

## O ESQUELETO PÓS-CRANIANO DE *EXAERETODON RIOGRANDENSIS* ABDALA ET AL. (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE), TRIÁSSICO DO BRASIL

TÉO VEIGA DE OLIVEIRA, CESAR LEANDRO SCHULTZ & MARINA BENTO SOARES

Instituto de Geociências, UFRGS, Avenida Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

*tvoli@pop.com.br, cesar.schultz@ufrgs.br, marina.soares@ufrgs.br*

**RESUMO** – Pela primeira vez, elementos pós-cranianos de *Exaeretodon riograndensis*, um cinodonte traversodontídeo da Cenozona de Rhynchosauria da Formação Santa Maria, Neotriássico do sul do Brasil, são descritos e comparados com *E. frenguelli* e outros cinodontes não-mamalianos. O material inclui parte da coluna vertebral, rádio, ulna e elementos da cintura pélvica. As diferenças mais significativas em relação a *E. frenguelli* estão na morfologia e nas dimensões do arco neural do atlas, na presença de intercentros em vértebras cervicais posteriores ao eixo e na ausência da dilatação do ápice do espinho neural das vértebras truncais. A morfologia da região sacral da coluna, do rádio, da ulna e da cintura pélvica são concordantes com o observado em *E. frenguelli*. A comparação com outros táxons de cinodontes não-mamalianos permite a observação da nítida evolução em mosaico do esqueleto pós-craniano destes animais: *E. riograndensis* mostra alguns caracteres similares a outros Cynognathia (grupo ao qual pertence), enquanto outros são mais próximos aos observados em alguns Probainognathia (incluindo mamíferos), como a natureza mais avançada do complexo atlas-eixo.

**Palavras-chave:** Triássico, Brasil, Formação Santa Maria, Traversodontidae, *Exaeretodon riograndensis*, pós-crânio.

**ABSTRACT** – THE POSTCRANIAL SKELETON OF *EXAERETODON RIOGRANDENSIS* ABDALA ET AL. (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE), TRIASSIC OF BRAZIL. For the first time, postcranial elements of *Exaeretodon riograndensis*, a traversodontid cynodont from Rhynchosauria Cenozoone from Santa Maria Formation, southern Brazil Neotriassic, are described and compared to *E. frenguelli*, and others non-mammalian cynodonts. The material is made up of part of vertebral column, the radius, the ulna, and part of the pelvic girdle. The more significant differences between the two *Exaeretodon* species are related to morphology and size of atlas neural arch, in the presence of intercentrum in the postaxis cervical vertebra, and in the absence of an apical dilatation in the neural spine of the truncal vertebra. The morphology of the sacral region of the vertebral column, the radius, the ulna, and the pelvic girdle are similar between the two taxa. The comparison with others non-mammalian cynodonts permits the observation of a complex evolution of the postcranial skeleton of these animals: sometimes *E. riograndensis* shows characters more similar to those presented in Cynognathia (group which it belongs), while other features, as the more advanced nature from its atlas-axis complex, are more similar to those observed in some Probainognathia (including mammals).

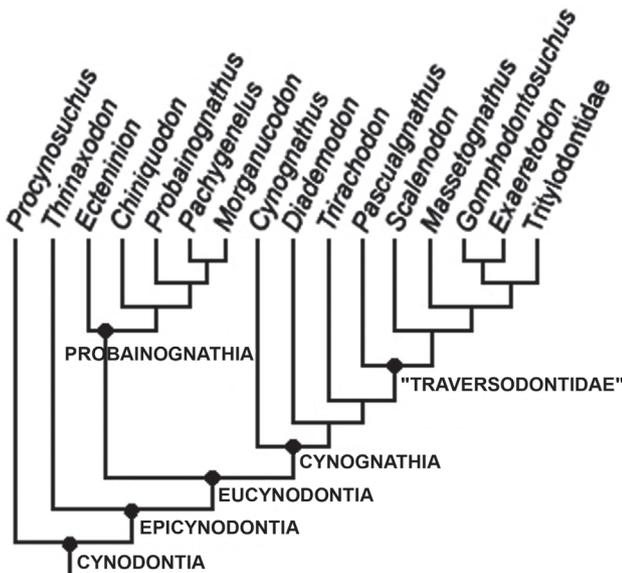
**Key words:** Triassic, Brazil, Santa Maria Formation, Traversodontidae, *Exaeretodon riograndensis*, postcranial skeleton.

### INTRODUÇÃO

Os traversodontídeos constituem um grupo triássico de cinodontes não-mamalianos considerados, por Hopson & Kitching (2001), um agrupamento parafilético dentro dos Cynognathia (Figura 1). São herbívoros ou onívoros caracterizados, principalmente, pelos dentes pós-caninos superiores transversalmente largos, com contorno retangular, e inferiores quadrangulares. Os Traversodontidae estão representados na América do Sul (Abdala *et al.*, 2002; Abdala & Ribeiro, 2002, 2003; Barberena, 1981a,b; Bonaparte, 1962, 1963a-c, 1966a,b, 1970; Huene, 1942; Romer, 1967), América do Norte (Hopson, 1984; Sues & Olsen, 1990; Sues *et al.*, 1999), Europa (Delsate, 1999; Godefroit & Battail, 1997; Godefroit, 1999; Hahn *et al.*, 1988; Tatarinov, 1973), Índia (Chatterjee, 1982), sul e leste da África (Crompton & Ellenberger, 1957; Crompton, 1972; Gow & Hancox, 1993; Hopson, 1984; Kemp, 1980) e Madagascar (Flynn *et al.*, 1999, 2000). Na América do Sul,

são diversificados e frequentemente dominantes nas paleofaunas argentinas e relativamente abundantes (Abdala *et al.*, 2002; Abdala & Ribeiro, 2002) na Formação Santa Maria (Triássico da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil).

*Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.* 2002 foi descrita para a Formação Santa Maria (Cenozona de Rhynchosauria) sendo bem comum na porção superior desta Formação. Exceto pela citação do pró-atlas e dos arcos neurais do atlas no holótipo MCP-1522-PV (Abdala *et al.*, 2002), não há material pós-craniano descrito para esta espécie. Outra espécie deste gênero, *E. major* (Huene 1936), foi descrita com base em um fragmento de maxilar sem dentes preservados (Abdala *et al.*, 2002), procedente da Formação Santa Maria. No entanto, a validade desta espécie e sua atribuição ao táxon *Exaeretodon* é duvidosa. No presente trabalho, materiais pós-cranianos (UFRGS PV-0715-T) de *E. riograndensis* são descritos e comparados com a espécie argentina, *E. frenguelli* Cabrera 1943 e a outros cinodontes não-mamalianos.



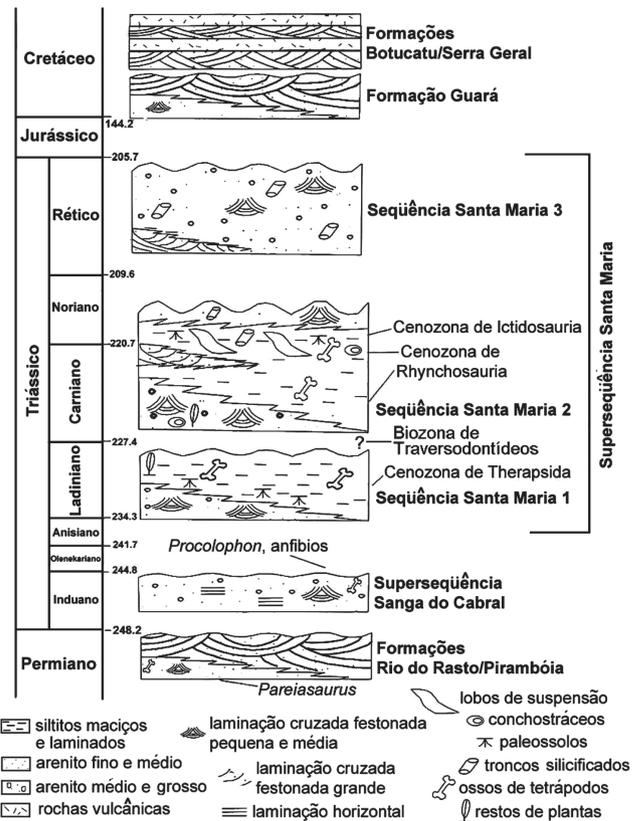
**Figura 1.** Cladograma com Traversodontidae como parafilético devido à exclusão dos Tritylodontidae (modificado de Hopson & Kitching, 2001).

**Figure 1.** Cladogram showing Traversodontidae as paraphyletic due to exclusion of the Tritylodontidae (modified from Hopson & Kitching, 2001).

## MATERIAIS E MÉTODOS

O espécime UFRGS PV-0715-T consiste em sínclínio de *E. riograndensis* (medindo 27,8 cm de comprimento, desde o ponto mais anterior do pré-maxilar até o ponto mais posterior dos côndilos occipitais), dezoito vértebras pré-sacrais, seis sacrais, seis caudais, ílio e ísquio esquerdos associados às vértebras sacrais, ílio e ísquio direitos desarticulados da coluna e um ílio direito de tamanho menor (indicando a preservação de mais de um indivíduo), rádio e ulna direitos e fragmentos de costelas. Associados a estes restos, foram coletados dentes isolados de traversodontídeos (provavelmente pertencentes também a *Exaeretodon*), um fêmur de dinossauro e outros fragmentos indeterminados. A associação de elementos tão distintos quanto à transportabilidade, sugere que a formação desta tafocenose não foi regida por fluxo hidráulico. Além disso, todos os ossos estão envoltos por matriz siltico-argilosa, indicando deposição por suspensão.

Segundo Zeffass *et al.* (2003), o pacote correspondente ao intervalo Ladiniano-Rético, no Rio Grande do Sul, está dividido em três seqüências deposicionais, denominadas, da base para o topo, seqüências Santa Maria 1, 2 e 3 (Figura 2). O espécime UFRGS PV-0715-T foi recuperado da Seqüência Santa Maria 2 onde a litofácies predominante é caracterizada pela presença de siltitos avermelhados, maciços a finamente laminados e, por vezes, com a inclusão de estruturas arenosas (Zeffass *et al.*, 2003). Nesta seqüência é possível caracterizar a Cenozona de Rhynchosauria (Rubert & Schultz, 2004) (Figura 2), cuja paleofauna é 90% composta por rincossauros; e em menor abundância são encontrados cinodontes, arcossauros rauissuquídeos e dinossauros. Além de *Exaeretodon*, os cinodontes *Gomphodontosuchus*, *Therioherpeton* e *Prozostrodon* também estão presentes.



**Figura 2.** Cronoestratigrafia e seqüências deposicionais do Triássico do Sul do Brasil (modificado de Zeffass *et al.*, 2003).

**Figure 2.** Chronostratigraphy and depositional sequences of Southern Brazilian Triassic (modified from Zeffass *et al.*, 2003).

À Cenozona de Rhynchosauria é atribuída uma idade Carniana (Rubert & Schultz, 2004; Zeffass *et al.*, 2003) e está cronocorrelacionada com a Formação Ischigualasto, na Argentina, onde também ocorrem *Exaeretodon* e rincossauros (Bonaparte, 1969) com idade Ischigualastense.

O espécime UFRGS PV-0715-T foi coletado na cidade de Agudo, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, na localidade conhecida como Sítio Janner (53°17'30.50"W, 29°39'09.68"S; UTMx 278155.0 e UTM y 6717455.0; Figura 3A,B).

