

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**Um Novo e Peculiar Cinodonte Traversodontídeo para o
Triássico Médio do Rio Grande do Sul e suas Implicações para
a Paleoecologia de Cynodontia**

Míriam Reichel

Orientador: **Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz**

Co-Orientadora: **Prof^a. Dr^a. Marina Bento Soares**

Comissão Examinadora: **Prof. Dr. José Fernando Bonaparte**

Prof. Dr. Mario Cozzuol

Prof^a. Dr^a. Cristina Vega Dias

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito para obtenção do título
de Mestre em Ciências

Reichel, Miriam

Um novo e peculiar Cinodonte Traversodontídeo para triássico médio do Rio Grande do Sul e suas implicações para a Paleoecologia de Cynodontia. / Miriam Reichel. - Porto Alegre : UFRGS, 2006.

[145 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2006.

1. Paleoecologia. 2. Cynodontia. 3. Traversodontidae. 4. Triássico Médio. 5. Formação Santa Maria. 6. Rio Grande do Sul. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

AGRADECIMENTOS

- Ao professor Dr. José Fernando Bonaparte, pelos ensinamentos a respeito dos cinodontes, por estimular este trabalho, contribuindo com importantes comentários, e pela grande dedicação à paleontologia e àqueles que por ela se interessam.
- Ao professor Dr. Cesar Leandro Schultz, por orientar este trabalho, por sempre tornar o ambiente de trabalho agradável, pelos conselhos e pela amizade.
- À professora Dra. Marina Bento Soares, por me trazer para o mundo dos cinodontes, pela paciência e didática de fundamental importância para este trabalho, pelo carinho e pela amizade.
- Às colegas Paula C. D. Dias, Cristina B. Machado e Bianca M. Mastrantonio por sempre me lembrarem da importância dos amigos de verdade, por serem grandes colegas de trabalho e por todas as saídas a campo, que, graças a elas, se tornaram inesquecíveis.
- Ao técnico do Museu Guido Borgomanero de Mata (RS), Claudio Salla Bortolaz, pela dedicação à paleontologia e por auxiliar neste trabalho.
- À secretária de turismo de Mata (RS), Andréa Battaglin Caffaro, por permitir o empréstimo dos materiais descritos neste trabalho.
- Ao CNPq, pelo auxílio financeiro.
- Aos colegas e amigos do departamento de paleontologia, pelas muitas trocas de conhecimentos e pelos momentos de descontração.
- À minha família pelo apoio aos meus projetos de vida e por sempre estimular o meu trabalho.

- A Bruno Parisotto Guimarães pelo amor, dedicação, apoio e carinho, presentes em todos os momentos e essenciais para a conclusão deste trabalho.

RESUMO

A falta de consenso acerca da filogenia dos cinodontes parece sugerir que muitas das características usadas para estabelecer hipóteses filogenéticas para os mesmos podem representar convergências adaptativas, decorrentes da grande diversificação deste grupo ao longo do Triássico. Apesar da separação entre Probainognathia e Cynognathia, um mosaico de caracteres primitivos e derivados ocorre em ambos os clados, dificultando a interpretação de suas relações filogenéticas. A mesma situação ocorre dentro da Família Traversodontidae (Cynognathia), onde algumas formas (e.g. *Exaeretodon*), em algumas análises, aparecem mais próximas aos mamíferos do que muitos Probainognathidae. A descrição de uma nova forma de traversodontídeo, aqui apresentada, fornece dados adicionais para esta discussão, especialmente do ponto de vista da paleoecologia. No crânio do novo táxon, o desgaste dos pós-caninos, a morfologia do quadrado e a expansão antero-posterior das fossas paracaninas indicam um movimento postero-dorsal da mandíbula e uma oclusão bastante precisa, que poderia ser empregada na maceração de plantas. No pós-crânio, a lâmina ilíaca e as costelas apresentam protuberâncias ósseas semiglobulares ao longo de sua borda dorsal. A lâmina ilíaca apresenta ainda uma área ampla para origem de músculos, as vértebras da região lombar são fusionadas e as costelas apresentam placas costais, similares às presentes em *Thrinaxodon*, *Cynognathus* e *Diademodon*. Este reforço ósseo na região lombar indica que este traversodontídeo tinha uma estrutura forte o bastante para suportar uma postura mais ereta nos membros posteriores. As protuberâncias nas costelas e ílio indicam uma adaptação extrema, provavelmente relacionada à defesa contra predadores ou hábitos sociais (disputas intra-específicas). A oclusão dentária precisa e a postura ereta dos membros posteriores são características derivadas do novo táxon que reforçam a idéia de que algumas características “mamalianas” surgiram bastante anteriormente à origem dos mamíferos (e mais de uma vez entre os cinodontes não-mamalianos). Por outro lado, a morfologia dentária e a presença de placas costais são caracteres primitivos, confirmando o padrão em mosaico da evolução do grupo.

ABSTRACT

The lack of consensus about the phylogeny of cynodonts suggests that many of the characteristics used to establish phylogenetic hypotheses to them could represent adaptive convergences, caused by the great diversification of this group during the Triassic. In spite of the separation between Probainognathia and Cynognathia, a mosaic of primitive and derived characters in both clades difficults the interpretation of their phylogenetic relationships. The same situation occurs within the Family Traversodontidae (Cynognathia), in which some forms (e.g. *Exaeretodon*) seem to be more closely related to mammals than many Probainognathidae are, in some analyses. The description of a new traversodontid, here presented, provides additional data to that discussion, especially in the paleoecological point of view. In the skull of the new taxon the tooth wearing, the morphology of the quadrate and the antero-posterior expansion of the paracanine fossae indicate a postero-dorsal movement of the lower jaw and a very precise occlusion, which could be employed on plant maceration. In the postcranium, the iliac blade and the ribs present osseous semiglobular protuberances along their dorsal border. The iliac blade also presents a wide area for the origin of muscles, the vertebrae of the lumbar region are fused and the ribs present costal plates, similar to those present in *Thrinaxodon*, *Cynognathus* and *Diademodon*. This osseous reinforcement on the lumbar region indicates that this traversodontid had a structure strong enough to maintain a more erected posture on hindlimbs. The protuberances on ribs and ilium indicate an extreme adaptation, probably related to defenses against predators or social habits (intra-specific disputes). The precise dental occlusion and the erected posture of hindlimbs are derived features of the new taxon which reinforce the idea that some “mammalian” characteristics appeared well before the origin of mammals (and more than once among the non-mammalian cynodonts). The dental morphology and the presence of costal plates, on the other side, are primitive characters, confirming the mosaic pattern for the evolution of the group.

Um Novo e Peculiar Cinodonte Traversodontídeo para o Triássico Médio do Rio Grande do Sul e suas Implicações para a Paleoecologia de Cynodontia

ÍNDICE

1. Introdução.....	1
2. Bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul.....	6
2.1. Posicionamento Bioestratigráfico dos Cinodontes não-mamalianos Triássicos do Rio Grande do Sul.....	7
3. As Relações de Parentesco entre Cinodontes não-mamalianos e Mamíferos.....	9
4. Os Cinodontes não-mamalianos da América do Sul.....	17
5. A Família Traversodontidae.....	19
6. Paleoecologia dos Cinodontes não-mamalianos.....	33
7. Referências Bibliográficas.....	50
8. Anexo.....	72

1. Introdução

Os cinodontes compõem um clado monofilético cujos representantes atuais são os mamíferos. Desta forma, é entre os cinodontes que está incluída a parte final da história de origem dos mamíferos, que se iniciou muito mais cedo, entre os primeiros sinápsidos (Fig. 1).

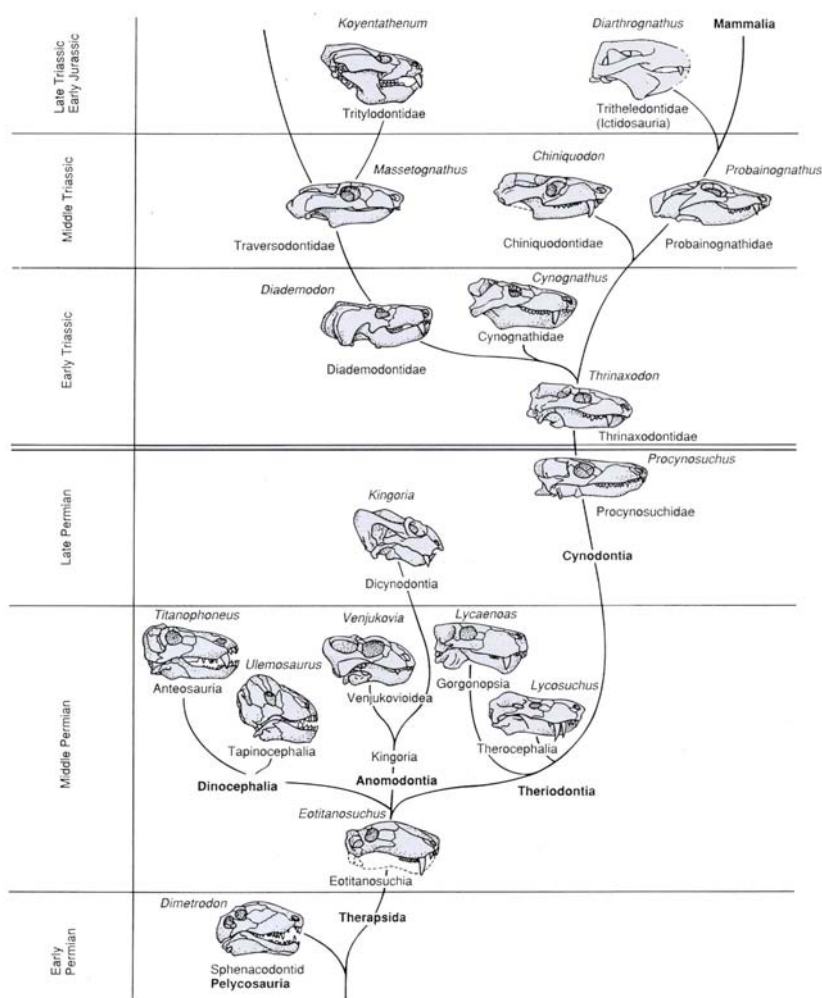


Figura 1: Cladograma representando as relações entre os sinápsidos. Retirado de Kardong (1995).

