estrito da análise reduzida com a distribuição espacial das OTUs incluídas nesta análise (figura 28) evidencia a problemática da alfa-taxonomia dos rincossauros do Triássico Superior. A pouca diferenciação, porém de fácil reconhecimento, entre os Rincossauros do Triássico Superior é notada pela primeira vez por Schultz (1991), que apresenta como diferenciação entre *Scaphonyx* e *Hyperodapedon* a presença de dentes linguais na superfície lingual do dentário em *Hyperodapedon*. Langer & Schultz (2000b), com a invalidação de *Scaphonyx*, apresentam a presença/ausência de dentes linguais dentários como caráter significativo para diferenciar os Rincossauros do Triássico Superior da América do Sul, com *H. mariensis* apresentando dentes linguais dentários e *H. sanjuanensis* sem estes dentes. Estes táxons ainda representariam, respectivamente, as formas mais comuns nos depósitos brasileiros e argentinos. Na presente análise, esta clara diferenciação entre os táxons foi testada, desmembrando-se estes táxons em diferentes OTUs compostas de espécimes de rincossauros brasileiros e argentinos.

Como resultado, uma maior variabilidade morfológica foi reconhecida para os rincossauros do Triássico Superior da América do Sul. Apesar do alto índice de homoplasias, esta diversidade apresenta sinal filogenético suficiente para reconstruir as inter-relações das OTUs, inclusive evidenciando a parafilia de *Hyperodapedon*. O outro resultado reconhecido foi a dissolução do agrupamento entre as OTUs brasileiras e argentinas, que não formam grupos monofiléticos (em relação a *H. gordonii*, *H. huxleyi* e as OTUs das demais localidades). Como proposto por Langer & Schultz (2000a), foi reconhecido então que faltam caracteres morfológicos que sustentem consistentemente a diferenciação do morfótipo-*Hyperodapedon* em subgrupos taxonômicos. Esta incongruência entre a recuperação dos táxons com base na filogenia já tinha sido notada por Whatley (2005), mesmo que a discrepância neste trabalho esteja restrita a algumas análises experimentais, em que MACN-18185 não se encontra agrupado com as demais OTUs argentinas que não apresentam dentes linguais no dentário (MCNSJ-574 e IML-3432).

Tomando o reconhecimento da grande diversidade morfológica e consequente dissolução dos agrupamentos taxonômicos dos rincossauros do Triássico Superior da América do Sul, obtidos com a inclusão de OTUs infra-específicas na análise, não existem argumentos plausíveis para se supor que tal diversidade morfológica e incongruência taxonômica também não existam com relação aos rincossauros do Triássico Superior da Escócia (*H. gordonii*) e da Índia (*H. huxleyi*). Seria necessário, portanto, uma reavaliação destes táxons e a individualização das mesmas em espécimes para a inclusão em uma análise de parcimônia posterior.

V.1.4.1.4 Posição das OTUs retiradas para análise reduzida

Mesmo que as OTUs Rincossauro da Nova Escócia, *Hyperodapedon* de Wyoming, *Supradapedon*, *Hyperodapedon* do Zimbábue e MCNSJ-679 tenham sido retirados para a segunda análise pela grande quantidade de dados ausentes, todas foram reconhecidas como pertencente ao clado 6 com base na análise completa.

O Rincossauro da Nova Escócia foi encontrado como pertencente ao clado 6, pois apresenta dentes maxilares laterais ao sulco principal formando mais que duas linhas claras. Esta OTU não apresenta dentes linguais no dentário, de modo que Langer (1996) aponta a afinidade deste com *H. sanjuanensis*. Na presente análise, dada a incerta correspondência entre a ausência de dentes linguais com o táxon *H. sanjuanensis*, prefere-se atribuí-la simplesmente a *Hyperodapedon*.

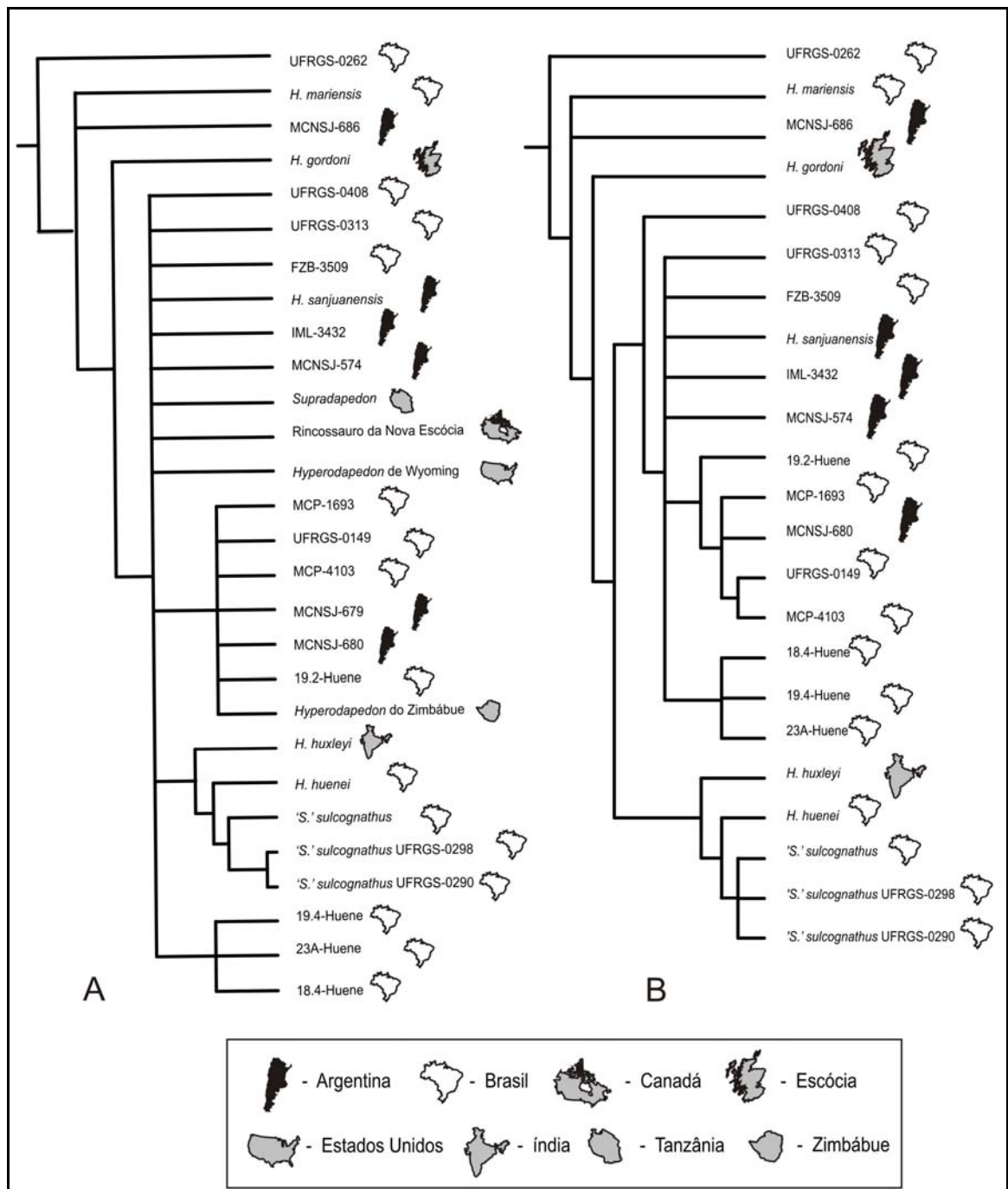


Figura 28 – Contraste entre a topologia de consenso de maioria da análise completa (A) e consenso estrito da análise reduzida (B) das OTUs do Triássico Superior contrastadas com as localizações geográficas das mesmas.

O *Hyperodapedon* de Wyoming não apresenta caracteres sinapomórficos claros de *Hyperodapedon* + '*S.* *sulcognathus*'. No entanto, apresenta dentes maxilares laterais ao sulco principal formando duas linhas claras, que por ser um caráter ordenado evidencia uma afinidade com estas OTUs. Este material apresenta algumas codificações discrepantes dos demais *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b). Além da condição anteriormente citada, compartilhada apenas pelas três OTUs relacionadas a '*S.* *sulcognathus*', o material apresenta também dentes da L2 maiores que os demais dentes maxilares, também só compartilhado por '*S.* *sulcognathus*' (UFRGS-0232) e UFRGS-0290. Lucas *et al.* (2002), com base na sugestão de Langer (citado como comunicação escrita), apontam este material como *Hyperodapedon* cf. *H. sanjuanensis*. Na presente análise, pelo mesmo motivo utilizado para o Rincossauro da Nova Escócia, adicionado das codificações discrepantes, prefere-se simplesmente atribuí-lo a *Hyperodapedon*.

Supradapedon foi encontrado como pertencente ao clado 6, pois apresenta dentes maxilares laterais ao sulco principal formando mais que duas linhas claras e 4 fileiras ou mais de dentes oclusais alcançando a metade anterior da placa dentária maxilar. Assim, mais uma vez é sugerida a sinonimização de *Supradapedon* a *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b), como em Langer (1996), Dilkes (1998), Langer & Schultz (2000a).

O *Hyperodapedon* do Zimbábue foi encontrado como pertencente ao clado 6, pois apresenta dentes maxilares laterais ao sulco principal formando mais que duas linhas claras. Além disso, apresenta duas fileiras de dentes mediais ao sulco principal, maior número de fileiras dentárias laterais ao sulco principal maxilar em relação à área medial e a presença de dentes da primeira fileira lateral ao sulco principal do mesmo tamanho que os demais dentes. Estas características apontam uma posição derivada desta OTU dentre àquelas OTUs do clado 6.

MCNSJ-679 foi encontrado como pertencente ao clado 6, pois apresenta dentes maxilares laterais ao sulco principal formando mais que duas linhas claras, 4 fileiras ou mais alcançando a metade anterior da maxila e forame do coracóide entre escápula e coracóide. Apresenta também três características que sugeririam uma posição algo derivada em relação às OTUs pertencentes ao clado 6: duas fileiras de dentes mediais ao sulco principal, maior número de fileiras dentárias laterais ao sulco principal maxilar em relação à área medial e a presença de dentes da primeira fileira lateral ao sulco principal do mesmo tamanho que os demais dentes.

V.2 Reinterpretação da evolução da dentição em Rhynchosauria

A dentição dos rincossauros, principalmente a dos Hyperodapedontinae, é tida como a região anatômica em que as mudanças morfológicas ficam mais evidentes (Langer *et al.*, 2000b). Como explicado anteriormente, sempre foi despendida muita atenção à dentição para a delimitação de subgrupos de Rhynchosauria, tanto em trabalhos pré-cladísticos (Chatterjee, 1969, 1980; Benton, 1983), como em trabalhos de cunho cladístico (Dilkes, 1995, 1998; Langer, 1996; Langer *et al.*, 2000a; Whatley, 2005; Hone & Benton, 2008). Na presente análise, esta ênfase para a dentição não foi diferente; dos 77 caracteres utilizados na análise de parcimônia, 16 (20,8 %) são relacionados à dentição, mostrando a grande variação e complexidade morfológica reconhecida.

Langer *et al.* (2000b) apresentam uma lista das tendências no que concerne a evolução da dentição dos rincossauros do Triássico Médio e Superior. Estas poucas tendências são tidas como responsáveis pela variação morfológica encontrada nesta região anatômica, representando a visão ortodoxa sobre evolução do aparato mastigatório peculiar deste grupo, que de modo geral conduziram à mesma interpretação nos trabalhos anteriores.

1. Aumento no número de fileiras dentárias oclusais na região lateral da maxila (Langer & Schultz, 2000b).
2. Aumento da área lateral da maxila em relação à região medial (Benton 1983, 1990, Langer & Schultz, 2000b).
3. Redução no número de fileiras dentárias oclusais na região medial da maxila (Chatterjee, 1969).
4. Perda do sulco maxilar medial secundário (Chatterjee, 1980; Benton, 1983, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Langer & Schultz, 2000b).
5. Perda dos dentes linguais maxilares (Chatterjee, 1980; Benton, 1983, 1985, 1988, 1990; Dilkes, 1995, 1998; Langer & Schultz, 2000b).
6. Redução no número de fileiras dentárias no dentário (Benton, 1983, 1985, 1988; Dilkes, 1998).
7. Perda da lâmina dentária cortante medial (Benton, 1988; Langer & Schultz, 2000b).
8. Redução do número de fileiras dentárias oclusais na região medial do dentário (Chatterjee, 1969, 1980; Benton 1990).
9. Perda dos dentes linguais dentários (Chatterjee, 1980; Benton, 1990; Langer & Schultz, 2000b).

Cada tendência será discutida separadamente à luz das novas codificações e da topologia da análise reduzida, apontando os caracteres que representam cada uma delas. Foi possível reconhecer que, de modo geral, grande parte da incongruência com relação à interpretação corrente está ligada à posição derivada de *H. huenei* e ‘S.’ *sulcognathus* e à inclusão de um grande número de OTUs infra-específicas.

V.2.1 Aumento no número de fileiras dentárias oclusais na região lateral da maxila

Dois caracteres na presente análise estão relacionados à possível tendência de aumento do número de dentes oclusais na região lateral da maxila (caracteres 45 e 47 da análise parcimônia). Por estes dois caracteres, foi interpretada a existência de uma evolução mais complexa do aumento do número de fileiras nesta área da maxila, mas de maneira geral a tendência foi reconhecida.

A presença de apenas uma fileira lateral ao sulco principal foi reconhecida nos Rhynchosauridae não Hyperodapedontinae e em *Isalorhynchus*, enquanto que nos demais Hyperodapedontinae foi encontrado uma maior quantidade de dentes laterais, algumas vezes alcançando mais de 6 fileiras, como é o caso do exemplar de *H. huxleyi* I.S.I.R-17. Em *Isalorhynchus*, é possível reconhecer inclusive um estado intermediário, não codificado em um estado diferenciado, representado pela adição (em alguns espécimes) de dentes esparsos na região lateral ao sulco principal (FMNH-8-98-525), reforçando a idéia da tendência de aumento no número de dentes laterais maxilares nos rincossauros mais derivados.

Uma maior complexidade na evolução deste caráter dentre as OTUs do clado 6’ está relacionada à *H. gordonii*, que foi interpretado como polimórfico devido à presença de um indivíduo não infante (BMNH-3140) apresentando apenas duas fileiras laterais ao sulco principal, e à presença de um menor número de dentes laterais ao sulco principal nas OTUs de ‘S.’ *sulcognathus*.

Ainda é reconhecido, pelo caráter 47, que existe a tendência do número de fileiras de dentes laterais suplantarem o número de fileiras de dentes mediais ao sulco principal. Esta tendência, entretanto, é reconhecida como surgindo mais apicalmente na filogenia. *H. gordonii*, bem como os Rhynchosauridae não Hyperodapedontinae e *Isalorhynchus*, teria a condição plesiomórfica com um maior número de fileiras mediais ao sulco principal. Adicionalmente, do mesmo modo que no caráter 45, o clado 17’ (espécimes de ‘S.’

sulcognathus) não acompanha esta tendência, e apresenta o estado plesiomórfico, com um maior número de fileiras mediais que laterais ao sulco principal maxilar.

V.2.2 Aumento da área lateral da maxila em relação à região medial

Dois caracteres também foram utilizados com relação à variação da área lateral ao sulco principal maxilar, caracteres 43 e 44 da análise de parcimônia. Pelo caráter 43, que mede a relação das larguras lateral e medial da maxila, é possível reconhecer que de modo geral os Hyperodapedontinae apresentam sua área lateral alargada em relação aos rincossauros fora deste grupo, sendo possível assinalar a tendência proposta por Langer *et al.* (2000b). Contudo, *H. gordonii* e o clado 17' apresentam o estado plesiomórfico. Ainda, caso *Ammorhynchus* assumira a posição mais próxima ao clado 3' (árvores 1, 2, 4, 5, 6, 8, 11 e 13), esta tendência fica menos evidente e talvez invalidada, dado o estado plesiomórfico desta OTU dentro de Stenaulorhynchinae.

Quanto ao formato da área lateral, analisado pelo caráter 44, uma uniformidade na distribuição dos caracteres aponta mais claramente a tendência de alargamento da área lateral em relação à medial em Hyperodapedontinae (talvez reconhecida somente pela maior subjetividade do caráter). O formato da borda lateral em forma de crista está consistentemente presente nas OTUs não Hyperodapedontinae, enquanto que o formato de “almofada” está presente nos Hyperodapedontinae, inclusive em *Isalorhynchus*, que em geral possui apenas uma fileira de dentes lateral ao sulco principal (e.g.: FMNH-9-7-98-481-1). Ainda, pela posição derivada das OTUs relacionadas a 'S.' *sulcognathus*, foi reconhecida a tendência de um retorno ao estado de crista da área lateral ao sulco principal, mesmo com a presença de duas linhas laterais ao sulco principal.

V.2.3 Redução no número de fileiras dentárias oclusais na região medial da maxila

O caráter 46 analisa a suposta tendência dessa redução, sendo que não foi observado um padrão claro da evolução deste caráter na topologia obtida. Foi encontrado que o estado plesiomórfico para este caráter é a presença de mais de três fileiras dentárias oclusais na região medial da maxila, com a redução independentemente para duas fileiras e dentes esparsos em *R. brodiei* e *Isalorhynchus*, e com diminuição para apenas duas fileiras em *Mesodapedon* e clado 12'. Não houve, portanto, a observação de uma tendência única na diminuição de dentes mediais, como apontada por Chatterjee (1969).

V.2.4 Perda do sulco maxilar medial secundário

Como expressado no caráter 42 da presente análise e em diversos pontos da sessão V, o número de sulcos maxilares e sua extensão foram exaustivamente explorados e discutidos nas análises anteriores. Na presente análise, a interpretação para a evolução deste caráter apresenta-se radicalmente diferente da visão ortodoxa de dois sulcos maxilar como estado plesiomórfico e apenas um sulco maxilar como estado derivado. Esta reinterpretação de certo modo discorda inclusive da interpretação de Whatley (2005) para este caráter.

O estado plesiomórfico para Rhynchosauridae seria a ausência de sulco medial, com surgimentos independentes do sulco medial alcançando a metade anterior da maxila em *Stenaulorhynchinae* e do sulco medial não se estendendo até a região anterior da maxila em *R. spenceri*. Também independentemente, haveria o surgimento do sulco medial não se estendendo à região anterior no clado 17' e posterior prolongamento do sulco até a região anterior no clado 18'. A maior diferença com relação à interpretação de Whatley (2005) seria a utilização de dois caracteres para tratar do sulco medial maxilar (vide caráter 42 da análise de parcimônia) e o não reconhecimento, por esta autora, das três OTUs relacionadas a 'S.' *sulcognathus* possuindo dois sulcos maxilares na região anterior da maxila. No entanto, a interpretação de apenas um sulco maxilar como plesiomórfico já tinha sido notada por Nesbitt & Whatley (2004) (com base em *Ammorhynchus*) e por Whatley (2005) com base na otimização do caráter.

V.2.5 Perda dos dentes linguais maxilares

A reinterpretação deste caráter (caráter 50 da análise parcimônia) está principalmente baseada na posição flutuante de *Ammorhynchus* e na presença do clado 17'. Como discutido anteriormente, a ausência de dentes linguais maxilares era tida como uma tendência reconhecida para os rincossauros do Triássico Superior e como uma apomorfia clara de *Hyperodapedon* (*sensu* Langer & Schultz, 2000b).

A interpretação obtida para este caráter concorda com a tendência postulada de perda do dentes linguais maxilares nos rincossauros do Triássico Superior, mas somente para as OTUs basais deste grupo. A presença de dentes linguais maxilares esparsos em *H. huenei* e 'S.' *sulcognathus* permite interpretar que esta tendência foi revertida neste clado, com o reaparecimento destes dentes no ancestral comum exclusivo das OTUs pertencentes ao clado 17'. Foi possível observar também o aumento no número de dentes linguais maxilares em *Stenaulorhynchinae*, que pode ter surgido anterior a este clado (caso *Ammorhynchus* esteja

relacionado a este grupo) ou que surgiu independentemente neste táxon, caso ele esteja relacionado à Hyperodapedontinae.