**Abreviaturas anatômicas.** a, anapófise; ac, acetábulo; an, arco neural; c, centro vertebral; cap, capítulo costal; cd, côndilo occipital; cp, costela pré-sacral; cs, costela sacral; en, espinho neural; ep, epípúbis; f, fossa notocordal; fai, faceta acetabular do ílio; fco, faceta articular para o côndilo occipital; fc1, faceta articular para o centro do atlas; fo, fenestra *ovalis*; fpa, faceta articular para o pró-atlas; h, hemapófise; ic, intercentro; il, ílio; is, ísquio; lan, lâmina do arco neural; p, parapófise; pa, pró-atlas; poz, pós-zigapófise; ppi, porção pós-acetabular do ílio; ppr, porção pré-acetabular do ílio; pro, processo odontóide; prt, processo transversal; prz, pré-zigapófise; r, rádio; s, *stapes*; tub, tubérculo costal; u, ulna; vc, vértebra caudal; vps, vértebra pré-sacral; vs, vértebra sacral.

**Abreviaturas institucionais.** MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires; MCP, Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia

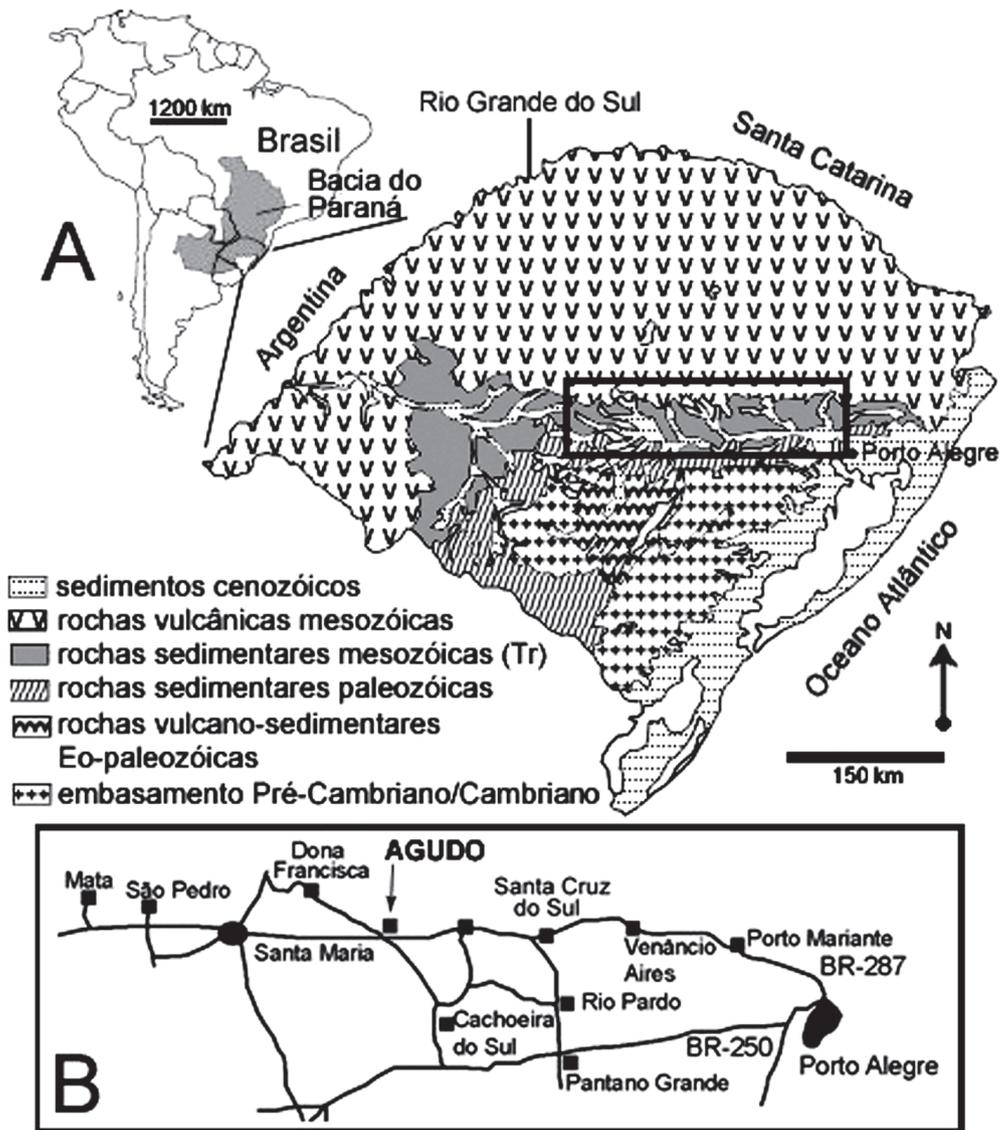


Figura 3. Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul (A) com a localização da cidade de Agudo (B) onde o material foi coletado.

Figure 3. Paraná Basin in the Rio Grande do Sul State (A) with the location of the Agudo city (B) where the material was collected.

Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; UFRGS-PV, Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

#### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

CYNODONTIA Owen, 1861

EUCYNODONTIA Kemp, 1982

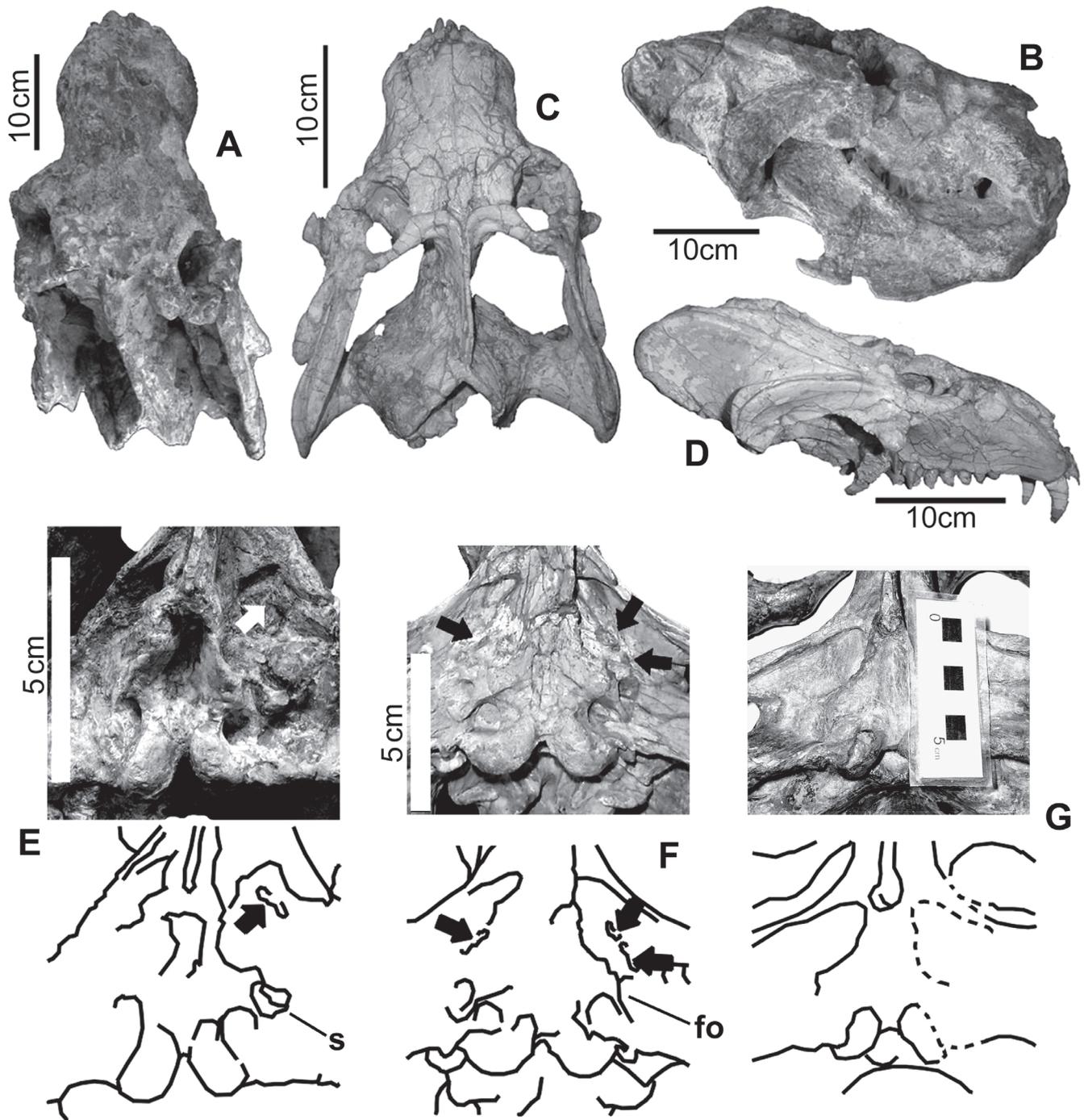
TRIVERSODONTIDAE von Huene, 1936

*Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.*, 2002

#### DESCRIÇÃO

Características sincranianas, como o processo angular do dentário projetado bastante posteriormente e o grande desenvolvimento do processo suborbital do jugal permitem a atribuição do espécime a *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962,

1963d; Figura 4A-D). Nos dentes pós-caninos superiores há uma bacia oclusal na metade labial da superfície oclusal, uma cúspide labial central principal e cúspides labiais anterior e posterior acessórias, as quais formam, com o desgaste, um plano de corte vertical, o que também é característico de *Exaeretodon*, bem como a presença de três incisivos superiores e três inferiores e a ausência de diastema entre eles e os caninos (Bonaparte, 1962, 1963d; Chatterjee, 1982). No proótico, em uma posição anterior à fenestra *ovalis*, são observáveis suaves saliências, as quais representam parte da série de cristas descritas por Abdala *et al.* (2002) como diagnósticas de *E. riograndensis* (Figura 4E,F) e ausentes em *E. frenguelli* (Figura 4G). Observa-se uma diferença na posição das cristas em UFRGS PV-0715-T, que pode, ser devida a deformações *post-mortem*, a distintos modos de preservação ou, até mesmo, a alguma variação intra-específica, sendo este último aspecto de difícil avaliação pela escassa amostragem. Desta maneira, a presença de uma crista no flange



**Figura 4.** *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS PV-0715-T), em normas dorsal (A) e lateral (B); holótipo de *E. riograndensis* (MCP-1522-PV), em normas dorsal (C) e lateral (D); detalhe do basicrânio em UFRGS PV-0715-T (E), MCP-1522-PV (F) e MACN-18125 (*E. frenguelli*) (G). Setas em E e F indicam as cristas no proótico. Em E a columela cobre a *fenestra ovalis*.