O clado *Synapsida* é caracterizado pela presença de uma única abertura temporal no crânio, destinada à fixação da musculatura mandibular (Carroll, 1988).

Do Carbonífero Superior ao Permiano Superior os sinápsidos mais diversificados e dominantes foram os pelicossauros (ordem *Pelycosauria*), pelo tamanho avantajado e pelas grandes proporções cranianas e dentes relativamente diferenciados (tanto em grupos herbívoros quanto carnívoros) (Carroll, 1988). No final do Permiano, os pelicossauros foram substituídos por outro grupo de sinápsidos mais avançados: os terápsidos (ordem *Therapsida*). A transição entre pelicossauros e terápsidos não é bem documentada, mas a estreita relação entre os dois grupos foi sugerida por Cope (1878) e mais tarde por Romer e Price (1940) e ainda Olson (1944), sendo aceita até os dias de hoje. O grupo dos pelicossauros sphenacodontídeos é atualmente reconhecido como o grupo-irmão dos terápsidos (Fig. 2) com base na presença da lâmina refletida no angular (Romer e Price, 1940), além de outros caracteres listados por Hopson e Barghusen (1986), como: (1) perda do processo zigomático do quadratojugal, substituído por processo esquamosal; (2) caninos grandes, comprimidos transversalmente e com bordas mesial e distal cortantes; (3) aumento do maxilar em altura, eliminando o contato do lacrimal com a narina externa; (4) processo retroarticular do articular ventralmente orientado e (5) processo paroccipital alongado e direcionado ventrolateralmente.

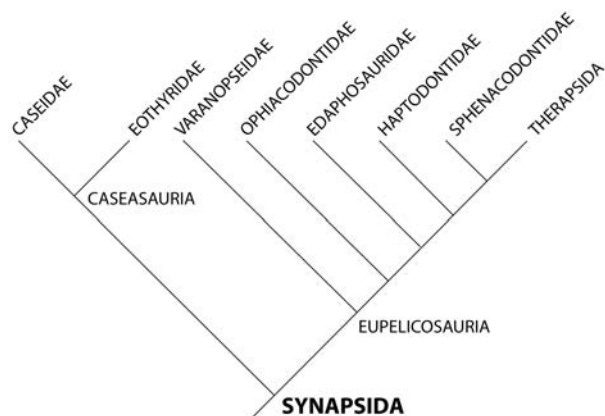


Figura 2: Cladograma dos Synapsida. Retirado de Hopson (1991).

Therapsida é um táxon monofilético representado por todos os Synapsida “não-pelicossauros”, incluindo Mammalia (Hopson e Barghusen, 1986). Trata-se de um grupo bem caracterizado, com 11 sinapomorfias de crânio e mandíbula listadas por Hopson e Barghusen (1986), entre elas a fenestra temporal alargada, a perda do supratemporal, o esquamosal com entalhe na superfície posterior (meato auditivo externo), e a vacuidade interpterigóide reduzida.

Os melhores registros fósseis de terápsidos do final do Permiano (Sul da África, Zâmbia e Tanzânia) refletem ambientes de rios calmos, com lagos, pântanos e florestas. O clima era frio e sazonal, com estações secas e úmidas. A flora descrita é a de *Glossopteris*. Os terápsidos mais comuns eram os dicinodontes (anomodontia), gorgonópsios e terocefálios (Fig. 3). Apenas no final do Permiano superior é que surgem os cinodontes, com uma diversidade pouco significativa (Kemp, 2005). As relações entre estes grupos estão representadas no cladograma da figura 4.

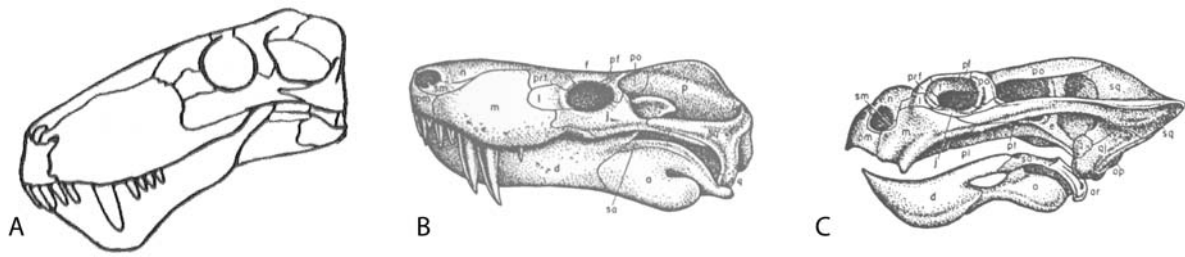


Figura 3: Principais grupos de terápsidos do Permiano Superior. A, gorgonópsios (*Lycaenops*) (modificado de Carroll, 1988), B, terocefálios (*Lycosuchus*) (segundo Romer, 1968) e C, dicanodontes (*Dicynodon*) (segundo Romer, 1968). Não estão em escala.

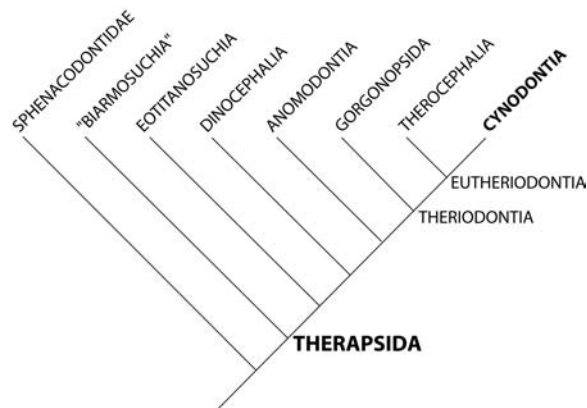


Figura 4: Cladograma sobre as relações dos terápsidos. Os dicanodontes estão incluídos em anomodontia. Modificado de Hopson (1994).

Os cinodontes compartilham muitas características com os terocefálios e os dois são incluídos no grupo Eutheriodontia. As principais características compartilhadas por estes dois grupos, segundo Kemp (2005) são: (1) estreitamento do teto craniano na região intertemporal, dado pela expansão medial das fenestras temporais, de modo que a crista sagital fica alongada e estreita; (2) redução dos ossos pós-orbitais e pós-frontais; (3) alargamento do epipterigóide; (4) processo discreto do proótico que contata o ramo quadrado do pterigóide; (5) divisão da coluna vertebral em regiões torácica e lombar, com

as costelas lombares curtas, horizontalizadas e fixas (imóveis); (6) tendência a alongar o ílio e reduzir o púbis na cintura pélvica.

O grupo dos cinodontes foi o último entre os terápsidos a surgir no registro fóssil e seus primeiros representantes conhecidos vêm do Permiano Superior da África do Sul e Rússia (Kemp, 1982; Hopson e Barghusen, 1986; Hopson, 1991).

Com a grande extinção do limite Permo-Triássico, em que 90% da biota terrestre foi extinta, no entanto, o cenário mudou drasticamente. Uma grande alteração paleoambiental pode ser notada após este evento. Já no início do Triássico, um clima semi-árido é descrito por diversos autores (e. g. Robinson, 1973; Hallam, 1985; Parrish *et al.*, 1986), implicando em flutuações extremas de temperatura do dia para a noite. A vegetação também sofre alterações drásticas, e a flora *Glossopteris* passa a ser substituída pela flora *Dicroidium*.

Acompanhando essas alterações, a fauna de terápsidos também sofreu muitas perdas, incluindo todos os gorgonópsios, muitos dicinodontes, os últimos terocefálios de grande porte e os cinodontes procinosuquídeos. Por outro lado, alguns cinodontes sobreviveram a este evento, como *Cynosaurus*, *Galesaurus* e *Thrinaxodon* que deram início a uma nova e ampla diversificação do grupo, juntamente com os dicinodontes kannemeyerídeos, os únicos remanescentes dentre os dicinodontes.

Deste modo, durante o Triássico, apenas estas duas linhagens de terápsidos tiveram destaque. Os dicinodontes, mesmo sofrendo uma grande perda de diversidade, continuaram sendo um grupo importante, passando a ser os maiores e mais abundantes herbívoros do planeta. Os cinodontes, por sua vez, atingiram uma abundância e diversidade muito maior do que durante o

Permiano. Ambos os grupos atingiram uma distribuição cosmopolita antes do final do Triássico Médio.

Com o recente crescimento nas descobertas de cinodontes não-mamalianos, seu registro no mundo todo foi bastante incrementado, de modo que muitas novas possibilidades neste campo de estudos foram abertas. As relações filogenéticas do grupo sofreram importantes modificações com o advento de novas informações sobre espécies já descritas e a descrição de muitos novos táxons. Além disso, áreas antes pouco exploradas, como a paleoecologia (e mesmo a fisiologia) destes animais passaram a participar de forma muito mais intensa das discussões científicas, especialmente no que diz respeito à transição cinodonte-mamífero.

Nesse contexto, a presente monografia pretende apresentar um panorama geral sobre a evolução dos conhecimentos acerca dos cinodontes triássicos do Rio Grande do Sul e das contribuições que a descrição de um novo táxon [apresentado no artigo anexo, intitulado “*A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Santa Maria Formation (Middle Triassic of Rio Grande do Sul, Southern Brazil)*”], pode trazer para esta discussão.

2. Bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul

Em termos bioestratigráficos, a fauna de tetrápodes da Formação Santa Maria pode ser atualmente dividida em quatro unidades (Fig. 10): (1) a Zona de Therapsida, (Mesotriássico), (2) a Biozona de Traversodontídeos, (3) a Zona de Rhynchosauria (Carniano) e (4) a Cenozona de Ictidosauria (Eonorianos) (Rubert e Schultz, 2004).

2.1 Posicionamento Bioestratigráfico dos Cinodontes não-mamalianos Triássicos do Rio Grande do Sul

Em termos bioestratigráficos, a fauna de tetrápodes da Formação Santa Maria pode ser atualmente dividida em quatro unidades (Fig. 10): (1) a Cenozona de Therapsida, (Mesotriássico = Ladiniano), (2) a Biozona de Traversodontídeos (Meso/Neotriássico), (3) a Zona de Rhynchosauria (Neotriássico = Carniano) e (4) a Cenozona de Ictidosauria (Neotriássico = Eonoriano) (Rubert e Schultz, 2004).