V.2.6 Redução no número de fileiras dentárias no dentário, redução do número de fileiras dentárias oclusais na região medial do dentário e perda dos dentes linguais dentários

Estas três tendências apresentadas por Langer *et al.* (2000b) serão discutidas conjuntamente, pois estão relacionadas à reinterpretação sobre os dentes linguais dentários tomadas na presente análise pelos caracteres 56 e 57. A problemática dos dentes linguais dentários em Hyperodapedontinae pode ser reconhecida facilmente na literatura, sendo que a presença destes dentes foi utilizada tanto como apomorfia para sustentar a aproximação de *H. gordonii* e *H. huxleyi* (Benton, 1990) quanto à ausência destes utilizada para aproximar os Hyperodapedontinae mais derivados (Langer & Schultz, 2000b). Na presente análise, não foi utilizado nenhum caráter que analisasse simplesmente o número de fileiras de dentes no dentário, dado que a informação filogeneticamente importante pode ser reconhecida com base no número de dentes linguais do dentário.

Com base nestas reinterpretações, foi possível reconhecer que, de modo geral, existe uma tendência à redução de dentes no dentário (sem levar em conta a diferenciação em dentes linguais e oclusais). No entanto, ela não é tão clara quanto observado por Langer *et al.* (2000b). Foi reconhecido que a tendência de diminuição ocorre a partir da base de Hyperodapedontinae, sendo que dentro deste grupo duas tendências podem ser definidas: reversão na mesma, levando a um aumento no número de fileiras dentárias ocorrendo no clado 17'; e a diminuição (ou perda total de dentes linguais) no clado 11' (independente da posição de *H. sanjuanensis*). No entanto, como explicado, não há um ajuste perfeito e algumas OTUs do clado 11' (UFRGS-0149 e FZB-3509) apresentam dentes linguais.

Foi reconhecido também que, mesmo nas OTUs com grande número de dentes linguais, existe diferenciação no número de dentes (caráter 57). Os cladogramas 4' e 17', juntamente com *R. spenceri*, apresentam uma maior quantidade de dentes linguais dentários, formando um aglomerado, algumas vezes não sendo possível individualizar as fileiras dentárias desta região.

V.2.7 Perda da lâmina dentária cortante medial

Das tendências inferidas anteriormente na literatura, a perda da lâmina dentária medial foi a única totalmente não reconhecida, dada a nova codificação deste caráter (caráter 53 da análise de parcimônia). Foi interpretada a presença de uma segunda lâmina medial apenas em ‘*S. sulcognathus*’ e UFRGS-0298. As demais OTUs, historicamente consideradas portadoras de duas lâminas ou duas cristas dentárias, não foram reconhecidas como tal. Foi observado um contínuo de estados entre a ausência total de uma crista medial até a presença de uma crista medial bem desenvolvida, não só dentre os Rhynchosauridae basais, mas também dentro de Hyperodapedontinae. A diferenciação entre estes estados seria muito subjetiva e poderia não revelar sinal filogenético claro. Preferiu-se, então, reconhecer a presença de uma lâmina medial somente nas OTUs supracitadas que apresentam claramente uma lâmina, com este estado não compartilhado por outras OTUs.

V.2.8 Considerações sobre a utilização dos caracteres de dentição nas análises de Rhynchosauridae

Dado que as placas maxilares são as peças anatômicas mais facilmente preservadas dos rincossauros (Langer *et al.*, 2000b) e que os caracteres mais amplamente utilizados na filogenia estão relacionados à dentição de Rhynchosauridae, é possível afirmar que estes são os caracteres melhor conhecidos para tal reconstrução. Todavia, apesar da dentição dos rincossauros do Triássico Médio e Superior ser reconhecida como refletindo mais claramente a evolução ocorrida neste grupo, a fundamentação das análises filogenéticas, e das classificações taxonômicas, em feições dentárias apresenta problemas inerentes da impossibilidade de se polarizar muitos dos caracteres propostos para a dentição deste grupo.

Dado que somente sinapomorfias podem ser utilizadas para inferir as inter-relações filogenéticas (Henning, 1966), a polarização é o componente direcional necessário para reconstruir as inter-relações dos táxons terminais. Na presente análise, visto que se utilizou um “constrain” das relações de *Mesosuchus* e *Howesia* com o grupo interno, criando nós premissas na análise (figura 22), a polarização dos caracteres na base de Rhynchosauridae é dada por comparação do grupo externo (“out-group comparison” de Platnick & Gertsch, 1976), utilizando as codificações de *Mesosuchus* e *Howesia* para promover o componente direcional do caráter.

Sendo assim, dos caracteres dentários da presente análise (42-57), 50% não são aplicáveis para o grupo externo (caracteres 42, 43, 44, 45, 46, 47, 52 e 53), e outro caráter

(48) não é aplicável para *Mesosuchus*. Então, metade dos caracteres relacionados à região anatômica mais conhecida do grupo não é passível de polarização. Nesse caso, o componente direcional destes caracteres é dado a posteriori, com base na topologia, que foi tomada com base em caracteres não tão bem conhecidos quanto os de dentição, ou ainda codificados para poucas OTUs. Isso não invalida os resultados obtidos, no entanto, é um fato peculiar, dado que é de esperar que os caracteres mais conhecidos contribuam mais para definir o componente direcional dos cladogramas.

VI Conclusões

Após toda a revisão efetuada no que concerne as OTUs, caracteres e análises computacionais utilizadas, obtendo-se as topologias anteriormente apresentadas, foi possível discutir uma grande quantidade de aspectos apontados anteriormente na literatura, além de incorporar novos aspectos pela primeira vez na discussão sobre a evolução dos rincossauros. Com isso, foi possível concluir que:

1. Com base nos trabalhos anteriores e na presente análise é possível reconhecer que não só Rhynchosauria mas também *Howesia* + Rhynchosauridae e Rhynchosauridae apresentam-se sustentados por uma grande quantidade de sinapomorfias. Mas que apesar disso existe uma grande gama de caracteres que necessitam de melhor investigação para poderem ser seguramente apontados como sinapomorfia de algum destes clados. Muito desta diferença advém dos materiais cranianos de *Howesia* serem fragmentários. Assim muitas características só podem ser assinaladas como apomorfia de algum clado com base no critério de otimização empregado.
2. *R. articeps* e *R. brodiei* formam o clado de Rhynchosauridae mais basal. Ainda, *Rhynchosaurus* não representa uma entidade monofilética, com *R. spenceri* mais derivado que os demais táxons deste gênero.
3. Stenaulorhynchinae formado pelo menos por *Stenaulorhynchus* juntamente com “Rincossauro de Mariante” e *Mesodapedon* forma o clado mais basal de Hyperodapedontidae. Ainda há a formação de um clado aproximando *Stenaulorhynchus* e “Rincossauro de Mariante”, apontando que a sinonimização proposta para *Stenaulorhynchus* e *Mesodapedon* não procede.
4. Apesar de *R. spenceri*, *Fodonyx* e *Ammorhynchus* não apresentarem posição fixa no consenso da análise reduzida, *R. spenceri* apresenta-se sempre mais próximo à Hyperodapedontinae que à Stenaulorhynchinae.
5. *R. spenceri* e *Fodonyx* não apresentam, em nenhuma das topologias encontradas, um ancestral comum exclusivo, sendo necessário a reavaliação dos novos materiais associados por Hone & Benton (2008) ao mesmo táxon que os materiais inicialmente descritos por Benton (1990) na proposição de *R. spenceri*.
6. Com base nos caracteres apresentados como apomorfias de Hyperodapedontinae, na presente análise e nas análises anteriores, fica claro a necessidade de que novos materiais relacionados tanto a *R. spenceri* quanto *Ammorhynchus* sejam coletados para

que o estado relacionado ao ancestral comum exclusivo de Hyperodapedontinae seja definido para uma maior quantidade de caracteres. Assim, seria possível restabelecer a diferenciação clara deste grupo em relação aos demais rincossauros.

7. *Isalorhynchus* é o membro mais basal de Hyperodapedontinae.
8. *Hyperodapedon sensu* Langer & Schultz, 2000b não é monofilético. *H. huenei* forma um clado com '*S.*' *sulcognathus* encontrado derivado na filogenia de Hyperodapedontinae.
9. Os três espécimes atribuídos a '*S.*' *sulcognathus* (UFRGS-0232, UFRGS-0290 e UFRGS-0298) representam uma entidade monofilética sustentada por uma grande quantidade de apomorfias.
10. A diversidade morfológica dos rincossauros do Triássico Superior do Brasil e Argentina foi subestimada nas análises anteriores, e não há motivos para crer que os táxons *Hyperodapedon* escocês e indiano não apresentem esta mesma diversidade. Ainda, a separação entre *H. mariensis* e *H. sanjuanensis* não foi sustentada, suscitando uma revisão taxonômica destas entidades juntamente com a descompartimentalização de *H. gordonii* e *H. huxleyi* para a proposição de um novo arranjo taxonômico.
11. As OTUs Rincossauro da Nova Escócia, *Hyperodapedon* de Wyoming, *Supradapedon*, *Hyperodapedon* do Zimbábue e MCNSJ-679, retirados da análise de parcimônia pela grande quantidade de dados ausentes, são atribuídos a *Hyperodapedon*.
12. As interpretações correntes sobre a dentição dos rincossauros do Triássico Médio e Superior encontram-se perturbadas pela presença de *H. huenei* e '*S.*' *sulcognathus*, derivados no clado Hyperodapedontinae, e pela inclusão das OTUs infra-específicas na análise.

VII Referências Bibliográficas

- 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 Linnaean Society*. 139: 529–545.
- Azevedo, S. A. K. (1982). *Scaphonyx sulcognathus* (sp. nov.) um novo rincossaurídeo do Neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Azevedo, S. A. K. & Schultz, C. L. (1987). *Scaphonyx sulcognathus* (sp.nov.), um novo rincossaurídeo do neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. Anais do X congresso brasileiro de paleontologia, Rio de Janeiro. 1: 99-113.
- Baird, D. (1963). Rhynchosaurs in the Late Triassic of Nova Scotia. *Geological Society of America, Special Papers*. 73:107.
- Benton, M. J. (1983a). The age of the rhyncosaurs. *New Scientist*. 7 April: 10-13.
- Benton, M. J. (1983b). Dinosaur success in Late Triassic, a noncompetitive ecological model. *The Quarterly Review of Biology*. 58: 29-55.
- Benton, M. J. (1983c). The Triassic Reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B. 302: 605-717.
- Benton, M. J. (1984a). The relationship and early evolution of the Diapsida. *Symposia of the Zoological Society of London*. 52: 575-596.
- Benton, M. J. (1984b). Tooth form, growth, and function in Triassic Rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida). *Palaeontology*. 27: 373-776.

- Benton, M. J. (1985). Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnaean Society*. 84: 97-154.
- Benton, M. J. (1988). The Phylogeny of rhyncosaurs (Reptilia, Diapsida), and Two new species. Pp. 12-17. in: Currie, P. M. & Coster, E. H. (eds): *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. 1.
- Benton, M. J. (1990). The species of *Rhynchosaurus*, a Rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B. 328: 213-306.
- Benton, M., Cook, E. & Turner, P. (2002). Permian and Triassic Red Beds and the Penarth Group of Great Britain. 337 pg.
- Benz, S. (1980). The stratigraphy and paleoenvironments of the Triassic Moenkopi Formation at Radar Mesa, Arizona. Tese de Mestrado Northern Arizona University, Flagstaff.
- Boonstra, D. (1953). A note on some rhyncosaurian remains from Tanganyika territory. *Annals of South Africa Museum*. 42(1): 1-4.
- Bremer, K. (1988). The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*. 42: 795-803.
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*. 10: 295-304.
- Broom, R. (1906). On the South African Diaptosaurian reptile *Howesia*. *Proceedings of the Royal Society of London*. 1906: 591-600.
- Broom, R. (1925). On the origin of Lizards. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1925: 1-16.
- Buffetaut E. (1983). *Isalorhynchus genovefae*, n. g. n. sp. (Reptilia, Rhyncocephalia), um nouveau Rhyncosaure du Trias de Madagascar. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Monatshefte*. 1983: 465-480.

- Cabreira, S. F. (2004). Placas maxilo-dentárias em rincossauros *Hyperodapedon* Huxley, 1859. Histologia e morfogênese maxilo-dental: nova abordagem. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Carroll, R. L. (1976). *Noteosuchus*- the oldest know Rhynchosaur. *Annals of the South African Museum*. 72(3): 37-57.
- Catuneanu, O., Wopfner, H., Eriksson, P. G., Cairncross, B. Rubdige, E. S., Smith, R. M. H. & Hancox, P. J. (2005). The Karoo basins of south-central Africa. *Journal of African Earth Science*. 43: 211-253.
- Chatterjee, S. (1969). Rhyncosaurs in time and Space. *Proceedings of the Geological Society of London*. 1658: 203-208.
- Chatterjee, S. (1974). A Rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 267: 209-261.
- Chatterjee, S. (1980). The evolution of Rhyncosaurs. *Mèmoires de la Société Géologique de France*. 1980(139): 57-65.
- Cruickshank, A. R. I. (1972). The Proterosuchian thecodonts, pp. 89-119. In Joysey, K. A. & Kemp, T. S. (eds): *Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver & Boyd Ed., Edimburgo.
- De Pinna, M. G. G. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7: 367-394.
- De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1990). Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definition of taxon names. *Systematic Zoology*. 39: 307-322.
- De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1992). Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 23: 449-480.

- Dilkes, D. W. (1995). The Rhynchosaur *Howesia browni* from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Paleontology*. 55(5): 967-984.
- Dilkes, D. W. (1998). The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus brownie* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 353: 501-541.
- Dutuit, M. J. M. (1976). Il est probable que les Rhynchocéphales sont representes dans la faune du Trias marocain. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 238: 483-486.
- Dutuit, M. J. M. (1988). *Diplocaulus minimus* n. sp. (Amphibia: Nectridea), Lépospondyle de la Formation rouge d' Argana, dans l'atlas marocain. *Compte -Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 307: 851-854.
- Elder, R. L. (1978). Paleontology and Paleoecology of the Dockum Group, Upper Triassic, Howard County, Texas. Dissertação de Mestrado não publicada, University of Texas, Austin.
- Evans, S. E. (1988). The early history and relationships of the Diapsida, p. 221-260. In: Benton, M. J. (ed): *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Volum 1: Amphibian, Reptiles, Birds*. Claredon Press, Oxford.
- Ewer, R. F. (1965). The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 248: 379-435.
- Felseinstein, J. (1983). Statistical inference of phylogenies. *Journal of Royal Statistical Society*. 146: 246-272.
- Goloboff, P. (1997). Self-weighted optimization: tree searches and characters state reconstructions under implied transformation cost. *Cladistics*. 13: 225-245.

- Goloboff, P.; Farris, J.; Nixon, K., 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology, version 1.0. Program and documentation available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>.
- Gow, C. E. (1975). The morphology and relationship of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Palaeontologia Africana*. 18: 89-131.
- Haughton, S. H. (1921). On the reptilian genera *Euparkeria* Broom, and *Mesosuchus* Watson. *Transactions of Royal Society of South Africa*. 10: 81-88.
- Haughton, S. H. (1924). On a skull and partial skeleton of *Mesosuchus browni* Watson. *Transactions of Royal Society of South Africa*. 12: 17-26.
- Haughton, S. H. (1932). On a collection of Karoo Vertebrates from Tanganyika territory. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 88: 643-662.
- Henning, W. (1966). Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. 1-140.
- Hone, D. W. E. & Benton, M. J. (2008). A New Genus of Rhynchosaur from The Mid Triassic of SW England. *Paleontology* .51: 95-115.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. (1969). Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles. pp. 201-310. in Gans (ed.). *Biology of the reptiles*. Academic Press, Londres.
- Huene, F. von (1926). Gondwana-Reptilien in Sudamerika. *Paleonologia Hungarica*. II: 1-102.
- Huene, F. von (1929). Über Rhyncosauries und andere Reptilien aus den Gondwana-Ablagerungen Sudamerikas. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen*. 17: 1-61.
- Huene, F. von (1938). *Stenaulorhynchus*, ein Rhynchosauride der ostafrikanischen Obertrias. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. 6: 83-121.

- Huene, F. von (1939). Die Verwandtschaftsgeschichte der rhynchosauriden des Südamerikanischen Gondwanalandes. *Physis*. 14: 499-523.
- Huene, F. F. von (1942). Répteis fósseis do Gondwana Sul-Americano. CCN, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria. 391 pp.
- Hughes, B. (1968). The tarsus of rhynchocephalian reptiles. *Journal of Zoology*. 156: 457-481.
- Hunt, A. P. & Lucas, S. G. (1991). A new Rhynchosaur from the Upper Triassic of West Texas, and the Biochronology of Late Triassic Rhyncosaurs. *Palaeontology*. 34(4): 927-938.
- Huxley, T. H. (1859). *Postscript de: Murchinson, R. I.. On the sandstones of Morayshire (Elgin & c.) containing reptilian remains, and their relations to the Old Red Sandstone of that Country. Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 15: 435-152.
- Huxley, T. H. (1869). On *Hyperodapedon*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 15: 138-152.
- Huxley, T. H. (1887). Further observations upon *Hyperodapedon gordonii*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 25: 138-152.
- Jaekel, O. (1904). Über ein neues Reptil aus dem Buntsandstein der Eifel. *Sonder-Abdruck aus den Briefen der Monatsberichte der Deutschen geologischen Gessellschaft*. 6: 90-94.
- Jalil, N. E. & Dutuit, M. J. M. (1996). Permian captihinid reptiles from the Argana Formation, Morocco. *Palaeontology*. 39: 907-918.
- Kearney, M. & Clark, J. M. (2003). Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23: 263-274.
- Kuhn, O. (1933). Dieser Foss. Cat. Animália Pars 58. Thecodontia. Berlin.

- Kuhn, O. (1969). Proganosauria, Bolosauria, Placodontia, Araeoscelidia, Trilophosauria, Weigeltisauria, Millerosauria, Rhynchocephalia, Protorosauria. In *Handbuch der Paläoherpetologie*, vol. 9 (ed. O. Kuhn), pg: 1-74. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Langer, M. C. (1996). Rincossauros sul-brasileiros: histórico e filogenia. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Langer, M. C. (1998). Gilmoreteiidae new family and *Gilmoreteius* new genus (Squamata, Scincomorpha): replacement names for Macrocephalosauridae Sulimski, 1975 and *Macrocephalosaurus* Gilmore, 1943. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul*. 11: 13-18.
- Langer, M. C. (2005). Studies on Continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian Global Correlation. *Journal of South American earth Sciences*. 19: 219-239.
- Langer, M. C. & Shultz, C. L. (2000a). Rincossauros- herbívoros cosmopolitas do Triássico., pp. 246-272. In: *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Holz, M & Roz, L. F. (eds). CIGO/UFRGS.
- Langer, M. C. & Shultz, C. L. (2000b). A New Species of the Late Triassic Rhynchosaur *Hyperodapedon* from The Santa Maria Formation of South Brazil. *Palaeontology*. 43:633-652.
- Langer, M. C, Boniface, M., Cuny, G., & Barbieri, L. (2000a). The phylogenetic position of *Isalorhyncus genovefae*, a Late Triassic rhyncosaur from Madagascar. *Annales de Paléontologie*. 86: 101-127.
- Langer, M. C.; Ferigolo, J. & Schultz, C. L. (2000b). Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontinae rhynchosaur (Reptilia, Diapsida). *Lethaia*. 33: 119-128.
- Laurin, M. (1991). The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 101: 59-95.