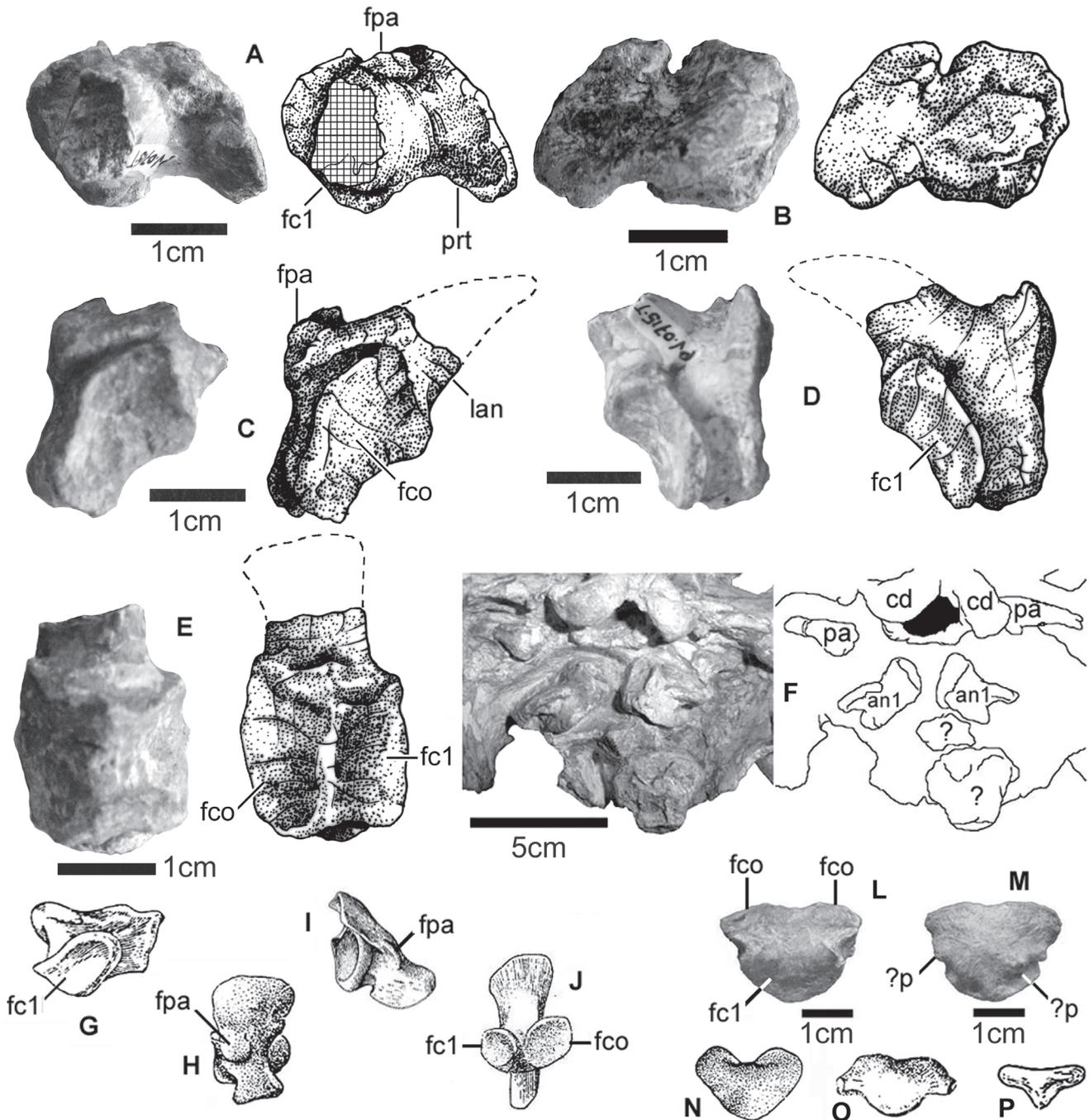
**Figure 4.** *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T) in dorsal (A) and lateral (B) views; *E. riograndensis* holotype (MCP-1522-PV) in dorsal (C) and lateral (D) views; detail of basicranial region in UFRGS PV-0715-T (E), MCP-1522-PV (F), and MACN-18125 (*E. frenguelli*) (G). Arrows in E and F indicate the prootic crests. The stapes in E covers the *fenestra ovalis*.

lateral do proótico nos leva a aceitar o exemplar UFRGS PV-0715-T como pertencente a *E. riograndensis*, mesmo com uma pequena variação em sua posição, a qual não seria suficiente para justificar a criação de um novo táxon.

**Vértebras.** As dezoito vértebras pré-sacrais aqui descritas correspondem a dois segmentos distintos da coluna: o

primeiro segmento inclui a primeira, segunda e terceira vértebras; o segundo, contém da décima quarta até a vigésima oitava pré-sacral. Além destas, ainda são descritas seis vértebras sacrais e seis caudais de posição incerta.

A lâmina do arco neural direito do atlas (Figura 5A-E) está fraturada logo acima de sua base, a qual é bastante

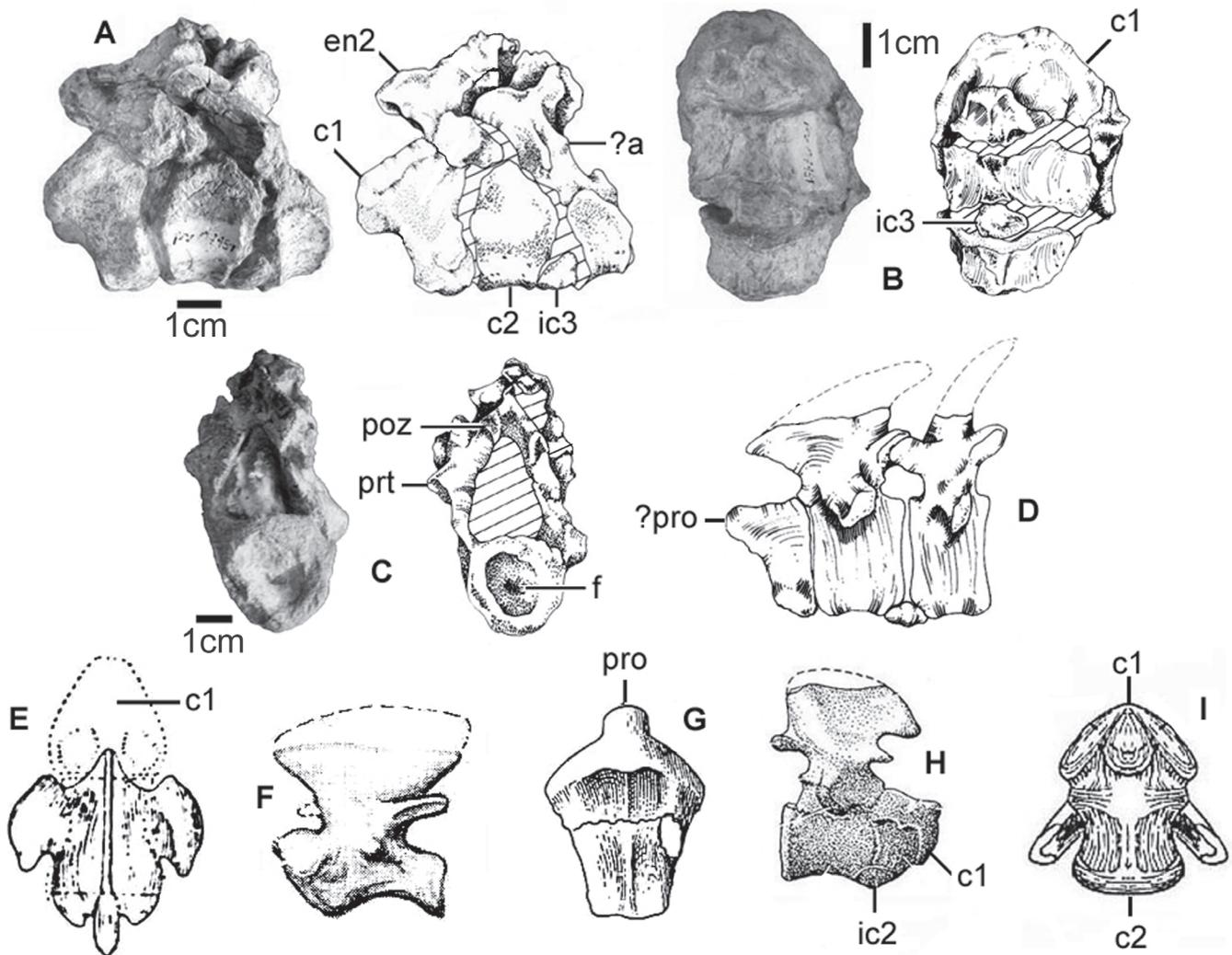


**Figura 5.** A-E, arco neural direito de atlas de *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T) em normas dorsal, ventral, anterior, posterior e medial; F, região occipital de *E. riograndensis* (MCP-1522-PV) em norma póstero-ventral; G, arco neural direito de *E. frenguelli* em norma posterior; H, arco neural esquerdo de *Thrinaxodon*, norma lateral; I, arco neural esquerdo de *Diademodon*, norma anterior; J, arco neural esquerdo de *Oligokyphus*, norma medial; L-M, *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T), intercentro em normas dorsal e ventral; N-P, intercentros de *Thrinaxodon*, *Galesaurus* e *Massetognathus*, norma ventral. Modificado de Bonaparte, 1963d (G); Jenkins, 1971 (H,N,O); Kühne, 1956 (I, J); Jenkins, 1970(P).

**Figure 5.** A-E, right neural arch of atlas in *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T) in dorsal, ventral, anterior, posterior, and medial views; F, occipital region of *E. riograndensis* (MCP-1522-PV) posteroventral view; G, right neural arch of *E. frenguelli* in posterior view; H, left neural arch of *Thrinaxodon*, lateral view; I, left neural arch of *Diademodon*, anterior view; J, left neural arch of *Oligokyphus*, medial view; L-M, *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T), intercentrum in dorsal and ventral views; N-P, intercentra of *Thrinaxodon*, *Galesaurus*, and *Massetognathus*, ventral view. Modified from Bonaparte, 1963d (G); Jenkins, 1971 (H,N,O); Kühne, 1956 (I, J); Jenkins, 1970(P).

robusta e levemente ovalada em secção transversal. A faceta articular para o côndilo occipital é aproximadamente trapezoidal, levemente côncava e direcionada ântero-medialmente. A superfície articular para o centro do atlas é

trapezoidal, voltada médio-posteriormente e é mais côncava que a faceta para o côndilo occipital. Estas duas superfícies articulares formam entre si um ângulo de cerca de 120°. Entre a borda anterior da lâmina do arco neural e a margem ântero-