PERÍODO	IDADE RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		CENOZONAS	LITOESTRATIGRAFIA		SEQUÊNCIA DEPOSICIONAL
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL
RÉTICO						MATA	III
NORIANO	COLORADENSE	LA ESQUINA			LOS COLORADOS		
CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	BOTUCARÁ	CENOZONA DE ICTIDOSAURIA		CATURRITA	II
			ALEMOA	RHYNCHOSAURIA	ISCHIGUALASTO		
LADINIANO	CHAÑARENSE			Biozona de Traversodontídeos	LOS RASTROS	SANTA MARIA	
		LOS CHAÑARES	CHINIQUE	THERAPSIDA	LOS CHAÑARES		

Figura 10: Correlações estratigráficas entre o Brasil e a Argentina para o Triássico Médio-Superior. Retirado de Rubert e Schultz (2004).

A Zona de Therapsida é dominada pela presença de sinápsidos terápsidos, especialmente o dicinodonte herbívoro *Dinodontosaurus*, além de alguns táxons de cinodontes (que serão citados adiante), incluindo o novo traversodontídeo descrito no trabalho em anexo.

Na Biozona de Traversodontídeos a fauna é caracterizada pela predominância absoluta de cinodontes (Abdala *et al.*, 2001). Dentre os mais de 50 espécimes até o momento coletados nesta zona – que serão comentados adiante - os únicos registros não pertencentes a este grupo são um único espécime de um pequeno arcossauro (provavelmente afim a *Rhadinosuchus*, segundo Machado e Kischlat, 2003), e um espécime de dicinodonte com presa, de classificação indeterminada.

Os rincossauros hyperodapedontídeos (Diapsida, Archosauromorpha) dominam a Zona de Rhynchosauria, onde também ocorrem táxons de cinodontes não-mamalianos (que serão discriminados nos itens subseqüentes).

Por último, na Cenozona de Ictidosauria, criada por Rubert e Schultz (2004), predominam pequenos cinodontes não-mamalianos bastante avançados (os “Ictidossauros”), além de esfenodontídeos, um procolofonídeo avançado (*Soturnia caliodon* Cisneros e Schultz, 2003), *Guaibasaurus* (Bonaparte *et al.*, 1999), um pequeno dinossauro terópode, o dicinodonte *Jachaleria candelariensis* (Araújo e Gonzaga, 1980), dentes isolados de arcossauro (Dornelles, 1992) e parte do *rostrum* de um fitossauro (Kischlat e Lucas, 2003). Desse modo, os cinodontes não-mamalianos não apenas estão presentes em todas as biozonas definidas para o Triássico sul-rio grandense como dão nome a

duas delas, atestando a importância do grupo no cenário da paleontologia de vertebrados do Estado.

3. As Relações de Parentesco entre Cinodontes não-mamalianos e Mamíferos

O grupo *Cynodontia* foi estabelecido, em 1860, por Richard Owen, inicialmente como uma subdivisão da ordem *Anomodontia*, que na época incluía todos os terápsidos. Naquele momento, o grupo incluía apenas *Galesaurus* e *Cynochampsa laniaria* Owen, sendo o último representado por um espécime mal preservado, considerado atualmente como provavelmente *Diademodon* (Battail, 2001).

Mais tarde, Owen (1876) separa as formas com dentição reduzida (*Anomodontia* = atualmente, os dicinodontes) das com dentição do tipo carnívora (*Theriodontia*), que englobava os *gorgonópsios* (como *Lycaenops*), *terocefálios* (como *Lycosuchus*), cinodontes e, equivocadamente, o anápsido *Procolophon*.

Seeley, em 1890 e 1895, definiu os cinodontes pela dentição carnívora e acabou criando outro grupo, chamado *Gomphodontia*, que incluía *Diademodon*, *Trirachodon* e *Tritylodon* (Fig. 5), nos quais os dentes pós-caninos são alargados transversalmente. Ele admitiu, no entanto, que *Cynodontia* e *Gomphodontia* seriam grupos muito próximos, uma vez que “não há diferenças fundamentais no esqueleto para separar *Gomphodontia* de *Cynodontia*” (Seeley, 1895).

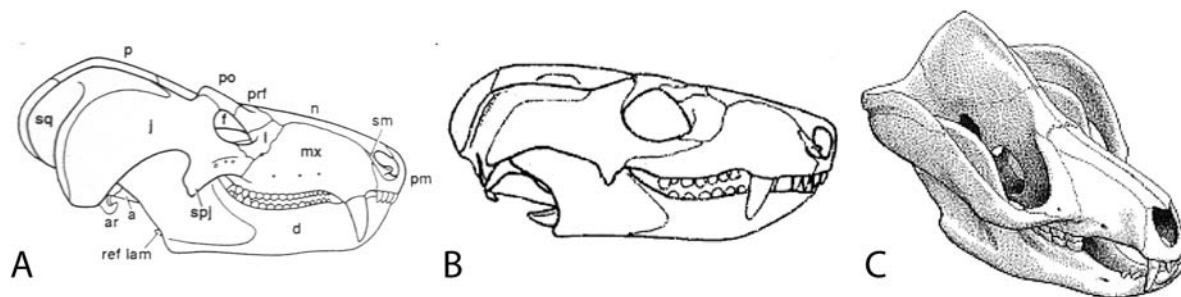


Figura 5: Crânios de gonfodontes. A, *Diademodon* (retirado de Hopson e Kitching, 2001), B, *Trirachodon* (modificado de Rubidge e Sidor, 2001) e C, *Tritylodon* (disponível em www.museums.org.za). Não estão em escala.

Entre os anos de 1928 e 1942, Friedrich von Huene descreveu, para a formação Santa Maria (Rio Grande do Sul), os gêneros *Chiniquodon*, *Traversodon*, *Gomphodontosuchus* e *Belesodon* (este último posteriormente considerado, por Abdala e Giannini (2002), como uma forma juvenil de *Chiniquodon*). O primeiro a ser descrito, em 1928, foi *Gomphodontosuchus*, através de materiais enviados do Rio Grande do Sul para a Alemanha, onde Huene o descreveu e classificou como pertencente à família Diademodontidae. Mais tarde, durante sua expedição ao Brasil, Von Huene (1935-1942) descreveu *Traversodon* e criou então a família Traversodontidae, para agrupar este gênero juntamente com *Gomphodontosuchus*. *Chiniquodon*, por sua vez, possuía uma dentição tipicamente carnívora, de modo que Huene criou, para incluí-lo, uma família à parte, denominada Chiniquodontidae.

Mais tarde Broom (1932) faz uma detalhada descrição anatômica dos cinodontes (que passaram a incluir os gonfodontes), e cria o grupo *Ictidosauria*, representado por teriodontes pouco conhecidos e muito avançados, e *Tritylodon*, que ele considerava um mamífero primitivo.

Na década de 50, muitos achados de cinodontes na bacia de Karroo (África), Rússia, América do Sul (Argentina e Brasil), Europa e China

permitiram grandes avanços no conhecimento destes animais. Haughton e Brink (1954) concluíram que tanto os Ictidosauria quanto *Tritylodon* seriam cinodontes avançados. Watson e Romer (1956) ampliaram a definição de Ictidosauria, de modo que ela passasse a incluir *Tritylodon*. Mais tarde, o termo Ictidosauria perde validade e *Tritylodon* passa a fazer parte da família Tritylodontidae (Hopson e Barghusen, 1972).

Durante as décadas de 60 e 70 muitos novos cinodontes foram encontrados na América do Sul (Argentina e sul do Brasil), sendo descritos principalmente por Bonaparte, Barberena e Romer. Alguns exemplos importantes são *Massetognathus* (Romer, 1967), um traversodontídeo bastante abundante tanto no Brasil quanto na Argentina, *Probainognathus* (Romer, 1969b), considerado um grupo próximo dos mamíferos, devido a uma suposta dupla articulação mandibular, *Therioherpeton* (Bonaparte e Barberena, 1975), também considerado muito próximo dos mamíferos, e *Probelesodon* (Romer, 1969), pertencente à família Chiniquodontidae (exclusiva da América do Sul), e que, mais tarde, foi reconhecido como juvenil de *Chiniquodon* (Abdala e Giannini, 2002). Algumas novas formas também foram encontradas na Rússia e na China. No Eotriássico da Antártida muitos espécimes de cinodontes puderam ser relacionados a espécies já conhecidas da África.

Em 1972, Hopson e Kitching organizam os diversos táxons de cinodontes não-mamalianos descritos até aquele momento nas famílias ilustradas na figura 6. Apesar de muitas destas famílias serem empregadas até hoje, as suas relações ainda são bastante confusas.

INFRAORDEM CYNODONTIA

SUPERFAMÍLIA CYNOGNATHOIDEA	SUPERFAMÍLIA TRITYLODONTOIDEA
Família Procynosuchidae	Família Diademodontidae
Família Galesauridae	Subfamília Diademodontinae
Família Cynognathidae	Subfamília Trirachodontinae
Família Chiniquodontidae	Subfamília Traversodontinae
Família Tritheledontidae	Família Tritylodontidae

Figura 6: Classificação dos cinodontes não-mamalianos, de acordo com Hopson e Kitching (1972)

A década de 80 foi marcada por uma mudança no conceito da sistemática causada pelo desenvolvimento da cladística. O trabalho de Kemp (1982) foi uma primeira tentativa de organizar os terápsidos em um cladograma. No entanto, seu trabalho não inclui uma lista detalhada de caracteres e, portanto, dificulta críticas ou análises mais detalhadas.

Kemp (1982) definiu o clado *Eucynodontia* como o táxon parafilético que reunia os grupos de cinodontes avançados (exceto mamíferos): Cynognathidae, Chiniquodontidae, Probainognathidae, "gonfodontes", Tritylodontidae e Tritheledontidae. Posteriormente, o mesmo Kemp (1988) redefiniu *Eucynodontia* como táxon monofilético, através da inclusão de Mammalia (Fig. 7).