- Lipscomb, D. L. (1992). Parsimony, homology and the analyses of multistates characters. *Cladistics*. 8: 45-65.
- Lucas, S. G. (1998). Global Triassic Tetrapods biostratigraphy and biochronology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 143: 347-384.
- Lucas, S. G. & Heckert, A. B. (2002). The *Hyperodapedon* Biochron, late Triassic of Pangea. *Albertiana*. 27:30-38.
- Lucas, S. G., Heckert, A. B. & Hotton III, N. (2002). The Rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Upper Triassic of Wyoming and its global Biochronological significance, pp 149-156 . *In: Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology*, Heckert, A. B. & Lucas, S. (eds). New Mexico Museum of Natural History Bulletin.
- Lucas, S. G. & Schoch, R. R. (2002). Triassic temnospondyl biostratigraphy, biochronology and correlation of the German Bundsandstein and North American Moenkopi Formation. *Lethaia*. 35: 97–106.
- Lydekker, R. (1885). Reptilia and Amphibia of the Maleri and Denwa groups. *Paleontologia Indica*. 4: 1-28.
- Lydekker, R. (1888). Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I. *British Museum (Natural History)*, London, 296-301.
- Malan, M. E. (1963). The dentition of the South African Rhynchocephalia and their bearing on the origin of the rhynchosaurus. *South African Journal of Science*. 59: 214-220.
- Margush, T. & McMorris, F. R. (1981). Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology*. 43: 239-244.
- Murchinson, S. I. & Strickland, H. E. (1840). On the Upper Formation of the new red Sandstone in Gloucestershire, Worcestershire, and Warwickshire; etc. *Transation of Geological Society of London*. 5(2): 331-348.

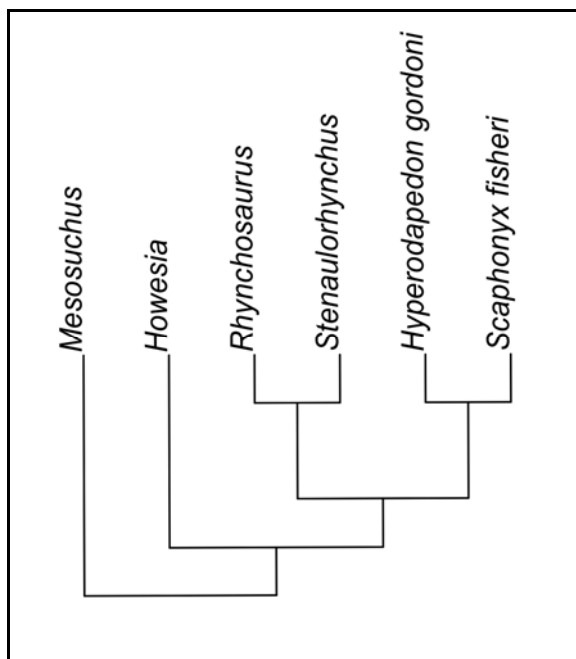
- Nesbitt, S. J. & Whatley R. L. (2004). The first discovery of a rhyncosaur from the upper Moenkopi Formation (Middle Triassic) of northern Arizona. *PaleoBios*. 24(3): 1-10.
- Nixon, K. C. & Wheeler, Q. D. (1992). Extincion and the origin of species; pp. 119-143 in Novacek, M. J. & Wheeler, Q. D. (eds). *Extinction and Phylogeni*. Columbia University Press, Nova York.
- Nopsca, F. (1928). The genera of reptile. *Palaeobiology*. 1: 163-188.
- Osborn, H. F. (1903). The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*. 1(8): 449-507.
- Owen, R. (1842). Description of an Extint Lacertilian Reptile, *Rhynchosaurus articeps*, Owen, of wish the Bones and Foot-prints characteriza the Upper New Red Sandstone at Grinshill, near Shrewbury. *Transactions of the Camabridge Philosophical Society*. 7(2): 355-369.
- Owen, R. (1859). Note on the affinities of *Rhynchosaurus*. *Annals & Magazine of Natural History*. 4: 237-238.
- Owen, R. (1860) *Paleontology*, 2nd ed. Black, Edinburgh.
- Owen, R. (1863). Notice on a skull and parts of the skeleton of *Rhynchosaurus articeps*. *Phylosophical Transactions of the Royal Society of London*. 152: 466-467.
- Page, R. (2001). NDE, Nexus data editor. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>.
- Paton, R. (1974). Captosauroid Labyrinthodonts of the Trias of England. *Palaeontology*. 17: 253-289.
- Platinick, N. (1979). Philosophy and transformation of cladistics. *Systematic Zoologi*. 28: 537-546.

- Platinick, N. & Gertsch, W. J. (1976). The suborders of spiders: A Cladistics Analysis (Arachnidae, Araneae). *American Museum Novitates*. 2607: 1-15.
- Raath, M. A., Oosterlen, P. M. & Kitching, J. W. (1992). First record of Triassic Rhynchosauria (Reptilia, Diapsida) from the Lower Zambezi Valley, Zimbabwe. *Paleontologia Africana*. 29: 1-10.
- Ramírez, M. J. (2003). The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 13: 1-277.
- Romer, A. S. (1956). Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago.
- Romer, A. S. (1962). La evolucion explosiva de los rhynchosaurios del Triasico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Invetigacion de las Ciencias Naturales*. Ciências Zoológicas VIII: 1-14.
- Romer, A. S. (1966). Vertebrate paleontology. University of Chicago Press, Chicago.
- Schultz, C. L. (1986). Osteologia parcial do pós crânio de *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo 1982 (Reptilia, Diapsida, Rhynchocephalia). Unpublished Master Thesis Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Schultz, C. L. (1991). Os Rincossauros Sul-Americanos e suas relações com outros representantes do grupo. Unpublished PhD Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Schultz, C. L. & Azevedo, S. A. K. (1990). Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul- Brasil. *Paula-Coutiana*. 4: 35-44.
- Sill, W. D. (1970). *Schaphonyx sanjuanensis*, Nuevo Rincosaurio (Reptilia) de la formacion Ischigualasto, Triasico de San Juan, Argentina. *Ameghiniana*. VII(4): 341-354.

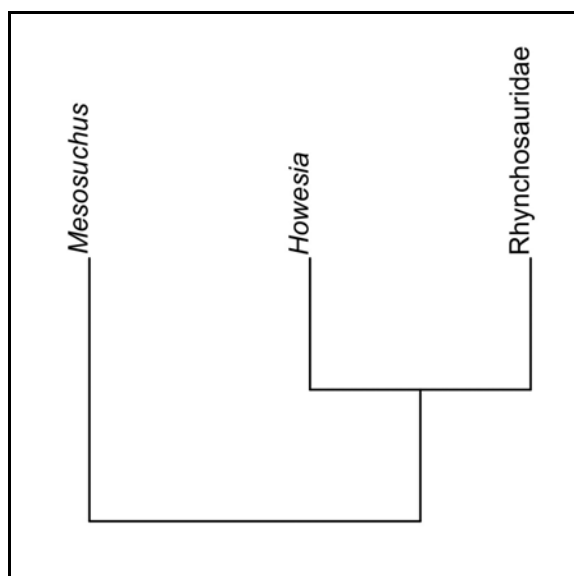
- Sill, W. D. (1971). Functional Morphology of the Rhyncosaur Skull. *Forma et Functio*. 4: 303-318.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. (1973). Numerical Taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R. R. & Sneath, P. H. A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981). Taxonomic congruence in the Leptodomorpha re-examined. *Systematic Zoologi*. 30: 309-325.
- Swofford, D. L. (1991). When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent?; pp. 295-233 in Miyamamoto, M. M. & Cracraft, J. (eds). Phylogenetic Analysis of DNA sequence. Oxford University Press, Oxford.
- Swofford, D. L. & Maddison, W. P. (1987). Reconstructing ancestral character states under Wagner Parsimony. *Mathematical Biosciences*. 87: 199-229.
- Tucker, M. E. & Benton, M. J. 1982. Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 40: 361–379.
- Tupi-Caldas, J. A. L. (1933). *Curso Geral de Mineralogia e Geologia, aplicada ao Brasil*. Edições da Livraria Globo. No 416, Porto Alegre, 349 pp.
- Walker, A. D. (1969). The reptile fauna of the ‘Lower Keuper’ sandstones. *Geological Magazine*. 106: 470-476.
- Watson, D. M. S. (1912). *Mesosuchus browni*, gen. et spe. Nov.. *Records of the Albany Museum*. 2: 298-299.
- Warrington, G., Audley-Charles, M. G., Elliott, R. E., Evans, W. B. Ivimey-Cook, H. C., Kent, P. E., Robinson, P. I., Shotton, F. W. & Taylor, F. M. (1980). A correlation of

- Triassic rocks in British Isles. *Specials Reports of Geological Society of London*. 13: 1-78.
- Whatley, R (2005). Phylogenetic Relationship of *Isalorhynchus genovefae*, The Rhynchosaur (Reptilia, Archosauromorpha) From Madagascar. Unpublished PhD thesis, University of California.
- Wiens, J. J. (2005). Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics*. 39: 34-42.
- Wild, R. (1973). Die Triasfauna der Tessinner Kalkalpen XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani). *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*. 95: 1-162.
- Wilkinson, M. (1994). Common Cladistic information and its consensus representation: reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Systematic Biology*. 43: 343-368.
- Wilkinson, M. (1995). Coping with missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Systematic Biology*. 44: 343-368.
- Wilkinson, M. (2003). Missing entries and multiple trees: instability, relationship, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23: 311-323.
- Wilkinson, M. & Benton, M. J. (1995). Missing data and Rhyncosaur Phylogeny. *Historical Biology*. 10: 137-150.
- Woodward, A. S. (1907). On *Rhynchosaurus articeps* (Owen). *Reports of the British Association for the Advancement of Science, Southport*. 1907: 293-299.

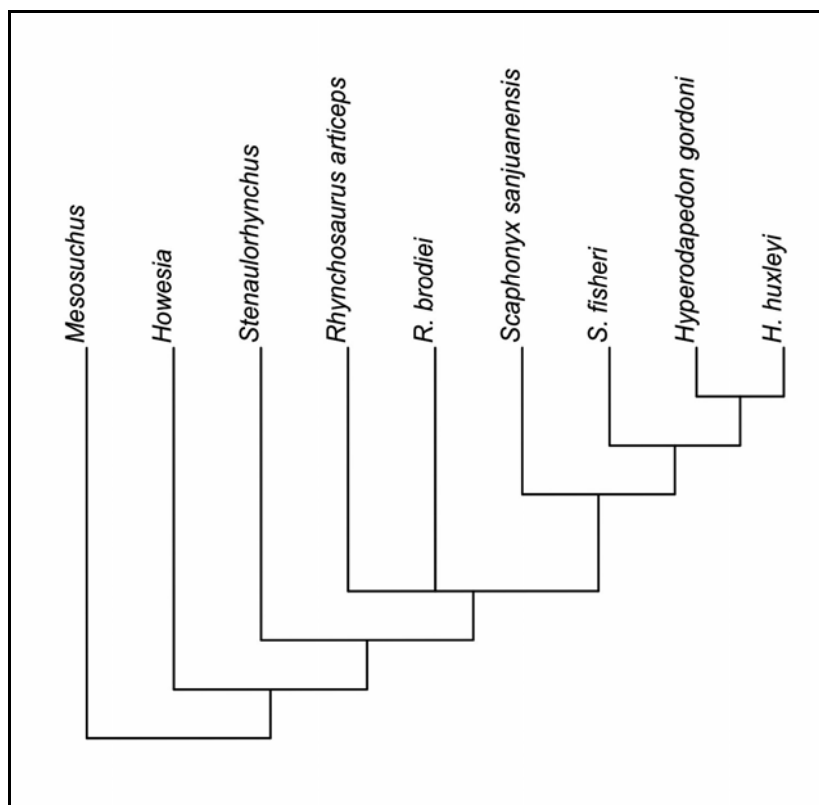
Apêndice I – Propostas filogenéticas anteriores



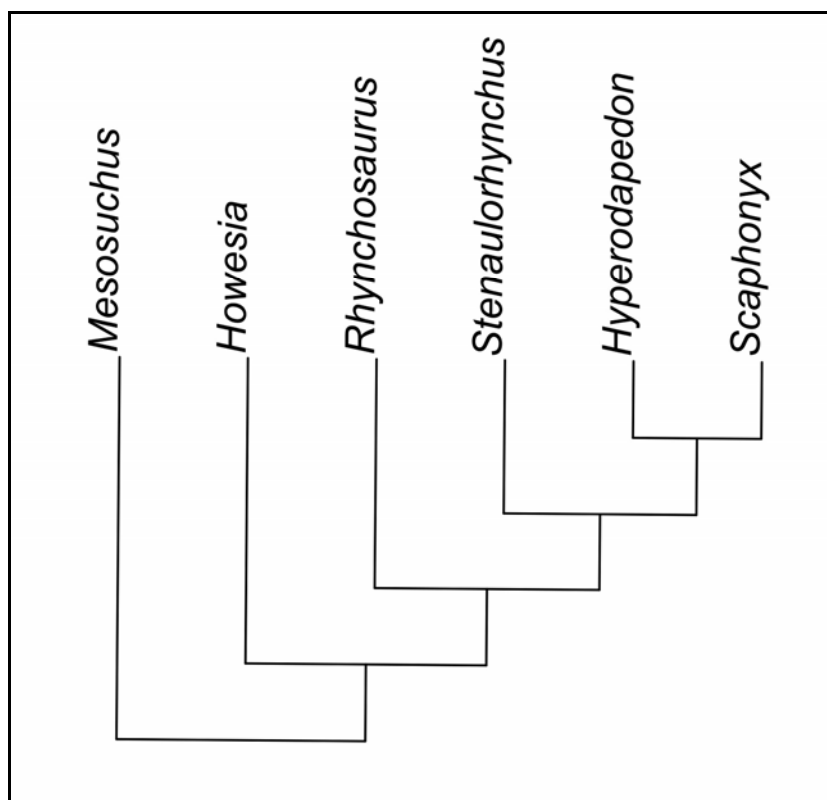
A - Proposta filogenética de Benton (1984, 1985, 1988).



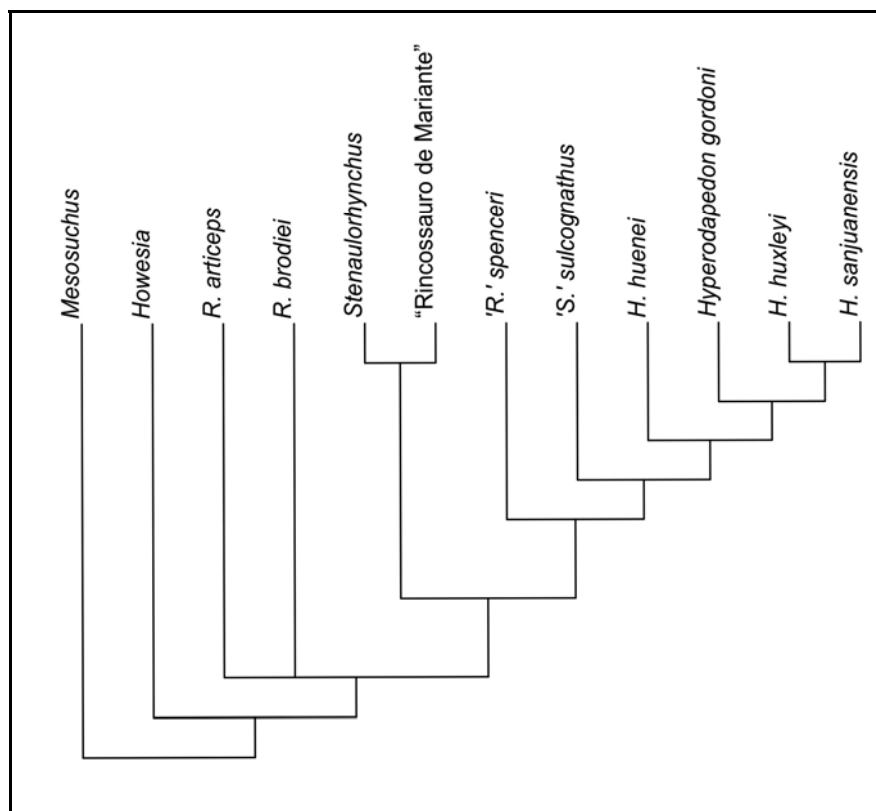
B - Proposta filogenética de Evans (1988).



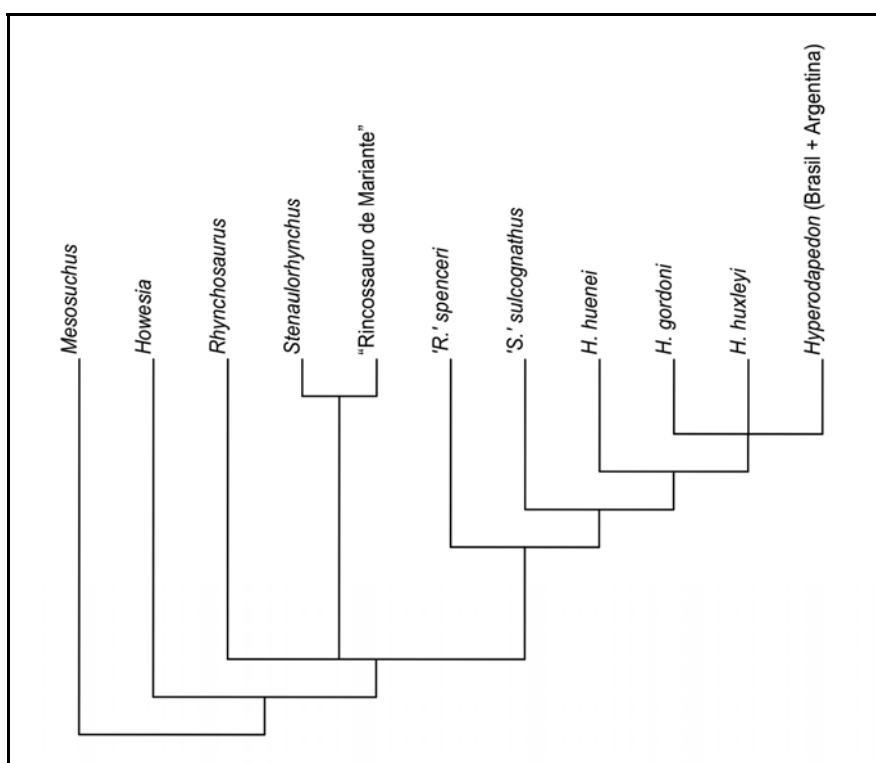
C - Proposta filogenética de Benton (1990).



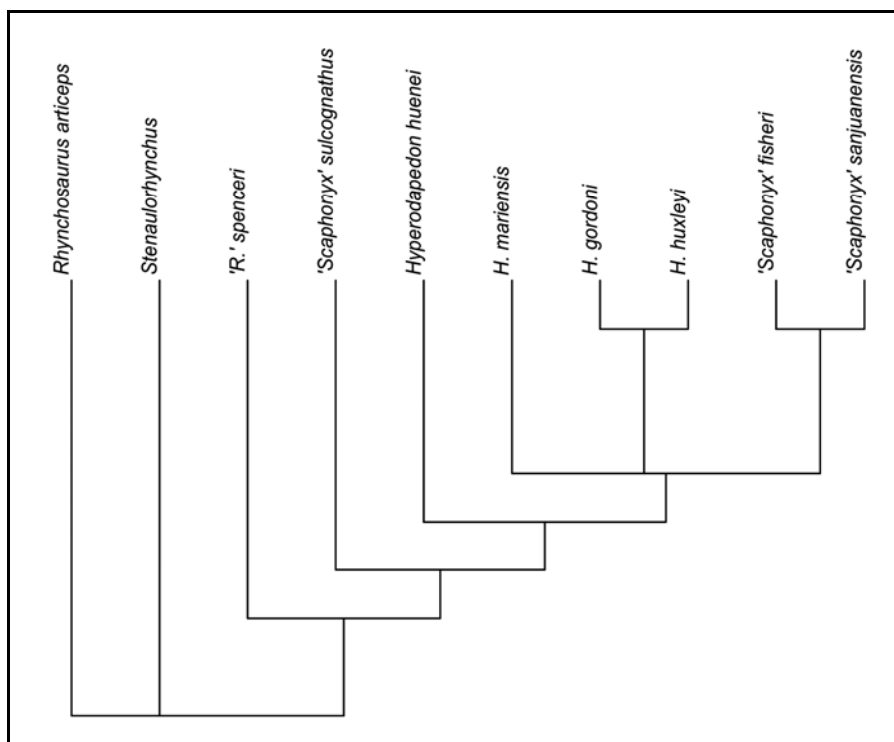
D - Proposta filogenética de Dilkes (1995, 1998).