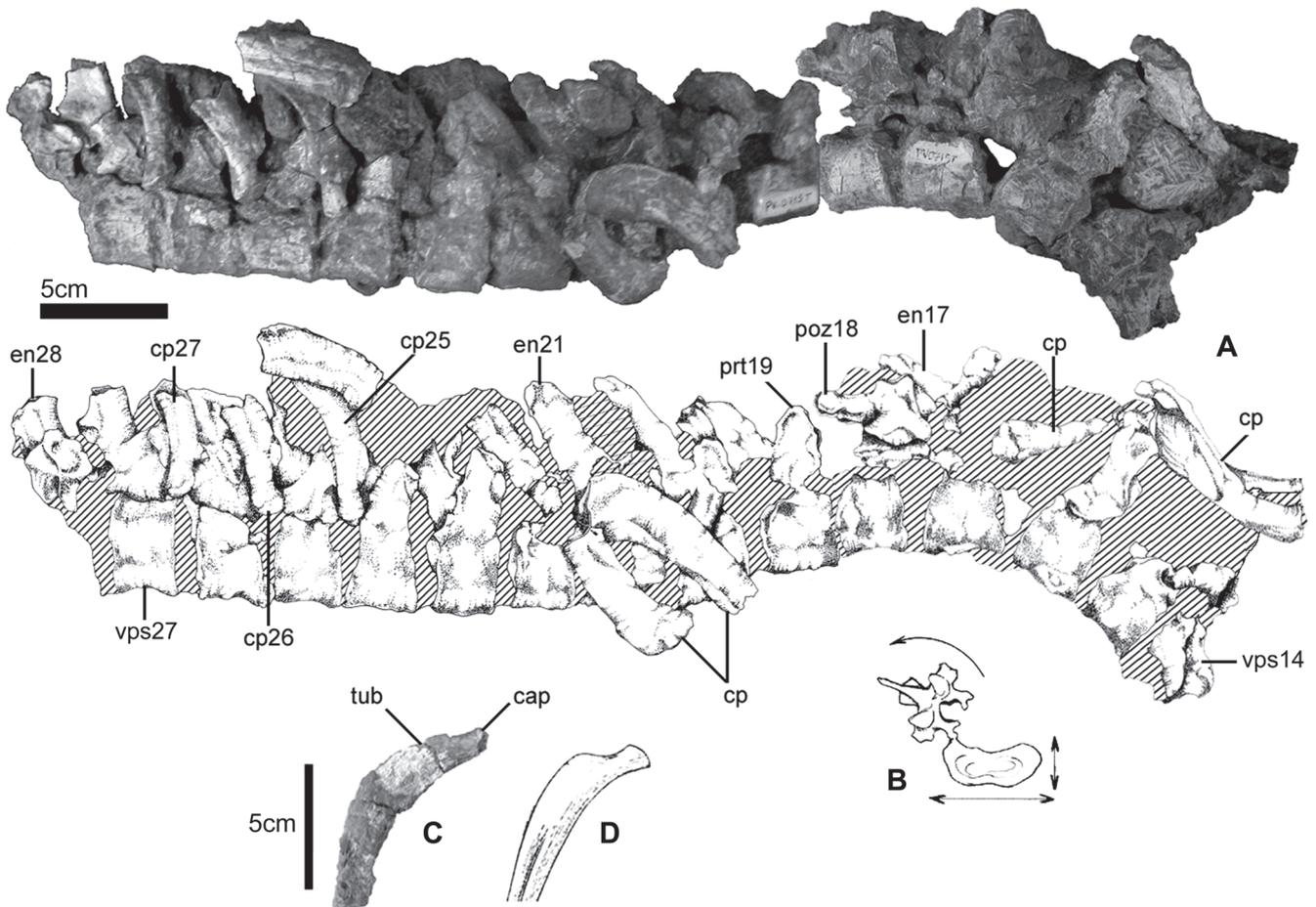
**Figura 6.** A-C, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, âxis, centro do atlas e terceira vértebra pré-sacral em normas lateral, ventral e posterior; D, reconstrução destes elementos; E, *E. frenguelli*, norma dorsal; F, *Massetognathus*, norma lateral; G, *Oligokyphus*, norma ventral; H, *Thrinaxodon*, norma lateral; I, *Diademodon*, norma ventral. Modificado de Bonaparte, 1963d(E), Jenkins, 1970(F), Kühne, 1965(G); Jenkins, 1971(H); Brink, 1955(I).

**Figure 6.** A-C, *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T), axis (and atlas centrum) and third presacral vertebra, in lateral, ventral, and posterior views; D, reconstruction of these elements; E, *E. frenguelli*, dorsal view; F, *Massetognathus*, lateral view; G, *Oligokyphus*, ventral view; H, *Thrinaxodon*, lateral view; I, *Diademodon*, ventral view. Modified from Bonaparte, 1963d(E), Jenkins, 1970(F), Kühne, 1965(G); Jenkins, 1971(H); Brink, 1955(I).

lateral da faceta para o cõndilo occipital há um sulco profundo que continua ventralmente, como um pequeno entalhe, entre a base do processo transverso e a área ventral às superfícies articulares para o cõndilo e para o centro do atlas. Uma faceta articular rugosa e triangular, para o pró-atlas, é visível ânterolateralmente na base da lâmina do arco neural. O processo transverso do atlas é bem desenvolvido e se projeta láteroposteriormente; observado ventralmente, mostra uma forma semelhante àquela alar do processo transverso do atlas dos mamíferos. Não é visível uma diapófise para uma costela atlantal, nem indícios de pós-zigapófises.

O intercentro do atlas (Figura 5L,M) é triangular e tem seu vértice posterior arredondado; possui uma faceta articular dorso-posterior, para o centro do atlas, e duas facetas dorso-anteriores para os cõndilos occipitais. Ventralmente, o

intercentro do atlas apresenta um pequeno tubérculo em cada lado de sua metade posterior, os quais poderiam representar as parapófises para as costelas atlantais. O centro do atlas (Figura 6A,B) está aderido ao centro do âxis; seu extremo dorso-posterior mantém nítido contato com os pedículos do arco neural do âxis. Esse elemento é aproximadamente trapezoidal em norma ventral, sendo alargado na região posterior, e se projeta anteriormente para se inserir sobre o intercentro do atlas e entre as metades do arco neural deste, embora não haja o desenvolvimento de um processo odontóide verdadeiro, como nos mamíferos e em alguns cinodontes não-mamalianos mais avançados, como os tritilodontes (Kühne, 1956; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Não são visíveis facetas articulares para o arco neural do atlas.



**Figura 7. A**, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, vértebras pré-sacrais 14-28 em norma látero-ventral; **B**, deslocamento do arco neural e deformação do centro vertebral nas vértebras preservadas; **C**, fragmento de costela pré-sacral; **D**, parte proximal de uma costela pré-sacral de *E. frenguelli*. Linhas diagonais representam matriz (D modificado de Bonaparte, 1963d).

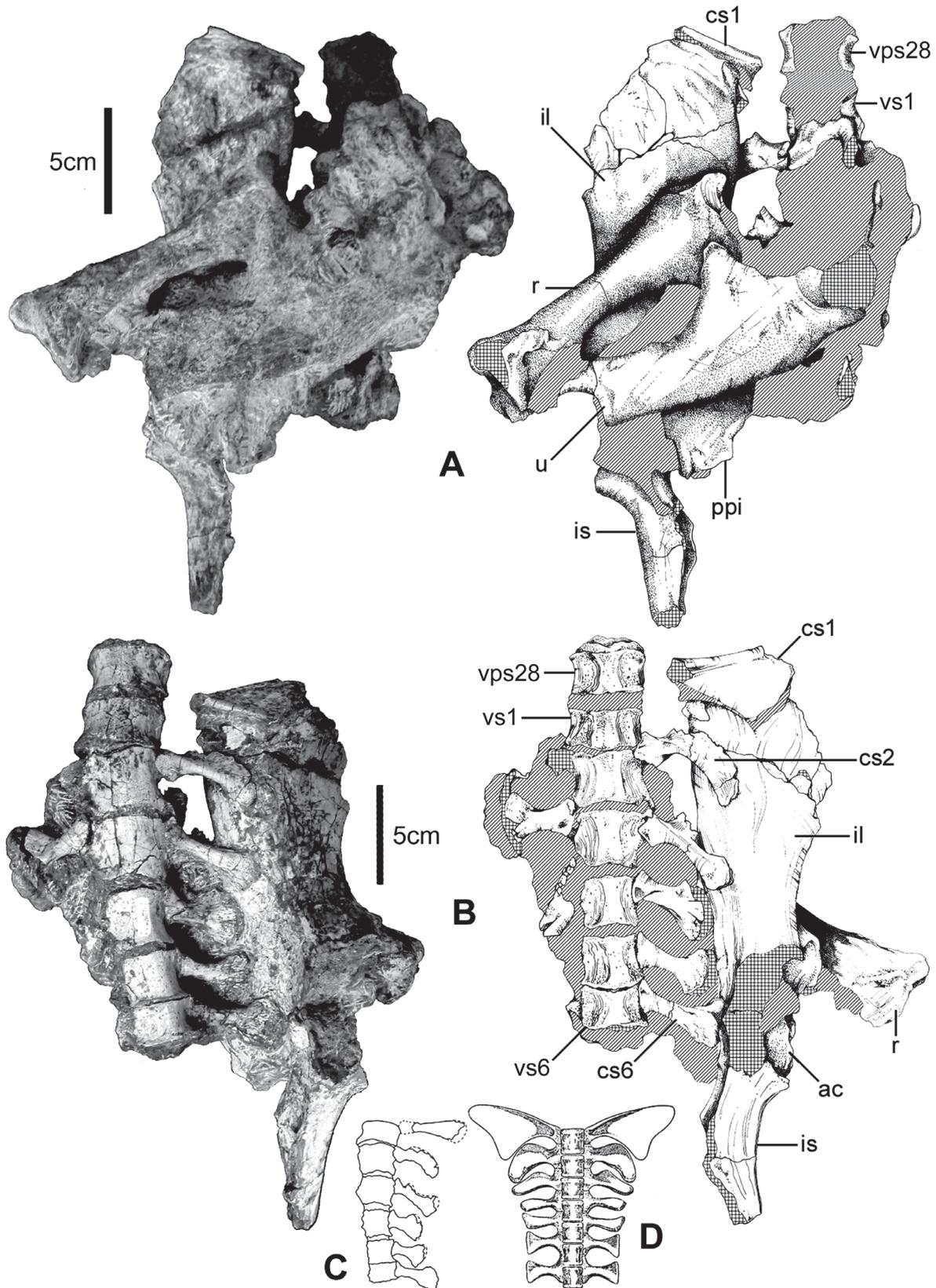
**Figure 7. A**, *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T), pre-sacral vertebrae 14 to 28 in lateroventral view; **B**, neural arch displacement and vertebral body deformation in the preserved vertebrae; **C**, presacral rib fragment; **D**, proximal portion of an *E. frenguelli* presacral rib. Rocky matrix indicated by diagonal lines (D modified from Bonaparte, 1963d).

O centro do áxis (Figura 6A-B) possui duas suaves quilhas ventrais longitudinais. No extremo pósterio-ventral, sua margem tem um leve entalhe, onde se acomoda o intercentro da terceira vértebra pré-sacral. O processo transverso, situado próximo à base do arco neural, está mal preservado e não é possível observar nele uma diapófise para a costela axial. O espinho neural é bastante projetado anterior e posteriormente e espesso na base, a partir de onde sofre um afilamento gradual em direção à sua borda dorsal. Pré-zigapófises não são observadas, enquanto que as pós-zigapófises são bastante conspícuas, com a superfície articular voltada láteroventralmente. Não há evidências de anapófises, bem como da presença do intercentro.

O centro da terceira vértebra pré-sacral (Figura 6A-C) apresenta uma profunda fossa notocordal, visível em sua face posterior. A borda posterior do centro mostra um contorno circular e sua face ventral tem duas quilhas, similares às observadas no áxis. As pré-zigapófises são bastante desenvolvidas e com uma ampla superfície articular voltada dorso-medialmente. As pós-zigapófises também são bem desenvolvidas e suas facetas articulares são orientadas

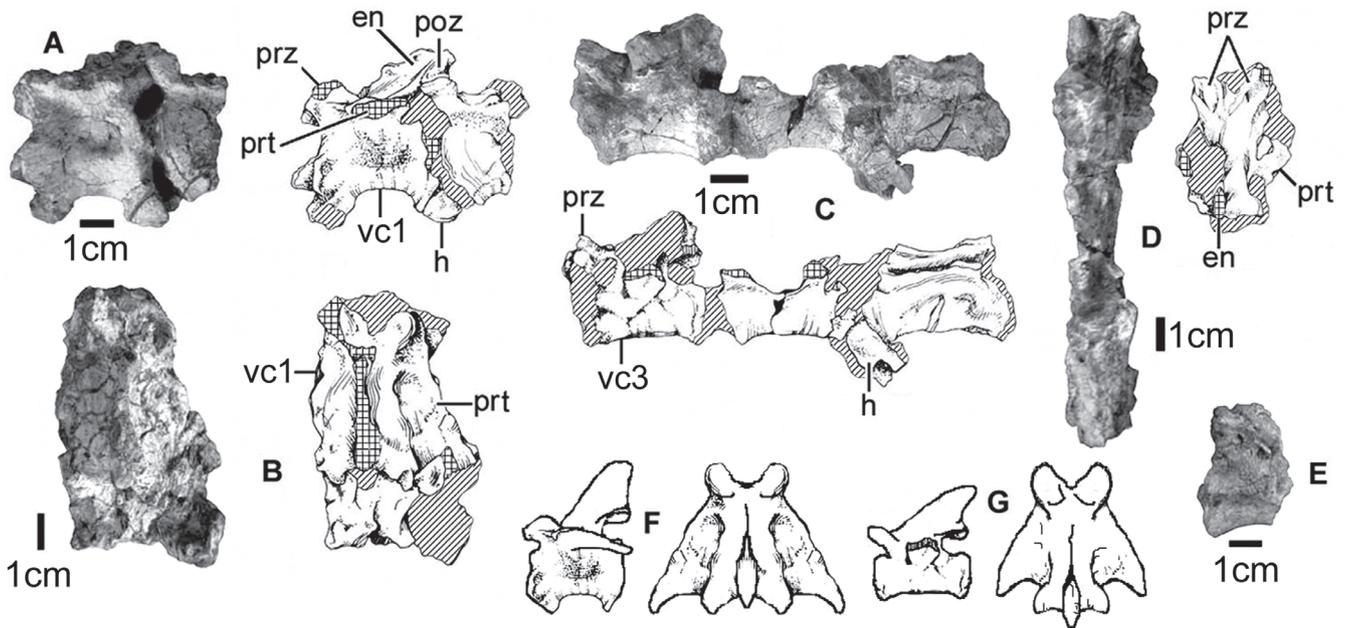
láteroventralmente. Abaixo da pós-zigapófise direita há uma pequena saliência que pode representar uma anapófise. O processo transverso é curto e voltado ântero-ventralmente. O espinho neural está fraturado logo acima da base. O intercentro desta vértebra é elipsoidal e está inserido em uma fenda entre ela e o áxis (Figura 6A,B).