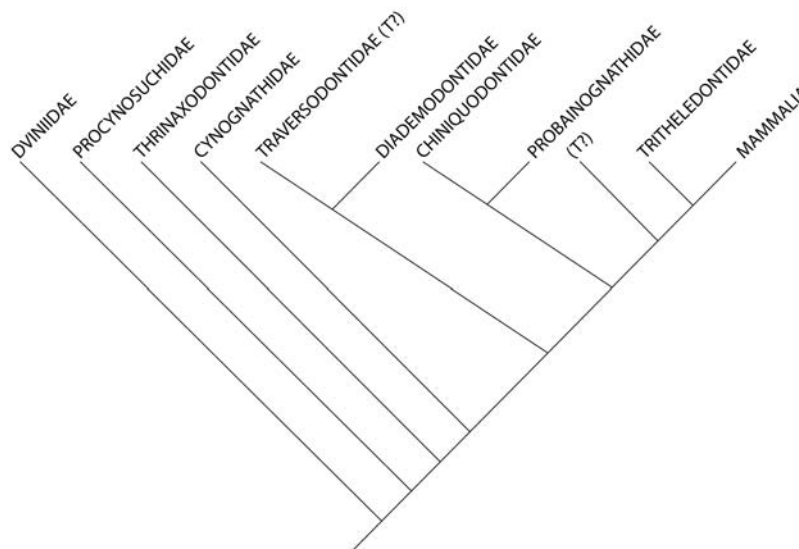


Figura 7: Cladograma representando as relações entre os grupos de cinodontes (Retirado de Kemp, 1988). T? = posições alternativas para Tritylodontidae (Segundo Hopson, 1991).

Com o avanço das pesquisas sobre cinodontes e a sua transição até os mamíferos, muitos autores (e.g. Hopson e Barghusen, 1986; Rowe, 1988; Wible, 1991; Crompton e Luo, 1993; Luo, 1994; Luo *et al.*, 2002; Bonaparte *et al.*, 2003; entre outros) passaram a adotar uma terminologia específica para facilitar as comparações, bem como a diferenciação entre os grupos que podem ser incluídos na transição cinodonte-mamífero. Hopson e Barghusen (1986) cunharam o termo “cinodontes não-mamalianos”, que se refere a todos os táxons de cinodontes, excluindo os cinodontes mamalianos¹.

Hopson e Kitching (2001) criaram o clado *Epicynodontia*, que seria o clado mais inclusivo, incluindo Mammalia e excluindo *Procynosuchus*. Este clado inclui, entre outros, *Galesaurus*, *Thrinaxodon* e eucinodontes (Fig. 8).

¹ Mesmo assim, apesar do reconhecimento de que Mammalia está incluído em Cynodontia, o uso da expressão “cinodontes mamalianos” para denominar mamíferos em contraponto à expressão “cinodontes não-mamalianos” não tem tido a mesma aceitação, uma vez que ainda há uma forte tendência de se tratar Mammalia como uma categoria taxonômica à parte de Cynodontia (Soares, 2004). Por isso, empregaremos neste trabalho os termos mamífero e/ou Mammalia quando nos referirmos ao clado mais inclusivo dentro de Cynodontia, da mesma forma que no trabalho de Soares (2004).

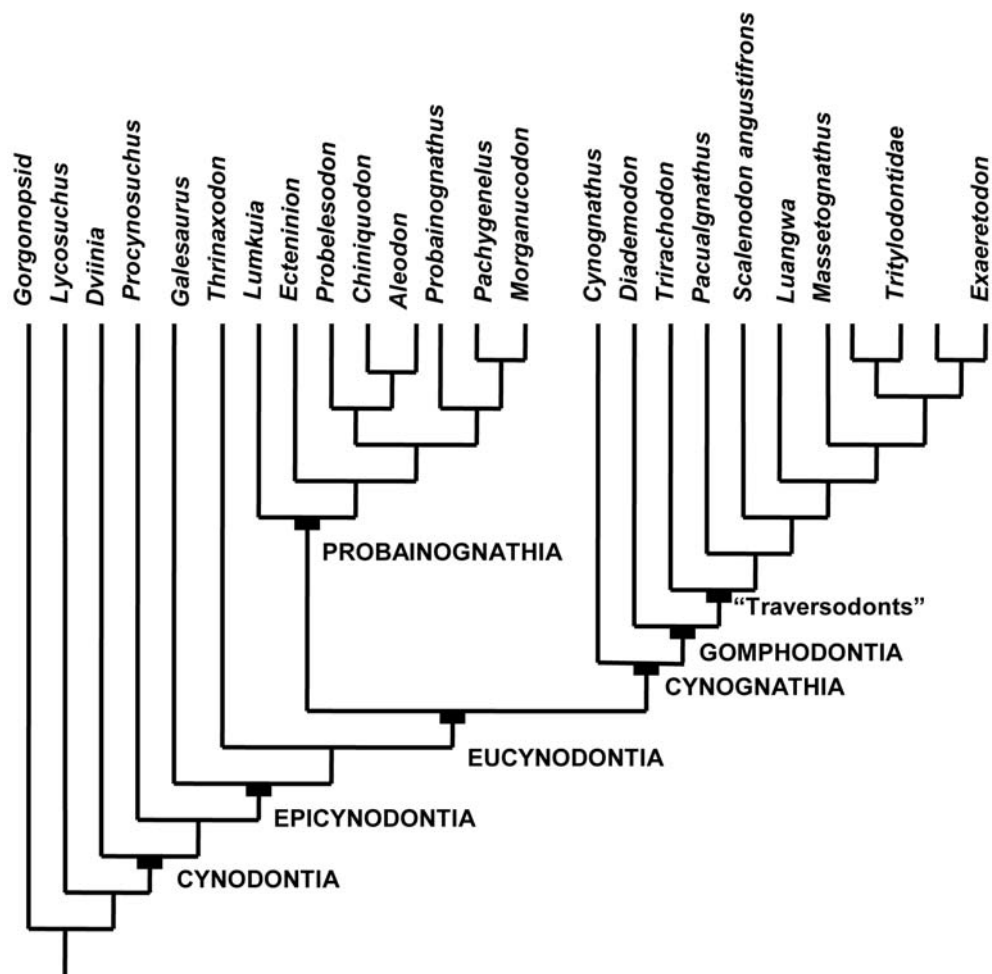


Figura 8: Cladograma de Hopson e Kitching (2001) mostrando sua hipótese de relações entre os cinodontes não-mamalianos.

O reconhecimento do clado Eucynodontia é consenso entre diversos autores (e.g. Sues, 1985; Hopson e Barghusen, 1986; Rowe, 1988, 1993; Kemp, 1988; Wible, 1991; Hopson, 1991; Lucas e Luo, 1993; Luo, 1994; Martinez *et al.*, 1996; Hopson e Kitching, 2001; Bonaparte *et al.*, 2003). No entanto, as relações entre os táxons que compõem este clado ainda não foram bem estabelecidas. Muitos trabalhos vêm sendo publicados desde 1982, discutindo principalmente as hipóteses acerca da origem dos mamíferos. Todos estes trabalhos acabaram gerando duas fortes correntes, em que duas famílias

de cinodontes não-mamalianos bastante avançados (e que compartilham muitas características com os mamíferos), *Tritylodontidae* e *Tritheledontidae* (Fig. 9), passaram a disputar a posição de grupo-irmão dos mesmos.

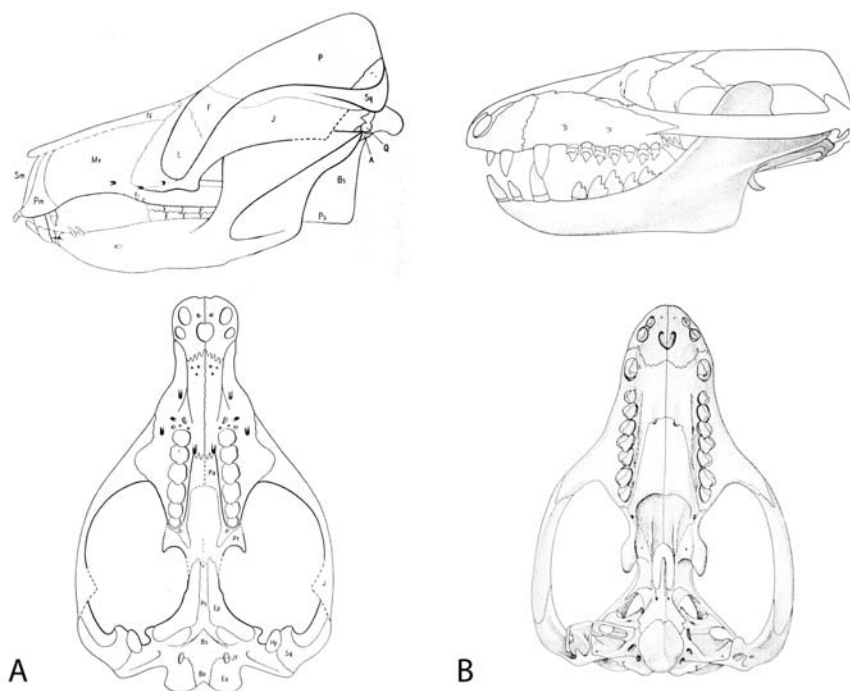


Figura 9: Crânios de dois cinodontes não-mamalianos avançados. A, *Oligokyphus* (Tritylodontidae) (retirado de Kühne, 1956) e B, *Pachygenelus* (Tritheledontidae) (retirado de Hopson, em prep.). Não estão em escala.

A hipótese Tritylodontidae-Mammalia foi sugerida por Kemp (1982; 1983) e reforçada por Rowe (1988), Wible (1991), Wible e Hopson (1993) e Martinez *et al.* (1996).

Já a hipótese Tritheledontidae-Mammalia foi proposta por Hopson e Barghusen (1986) e apoiada por Shubin *et al.* (1991), Hopson (1991), Crompton e Luo (1993), Lucas e Luo (1993), Luo (1994), Luo e Crompton (1994), Sidor e Hopson (1998), Hopson e Kitching (2001) e Luo *et al.* (2002).

O grande número de trabalhos apoiando uma ou outra hipótese mostra, justamente, que ambas ainda apresentam fragilidades em alguns aspectos anatômicos, segundo Luo (1994). Ele aponta como a maior dificuldade da hipótese Tritylodontidae-Mammalia o fato de muitas das características apomórficas dos tritylodontídeos serem mais derivadas do que as suas correspondentes nos mamíferos primitivos, como *Sinoconodon* e *Adelobasileus* (e.g. a taxa reduzida de substituição dentária e o processo paroccipital hipertrofiado). Por outro lado, a principal fraqueza da hipótese Tritheledontidae-Mammalia, segundo Luo (1994) é que muitas características dos tritheledontídeos são primitivas demais para representar uma grande proximidade com os mamíferos (e.g. a órbita e a caixa craniana).