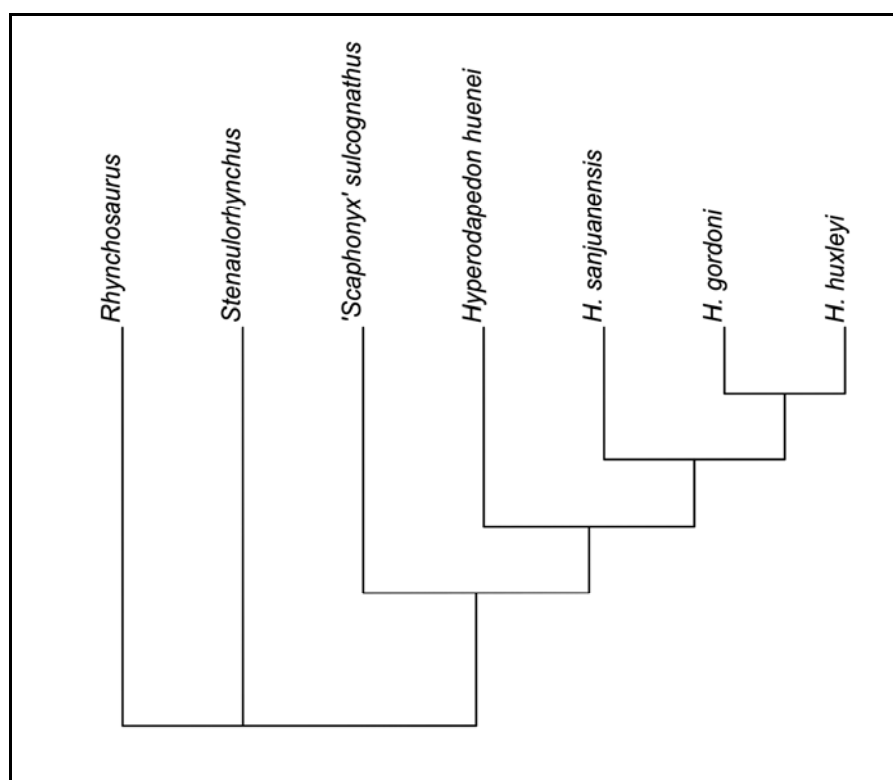
E - Proposta filogenética de Langer (1996). No trabalho original o “Rincossauro de Mariante” foi tratado como *Imangatuguara mariantis*, ‘S.’ *sulcognathus* como *Teyumbaita sulcognathus* e *H. huenei* como *H. vonhuenei*, sendo estes *nomem nudum*.



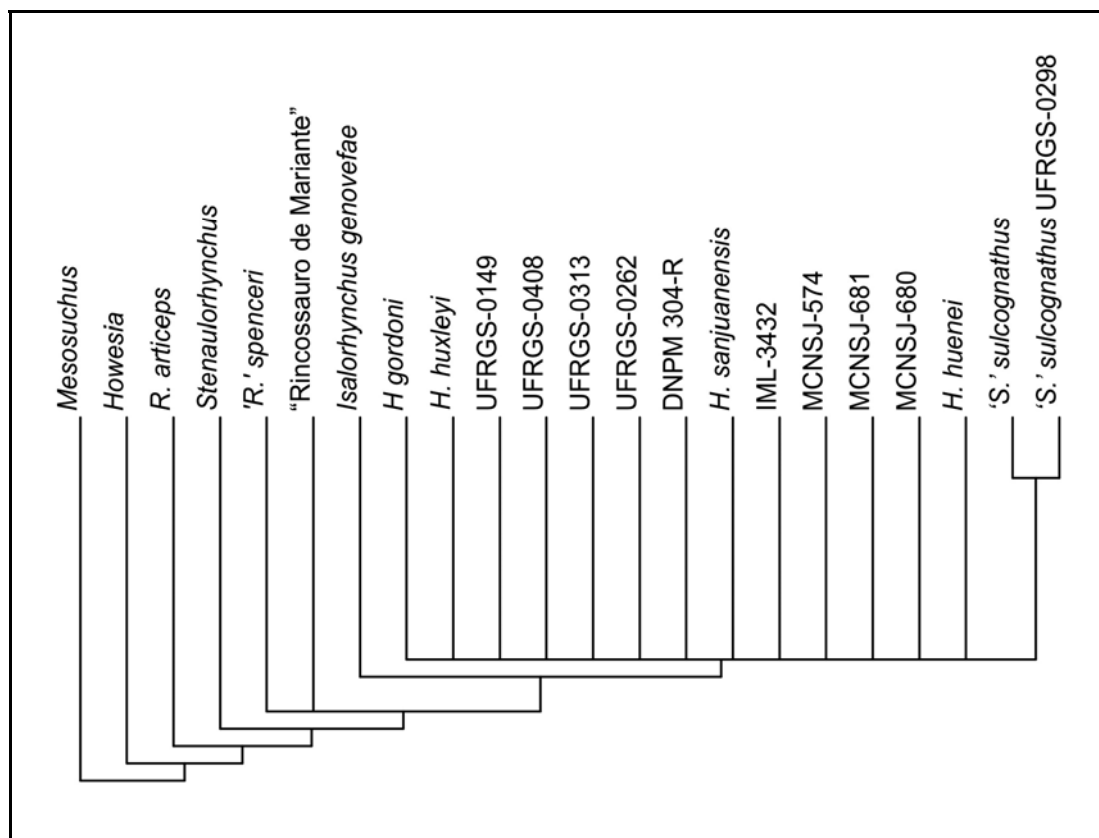
F - Proposta filogenética de Langer & Schultz (2000a).



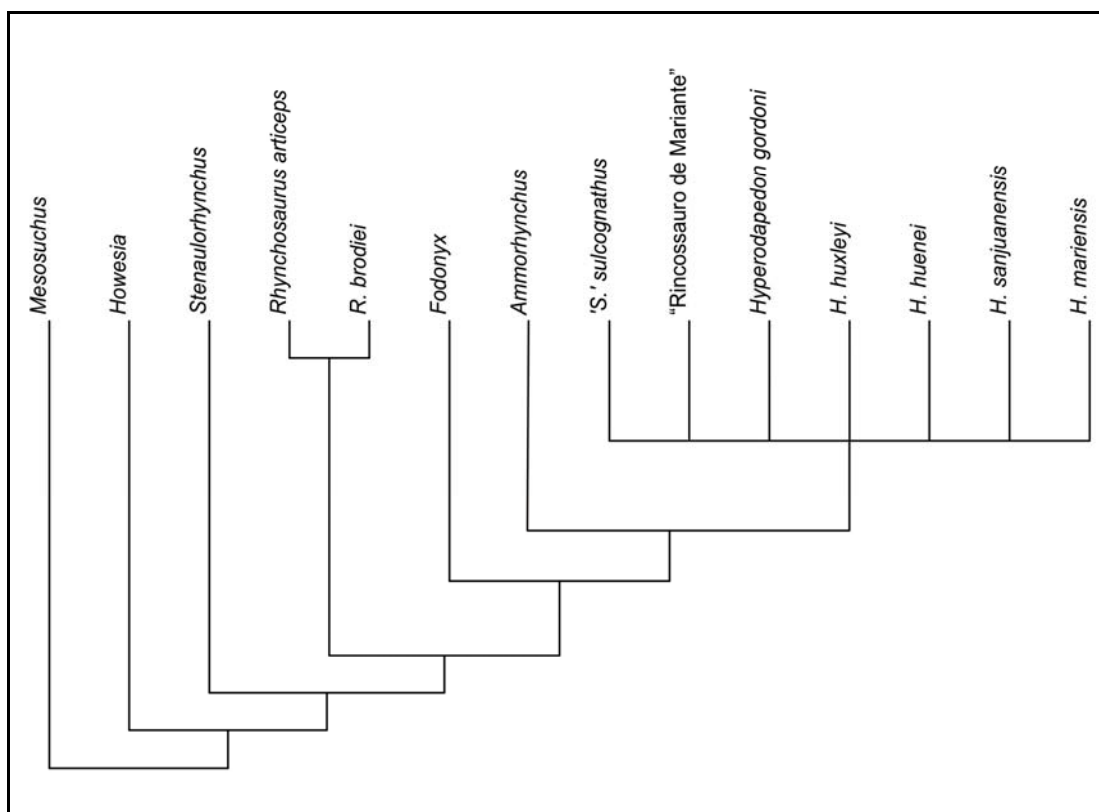
G - Proposta filogenética de Langer & Schultz (2000b).



H - Proposta filogenética de Langer *et al.* (2000a).



I - Proposta filogenética de Whatley (2005).



J - Proposta filogenética de Hone & Benton (2008).

Apêndice II – OTUS utilizadas

As OTUS utilizadas estão em ordem alfabética, sem diferenciação entre grupo interno e grupo externo. Para cada OTU é apontado a afinidade taxonômica e os materiais utilizados para a codificação. Os holótipos e lectótipos estão marcados com *, os materiais vistos pessoalmente marcados com (p) e os materiais que foram vistos por fotos marcados com (f).

OTU	Afinidade taxonômica	Materiais utilizados
18.4-Huene	<i>Hyperodapedon sp.</i>	BSPHG-18.4 (f)
19.2-Huene	<i>Hyperodapedon sp.</i>	IMGPT-19.2 (f)
19.4-Huene	<i>Hyperodapedon sp.</i>	BSPHG-19.4 (f)
23A-Huene	<i>Hyperodapedon sp.</i>	IGMPT-23A/IGMPT-23B (f)
<i>Ammorhynchus</i>	<i>Ammorhynchus navajoi</i>	MSM 02-153/P4585 *
		MSM 00-99/P4409
		MSM 00-103/P4586
		MSM 02-145/P4544
<i>Fodonyx</i>	<i>Fodonyx spenceri</i>	BRSUG 27200 (f)
		EX 79/1992 (f)
FZB-PV3509	<i>Hyperodapedon sp.</i>	FZB-PV3509 (p)
<i>Howesia</i>	<i>Howesia browni</i>	SAM 5884* (f)
		SAM 5885 (f)
		SAM 5886 (f)
<i>Hyperodapedon gordonii</i>	<i>Hyperodapedon gordonii</i>	BMNH-R 699 (f)
		BMNH -R 3140
		BMNH -R 3148
		BMNH -R 3560
		BMNH -R 4780
		BMNH -R 4782
		BMNH -R 4791
		BMNH -R 4795
		BMNH -R 4805
		EM 1886.3

		EM 1926.6
		EM 1978.566* (f)
		GSM 69764
		GSM 90932/5
		GSM 90933/4
		NUGD A
		NUGD B
		RSM 1967.10.1a/B/C/D
<i>Hyperodapedon huenei</i>	<i>Hyperodapedon huenei</i>	UFRGS-0132* (p)
<i>Hyperodapedon huxleyi</i>	<i>Hyperodapedon huxleyi</i>	BMNH-G281/1(f)
		GSI-281/1a*
		ISIR-1
		ISIR-4
		ISIR-5
		ISIR-10
		ISIR-11
		ISIR-13/1
		ISIR-17
<i>Hyperodapedon mariensis</i>	<i>Hyperodapedon mariensis</i>	FZB-PV1867* (p)
<i>Hyperodapedon sanjuanensis</i>	<i>Hyperodapedon sanjuanensis</i>	MACN-18185* (p)
<i>Hyperodapedon</i> do Zimbábue	<i>Hyperodapedon sp.</i>	Z 53/3 (1)
		Z 53/3 (5)
<i>Hyperodapedon</i> de Wyoming	<i>Hyperodapedon cf. sanjuanensis</i>	USNM-494329
IML-3432	<i>Hyperodapedon sp.</i>	IML-3432 (p)
<i>Isalorhynchus</i>	<i>Isalorhynchus genovefae</i>	FMNH-7-18-99-640
		FMNH-8-2-96-31
		FMNH-8-2-96-42
		FMNH-9-4-98-441
		FMNH-8-23-98-197
		FMNH-8-27-97-134

		FMNH-9-1-98-396
		FMNH-9-8-98-525
		FMNH-9-7-98-481-1
		FMNH-9-7-98-485
		MAL-3
		MAL- 4-11
		MAL-12
		MDE-R18*(f)
		MDE-R19 (f)
		MDE-R20 (f)
MCP 1693	<i>Hyperodapedon sanjuanensis</i>	MCP-1693 (p)
MCP 4103	<i>Hyperodapedon sp.</i>	MCP-4103 (p)
MCNSJ-574	<i>Hyperodapedon sp.</i>	MCNSJ-574 (p)
MCNSJ-679	<i>Hyperodapedon sp.</i>	MCNSJ-679 (p)
MCNSJ-680	<i>Hyperodapedon sp.</i>	MCNSJ-680 (p)
MCNSJ-686	<i>Hyperodapedon sp.</i>	MCNSJ-686 (p)
<i>Mesodapedon</i>	<i>Mesodapedon kuttyi</i>	ISIR-300*
		ISIR-301
<i>Mesosuchus</i>	<i>Mesosuchus browni</i>	SAM 5882* (f)
		SAM 6046
		SAM 6536 (f)
		SAM 7416 (f)
		SAM 7701 (f)
"Rincossauro de Mariante"	Espécie não formalmente descrita	UFRGS- 0168 (p)
		UFRGS- 0315 (p)
Rincossauro da Nova Escócia	<i>Hyperodapedon sp.</i>	Materiais descritos por Baird (1963)
<i>Rhynchosaurus articeps</i>	<i>Rhynchosaurus articeps</i>	BATGM M-20 A/B
		BMNH R-1236 (f)
		BMNH R-1237 (f)

		BMNH R-1238 (f)
		BMNH R-1239 (f)
		BMNH R-1240
		MANCH L-7642
		SHRBM 4
		SHRBM 6
		SHRBM 7
		SHRBM G-132/1982* (f)
		SHRBM G-134/1982
		SHRBM B-90-P 230 (f)
<i>Rhynchosaurus brodiei</i>	<i>Rhynchosaurus brodiei</i>	BMNH R-2623
		BMNH R-8495*(f)
		GSM-59745
		SHRCM G07357-8
		SHRCM G3851
		WARMS Gz-17
		WARMS Gz-19
		WARMS Gz-34 (f)
		WARMS Gz-950/1 (f)
		WARMS Gz-955 (f)
		WARMS Gz-959 (f)
		WARMS Gz-1046
		WARMS Gz-960 (f)
		WARMS Gz-4712
		WARMS Gz-4715 (f)
		WARMS Gz-6097*(f)
<i>Rhynchosaurus spenceri</i>	<i>Fodonyx spenceri</i>	EX 65/1984-1 (f)
		EX 65/1984-313 (f)
		EX 60/1985-3/2 (f)
		EX 60/1985-13 (f)
		EX 60/1985-56 (f)
		EX 60/1985-57

		EX 60/1985-132
		EX 60/1985-282
		EX 60/1985-290
		EX 60/1985-292* (f)
		EX 7/1986-3 (f)
		EX 7/1986-4 (f)
		EX-Sem número (f)
<i>'Scaphonyx' sulcognathus</i>	<i>'Scaphonyx' sulcognathus</i>	UFRGS-0232* (p)
<i>Stenaulorhynchus</i>	<i>Stenaulorhynchus stockleyi</i>	IGMPT-317 A/B (f)
		IGMPT-303e
		BMNH R-9270 (f)
		BMNH R-9271
		BMNH R-9273 (f)
		BMNH R-9275 (f)
		BMNH R-9277 (f)
		BMNH R-9279 (f)
		BMNH R-9281
		BMNH R-10007
		BMNH R-10008
		BMNH 1464
<i>Supradapedon</i>	<i>Supradapedon stockleyi</i>	SAM-11704 (f)
UFRGS- 0149	<i>Hyperodapedon sp.</i>	UFRGS- 0149 (p)
UFRGS- 0262	<i>Hyperodapedon sp.</i>	UFRGS- 0408 (p)
UFRGS-0290	<i>'Scaphonyx' sulcognathus</i>	UFRGS-0290 (p)
UFRGS-0298	<i>'Scaphonyx' sulcognathus</i>	UFRGS-0298 (p)
UFRGS- 0313	<i>Hyperodapedon sp.</i>	UFRGS- 0262 (p)
UFRGS- 0408	<i>Hyperodapedon sp.</i>	UFRGS- 0313 (p)

Abreviações institucionais

BATGM, Bath Geology Museum, Bath, Inglaterra; **BMNH**, Natural History Museum, Londres, Inglaterra; **BRSUG**, Department of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol, Inglaterra; **BSPHG**, Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie, Munique, Alemanha; **EM**, Elgin Museum, Elgin, Escócia; **EX**, Exeter Museum,

Exeter, Inglaterra; **FMNH**, The Field Museum of Natural History, Chicago, EUA; **FZB**, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **GSI**, Geological Survey of India, Calcutá, Índia; **GSM**, Geological Survey Museum, Londres, Inglaterra; **IGMPT**, Institut und Musum für Geologie und Paläontologie, Tübingen, Alemanha; **IML**, Instituto Miguel Lillo, San Miguel, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **ISIR**, Indian Statistical institute, Calcutá, Índia; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina; **MAL**, L'Université d' Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; **MANCH**, Manchester Museum, Manchester, Inglaterra; **MCNSJ**, Museo de Ciencias Naturales, Universidad de San Juan, San Juan, Argentina; **MCP**, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica, Porto Alegre Brasil; **MDE**, Musée des Dinosauriens, Esperaza, França; **MSM**, Mesa Southwest Museum; Mesa; EUA; **NUGD**, Newcastle University, Geology Department, Newcastle, Inglaterra; **RSM**, Royal Museum of Scotland, Edinburgo, Escócia; **SAM**, South African Museum, Cidade do Cabo, África do Sul; **SHRBM**, Shrewbury Museum, Shrewbury, Inglaterra; **SHRCM**, Shropshire County Museum, Ludlow, Inglaterra; **UFRGS**, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **WARMS**, Warwick Museum, Warwick, Reino Unido; **Z**, Geological Survey of Zimbabwe, Harare, Zimbábue.