A maioria das vértebras do tronco tem o arco neural deslocado de sua posição anatômica e o centro comprimido dorso-ventralmente (Figura 7). Em grande parte destas vértebras é possível a observação de facetas nas margens anterior e posterior do centro vertebral, as quais correspondem à contribuição da vértebra para a formação das parapófises para a articulação dos capítulos das costelas. Os processos transversos das vértebras truncais são curtos (embora a deformação das vértebras possa prejudicar sua real avaliação) e portam diapófises bastante côncavas. Os espinhos neurais das vértebras truncais têm secção triangular e são anteriormente afilados, sem evidências de uma dilatação apical significativa, como descrito por Bonaparte (1963d) para *E. frenguelli*, embora esta região possa ser levemente mais espessa que o restante do espinho neural. O espinho neural



**Figura 8. A-C, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T: vértebra pré-sacral 28 e vértebras sacrais 1-6, ílio e ísqiuo esquerdos e rádio e ulna direitos em norma dorsal (A) e ventral (B); C, contorno das vértebras e costelas sacrais, como preservadas; D, região sacral de *E. frenguelli*, norma ventral. D modificado de Bonaparte (1963d).**

**Figure 8. A-C, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T: pre-sacral 28, and sacral 1 to 6 vertebrae, left ilium and ischium, and right radius and ulna in dorsal (A) and ventral (B) views; C, outline drawing of the sacral vertebrae and ribs, as preserved; D, sacral region of *E. frenguelli*, ventral view (D modified from Bonaparte, 1963d).**



**Figura 9.** *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T: **A-B**, vértebras caudais 1 e 2, em normas lateral e dorsal; **C-D**, vértebras caudais 3 a 5 em normas lateral e dorsal; **E**, vértebra caudal 6 em norma lateral; **F**, reconstrução da vértebra caudal “um”, em normas lateral e dorsal; **G**, reconstrução da vértebra caudal 3 em normas lateral e dorsal.

**Figure 9.** *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T: **A-B**, caudal vertebrae 1 and 2, in lateral and dorsal views; **C-D**, caudal vertebrae 3 to 5, in lateral and dorsal views; **E**, caudal vertebra 6, lateral view; **F**, reconstruction of caudal vertebra 1, lateral and dorsal views; **G**, reconstruction of caudal vertebra 3 in lateral and dorsal views.

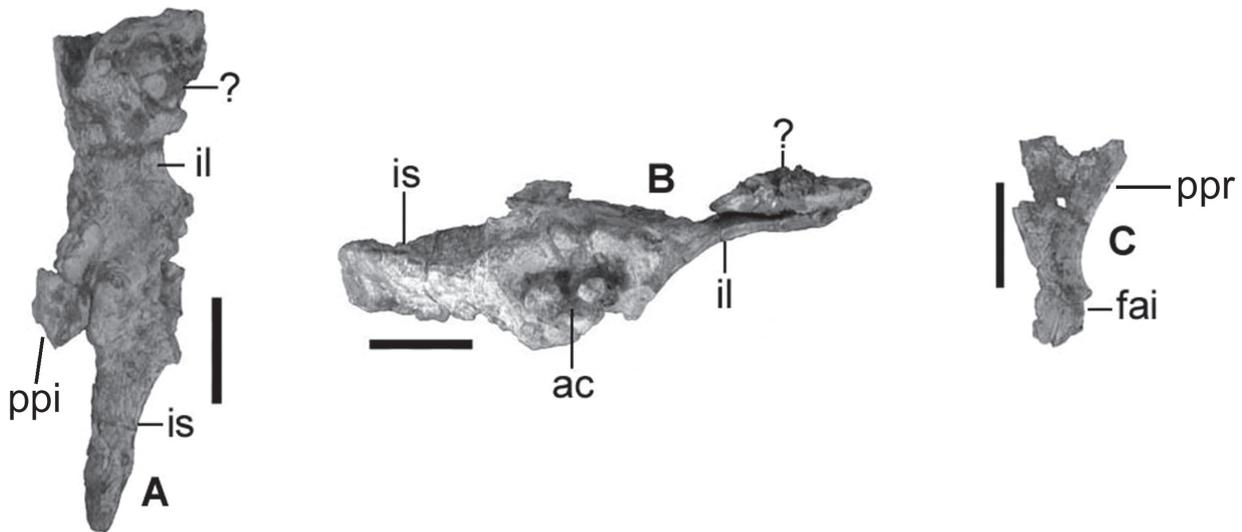
das vértebras truncais mais posteriores tem, em sua face posterior, uma fossa longitudinal, talvez associada à inserção de um ligamento inter-espinhal. As pré-zigapófises das vértebras truncais são direcionadas dorso-medialmente, tornando-se mais verticais em direção à região sacral; já as pós-zigapófises têm a faceta articular voltada ventralmente e, apenas levemente, lateralmente.

As seis vértebras sacrais (Figura 8A,B) têm seus centros vertebrais semelhantes ao da última pré-sacral, sendo que seu comprimento, largura e altura diminuem gradativamente em direção posterior. O espinho neural destas vértebras é inclinado posteriormente. Na segunda vértebra sacral há uma área articular lateral, contínua entre o centro e o arco neural, a qual pode representar uma sinapófise. É possível que o número de vértebras sacrais fosse maior, já que a lâmina ilíaca continua além do ponto onde está fixa a sexta vértebra sacral. Nas três primeiras vértebras sacrais as costelas se articulam a centros adjacentes. Uma migração posterior da faceta articular para o capítulo costal é observada na terceira sacral e se acentua ainda mais na quarta, onde a costela passa a se associar quase que exclusivamente a esta vértebra. Na quinta e sexta vértebras sacrais, a costela se articula somente ao centro correspondente, embora a sexta costela esteja levemente danificada e deslocada anteriormente, fazendo parecer que a mesma se articulava também ao centro da quinta vértebra sacral.

Dois vértebras caudais articuladas, uma das quais com a porção basal de uma hemapófise associada à região médioventral posterior de seu centro, apresentam zigapófises, processos transversos e espinho neural bem distintos,

indicando pertencerem à porção proximal da cauda. Serão chamadas, para fins descritivos, de vértebras caudais um e dois (Figura 9A,B). Os processos transversos, apesar de fraturados, permitem ver que sua base era bastante larga e que estavam orientados posteriormente cerca de 45°. As prézigapófises estão ao nível do limite anterior do centro vertebral e são dorsalmente orientadas. As pós-zigapófises são láteroventralmente orientadas e se projetam, posteriormente, pouco além da margem posterior do centro; pré- e pós-zigapófises estão horizontalmente alinhadas. O elemento que representa a porção proximal da hemapófise está associado a uma faceta plana bem definida na região médioventral posterior do centro vertebral. A porção preservada da hemapófise é elipsoidal e, ventralmente, são visíveis duas cicatrizes que indicam a fratura das barras esquerda e direita.

Outras três vértebras caudais têm caracteres que sugerem que sejam mais posteriores e serão denominadas vértebras caudais três, quatro e cinco (Figura 9C,D). O centro e o arco neural destas vértebras são alongados e relativamente delgados; o espinho neural se localiza em uma posição mais posterior no arco. Os processos transversos também surgem em uma posição mais posterior no centro e são orientados posteriormente. As pré-zigapófises são voltadas dorsomedialmente e as pós-zigapófises são mais lateralizadas. A hemapófise da vértebra caudal quatro está parcialmente preservada e se situa entre um entalhe póstero-ventral nesta vértebra e outro ântero-ventral na vértebra seguinte. Esta hemapófise não é fechada em sua porção proximal, como a hemapófise da vértebra caudal um, e está fraturada antes de os ramos direito e esquerdo se unirem para formar o espinho



**Figura 10.** *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, ílio e ísquio direitos em norma dorsal (A) e lateral (B); C, ílio direito, provavelmente de um *Exaeretodon* jovem em norma dorsal. Escalas = 5 cm.

**Figure 10.** *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, right ilium and ischium in dorsal (A) and lateral (B) views; C, right ilium, probably from a young *Exaeretodon*, in dorsal view. Scale bar = 5 cm

hemal. Ainda há um fragmento vertebral com morfologia semelhante às vértebras caudais três a cinco, aqui chamado vértebra caudal seis (Figura 9E).

**Costelas.** Exceto pelas costelas sacrais (Figura 8A-B), evidentemente especializadas à função de articulação sacroilíaca, as demais costelas não mostram nenhum tipo de especialização. Apenas a porção proximal de três costelas está associada às vértebras correspondentes (Figura 7A), mas foram preservados inúmeros fragmentos de costelas truncais. As costelas mais bem preservadas mostram um leve alargamento abaixo da região articular, se afinando em direção à extremidade livre e um curto colo separa capítulo e tubérculo (Figura 7C). As três primeiras costelas sacrais têm a extremidade distal expandida em forma de leque, enquanto que as três mais posteriores mostram uma forma mais bulbosa.

**Rádio e ulna.** A ulna e o rádio direitos, pobremente preservados, estão articulados entre si e fixos à face dorsal da região sacral da coluna e do ramo esquerdo da cintura pélvica (Figura 8A-B). A ulna carece das porções proximal e distal, possui a margem póstero-medial levemente convexa e é pouco espessa látero-medialmente, embora isto possa ser devido à compressão da região. O ponto de maior largura ântero-posterior fica ao nível da projeção proximal que se sobrepõe ao rádio. Apenas parte do olécrano está preservada e não é observável a sutura entre ele e o restante da ulna. O rádio é relativamente robusto e a porção cilíndrica do osso apresenta uma curvatura látero-posterior, isto é, voltada para a ulna; é alargado nas extremidades e suas superfícies articulares distal e proximal são levemente sigmoidais.