Recentemente, Bonaparte *et al.* (2003) descreveram dois novos táxons de cinodontes muito avançados: *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis*, provenientes da Formação Caturrita (Triássico Superior do Rio Grande do Sul). Neste trabalho, eles são sugeridos como o grupo-irmão dos mamíferos. Pouco mais tarde, Bonaparte *et al.* (2005) complementam seu trabalho anterior com uma análise filogenética mais detalhada, que levou os autores à conclusão de que: 1) estes dois novos táxons estariam realmente mais intimamente relacionados aos mamíferos do que os tritheledontídeos e 2) os tritylodontídeos seriam o grupo-irmão dos traversodontídeos, em uma posição ainda mais distante dos mamíferos.

Deste modo, o trabalho de Bonaparte *et al.* (2005) exclui os tritylodontídeos da linha evolutiva que leva aos mamíferos (Clado Probainognathia) e os coloca no clado Cynognathia (vinculados aos

traversodontídeos), como proposto também por Hopson e Kitching (2001) (Fig. 8).

Portanto, as supostas “sinapomorfias” compartilhadas por tritilodontídeos e mamíferos poderiam ser tratadas como homoplasias. Convergências adaptativas de caracteres derivados são bastante comuns entre os cinodontes não-mamalianos (e justamente por isso é tão difícil estabelecer as relações entre os grupos com uma boa precisão). De fato, muitas dessas “feições mamalianas” apresentadas pelos tritilodontídeos já estavam se desenvolvendo também nos traversodontídeos.

4. Os Cinodontes não-mamalianos da América do Sul

No Rio Grande do Sul (Brasil) e Argentina o sucesso dos eucinodontes está muito bem documentado.

Em 1943, Cabrera descreve para a Formação Ischigualasto (Argentina) o traversodontídeo *Exaeretodon*, mais tarde também identificado para a formação Santa Maria por Barberena (1974) e por Abdala *et al.* (2002).

A partir da década de 60, muitos novos gêneros de cinodontes não-mamalianos foram descritos para a Argentina e o Rio Grande do Sul.

Na Argentina, Bonaparte (1969a) descreveu *Cynognathus minor*, uma importante descoberta na Formação Puesto Viejo, uma vez que este gênero também ocorre na África, servindo como uma importante ferramenta de correlação estratigráfica para o Triássico Inferior. Em 1970, Romer descreveu *Probainognathus jenseni* para a Formação Los Chañares. Bonaparte (1972) descreveu *Cromptodon mamiferoides*, um galesaurídeo da Formação Rio

Mendoza, e logo em seguida o mesmo Bonaparte (1980) também descreveu *Chaliminia musteloides*, um cinodonte não-mamaliano muito derivado da Formação Los Colorados. Mais tarde, em 1996, Martinez *et al.* descreveram o gênero carnívoro *Ecteninion* para a Formação Ischigualasto.

No Brasil, Bonaparte e Barberena (1975) descreveram *Therioherpeton cagnini* para a Formação Santa Maria, apontado como um possível “ancestral” dos mamíferos.

Muito mais tarde, Abdala e Ribeiro (2000) descrevem *Charruodon tetracuspídatu*s (Formação Santa Maria), com uma dentição muito semelhante a *Therioherpeton*, sendo por isso incluído na família Therioherpetidae.

Em 2001, Abdala *et al.* descreveram uma nova fauna para as camadas Mesotriássicas da Formação Santa Maria, na qual restos de pelo menos 39 espécimes de cinodontes traversodontídeos e três cinodontes chiniquodontídeos foram encontrados. Esta fauna levou à proposição de uma nova biozona para o Triássico gaúcho, denominada Biozona de Traversodontídeos, justamente em função da predominância quase absoluta destes nas associações fossilíferas descritas. Abdala e Ribeiro (2002) descrevem três novos morfótipos de traversodontídeos para esta Biozona, que, ao que tudo indica, ainda abriga muitas novas espécies de cinodontes (especialmente traversodontídeos). Um destes foi descrito, mais tarde, por Abdala e Ribeiro (2003), como *Santacruzodon hopsoni*.

Ainda em 2001, Bonaparte e Barberena ampliam as informações sobre *Therioherpeton* e redefinem *Thrinaxodon brasiliensis* (Barberena *et al.*, 1987) como *Prozostrodon brasiliensis*.

Recentemente, gêneros bastante derivados de cinodontes não-mamalianos foram descobertos na Formação Caturrita, na Cenozona de Ictidosauria, como *Riograndia guaibensis* (Bonaparte *et al.*, 2001), *Irajatherium hernandezii*, um novo tritheledontídeo (Martinelli *et al.*, 2005), e, finalmente, *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis* (Bonaparte *et al.* 2003).

O grupo dos traversodontídeos certamente é o mais abundante e diversificado nos registros fósseis da Argentina e Rio Grande do Sul. Além do gênero *Exaeretodon*, citado acima, foram descritos ainda *Ischignathus sudamericanus* (Bonaparte, 1963c), para a Formação Ischigualasto (Neotriássico); *Massetognathus pascuali* e *Massetognathus teruggii* (Romer, 1967), para a Formação Los Chamares (Mesotriássico), *Pascualgnathus polanski* (Bonaparte, 1966), *Andescynodon mendozensis* (Bonaparte, 1969b) e *Rusconiodon mignonei* (Bonaparte, 1970), para a Formação Rio Mendoza (Eotriássico), todos argentinos. No Rio Grande do Sul, os traversodontídeos descritos até o momento, todos provenientes da Formação Santa Maria, são: *Massetognathus ochagaviae* (Barberena, 1981) e *Luangwa sudamericana* (Abdala e Sa-Teixeira, 2004) - relacionado à espécie africana *Luangwa drysdalli* - ambos da Cenozona de Therapsida (Mesotriássico) e *Santacruzodon hosponi* (Abdala e Ribeiro, 2003) da Biozona de Traversodontídeos (Meso/Neotriássico).

5. A Família Traversodontidae

As características que definiam esta família, quando criada por Huene (1935-1942) incluíam a disposição do palatino, que é mais largo e estende-se mais à frente que em Diademodontidae e a borda póstero-lateral do maxilar, que é bastante expandida (Fig 11). Além disso, o autor também citou diferenças entre as dentições de traversodontídeos e diademodontídeos, apesar de ambas serem adaptadas para a trituração (característica que define os gonfodontes).

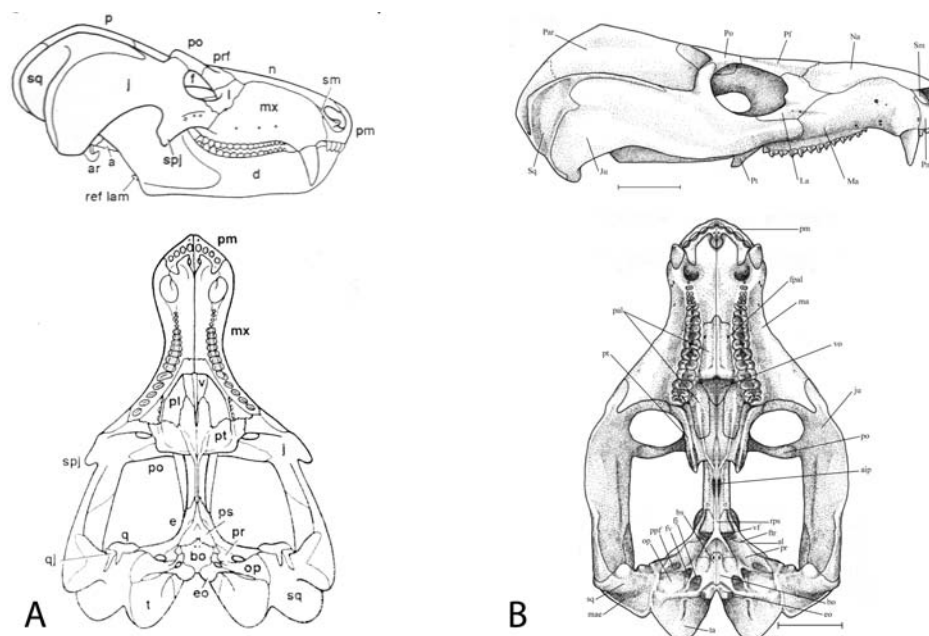


Figura 11: Crânios de A, *Diademodon*, um diademodontídeo (Retirado de Hopson e Kitching, 2001) e B, *Massetognathus pascuali*, um traversodontídeo (Retirado de Reichel e Schultz, 2004). Não estão em escala.

Inicialmente, esta família não teve uma boa aceitação (e.g. Watson e Romer, 1956; Lehman, 1961), uma vez que o próprio grupo dos gonfodontes (criado por Seeley, em 1890 e 1895 para incluir os gêneros *Diademodon*, *Trirachodon* e *Tritylodon*) ainda estava mal estabelecido.

Em 1957, Crompton e Ellenberger reconhecem, com base em características dentárias, que os gonfodontes evoluíram em pelo menos duas linhagens independentes: Diademodontidae e Traversodontidae. Neste mesmo trabalho, os autores salientam semelhanças entre a dentição dos tritilodontídeos e traversodontídeos e concluem que estas duas famílias seriam muito próximas.

Brink (1963) uniu Traversodontidae e Diademodontidae na superfamília Gomphodontoidea, que o autor considerou constituir-se de cinodontes avançados, em contraste à família dos cinodontes carnívoros, Cynognathoidea. Os tritilodontídeos ainda não tinham uma posição bem definida entre os gonfodontes.

Mais tarde, devido a muitos novos achados na América do Sul, Romer (1967) reconheceu três famílias como integrantes do grupo Gomphodontia: Diademodontidae, Traversodontidae e Trirachodontidae.

Hopson e Kitching (1972), colocaram a família Diademodontidae (com as subfamílias Diademodontinae, Traversodontinae e Trirachodontinae) dentro da superfamília Tritylodontoidea (criada por Simpson, em 1928), juntamente com a família Tritylodontidae, reconhecendo, desta forma, a proximidade destes grupos (Ver figura 6).