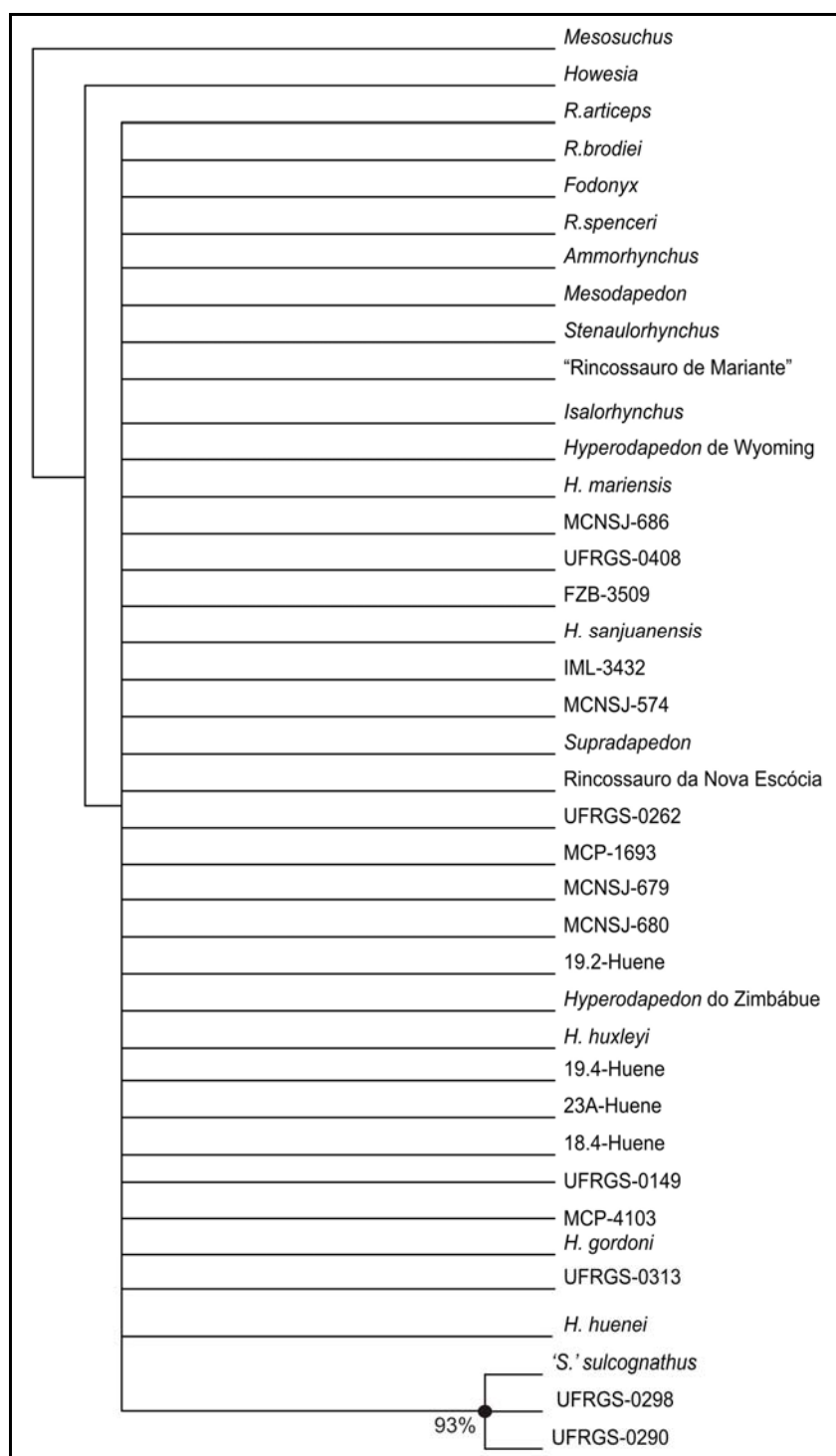
Apêndice III – Matriz OTU X caráter

Matriz com todas as OTUs e os 77 caracteres codificados para cada uma destas.

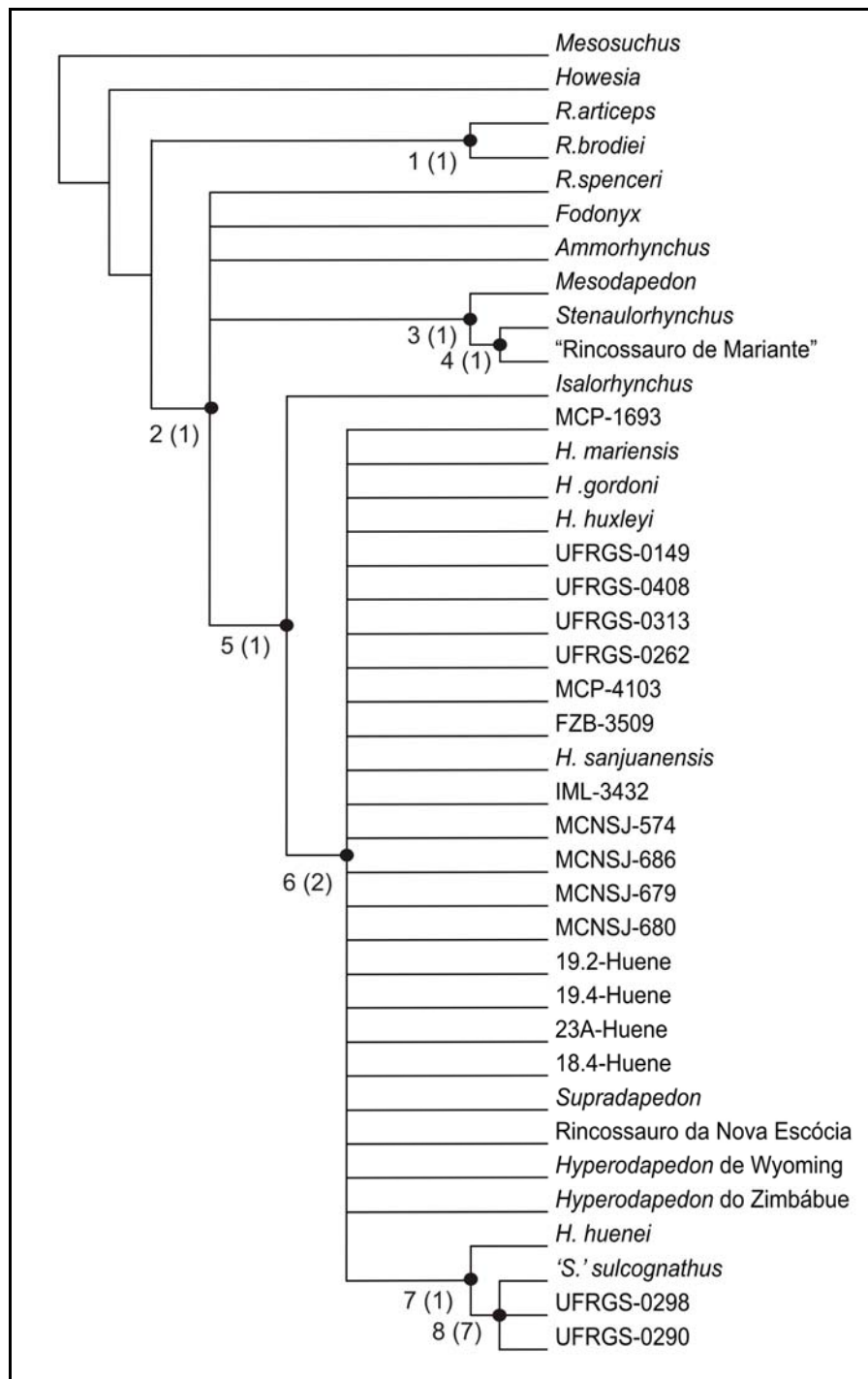
OTU	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Mesosuchus	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hovesia	0	0	0	0	0	?	?	?	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	?	
R. articeps	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	
R. brodiei	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Mesodapedon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Stenaulorhynchus	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	
Rincossauro de Mariante	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	
Amortynchus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
R. spenceri	1	1	?	?	1	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Fodonyx	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Isalorhynchus	1	1	1	?	1	?	?	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
H. gordonii	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	?	1	1	0	1	1	1		
H. huxleyi	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	
H. mariensis	1	1	1	0	1	?	?	0	1	1	0	1	?	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
H.sanjuanensis	1	1	?	?	1	?	?	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Supradapedon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCP-1693	1	1	1	?	1	0	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0149	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0408	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?		
UFRGS-0313	1	1	1	0	1	?	?	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0262	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCP-4103	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	0	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FZB-3509	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	0	1	1	1	?	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
19.2-Huene	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1		
19.4-Huene	1	1	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
23A-Huene	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
18.4-Huene	1	0	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
IML-3432	1	1	1	0	1	?	?	?	1	1	0	1	0	1	?	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	?	
MCNSJ-574	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-686	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MCNSJ-680	1	1	1	0	1	0	?	?	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-679	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Hyperodapedon do Zimbábue	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Hyperodapedon de Wyoming	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Rincossauro da Nova Escócia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
H. huenei	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	
S.' sulcognathus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	
S.' sulcognathus UFRGS-0298	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
S.' sulcognathus UFRGS-0290	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

OTU	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	
Mesosuchus	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hovesia	?	0	-	-	-	-	-	-	?	0	0	1	0	-	-	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?	0	0	0
R. articeps	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	?	?	1	0	?	?	?	?	
R. brodiei	?	?	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	
Mesodapedon	?	?	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Stenaulorhynchus	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0		
Rincossauro de Mariante	?	?	2	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	0	0	?	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Amortynchus	?	?	0	1	0	0	2	0	1	0	2	0	01	0	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
R. spenceri	1	?	1	0	0	0/1	0	1/2	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Fodonyx	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Isalorhynchus	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	?	
H.gordonii	1	0	0	0	1	1/2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1/2	0	1	?	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	1	2	1	0	1	1	0	1	1
H. huxleyi	1	0	0	1	1	2	2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	
H. mariensis	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
H.sanjuanensis	1	0	?	?	?	2	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Supradapedon	?	?	0	1	1	2	2	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCP-1693	1	?	0	0	1	2	0	1	?	0	0	1	?	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0149	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0406	1	0	0	1	1	2	2	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	?	0	1	?	?	?	?	1	0	1	1	?	
UFRGS-0313	?	?	0	1	1	2	2	1	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
UFRGS-0262	1	0	0	1	1	2	?	?	?	0	0	?	?	0	1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCP-4103	?	?	?	?	?	2	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FZB-3509	?	?	0	?	?	1	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
19.2-Huene	?	?	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
19.4-Huene	1	1	0	1	1	2	2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
23A-Huene	1	1	0	1	1	2	2	1	?	0	0	?	?	0	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?		
18.4-Huene	1	1	0	?	1	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
IML-3432	?	?	0	1	1	2	2	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-574	1	0	0	?	1	2	?	?	0	0	0	?	?	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-686	1	0	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-680	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
MCNSJ-679	?	?	0	1	1	2	0	1	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Hyperodapedon do Zimbábue	?	?	0	1	1	2	0	1	?	0	0	1	0	0	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Hyperodapedon do Wyoming	?	?	0	1	1	1	?	?	?	0	0	?	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Rincossauro da Nova Escócia	?	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
H. huenei	1	0	1	0	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
S' subcognathus	1	0	2	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
S' subcognathus UFRGS-0298	1	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
S' subcognathus UFRGS-0290	?	?	2	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	2	?	?	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	

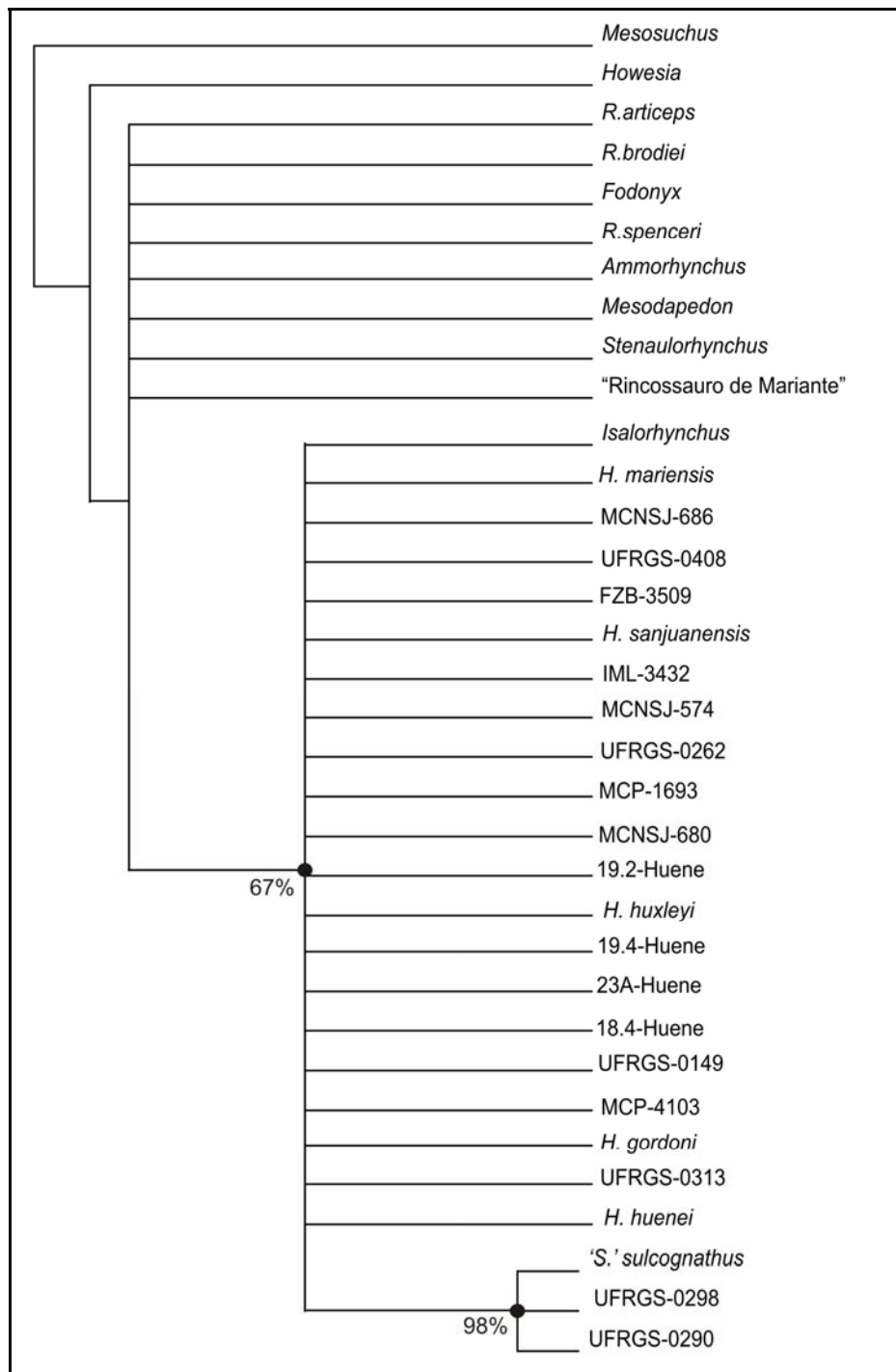
Apêndice IV – Índices de suporte de clado



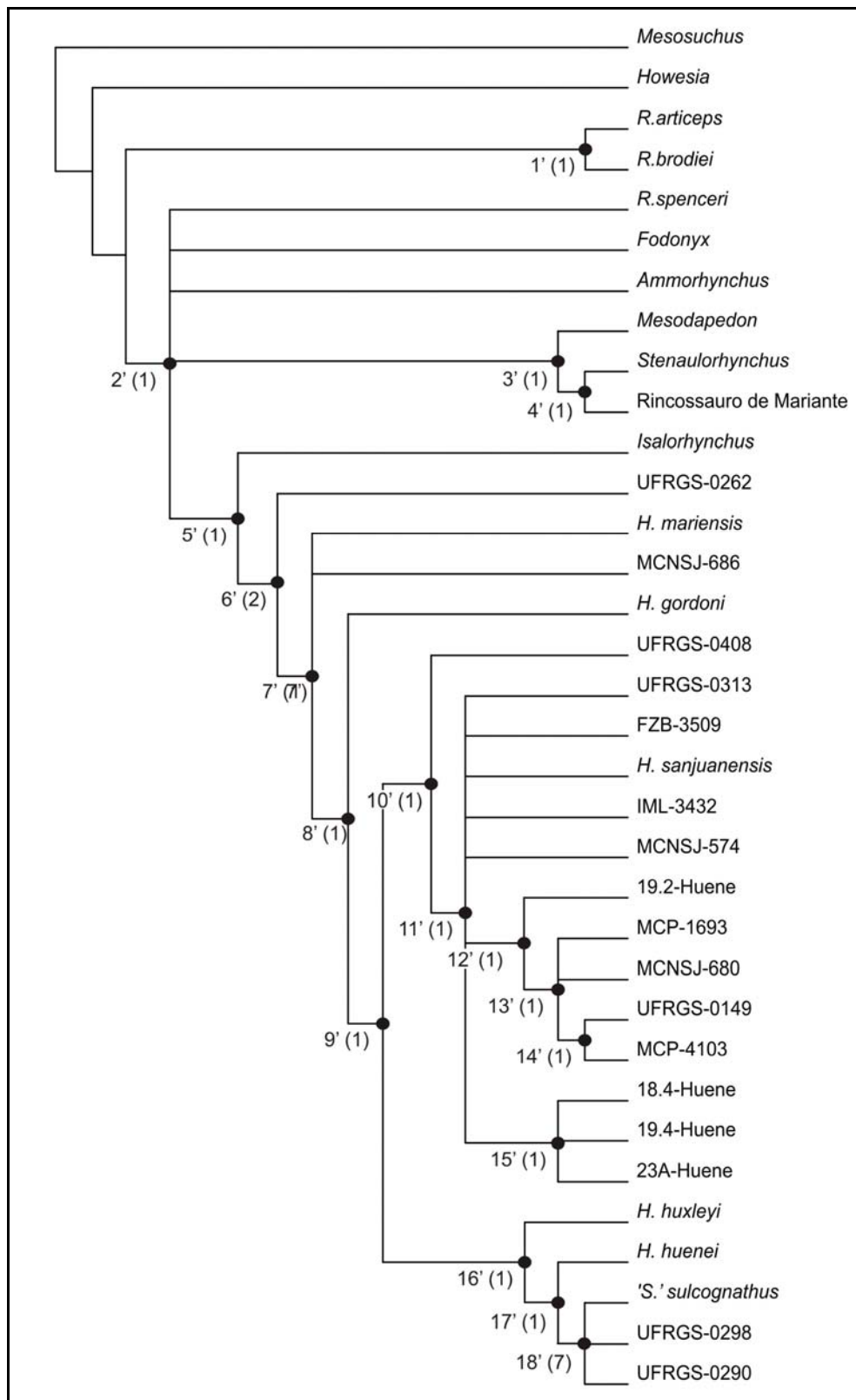
A - Análise de *bootstrap* (limite mínimo 50%), para a análise completa, com 39 OTUs.



B – Índice de decaimento aplicado à topologia de consenso estrito da análise completa, com 39 OTUs. Os índices obtidos de cada nó estão entre parênteses.