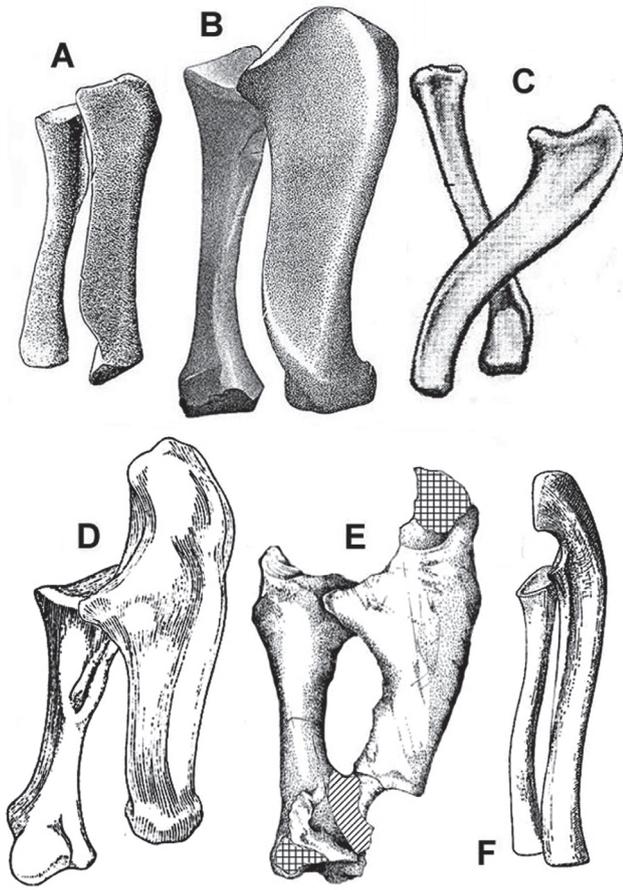
**Cintura pélvica.** O ílio esquerdo (Figura 8A,B) mantém contato com as costelas sacrais através da face medial de suas porções pré- e pós-acetabular. A porção pré-acetabular do ílio é extremamente mais desenvolvida do que a pósacetabular, correspondendo à cerca de 70% do comprimento total do osso.

A maior altura da lâmina ilíaca fica na porção mais anterior preservada da porção pré-acetabular, diminuindo em sentido posterior. A lâmina ilíaca é mais delgada em sua região mais anterior e bastante espessa na porção imediatamente à frente do acetábulo. O acetábulo deveria ser orientado mais lateral que ventralmente e há uma eminência supra-acetabular projetada levemente em direção ao plano lateral. O ílio direito (Figura 10A,B) está desarticulado da coluna e não mostra nenhuma diferença em relação ao ílio esquerdo. Um ílio direito isolado, o qual, supostamente, pertenceu a um indivíduo mais jovem de *Exaeretodon*, tem preservadas apenas as regiões acetabular e pré-acetabular e sua morfologia, mas suas proporções são similares ao ílio do indivíduo maior (Figura 10C).

A porção póstero-ventral do ísquio (Figuras 8A,B e 10A,B), que participaria da formação da fenestra obturadora, não foi preservada, mas a fratura resultante indica que era uma lâmina delgada. A porção dorsal é muito mais robusta e com uma secção prismática, mostrando uma nítida divisão em duas faces: uma medial e outra lateral, a qual apresenta uma crista horizontal.

## DISCUSSÃO

**Vértebras.** Brink (1955) propõe que os movimentos de flexão e extensão da cabeça de *Diademodon* eram realizados na articulação atlanto-axial ao invés de na atlanto-occipital. Segundo o mesmo, o movimento entre o atlas e o crânio era reduzido devido à intervenção do pró-atlas e ao fato de o intercentro do atlas se articular amplamente com o basioccipital. No exemplar UFRGS PV-0715-T ainda está presente a faceta articular para o pró-atlas, mas há aspectos funcionalmente importantes ao estabelecimento do processo de rotação atlanto-axial, como a ampla superfície lateral do



**Figura 11.** Rádio e ulna direitos. **A,** *Thrinaxodon*; **B,** ?*Cynognathus*; **C,** *Massetognathus*; **D,** *E. frenguelli*; **E,** *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T; **F,** *Oligokyphus*. As imagens não estão em escala; linhas diagonais representam matriz e linhas cruzadas áreas fraturadas. Modificados de Jenkins, 1971 (A, B); Jenkins, 1970 (C); Bonaparte, 1963d (D); Kühne, 1956 (F).

**Figure 11.** Right radius and ulna. **A,** *Thrinaxodon*; **B,** ?*Cynognathus*; **C,** *Massetognathus*; **D,** *E. frenguelli*; **E,** *E. riograndensis* (UFRGS PV-0715-T); **F,** *Oligokyphus*. Pictures not in scale; matrix indicated by diagonal lines and broken areas by crossed lines. Modified from Jenkins, 1971 (A, B); Jenkins, 1970 (C); Bonaparte, 1963d (D); Kühne, 1956 (F).

espinho neural do eixo, os grandes processos transversos o atlas (lateralizados e indicadores de uma musculatura especializada a esta função) e a disposição das zigapófises entre o eixo e a terceira vértebra pré-sacral (inclinadas cerca de 45° em relação ao plano sagital, restringindo movimentos de rotação entre estas duas vértebras e impedindo que a rotação atlanto-axial se propague a vértebras mais posteriores) que estão presentes no complexo atlas-eixo e reforçam a tese de que a rotação atlanto-axial já estava bem estabelecida em *E. riograndensis* (Oliveira & Schultz, 2004, 2005) e que movimentos de extensão e flexão deveriam ocorrer entre o atlas e o crânio. Este padrão de movimentação entre o crânio e o atlas e entre atlas e eixo parece ocorrer também em *Thrinaxodon* e em *Galesaurus* e, mais pronunciadamente, em *Oligokyphus*.

Uma faceta articular côncava para o côndilo occipital, menor que a faceta para o centro do atlas, bem como um

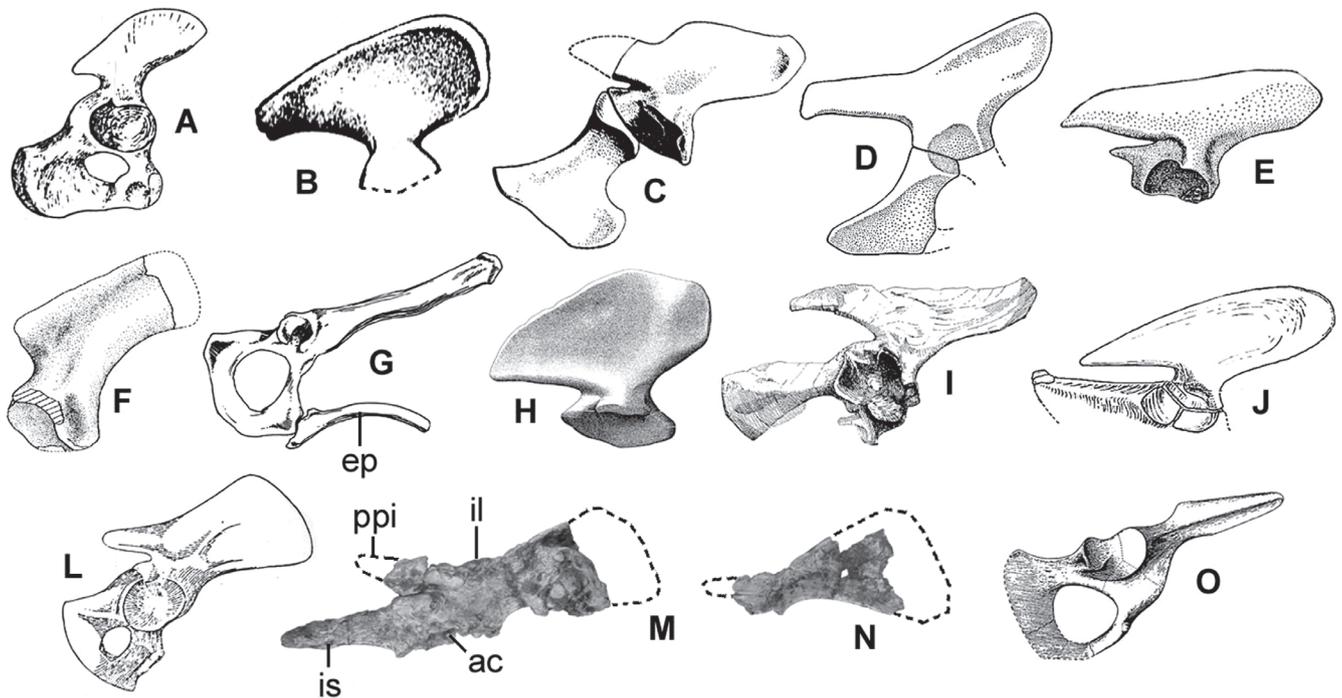
processo transverso de tamanho considerável, foram observados por Abdala *et al.* (2002) no arco neural do atlas do holótipo de *E. riograndensis* (Figura 5F) e, segundo estes autores, tais características tornam o arco neural do atlas desta espécie semelhante ao de *E. frenguelli* (Figura 5G). Em *Thrinaxodon*, a faceta para o centro do atlas é maior que aquela para o côndilo occipital (Figura 5H); enquanto em *Galesaurus* e *Oligokyphus* (Figura 5J) a faceta para o côndilo occipital é maior que a faceta para o centro do atlas. O tamanho do arco neural do atlas em UFRGS PV-0715-T é similar ao holótipo de *E. riograndensis*; ao contrário do que ocorre em *E. frenguelli*, onde este elemento alcança quase o dobro do tamanho, embora o crânio do espécime analisado (PVL-2554) seja apenas cerca de 50% maior. O sulco existente entre a borda anterior da lâmina do arco neural e a margem ântero-lateral da faceta para o côndilo occipital pode corresponder à parte do trajeto percorrido pela artéria e veia vertebrais e pelo primeiro nervo cervical (podendo representar o forame intervertebral dos mamíferos) e é descrito também para *Thrinaxodon*, *Galesaurus* e *Oligokyphus*. A faceta articular para o pró-atlas em *Diademodon* (Figura 5I) e em *E. frenguelli* fica em posição similar à observada em UFRGS PV-0715-T (Figura 5A,C). Em *Oligokyphus* e nos mamíferos não há tal estrutura, um caráter derivado e relacionado à perda do pró-atlas.

O contorno triangular e o vértice posterior arredondado do intercentro do atlas UFRGS PV-0715-T (Figura L,M) é similar ao de *Thrinaxodon* (Figura 5N), mas difere de *Cynognathus* e *Diademodon*, onde este elemento é mais oval, e de *Galesaurus* (Figura 5O), onde é retangular. O intercentro do atlas de *Massetognathus* tem uma delgada projeção posterior (Figura 5P).

A zona de contato entre o centro do atlas e os pedículos do arco neural do eixo é visível no exemplar UFRGS PV-0715-T (Figura 6A), pois os centros do atlas e do eixo não se fusionam, tal como em *E. frenguelli* (Figura 6E) e *Thrinaxodon* (Figura 6H). Em *Diademodon* (Figura 6I) e *Cynognathus* os centros do atlas e do eixo são fusionados e a sutura não é visível. *Probainognathus* e *Massetognathus* (Figura 6F) têm os centros do atlas e do eixo totalmente fusionados, o que poderia representar um paralelo à condição encontrada nos mamíferos. No centro do atlas UFRGS PV-0715-T a área articular para o intercentro do atlas é tão ventralizada quanto em *Cynognathus*, ao contrário de cinodontes de menor porte do Triássico sul-africano, como *Galesaurus* e *Thrinaxodon* (Figura 6H).

O eixo UFRGS PV-0715-T é semelhante ao de *E. frenguelli* (Figura 6E) e o de *Diademodon* (Figura 6I), embora, neste último, haja uma quilha médio-ventral e não duas como no exemplar UFRGS PV-0715-T. A presença de uma quilha longitudinal médio-ventral no centro vertebral é um caráter também observado por Jenkins (1971) em *Thrinaxodon* e *Cynognathus* e por Kühne (1956) em *Oligokyphus* (Figura 6G). Uma quilha dupla, como observado no eixo UFRGS PV-0715-T não é conhecida em outros cinodontes não-mamalianos.