Barberena (1974) realizou um trabalho em que descreve novos materiais de *Traversodon stahleckeri*, além de criar uma nova espécie de traversodontídeo, *Massetognathus ochagaviae*. Neste trabalho, o autor ressalta as seguintes características cranianas da família, sendo algumas delas observáveis nas figuras 12 e 13: (1) cinodontes avançados, de hábitos principalmente herbívoros; (2) fileiras de pós-caninos tendem a se tornar

paralelas, de modo que as narinas internas e o palato se estreitam (e se alongam) e os últimos pós-caninos tendem a ficar em uma posição cada vez mais medial em relação à fossa subtemporal; (3) expansão lateral do osso maxilar em sua face palatal, formando o “*maxillary bulge*”, também como decorrência da tendência ao paralelismo das fileiras dentárias; (4) afastamento do jugal em relação à borda antero-medial da fossa subtemporal, com o maxilar ocupando este espaço; (5) tendência ao desaparecimento do ectopterigóide; (6) migração dos pós-caninos mandibulares para uma posição mais medial sobre o dentário; (7) tendência ao desenvolvimento do dentário; (8) as coroas dos pós-caninos maxilares e mandibulares são fundamentalmente distintas e apresentam uma especialização em seu bordo externo para o corte, enquanto a área côncava interna destina-se à trituração. Além disso, observa-se, nas formas mais derivadas, uma implantação oblíqua dos dentes em relação ao eixo mediano do crânio.

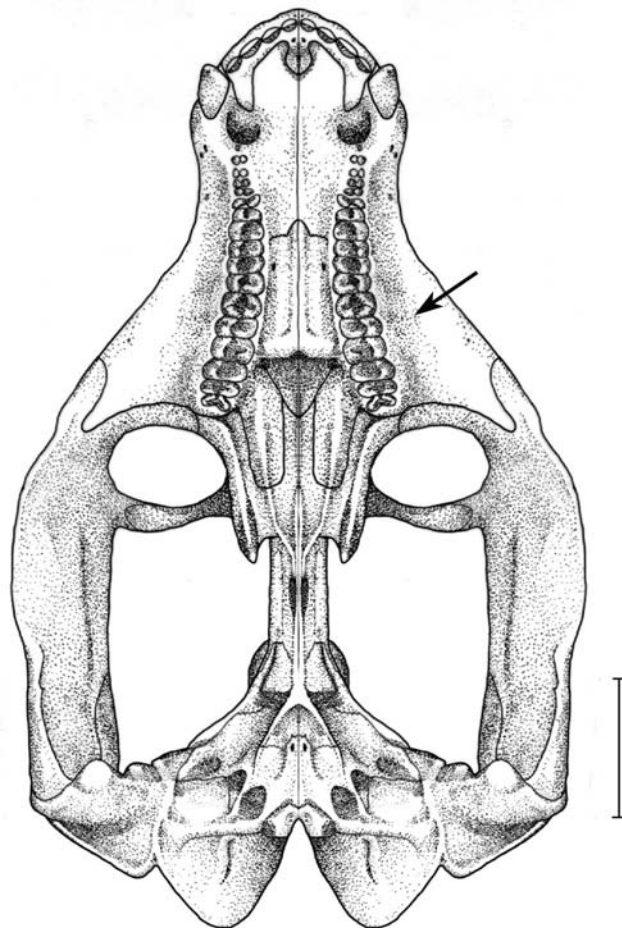


Figura 12: Vista palatal do crânio do traversodontídeo *Massetognathus pascuali*. Note o grau de paralelismo das fileiras de pós-caninos em grau bastante avançado e a grande expansão lateral do maxilar (*maxillary bulge*), indicada pela seta. Escala = 20 mm. Modificado de Reichel e Schultz (2004).

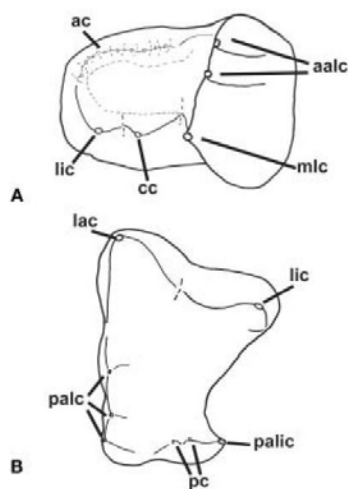


Figura 13: Pós-canino superior (A) e inferior (B) do traversodontídeo *Santacruzodon hopsoni*, em vista oclusal. Face labial = direita; face anterior = topo. Note a diferença no número de cúspides nos dois dentes. Retirado de Abdala e Ribeiro (2003).

Algumas destas características, no entanto, não contribuem para dar consistência à família (e.g. a tendência ao desenvolvimento do dentário, que é observada em todos os cinodontes não-mamalianos), por não se tratarem de sinapomorfias. Além destas características cranianas, Barberena (1974) também cita algumas características de pós-crânio para a família Traversodontidae. No entanto, as características citadas pelo autor referem-se apenas ao gênero *Exaeretodon*.

Jenkins (1970), em sua detalhada descrição do pós-crânio de *Massetognathus pascuali*, une estas informações àquelas sobre o pós-crânio de *Exaeretodon frenguelli* e *Pascualgnathus polanskii*, concluindo que *Exaeretodon* apresenta um padrão diferenciado em relação a outros cinodontes triássicos, pelas seguintes características: (1) os ossos de membros são mais robustos que em outros cinodontes; (2) presença de uma quilha pronunciada na clavícula anormalmente curta; (3) presença de um processo trocântérico extra, distalmente ao trocânter maior, na face ventral do fêmur e (4) ausência de especializações nas costelas. Desta forma, a utilização das características pós-cranianas de *Exaeretodon* como padrão para a família Traversodontidae provou-se desaconselhável.

O último item citado acima (ausência de especializações nas costelas) merece especial atenção neste trabalho. Em primeiro lugar, especializações nas costelas (Fig. 14) são bastante comuns nos cinodontes, incluindo traversodontídeos. Elas foram sugeridas por Jenkins (1970) como uma

característica primitiva, uma vez que o traversodontídeo *Pascualgnathus* (o gênero mais antigo – de idade Scitiana) apresenta o maior grau de especialização, seguido de *Massetognathus* (de idade Ladiniana), que apresenta uma redução nas especializações das costelas, e *Exaeretodon* (de idade Carniana), que apresenta costelas totalmente desprovidas de especializações. Por isso, Jenkins (1970) sugere que os traversodontídeos tenham, gradualmente, perdido as especializações nas costelas, de tal modo que *Exaeretodon*, o gênero mais derivado da família, apresentaria uma reversão de um padrão especializado. Jenkins (1970) sugere ainda que essa reversão pode ter se dado também nos galesaurídeos (um grupo bastante basal, que inclui, entre outros, *Thrinaxodon*). Por outro lado, estes mesmos tipos de especializações ocorrem em outros grupos de cinodontes (e.g. *Diademodon*, *Cynognathus* e *Thrinaxodon*), dos quais apenas *Diademodon* tem relações próximas de parentesco com os traversodontídeos, de modo que quaisquer inferências evolutivas com base nas mesmas devem ser feitas com cautela.

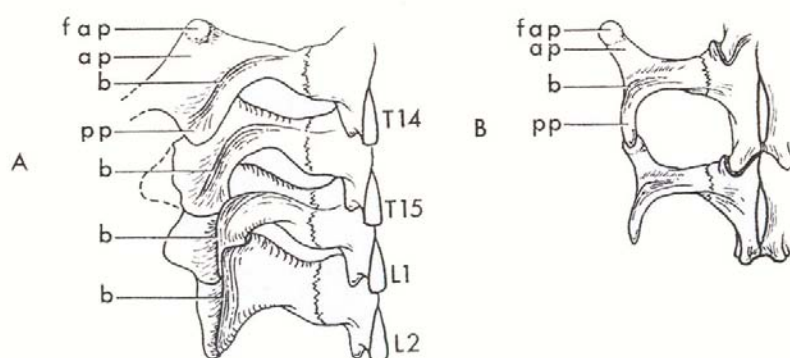


Figura 14: Especializações nas costelas lombares de (A) *Cynognathus* e (B) *Massetognathus pascuali*. Modificado de Jenkins (1970).

Outro motivo para fixarmos grande atenção a esta característica é o fato dela ser muito bem desenvolvida no novo traversodontídeo estudado neste trabalho (ver artigo submetido, em anexo). As implicações evolutivas e adaptativas destas estruturas serão discutidas mais tarde, no tópico “Paleoecologia dos Cinodontes não-mamalianos”.

Quanto ao tamanho corporal dos traversodontídeos, pensava-se, inicialmente, que eles teriam evoluído a partir de formas pequenas do Triássico Inferior (e.g. *Pascualgnathus*, *Andescynodon*, *Rusconiiodon*) até atingirem tamanhos muito grandes, no Triássico Superior, como *Scalenodontoides*, *Exaeretodon* ou *Ischignathus*. Entretanto, algumas formas muito pequenas, descobertas no Triássico Superior da América do Norte e Oeste da Europa contrapõem essa idéia. Infelizmente, estas formas são conhecidas por materiais muito raros: um maxilar na América do Norte (o holótipo de *Boreogomphodon jeffersoni* Sues et Olsen, 1990), e alguns dentes isolados na Europa. Além disso, suas relações com outros traversodontídeos são incertas, apesar de Godefroit e Battail (1997) incluírem *Boreogomphodon* em sua análise filogenética, baseada em características de pós-caninos superiores (Fig. 15).

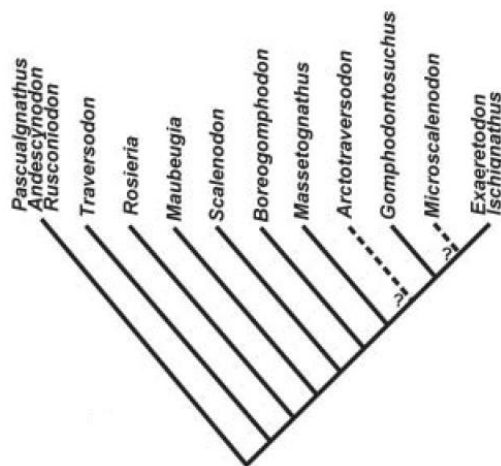


Figura 15: Hipótese filogenética sobre as relações entre os traversodontídeos. Retirado de Godefroit e Battail (1997).