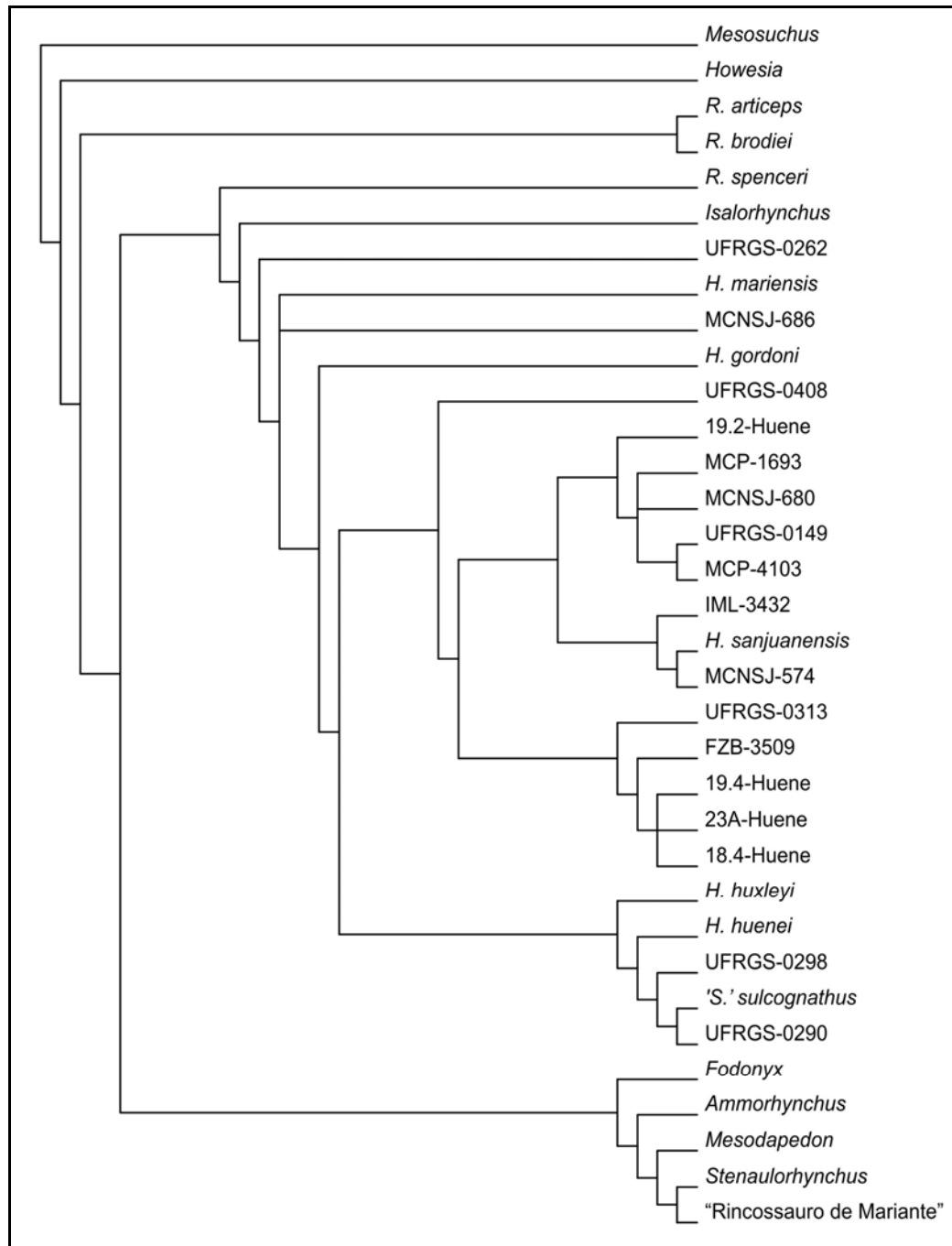


C - Análise de *bootstrap* (limite mínimo 50%), para a análise reduzida, com 34 OTUs

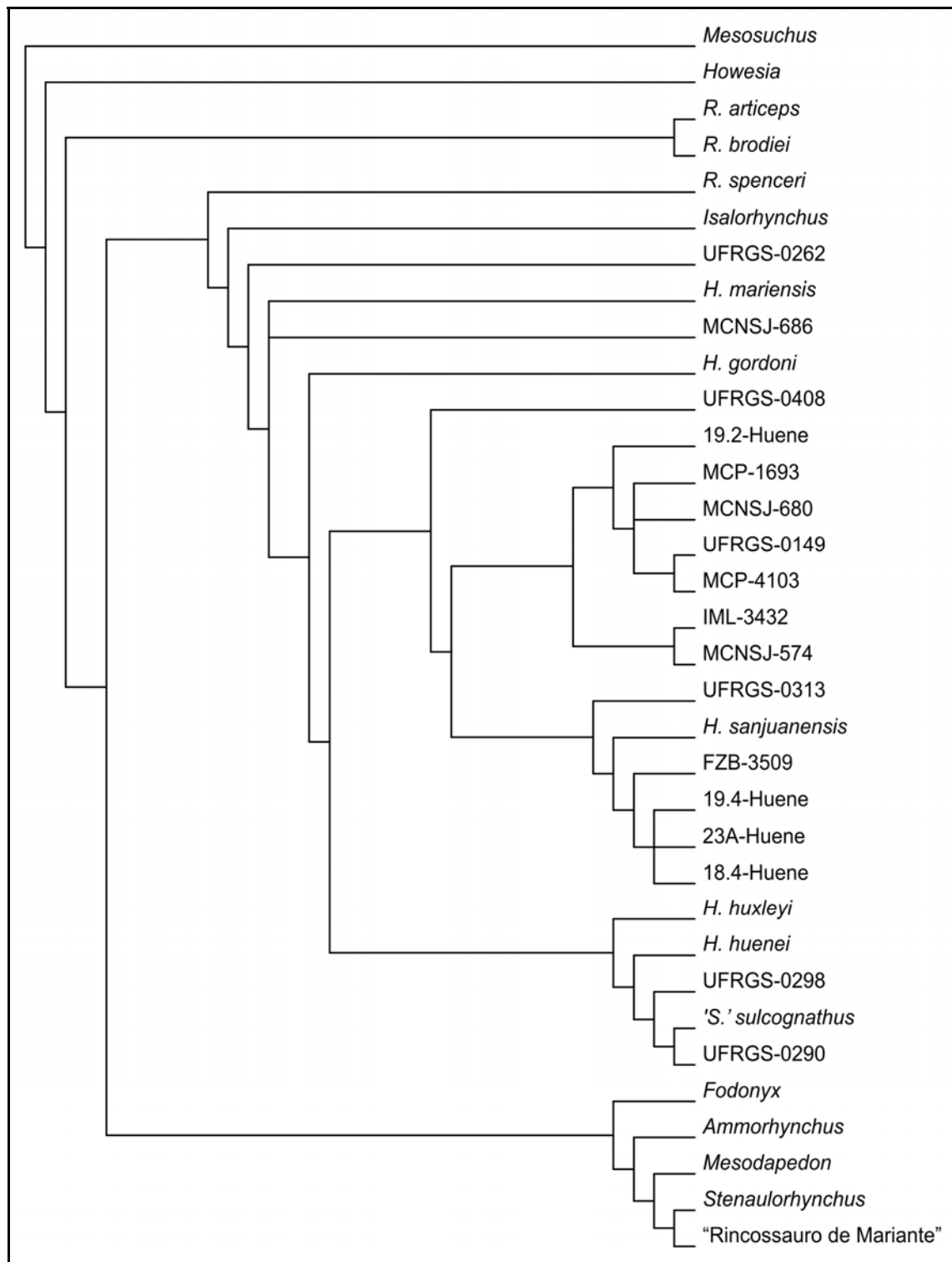


D – Índice de decaimento aplicado à topologia de consenso estrito da análise reduzida, com 34 OTUs. Os índices obtidos de cada nó estão entre parênteses.

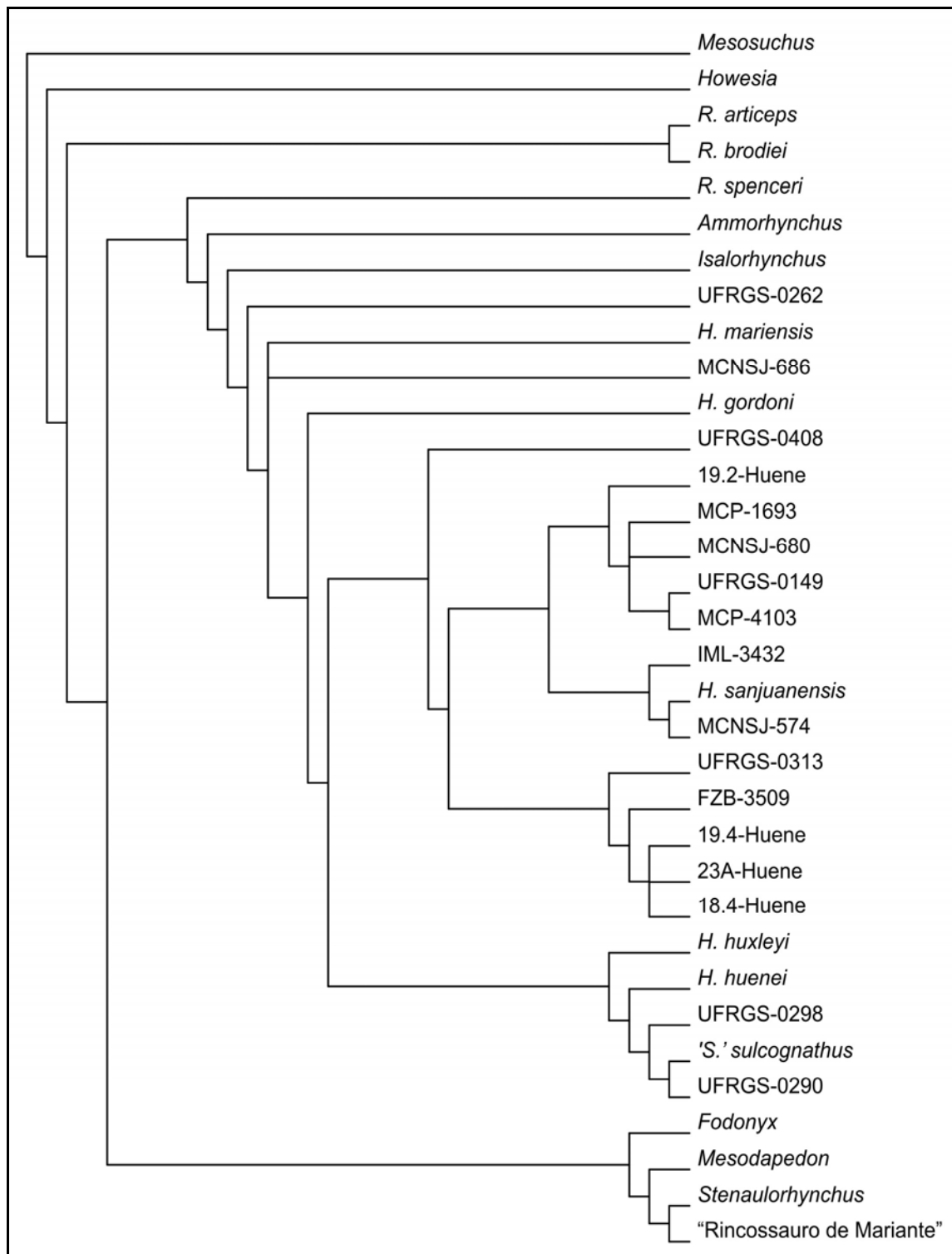
Apêndice V – Árvores mais parcimoniosas encontradas na análise reduzida



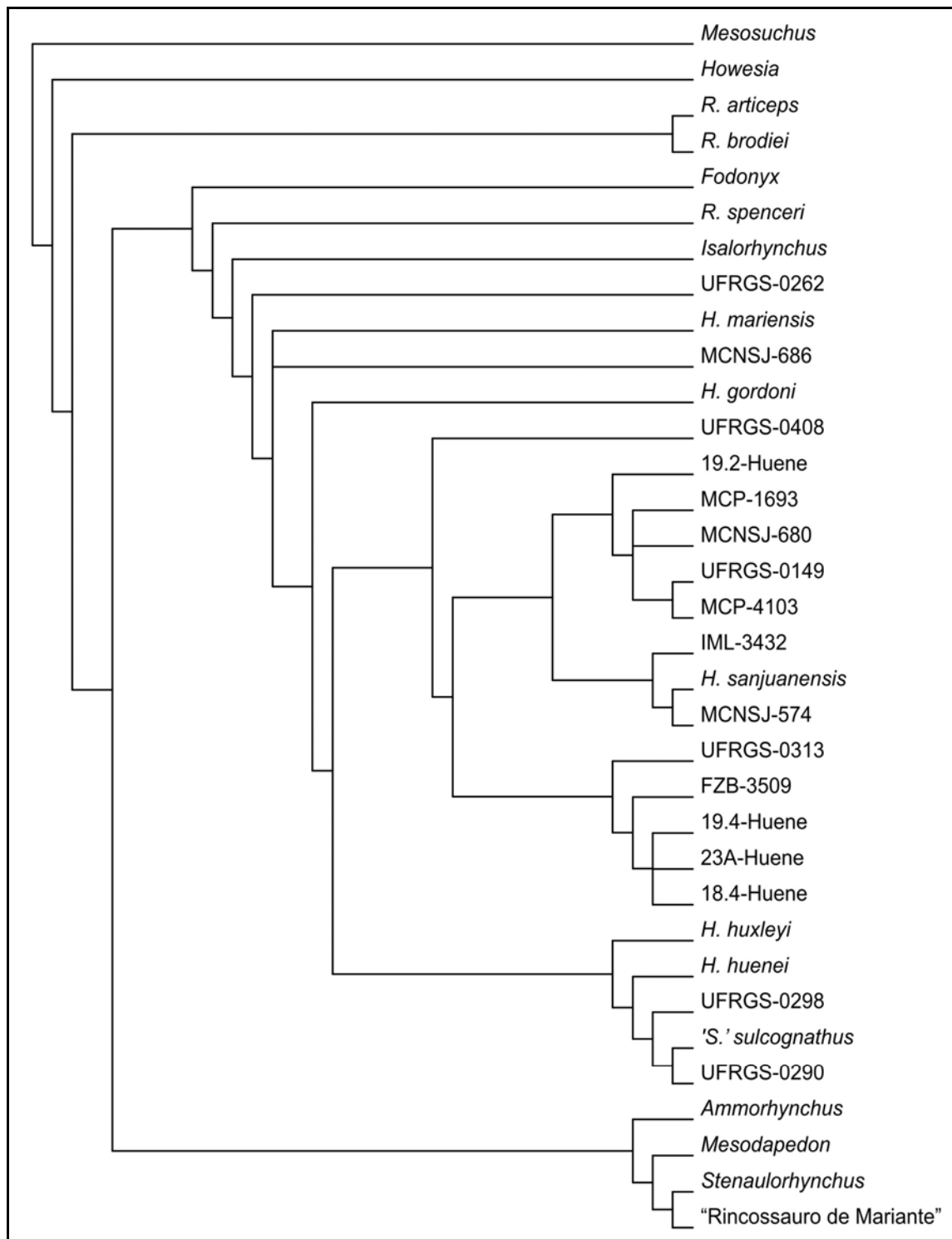
A - Árvore mais parcimoniosa 1 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



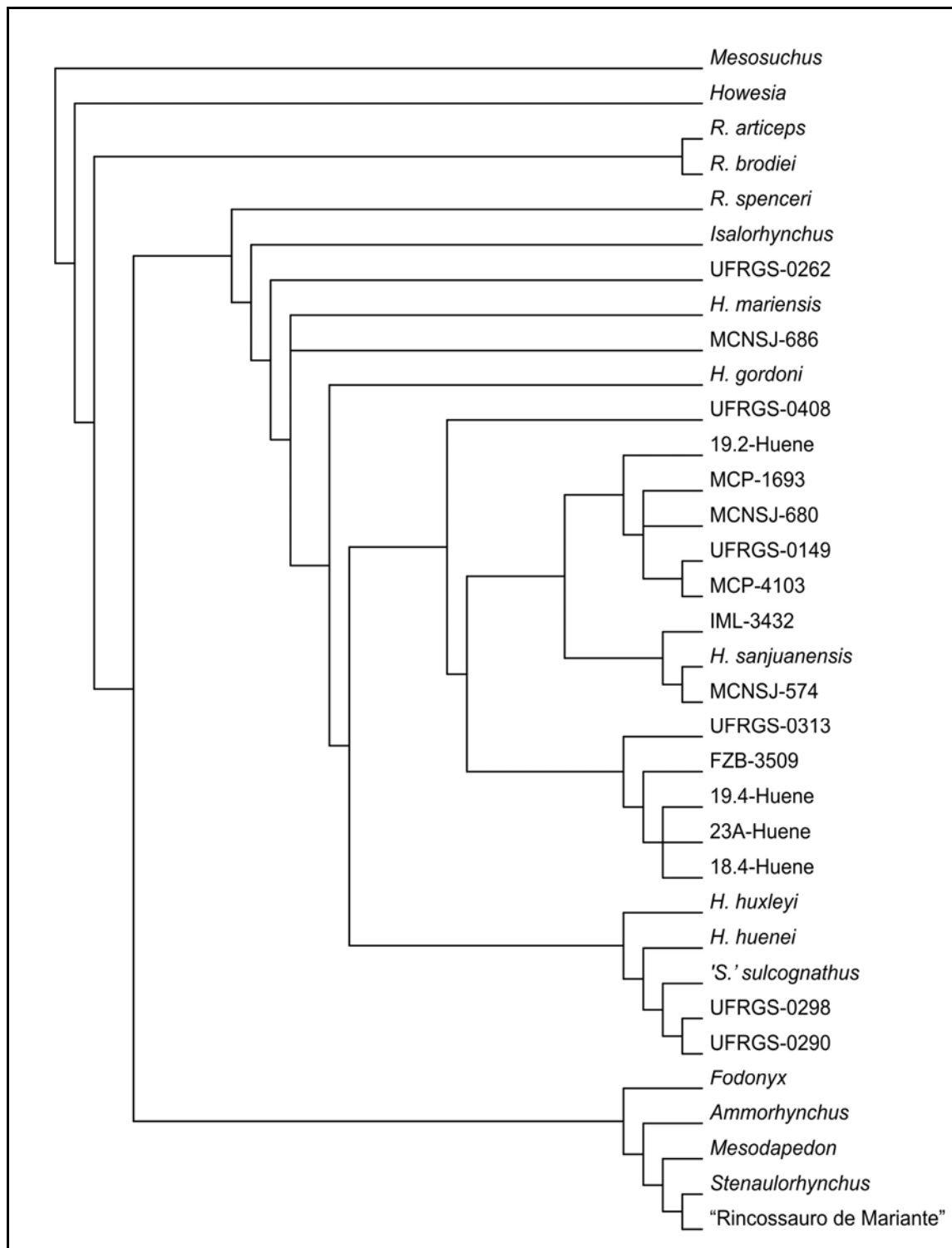
B - Árvore mais parcimoniosa 2 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



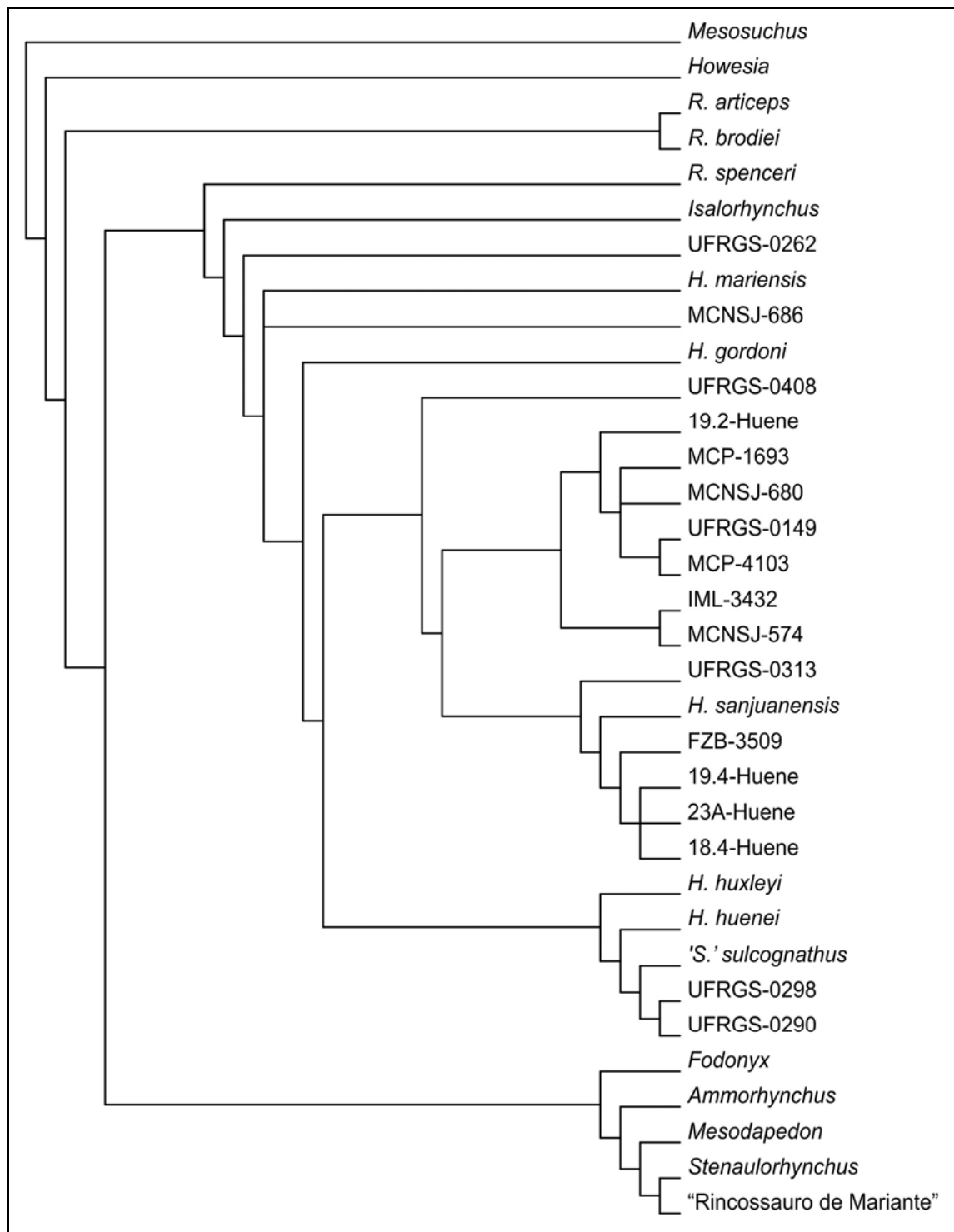
C - Árvore mais parcimoniosa 3 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