A ausência do intercentro do eixo pode se dar pelo fato



**Figura 12.** Cintura pélvica direita. **A**, *Procynosuchus*; **B**, *Thrinaxodon*; **C-D**, *Chiniquodon*; **E**, *Probainognathus*; **F**, *Prozostrodon*; **G**, *Didelphis albiventris*; **H**, ?*Cynognathus*; **I**, *Luangwa*; **J**, *Massetognathus*; **L**, *E. frenguelli*; **M-N**, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, indivíduo maior e menor (jovem), respectivamente; **O**, *Oligokyphus*. As imagens não estão em escala. Figuras de Bonaparte, 1963d (A, L); Jenkins, 1971 (B, H); Romer (1969 (C); Romer & Lewis (1973 (D, E); Bonaparte & Barberena, 2001 (F); Kemp, 1980 (I); Jenkins, 1970 (J); Kühne, 1956 (O).

**Figure 12.** Right pelvic girdle. **A**, *Procynosuchus*; **B**, *Thrinaxodon*; **C-D**, *Chiniquodon*; **E**, *Probainognathus*; **F**, *Prozostrodon*; **G**, *Didelphis albiventris*; **H**, ?*Cynognathus*; **I**, *Luangwa*; **J**, *Massetognathus*; **L**, *E. frenguelli*; **M-N**, *E. riograndensis*, UFRGS PV-0715-T, greater and smaller (young) individuals; **O**, *Oligokyphus*. Pictures not in scale. Pictures from Bonaparte, 1963d (A, L); Jenkins, 1971 (B, H); Romer (1969 (C); Romer & Lewis, 1973 (D, E); Bonaparte & Barberena, 2001 (F); Kemp, 1980 (I); Jenkins, 1970 (J); Kühne, 1956 (O).

da tendência, nos terápsidos, de fusão deste elemento ao centro do atlas (Carroll, 1986). Bonaparte (1963d) diz não haver vestígios deste elemento em *E. frenguelli*. A peça formada pela união dos centros do atlas e do áxis do exemplar UFRGS PV-0715-T (Figura 6A,D) é similar a *Diademodon* (Figura 6I), *Galesaurus* e *Thrinaxodon* (Figura 6H). *Exaeretodon frenguelli* mostra um conjunto mais alongado (Figura 6E) e sem a co-ossificação destes dois elementos, assim como no exemplar UFRGS PV-0715-T.

O complexo atlas-áxis UFRGS PV-0715-T mostra um mosaico de caracteres derivados e primitivos que parece estar presente em grande parte dos táxons de cinodontes não-mamalianos. Quando comparado a cinodontes não-eucinodontes (como *Thrinaxodon*) e a outros *Cynognathia*, nota-se a presença de vários caracteres plesiomórficos, como a presença das facetas articulares para o pró-atlas e a presença do intercentro e das metades do arco neural não fusionados (Hu, 2006; Rowe, 1988), enquanto outras feições são nitidamente derivadas, como a perda das zigapófises atlantoaxiais (Hu, 2006; Rowe, 1988). Cinodontes mais primitivos, tais como *Thrinaxodon* e *Galesaurus*, têm zigapófises atlantoaxiais (Jenkins, 1971).

A presença de um intercentro associado à terceira vértebra pré-sacral diverge das observações de Bonaparte (1963d), que diz não haver vestígios de intercentros na coluna de *E.*

*frenguelli*, e de Kühne (1956), que afirma que *Oligokyphus*, provavelmente, não teria intercentros nas vértebras posteriores ao áxis. Jenkins (1971), entretanto, diz que a presença de intercentros nas vértebras cervicais e, talvez, na primeira truncal, é um fato comum entre os cinodontes do Triássico sul-africano. A presença de intercentros cervicais em *Massetognathus* é provável, dada a presença de um espaço entre as margens de centros vertebrais adjacentes onde tais elementos se articulariam (Jenkins, 1970). A vértebra pré-sacral três do exemplar UFRGS PV-0715-T tem pré- e pós-zigapófises com facetas articulares orientadas a cerca de 45° em relação ao plano sagital, diferentemente de *E. frenguelli* e *Chiniquodon theotonicus*, onde as zigapófises têm um plano de articulação próximo ao vertical e *Massetognathus*, onde estariam a 55° do plano sagital. Em *Thrinaxodon*, *Cynognathus* e *Galesaurus* (Jenkins, 1971) a mesma vértebra (pré-sacral três) tem zigapófises inclinadas cerca de 45° em relação ao plano sagital, como no espécime aqui descrito. *Probainognathus* também se aproxima desta condição. A condição mais derivada é encontrada nos mamíferos, onde as zigapófises das vértebras cervicais estão próximas ao plano horizontal, conferindo a esta região da coluna uma amplitude maior de movimentos.

O espécime UFRGS PV-0715-T possui as parapófises das vértebras trunciais formadas por dois centros sucessivos,

como ocorre na região truncal anterior de *Thrinaxodon*, *Cynognathus* (Jenkins, 1971), *Massetognathus* (Jenkins, 1970) e, segundo Kemp (1980), em *Luangwa*, embora os espécimes por ele analisados não mostrassem isto com clareza. Na série truncal posterior de *Thrinaxodon*, as parapófises estão situadas em um só centro vertebral (Jenkins, 1971), assim como nas vértebras truncas de *Prozostrodon* (Bonaparte & Barberena, 2001) e, talvez, de *Oligokyphus* (Kühne, 1956). A maioria dos mamíferos tem as parapófises das vértebras torácicas situadas entre centros vertebrais adjacentes, exceto nas mais posteriores (Flower, 1966; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

As vértebras truncas do espécime UFRGS PV-0715-T têm espinho neural com um ápice estreito, não apresentando a expansão apical observada em *E. frenguelli* e *Luangwa*. Anapófises estão ausentes, bem como em *E. frenguelli*, *Massetognathus*, *Probainognathus* e *Procynosuchus*. Assim, é bastante provável que a presença destas estruturas, nas vértebras truncas, se deva a necessidades funcionais distintas, sem muito significado filogenético.

A presença de quatro vértebras sacrais é uma condição bastante freqüente entre os cinodontes não-mamalianos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Romer, 1956) e ocorre em *Diademodon*, *Therioherpeton* e, aparentemente, *Procynosuchus*; *Thrinaxodon* e *Chiniquodon theotonicus* têm cinco vértebras sacrais e o mesmo, provavelmente, ocorre em *Galesaurus* e *Cynognathus*. A presença de seis vértebras sacrais no espécime UFRGS PV-0715-T e em *E. frenguelli*, o qual pode ter ainda uma sétima sacral, consiste, segundo Bonaparte (1963d), em uma condição bastante especializada. *Massetognathus* também tem seis vértebras sacrais. Os triteledontes e alguns tritilodontes sofrem uma redução no número de sacrais e atingem uma contagem vertebral similar à encontrada nos mamíferos mais basais, tipicamente com duas ou três vértebras (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). *Kayentatherium* (Lewis, 1986) e *Oligokyphus* são exceções dentre os tritilodontes, ambos com quatro vértebras sacrais. Novamente, este caráter pós-craniano não aparenta ter vinculação com as relações filogenéticas entre os táxons, mas sim com aspectos funcionais, como mudanças posturais ou hábitos diferenciados. No espécime UFRGS PV-0715-T as vértebras sacrais cinco e seis têm seus centros vertebrais intimamente associados, em uma condição próxima à observada por Bonaparte (1963d) na região sacral de *E. frenguelli*, onde pode ocorrer uma fusão parcial entre os centros vertebrais. As vértebras sacrais um a quatro, entretanto, parecem manter sua individualidade.

O padrão morfológico e as dimensões relativas entre o centro vertebral e o arco neural das vértebras caudais UFRGS PV-0715-T é diferente do observado em muitos dos cinodontes não-mamalianos cuja região caudal é conhecida, como *Diademodon* e *Thrinaxodon*, onde estes elementos têm suas dimensões abruptamente reduzidas em direção à extremidade livre da cauda. No exemplar UFRGS PV-0715-T, as vértebras se tornam progressivamente mais delgadas (Figura 9F,G), aproximando-se da condição observada nos tritilodontes (Kühne, 1956) e mamíferos (Flower, 1966; Rowe, 1993), embora

não tão derivada. Embora haja somente seis vértebras preservadas, a presença de elementos mostrando o gradiente acima referido (vértebras proximais mais curtas e robustas e vértebras distais mais alongadas e gráceis), sugere que a cauda desta espécie não fosse curta e que talvez se aproximasse da condição observada em *E. frenguelli*.

As zigapófises das vértebras caudais 1-5 do espécime UFRGS PV-0715-T estão orientadas a cerca de 45° em relação ao plano sagital, uma condição similar a *Massetognathus* (Jenkins, 1970) e contrastando com a orientação quase parassagital de *E. frenguelli* (Bonaparte, 1963d), *Thrinaxodon* e *Galesaurus*. Em *E. frenguelli*, hemapófises não foram assinaladas, talvez pela má preservação da região caudal do espécime descrito (Bonaparte, 1963d). *Thrinaxodon* também não mostra evidências de hemapófises (Jenkins, 1971).

**Costelas.** As costelas de *E. riograndensis* não apresentam placas costais, assim como *Therioherpeton*, *Prozostrodon*, *Chiniquodon theotonicus*, *Oligokyphus*, *Probainognathus* e *Procynosuchus*. Por outro lado, *Galesaurus*, *Diademodon*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Luangwa*, *Massetognathus*, *Traversodon*, *Pascualgnathus*, *Andescynodon*, *Cricodon*, *Trirachodon* e *Scalenodon* têm especializações nas costelas truncas.

As costelas preservadas no espécime UFRGS PV-0715-T (Figura 7C) têm morfologia condizente com as de *E. frenguelli* (Figura 7D), com sua máxima largura na região tubercular e um afilamento gradual em direção à extremidade distal, sendo convexa anterior e côncava posteriormente.

As costelas sacrais do exemplar UFRGS PV-0715-T (Figura 8C) são muito similares às de *E. frenguelli* (Figura 8D); a primeira e a segunda costelas têm a superfície articular para o ílio orientada dorso-lateralmente, ao invés de somente lateralmente. As quatro costelas sacrais seguintes não têm a expansão laminar das duas anteriores, sendo distalmente mais espessas e associando-se ao ílio de modo mais convencional. Esta sucessão de formas se explica pelo fato de a porção anterior do ílio ser voltada dorso-lateralmente e, gradualmente, modificar-se até atingir uma posição vertical, ao nível da quarta costela sacral, um aspecto observado também em *E. frenguelli*. No espécime UFRGS PV-0715-T as costelas sacrais não são fusionadas às vértebras, o que contrasta com a condição de *E. frenguelli*, *Probainognathus* e *Thrinaxodon*.

**Rádio e ulna.** A ulna em UFRGS PV-0715-T guarda semelhanças com a de *E. frenguelli*, mas é distinta da de *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Diademodon* e *Massetognathus*, sendo mais robusta que nestes últimos (Figura 11A-E). O rádio proporcionalmente curto e robusto (Figura 11E) é similar ao de *E. frenguelli* (Figura 11D), de *Cynognathus* (Figura 11B) e de *Diademodon*. O rádio de *Thrinaxodon* (Figura 11A) mostra-se mais alongado e grácil, o que em parte deve ser decorrente de seu tamanho menor; uma condição similar acontece em *Massetognathus* (Figura 11C), onde o rádio é ainda proporcionalmente mais longo e delgado. O outro extremo deste espectro de variação morfológica é representado pela ulna e pelo rádio

extremamente graças dos tritilodontes, como *Oligokyphus* (Figura 11F), e mamíferos basais.