Apesar da existência de muitos trabalhos detalhados sobre a anatomia dos traversodontídeos (especialmente sobre o crânio), as relações entre eles e os outros gonfodontes ainda são pouco claras, bem como a sua relação com os tritilodontídeos.

Battail (1982), em uma das primeiras tentativas de organizar os cinodontes em um cladograma, une os triracodontídeos e diademodontídeos como grupo-irmão dos traversodontídeos (Fig. 16), baseando-se nas seguintes apomorfias: (1) a lâmina descendente do jugal bem desenvolvida e (2) as coroas dos pós-caninos com um anel marginal contínuo de pequenas cúspides e uma cúspide central em forma de crista transversalmente orientada. Battail (1982) e Hopson (1991) argumentam ainda que os traversodontídeos não podem ser considerados mais avançados que os diademodontídeos, já que os primeiros traversodontídeos são mais primitivos (em muitos aspectos) que *Diademodon*.

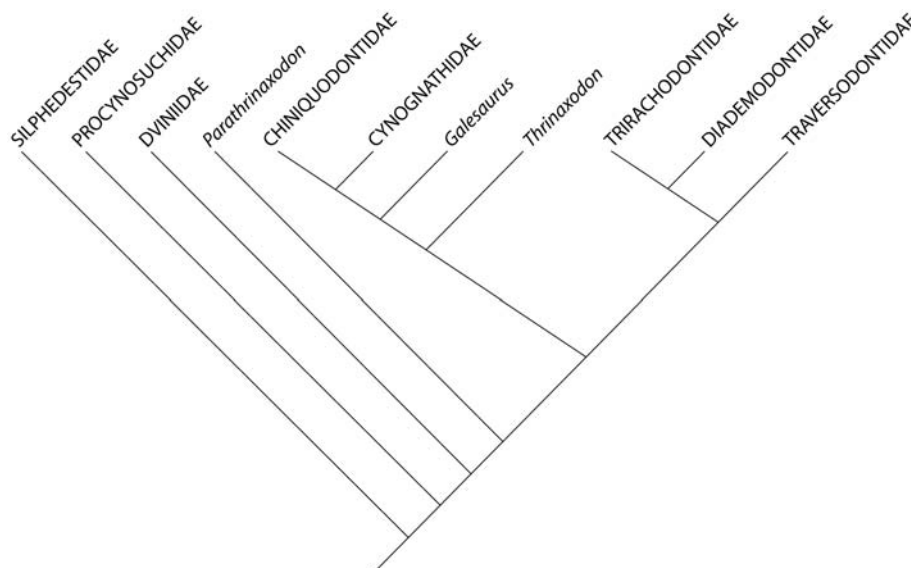


Figura 16: Cladograma representando as relações entre grupos de cinodontes.

Retirado de Battail (1982).

Kemp (1982, 1988) considerou *Trirachodon* um diademodontídeo, sendo que os traversodontídeos seriam o grupo-irmão desta família. Deste modo, o conceito da filogenia de gonfodontes de Kemp (1988), ilustrada na figura 7, não difere muito da de Battail (1982) (Fig. 12).

Rowe (1986, 1993) considerou os gonfodontes como um grupo parafilético, uma vez que, em sua análise, ele concluiu que *Exaeretodon* e os tritilodontídeos seriam mais próximos dos mamíferos do que de *Diademodon*. No entanto, Rowe (1986) não define as relações entre os gêneros mais primitivos de gonfodontes.

Martinez *et al.* (1996) admitem a possibilidade do grupo dos gonfodontes ser parafilético e sugerem análises cladísticas mais detalhadas para resolver essa questão.

Muitos autores defendem a hipótese de que, a partir das especializações para herbivoria na dentição dos gonfodontes e tritilodontídeos, é possível estabelecer uma proximidade entre estes dois grupos (Brink, 1955; Crompton,

1972; Crompton e Jenkins, 1979; Sues, 1985). Luo e Crompton (1994) apontam uma lista de caracteres do quadrado que reforçariam essa proximidade, resultando no posicionamento do gonfodonte *Massetognathus* como o grupo-irmão dos tritilodontídeos, tritheledontídeos e do mamífero basal *Morganucodon*. Deste modo, as características derivadas dos traversodontídeos refletiriam uma condição realmente mamaliana e seriam conseqüências de adaptações que surgiram apenas uma vez na história dos mamíferos.

No entanto, esta idéia não é bem aceita, sendo contestada por vários autores. Martinez *et al.* (1996) argumentam que caracteres relacionados à articulação crânio-mandibular e à dentição não são confiáveis para filogenia, de forma que, em seu trabalho, os autores utilizam-se de “conjuntos anatômicos funcionais” do crânio, obtendo o cladograma da figura 17. Segundo Martinez *et al.* (1996), as especializações para a herbivoria, em cinodontes avançados, teriam surgido, independentemente, pelo menos duas vezes (no caso de os gonfodontes serem monofiléticos) ou mais de duas vezes (se os gonfodontes forem parafiléticos) na história dos cinodontes.

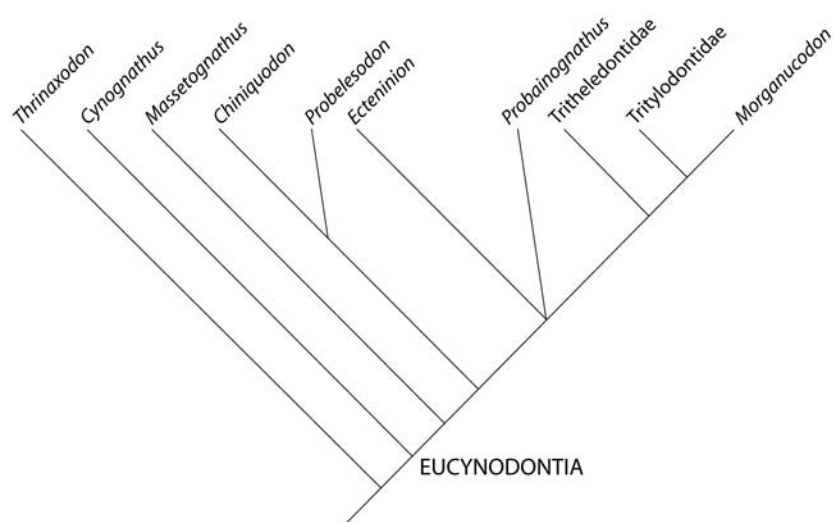


Figura 17: Hipótese de relações entre os eucinodontes, segundo Martinez *et al.* (1996).

Hopson (1991) e Hopson e Kitching (2001) (Fig. 8) incluem os tritilodontídeos no grupo dos gonfodontes e consideram a família Diademodontidae como grupo-irmão de Trirachodontidae + Traversodontidae. As sinapomorfias deste último clado, citadas pelos autores são: (1) os pós-caninos superiores dispostos de maneira que os dentes posteriores estão alinhados com a face lateral da aba do pterigóide e o maxilar forma uma plataforma que se projeta bucalmente à fileira dentária; (2) o ectopterigóide é reduzido ou ausente; (3) ausência de pós-caninos “cônicos” anteriores que seqüencialmente substituem pós-caninos “molariformes”; (4) nenhum ou poucos dentes “semi-molariformes” entre os “molariformes” e os “setoriais” na região posterior das séries pós-caninas; e (5) o canal vascular na face lateral do proótico se estende do forâmen pterigoparoccipital até o forâmen trigêmeo, coberto por uma aba lateral do proótico, formando um canal fechado.

A relação tritilodontídeos-traversodontídeos tem sua maior importância quando se considera a hipótese de proximidade entre tritilodontídeos e mamíferos. Mas, como citado acima, esta teoria encontra-se bastante insegura, especialmente considerando trabalhos como os de Hopson e Barghusen (1986), Hopson (1991), Hopson e Kitching (2001) e, atualmente, Bonaparte *et al.* (2005), que reúnem os tritilodontídeos e traversodontídeos no clado Cynognathia (Fig. 8), ficando distantes dos mamíferos.

Relacionados aos tritilodontídeos ou não, os traversodontídeos vêm sendo colocados, em muitos trabalhos recentes, numa posição mais basal entre os cinodontes, próximos à família Cynognathidae. No trabalho de Martinelli *et al.* (2005), *Cynognathus* e *Exaeretodon* formam o clado

Cynognathia, com base nas seguintes características: (1) presença de movimento posterodorsal da mandíbula durante a oclusão; (2) adição seqüencial de pós-caninos (substituição dentária) no sentido postero-anterior; (3) parietais não-fusionados; (4) arco zigomático estendido dorsalmente acima da metade da órbita; (5) presença do processo suborbital do jugal; (6) entalhe profundo no esquamosal para o meato auditivo externo; (7) ausência dos forâmenes para a carótida interna no basisfenóide e (8) maior largura do arco zigomático na extremidade posterior.

A proximidade entre as famílias Cynognathidae e Traversodontidae é também reforçada por Kemp (2005), que agrupa os traversodontídeos e diademodontídeos no grupo Diademodontoidea.

Deste modo, a idéia de que as características avançadas dos traversodontídeos representariam convergências adaptativas, com a aquisição independente de especializações, particularmente nos dentes, conforme sugerido por Martinez *et al.* (1996) ganha cada vez mais reforços.

O novo táxon, apresentado no trabalho anexo, foi identificado como um traversodontídeo com base principalmente na morfologia e padrão de desgaste dos pós-caninos superiores. Entretanto, como vários outros cinodontes, apresenta um mosaico de características primitivas e derivadas. Entre estas últimas, pode-se citar: (1) forâmen pterigoparoccipital aberto lateralmente; (2) processo paroccipital bifurcado e (3) ausência do processo internarial dos pré-maxilares (esta última compartilhada com *Exaeretodon frenguelli* Bonaparte, 1962). Por outro lado, é interessante notar que estes dois táxons compartilham com *Cynognathus* a presença de um processo na porção anteroventral do jugal

(processo massetérico do jugal), segundo Hopson e Kitching (2001) e Martinelli *et al.* (2005), sugerindo novamente a proximidade entre estes táxons.