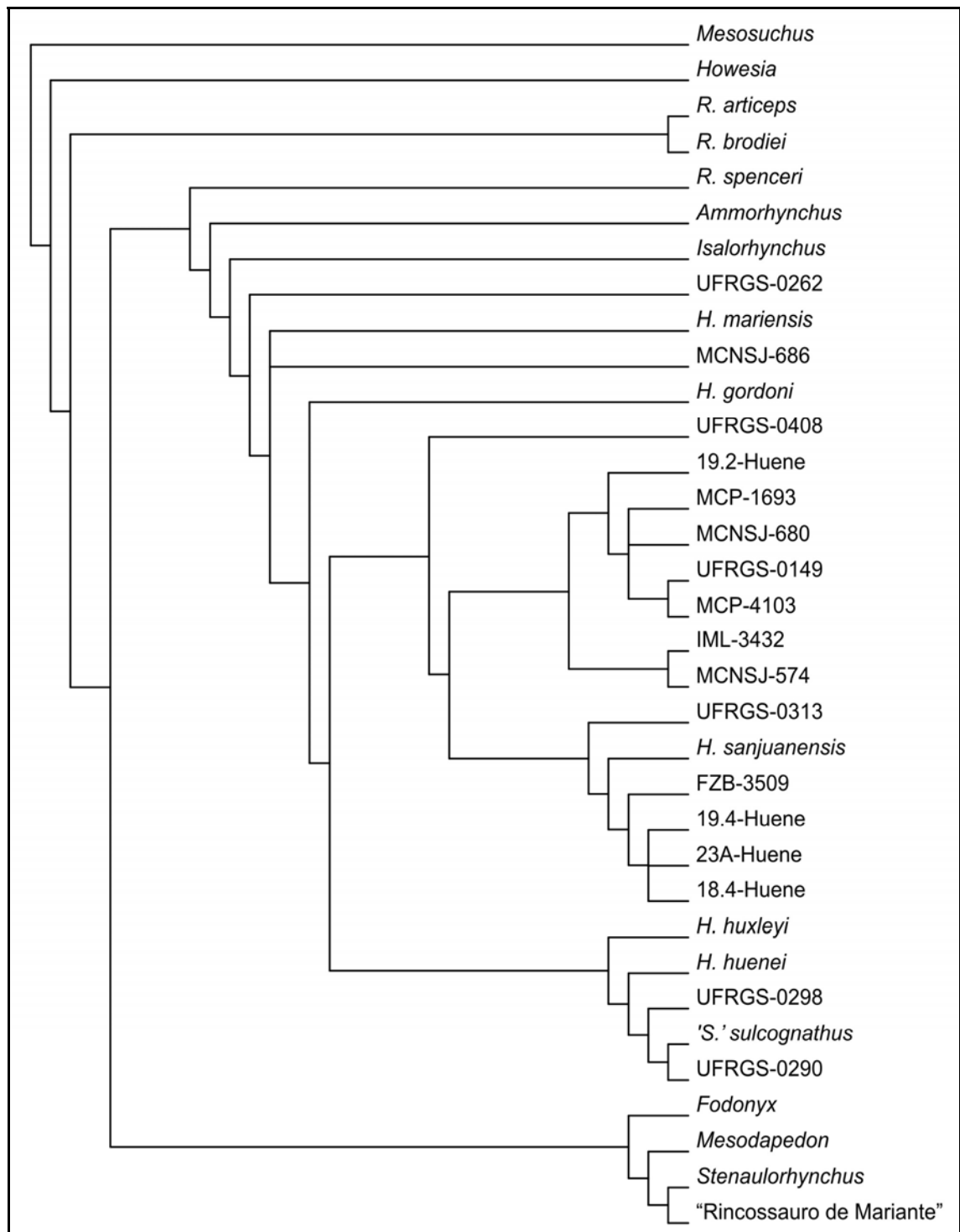
D - Árvore mais parcimoniosa 4 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



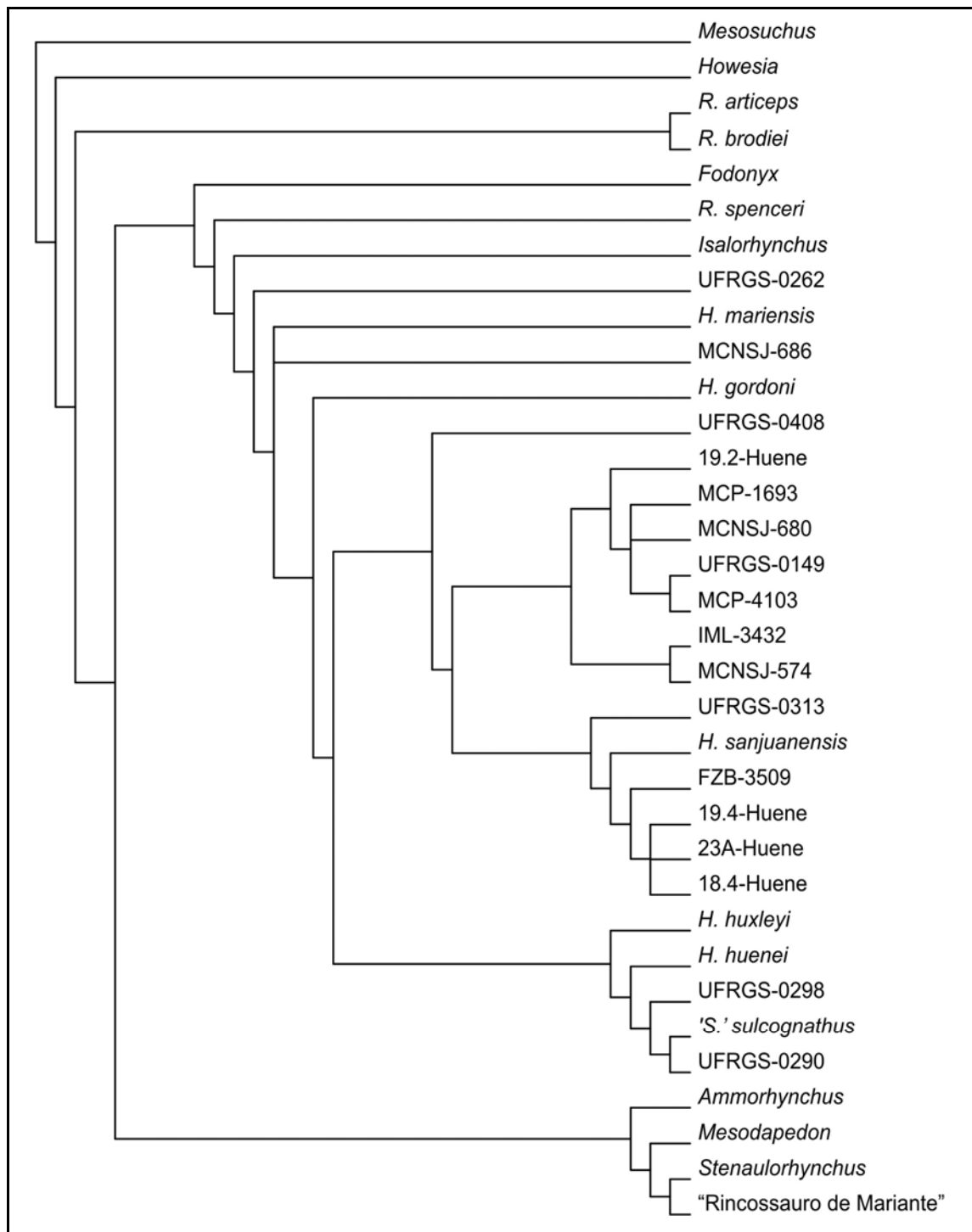
E - Árvore mais parcimoniosa 5 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



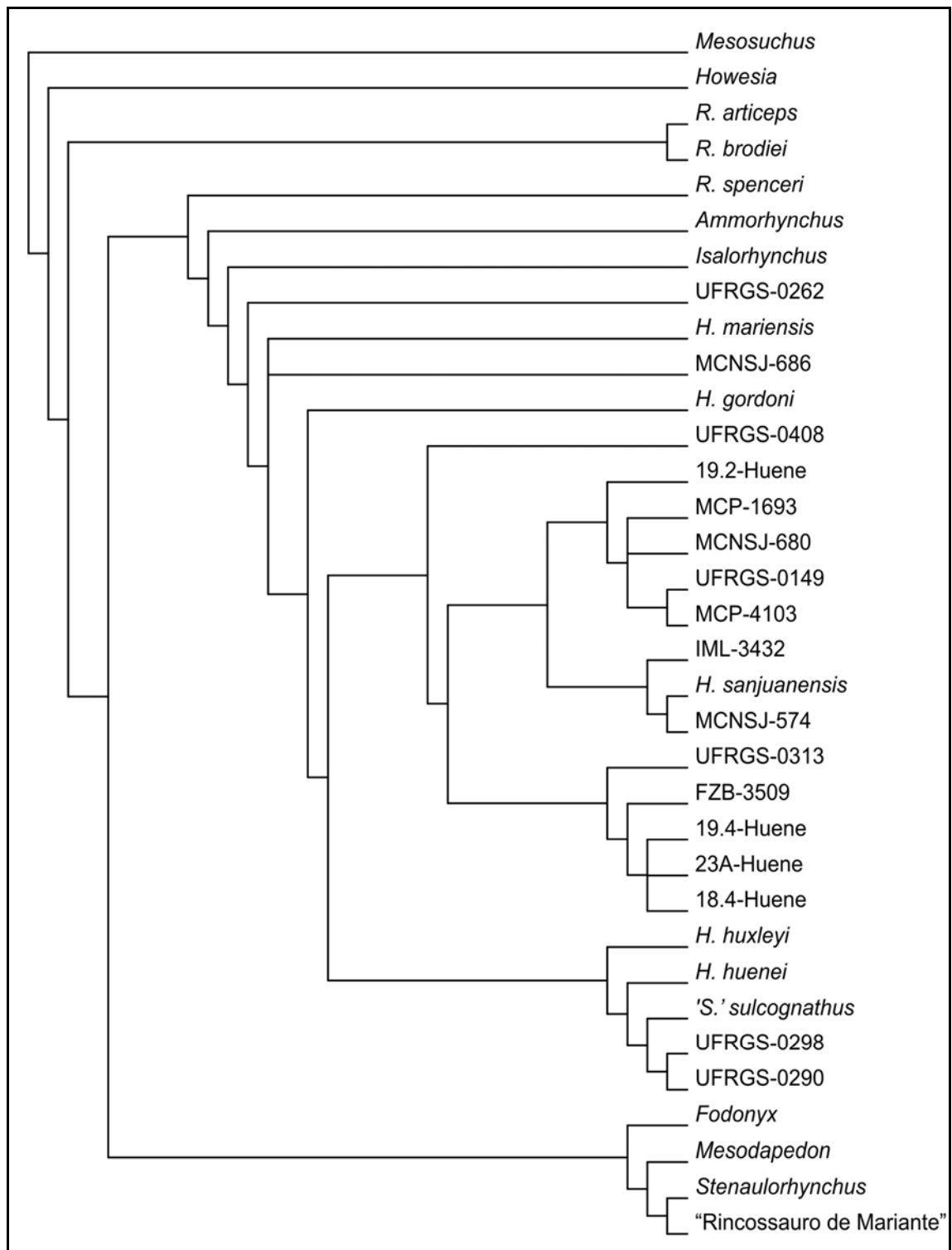
F - Árvore mais parcimoniosa 6 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



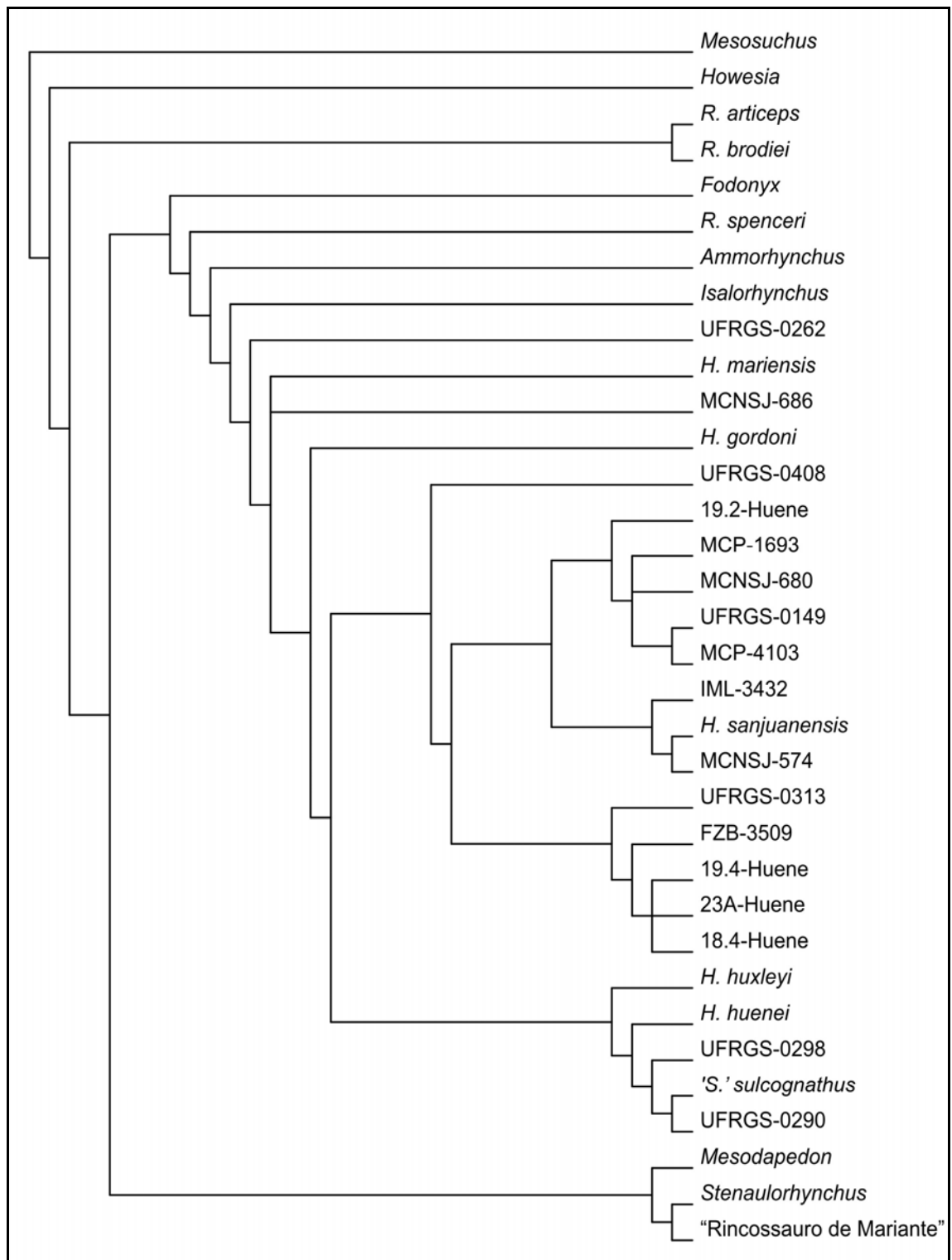
G - Árvore mais parcimoniosa 7 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



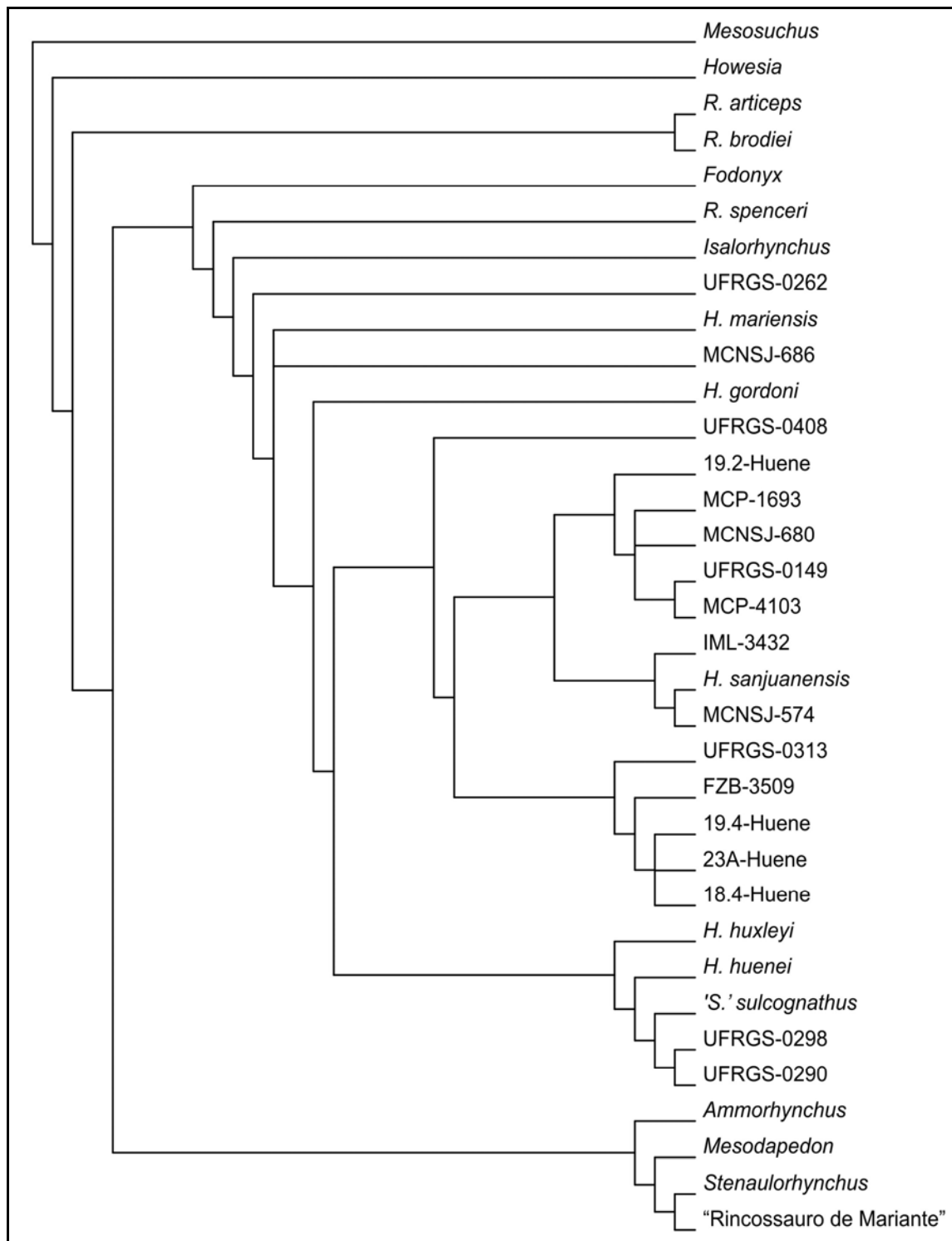
H - Árvore mais parcimoniosa 8 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