**Cintura pélvica.** O caráter mais evidente da cintura pélvica UFRGS PV-0715-T é o grande alongamento da porção préacetabular do ílio (Figura 12M, N), condizente com a morfologia da lâmina ilíaca de *E. frenguelli* (Figura 12L) e ausente nos cinodontes do Triássico sul-africano, como *Thrinaxodon* (Figura 12B), *Cynognathus* e *Diademodon* (Figura 12H), e em *Probainognathus* (Figura 12E) que possuem as regiões pré-acetabular e pós-acetabular do ílio igualmente desenvolvidas. Não obstante sua natureza primitiva (baseada em caracteres sincranianos e dentários), *Procynosuchus* tem a região pré-acetabular da lâmina ilíaca sensivelmente maior que a pós-acetabular (Figura 12A). *Luangwa* (Figura 12I), *Massetognathus* (Figura 12J), *Chiniquodon thetonicus* (Figura 12C,D), *Prozostrodon* (Figura 12F) e *Therioherpeton* também têm a porção préacetabular do ílio muito desenvolvida e a redução do processo posterior do ílio. *Oligokyphus* (Figura 12O) paraleliza a condição dos mamíferos (Figura 12G), onde o ílio perde a região pós-acetabular.

## CONCLUSÃO

*Exaeretodon riograndensis* apresenta a maioria de suas feições pós-cranianas condizentes com o observado em *E. frenguelli*. Dentre estas, podem ser citadas a similaridade na anatomia das vértebras, do rádio, da ulna e da cintura pélvica. Há, entretanto, algumas distinções entre os dois táxons, como as dimensões proporcionalmente menores do arco neural do atlas, a presença de intercentro cervical e a ausência de dilatações apicais nas vértebras pré-sacrais de *E. riograndensis*, que reforçam sua distinção taxonômica em relação a *E. frenguelli*, tal como já indicavam as características cranianas. A presença de características distintas, distribuídas não uniformemente nas várias regiões do esqueleto, já era esperada, mesmo se tratando de táxons intimamente relacionados, uma vez que seu reconhecimento como entidades taxonômicas distintas tem como requisito o estabelecimento prévio de um conjunto fundamentalmente exclusivo e distintivo de feições morfológicas, especialmente se tratando de paleontologia.

Segundo Hopson & Kitching (2001), *Exaeretodon* pertence à linhagem menos relacionada aos mamíferos (i.e., Cynognathia). Não há, entretanto, um conjunto de características que seja diagnóstico dos Cynognathia e as contribuições oferecidas pela observação do esqueleto pós-craniano de *E. riograndensis* evidenciam ainda mais a variabilidade presente, mesmo em grupos menos inclusivos como os traversodontídeos, o que pode ser nitidamente observado quando compara-se o esqueleto *Exaeretodon*, *Massetognathus* e *Pascualgnathus*, por exemplo.

*E. riograndensis* mostra caracteres derivados, como a perda das pós-zigapófises do atlas e pré-zigapófises do áxis e a morfologia avançada de sua cintura pélvica, especialmente na conformação do ílio. Tais feições são convergentes ao observado nos mamíferos e assinalam a grande incidência de

homoplasias durante a história evolutiva dos cinodontes, o que corrobora a idéia de que há relativamente poucos caracteres pós-cranianos que podem ser considerados diagnósticos dos mamíferos (Carroll, 1988; Kemp, 1982; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2006), tendo a maioria destas características, ditas “mamalianas”, surgido em grupos de cinodontes não-mamalianos e até mesmo em terápsidos não-cinodontes, como gorgonopsianos e terocefálios.

Considerando que um elenco de caracteres mais completo elucidaria de forma melhor suportada as relações filogenéticas entre os diversos táxons representantes do grupo, deve-se avaliar todas as evidências anatômicas possíveis. Neste sentido, os caracteres pós-cranianos devem, sempre que disponíveis, ser incluídos nas análises filogenéticas.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos, pelo acesso às coleções, a A. Kramarz (MACN), J. Powell (Instituto Miguel Lillo), M. Reguero (Museo de La Plata), M. C. Malabarba (MCP), R. Martinez (Universidade Nacional de San Juan). Agradecemos também a CNPq e CAPES pelo auxílio financeiro concedido durante o desenvolvimento desta pesquisa.

## REFERÊNCIAS

- Abdala, F.; Barberena, M.C. & Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(2):313-325.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2002. Nuevos cinodontes traversodontídeos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triásico medio-superior), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Española de Paleontología*, **17**(2):237-243.
- 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 the Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**:529-545.
- Barberena, M.C. 1974. *Contribuição ao Conhecimento dos Cinodontes Gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Livre Docência, 194p.
- Barberena, M.C. 1981a. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas, Porto Alegre*, **14**:149-162.
- Barberena, M.C. 1981b. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp.nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Porto Alegre*, **14**:181-195.
- Bonaparte, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*, Cabrera y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, **1**(5):135-202.
- Bonaparte, J.F. 1963a. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen., n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, **4**:111-128.

- Bonaparte, J.F. 1963b. La Familia Traversodontidae (Therapsida – Cynodontia). *Acta Geológica Lilloana*, 4:163-194.
- Bonaparte, J.F. 1963c. Un nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, *Proxaeretodon vincei* n. gen., n. sp. (Cynodontia-Traversodontidae). *Acta Geológica Lilloana*, 4:130-133.
- Bonaparte, J.F. 1963d. Descripción del esqueleto postcraniano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*, 4:5-52.
- Bonaparte, J.F. 1966a. Sobre Nuevos Therapsidos Triásicos Hallados en el Centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 8:91-100.
- Bonaparte, J.F. 1966b. Una nueva “fauna” Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicyodontia) Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 4(8):243-296.
- Bonaparte, J.F. 1967. Los tetrápodos Triásicos de Argentina. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM OF GONDWANA STRATIGRAPHY AND PALEONTOLOGY, 1, 1967. Mar del Plata, p. 307-325.
- Bonaparte, J.F. 1969. Datos sobre la evolución paleoecológica em las Formaciones Triásicas de Ischigualasto-Villa Unión. *Acta Geológica Lilloana*, 10(9):189-206.
- Bonaparte, J.F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. In: GONDWANA SYMPOSIUM, 2, 1970. *Proceedings and Papers*, Cape Town, p. 665-682.
- Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the late Triassic of Southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 156(1):59-80.
- Brink, A.S. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontologia Africana*, 3:3-39.
- Carroll, R.T. 1986. The Skeletal Anatomy and Some Aspects of the Physiology of Primitive Reptiles. In: N. Hotton III; P.D. MacLean; J.J. Roth & C. Roth (eds.) *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, Smithsonian Institution Press, p. 25-45.
- Carroll, R.T. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York, W.H. Freeman, 698 p.
- Chatterjee, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, 56(1):203-214.
- Crompton, A.W. 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology*, 21:29-71.
- Crompton, A.W. & Ellenberger, F. 1957. On a new cynodont from the Molteno Beds and the origin of the Tritylodontids. *Annals of the South African Museum*, 44:1-14.
- Delsate, D. 1999. Reptiles terrestres (Lepidosauromorpha et Traversodontidae) du Trias superieur de Medernach (G.-D. de Luxembourg). *Travaux Scientifiques du Musee d'Histoire Naturelle de Luxembourg*, 32:55-86.
- Flower, W.H. 1966. *An Introduction to the Osteology of the Mammalia*. 3<sup>ed</sup>. Amsterdam, A. Asher & Co., 384 p.
- Flynn, J.J.; Parrish, J.M.; Rakotosamimanana, B.; Simpson, W.F.; Whatley, R.L. & Wyss, A.R. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science*, 286:763-765.
- Flynn, J.J.; Parrish, J.M.; Rakotosamimanana, B.; Ranivoharimanana, L.; Simpson, W.F. & Wyss, A.R. 2000. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3):422-427.
- Godefroit, P. 1999. New traversodontid (Therapsida: Cynodontia) teeth from the Upper Triassic of Habay-la-Vieille (southern Belgium). *Palaeontologische Zeitschrift*, 73(3/4):385-394.
- Godefroit, P. & Battail, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*, 19(3):567-631.
- Gow, C.E. & Hancox, P.J. 1993. First complete skull of the Late Triassic *Scalenodontoides* (Reptilia, Cynodontia) from southern Africa. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 3:161-168.
- Hahn, G.; Lepage, J.C. & Wouters, G. 1988. Traversodontiden-Zähne (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 58:177-186.
- Hopson, J.A. 1984. Late Triassic Traversodontid Cynodonts from Nova Scotia and Southern Africa. *Palaeontologia Africana*, 25:181-201.
- Hopson, J.A. & Kitching, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of non-mammalian cynodonts. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, 156:5-35.
- Hu, Y. 2006. *Postcranial morphology of Repenomamus (Eutriconodonta, Mammalia): implications for the higher-level phylogeny of mammals*. Graduate Faculty in Biology, The City University of New York, Tese de Doutorado, 421 p.
- Huene, F.F. von. 1942. *Die Fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes: Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrazilien 1928/1929*. Munich, Beck'sche Verlagsbuchhandlung, 332 p.
- Jenkins, F.A. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*, 352:1-28.
- Jenkins, F.A. 1971. *The Postcranial Skeleton of African Cynodonts: Problems in the Early Evolution of the Mammalian Postcranial Skeleton*. Peabody Museum of Natural History, 216 p. (Bulletin 36).
- Kemp, T.S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*, 191:193-239.
- Kemp, T.S. 1982. *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals*. New York, Academic Press, 362 p.
- Kielan-Jaworowska, Z.; Cifelli, R.L. & Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure*. New York, Columbia University Press, 630 p.
- Kühne, W.G. 1956. *The Liassic Therapsid Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History), 149 p.
- Lewis, G.E. 1986. *Nearctylodon broomi* the First Neartic Tritylodont. In: N. Hotton III; P.D. MacLean; J.J. Roth & C. Roth (eds.) *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, Smithsonian Institution Press, p. 295-303.
- Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2004. Sobre o atlas, áxis e a terceira vértebra cervical de *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia: Traversodontidae). *Paleontologia em Destaque*, 49:52-53.
- Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2005. A possível ocorrência de rotação atlanto-axial em *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia: Traversodontidae). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, p.194-196.
- Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2006. Discussão sobre a ocorrência de homoplasias no esqueleto pós-craniano dos cinodontes não-mamalianos (Therapsida, Cynodontia). *Ciência e Natura (Edição Especial)*, p. 36.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago, The University of Chicago Press, 772 p.
- Romer, A.S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna.

- III. Two New Gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, **264**:1-25.
- Romer, A.S. 1969. The Brazilian Triassic cynodonts *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora*, **332**:1-16.
- Romer, A.S. & Lewis, A.D. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora*, **407**:1-26.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8**(3):241-264.
- Rowe, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: F.S. Szalay; M.J. Novacek & M.C. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*, Springer-Verlag, p. 129-145.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, **31**(1):71-88.
- Sues, H.-D. & Olsen, P.E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. *Science*, **249**:1020-1023.
- Sues, H.-D.; Olsen, P.E. & Carter, J.G. 1999. A late Triassic traversodontid cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**:351-354.
- Tatarinov, L.P. 1973. Cynodonts of Gondwanan habit in the Middle Triassic of the USSR. *Palaeontological Journal*, **7**(2):200-205.
- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. & Chemale, F. Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**:85-105.

Received in November, 2006; accepted in April, 2007.