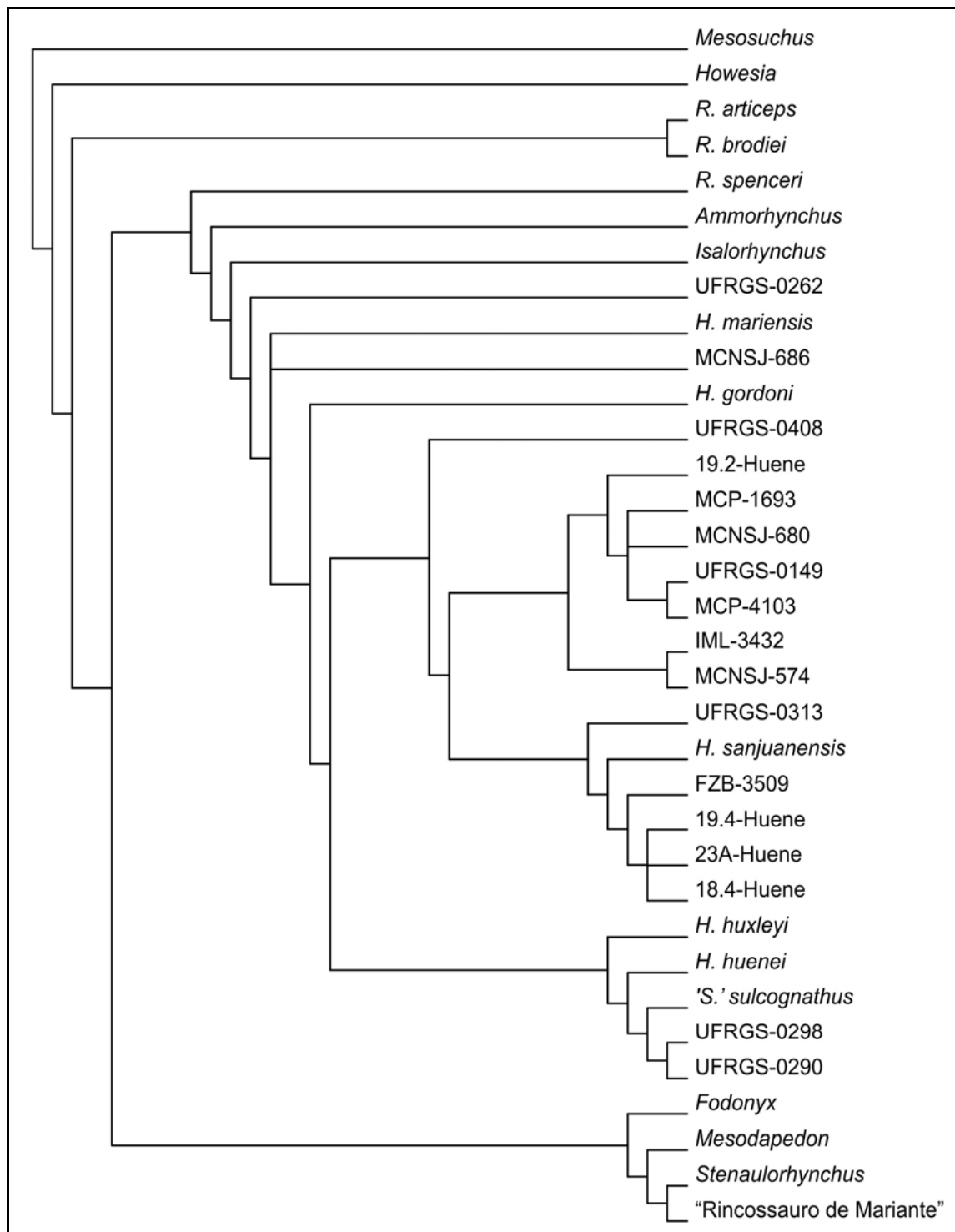
I - Árvore mais parcimoniosa 9 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



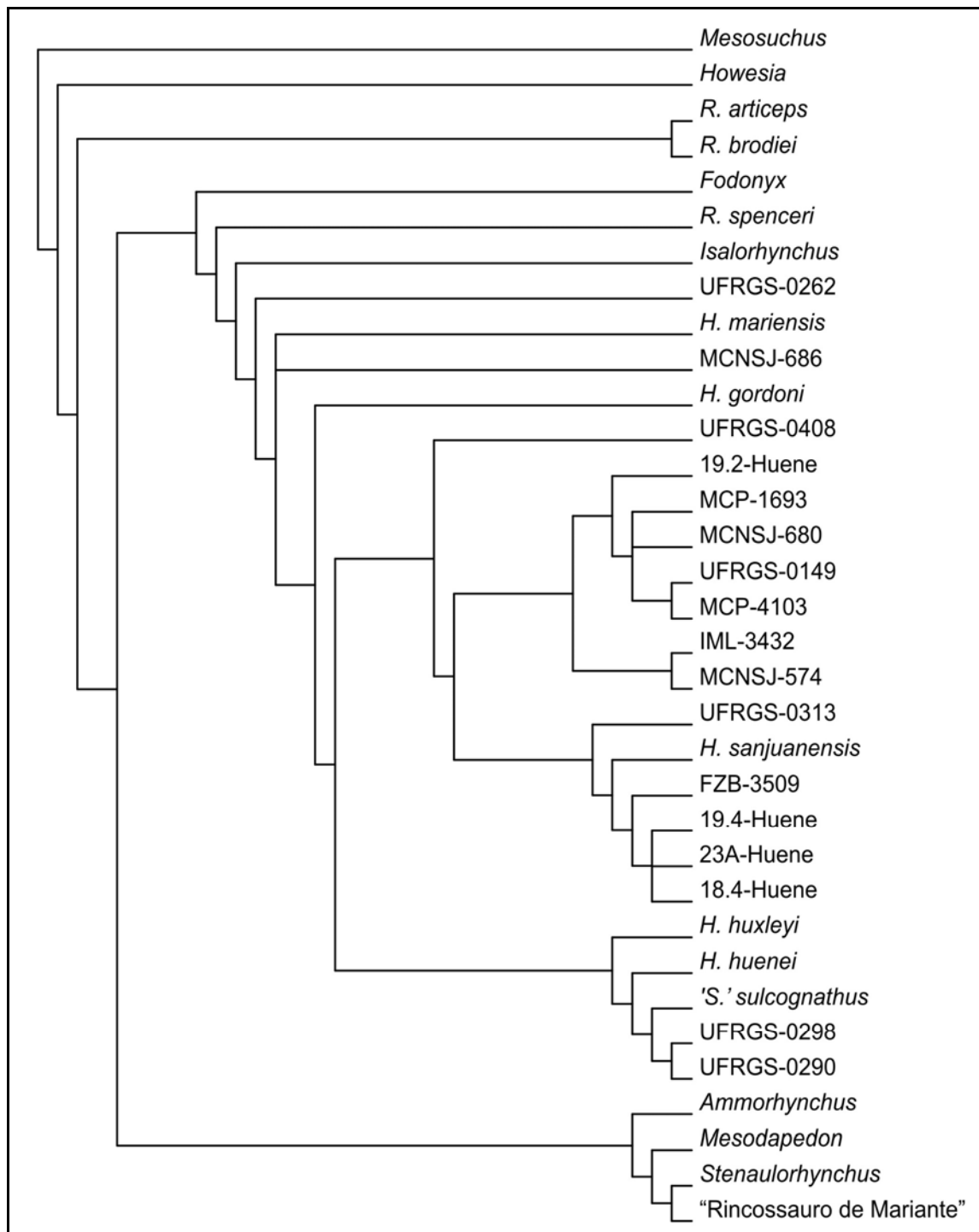
J - Árvore mais parcimoniosa 10 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



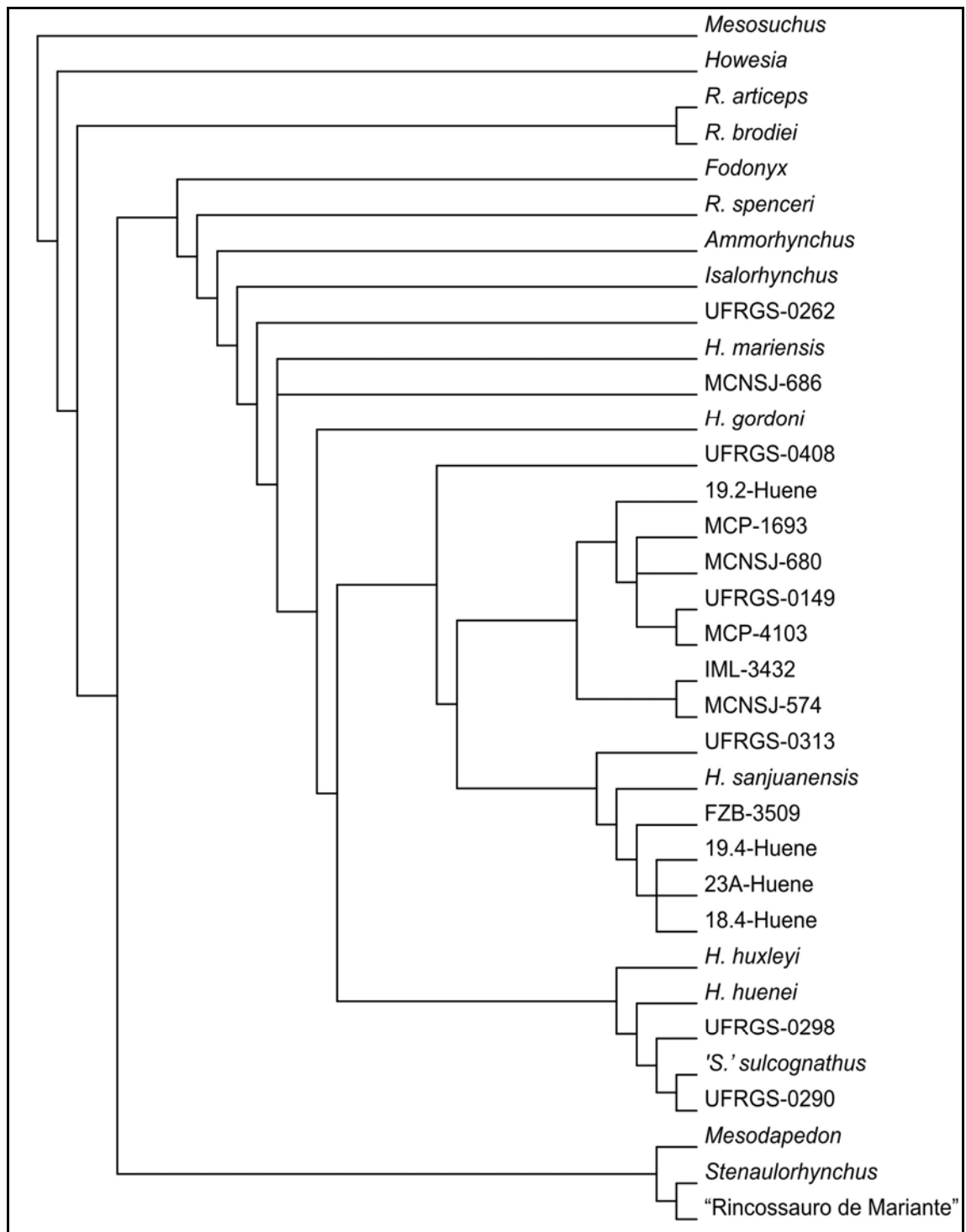
L - Árvore mais parcimoniosa 11 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



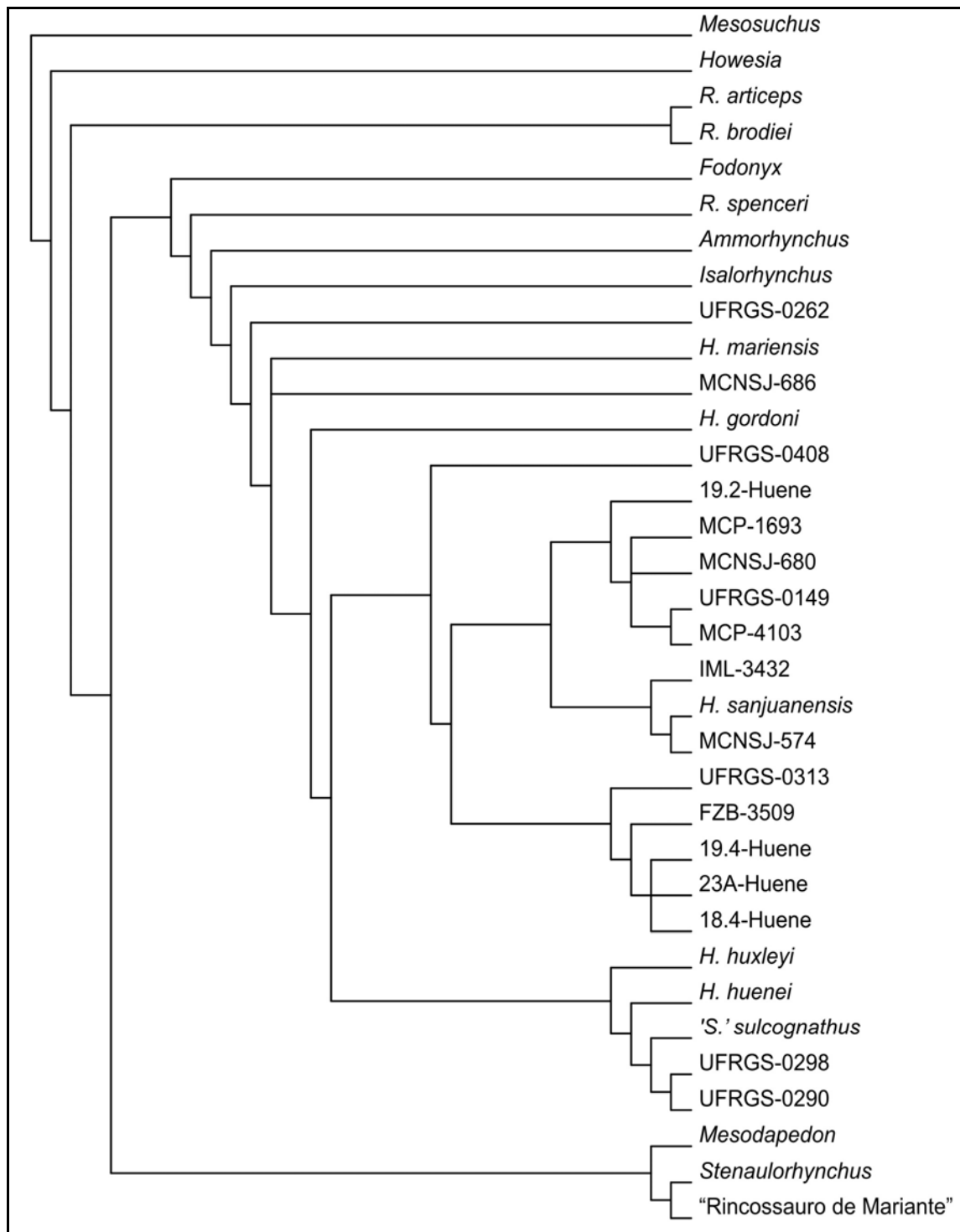
M - Árvore mais parcimoniosa 12 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



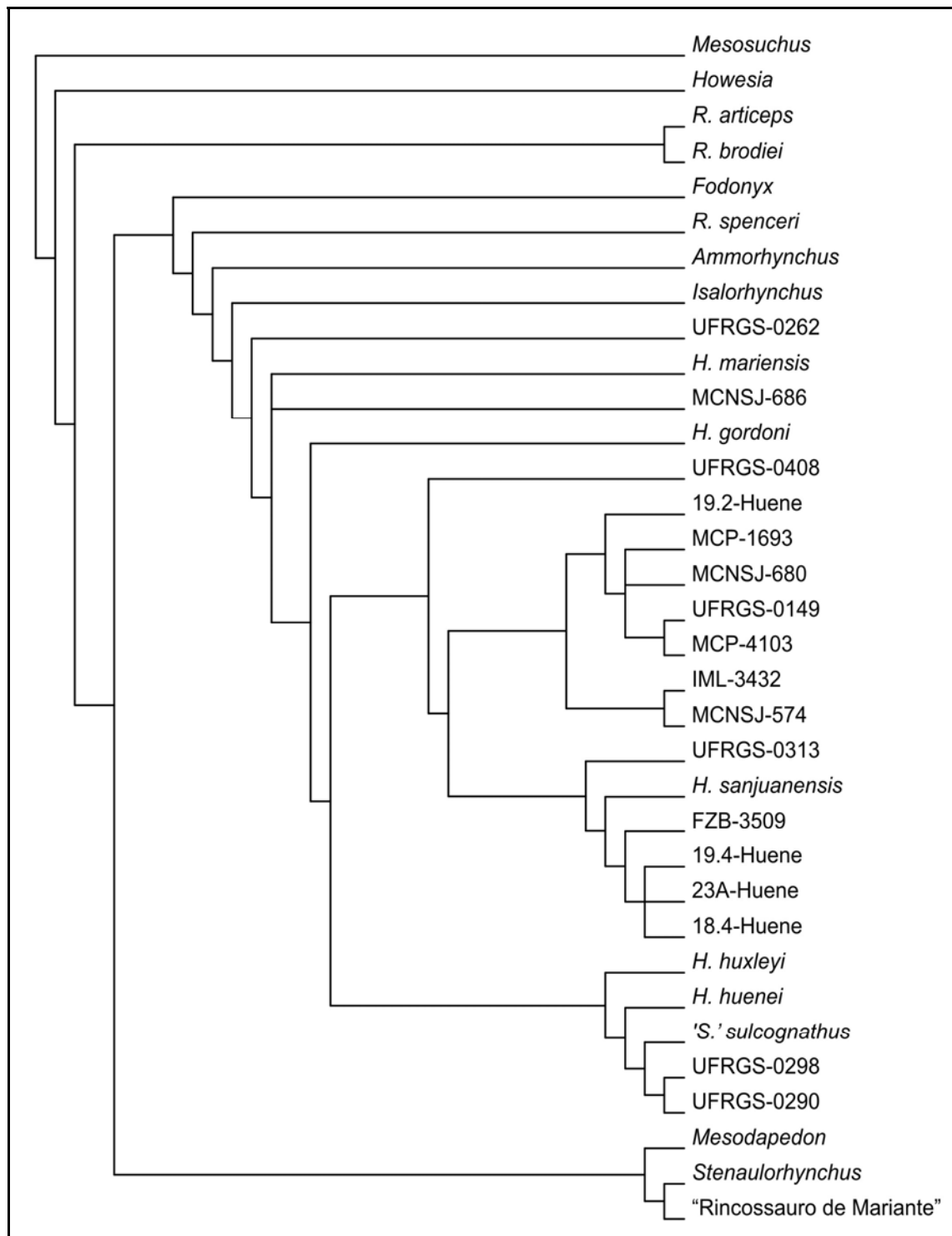
N - Árvore mais parcimoniosa 13 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



O - Árvore mais parcimoniosa 14 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



P - Árvore mais parcimoniosa 15 obtida com a inclusão de 34 OTUs.



Q - Árvore mais parcimoniosa 16 obtida com a inclusão de 34 OTUs.