Quanto à dentição, o novo táxon apresenta um padrão muito distinto entre os traversodontídeos, no que se refere aos dentes recém-erupcionados (os mais posteriores), que não têm a morfologia típica de um traversodontídeo, apresentando duas cúspides (uma lingual e outra labial), unidas por uma crista medial. Somente após o desgaste, os pós-caninos apresentam a morfologia típica de um traversodontídeo, com uma ampla concavidade na face oclusal, seguindo o padrão primitivo de *Luangwa* (Kemp, 1980). A diferença entre os pós-caninos recém erupcionados e os desgastados foi também observada em *Exaeretodon* (Abdala *et al.*, 2002) e *Luangwa* (Kemp, 1980), de modo que o “padrão dentário traversodontídeo” parece estar baseado, na verdade, em um padrão de mastigação/desgaste.

Por último, o quadrado do novo táxon também pode contribuir para algumas conclusões. Sua morfologia geral lembra, em muitos aspectos, a de *Massetognathus pascuali* e sugere um movimento posterodorsal da mandíbula (tal como descrito para *M. pascuali* por Luo e Crompton, em 1994). No entanto, como citado acima, a significância de caracteres relacionados à articulação crânio-mandibular para análises filogenéticas ainda está em discussão. Por isso, vamos nos deter apenas à importância paleoecológica dessa característica, que será discutida mais adiante.

Com base em todas as teorias expostas até aqui, é possível perceber a grande divergência de opiniões acerca da consistência da família Traversodontidae e das relações desta com outros grupos de cinodontes não-mamalianos. Por isso, as comparações entre diferentes gonfodontes, ou

mesmo traversodontídeos, devem ser feitas com muita cautela, levando sempre em conta a possibilidade de convergências adaptativas de caracteres derivados, que se provam cada vez mais comuns entre táxons do clado Cynodontia. Esperamos que a descrição deste novo táxon contribua para a difícil tarefa de construir a complexa história de evolução dos cinodontes não-mamalianos.

6. Paleoecologia dos Cinodontes não-mamalianos

Para compreendermos um pouco melhor a paleoecologia dos cinodontes não-mamalianos, voltaremos mais uma vez no tempo, até as suas origens, de modo a acompanhar a evolução das características que, mais tarde, definirão o modo de vida dos mesmos.

No final do Permiano, uma rápida radiação dos terápsidos coincide com o declínio dos pelicossauros. Em uma faixa de tempo muito restrita, uma ampla variedade de ecótipos surge entre os terápsidos: herbívoros, carnívoros, animais de grande ou pequeno porte. Enquanto os pelicossauros tinham uma distribuição geográfica restrita à zona tropical (latitudes de no máximo 30°), os terápsidos ampliaram sua distribuição para latitudes de até 60°, em ambos os hemisférios (Kemp, 2005). Segundo o mesmo autor, as possíveis razões para essa rápida irradiação dos terápsidos são incertas, mas duas hipóteses podem ser postuladas: (1) alguma alteração climática teria levado a um maior sucesso dos terápsidos ou (2) os terápsidos apresentavam alguma novidade evolutiva que na época lhes ofereceu uma grande vantagem em relação aos pelicossauros. Dentre estas possibilidades, ainda segundo Kemp (2005),

constata-se que nenhuma transformação abrupta no clima ou flora pode ser percebida do Permiano Médio ao Superior. O clima, a flora e a fauna foram mudando gradualmente durante esse tempo, com uma exceção: o aparecimento repentino de uma fauna altamente diversificada de terápsidos. Desse modo, Kemp (2005) especula que a segunda hipótese citada acima seja mais provável: alguma novidade evolutiva nos terápsidos teria causado a sua rápida irradiação. Mesmo assim, essa hipótese não pode ser testada e, portanto, é bastante sujeita a questionamentos.

De qualquer modo, os terápsidos apresentavam, de fato, muitas especializações bastante avançadas em relação aos pelicossauros. O esqueleto pós-craniano atesta que os primeiros já seriam muito mais ativos, pois seus membros mais longos e esguios indicam uma maior agilidade e mobilidade. Os grupos carnívoros já tinham caninos maiores e uma musculatura mandibular mais elaborada, enquanto que os grupos herbívoros já tinham uma dentição mais especializada.

Assim, Kemp (2005) sugere que os terápsidos estariam mais preparados para flutuações climáticas do que os pelicossauros. Outra teoria sugerida pelo autor é que, por apresentarem tantas novidades evolutivas, os terápsidos puderam explorar novos nichos e assim ampliar sua distribuição, tanto geográfica quanto ecológica.

Como explicado anteriormente, a extinção do Permo-Triássico veio, mais tarde, a mudar a configuração faunística da Terra. Os terápsidos sobreviventes tiveram que tolerar um clima bastante árido. Dessa forma, muitos terápsidos buscaram abrigo construindo tocas subterrâneas. O exemplo mais conhecido deste tipo de adaptação é *Lystrosaurus*, um dicinodonte escavador do

Eotriássico que tinha a capacidade de fazer tocas, usadas, segundo Battail e Surkov (2000), para se proteger das flutuações de temperatura. Alguns cinodontes também foram descritos como de hábitos escavadores, sendo os mais importantes trabalhos os de Groenewald *et al.* (2001), onde um complexo de paleotocas contendo fósseis de *Trirachodon* é descrito, e o de Damiani *et al.* (2003), que descreve outra paleotoca, dessa vez relacionada a *Thrinaxodon*.

Voorhies (1975), Smith (1987) e Smith e Kitching (1997) acreditam que os hábitos escavadores em dicinodontes e cinodontes sejam uma “herança” de terápsidos permianos e sugerem uma possível relação deste hábito com a origem dos mamíferos. Kemp (2005) acrescenta que os cinodontes que sobreviveram à extinção devem isso ao seu maior nível de homeostase e ao pequeno tamanho corporal, além dos possíveis hábitos escavadores.

Relacionável à origem dos mamíferos ou não, esta característica certamente indica a tentativa de alguns cinodontes (uma vez que hábitos escavadores não podem ser comprovados para todos os grupos) em controlar as suas temperaturas corporais, já que tocas são os abrigos mais amplamente usados por vertebrados (e mesmo muitos invertebrados) atuais e extintos para se proteger de adversidades climáticas e buscar estabilidade (Bourliere, 1964; Voorhies, 1975; Welman, 1992; Stuart e Stuart, 1998).

Informações sobre paleoambientes do Triássico Médio do Rio Grande do Sul indicam que os habitats mais comuns dos cinodontes não-mamalianos, nesta época, constituíam-se de planícies de inundação vegetadas por plantas perenes ou anuais. Estas planícies apresentavam chuvas sazonais, típicas de um clima semi-árido (Smith *et al.*, 1993; Kitching, 1995). Um aumento na umidade, no final do Mesotriássico, foi detectado através de observações

tafonômicas feitas na Biozona de Traversodontidae por Reichel *et al.* 2005, dominada pela presença de cinodontes não-mamalianos, especialmente da família Traversodontidae.

No entanto, mesmo que muitas espécies de cinodontes não-mamalianos habitassem os mesmos paleoambientes, diversas estratégias ecológicas podem ser encontradas dentro desse grupo. A grande diversidade de cinodontes atingida durante o Triássico é uma prova disso e diferentes hábitos alimentares são apenas um exemplo. Dentro deste contexto, Botha e Chinsamy (2000) analisaram a histologia dos ossos de dois cinodontes não-mamalianos do Triássico do Sul da África: *Diademodon* (herbívoros) e *Cynognathus* (carnívoro). Estes gêneros além de contemporâneos, estão normalmente associados nos afloramentos, indicando que provavelmente estavam sujeitos às mesmas condições climáticas. A pesquisa de Botha e Chinsamy (2000) indicou que os ossos de *Diademodon* apresentavam anéis gerados por eventos sazonais de crescimento, de modo que *Diademodon* provavelmente aumentava as taxas de crescimento durante os períodos favoráveis e diminuía (ou até parava) as taxas de crescimento durante as épocas desfavoráveis (em que haveria menos alimentos ou alimentos menos nutritivos). Já para *Cynognathus*, a pesquisa indicou taxas rápidas e contínuas de crescimento, observadas pela presença de tecido ósseo fibro-lamelar ininterrupto e ausência de anéis de crescimento no córtex. Portanto, *Cynognathus*, aparentemente, crescia independentemente das condições climáticas, o que pode ser mais facilmente imaginado para um carnívoro, que se baseia no mesmo tipo de alimento durante todo o ano.

Este exemplo demonstra que a diversidade, paleoecologia e evolução dos cinodontes não-mamalianos constituem-se de temas de grande interesse e muitas possibilidades. No entanto, para falarmos sobre a evolução e paleoecologia deste grupo é praticamente uma regra fazer referência às suas adaptações mamalianas. Mesmo que algumas características mamalianas tenham surgido em outros terápsidos, é nos cinodontes não-mamalianos que elas têm sua expressão mais significativa.

Uma grande dificuldade surge quando tentamos definir um mamífero, ou posicionar este grupo em relação ao restante dos cinodontes, uma vez que as definições clássicas para este grupo foram estabelecidas com base em seus representantes atuais. Assim, acabamos associando os mamíferos com características como um tamanho cerebral avantajado, a presença de glândulas mamárias e a reprodução placentária. No entanto, estas características surgiram muito tardiamente no grupo (Carroll, 1988).

Por isso, um ponto de partida mais basal seria a presença de altas taxas metabólicas, que teriam surgido muito antes das características citadas acima. As altas taxas metabólicas permitem que os mamíferos mantenham uma temperatura corporal alta e independente do meio, sob o custo de um elevado consumo de alimentos e oxigênio.

Com o aumento das necessidades energéticas, um processamento eficiente dos alimentos é de fundamental importância. Já nos primitivos cinodontes procínosuídeos, os pós-caninos são bastante diferenciados e multicuspidados. A tendência à diferenciação dentária aumenta ainda mais nos eucinodontes (Figura 18), entre os quais alguns grupos atingem um alto grau de especialização, como, por exemplo, as famílias Traversodontidae,

Diademodontidae e Tritylodontidae, que apresentam dentes adaptados para a herbivoria; e as famílias Chiniquodontidae e Tritheledontidae, que apresentam dentes adaptados para a carnivoria.

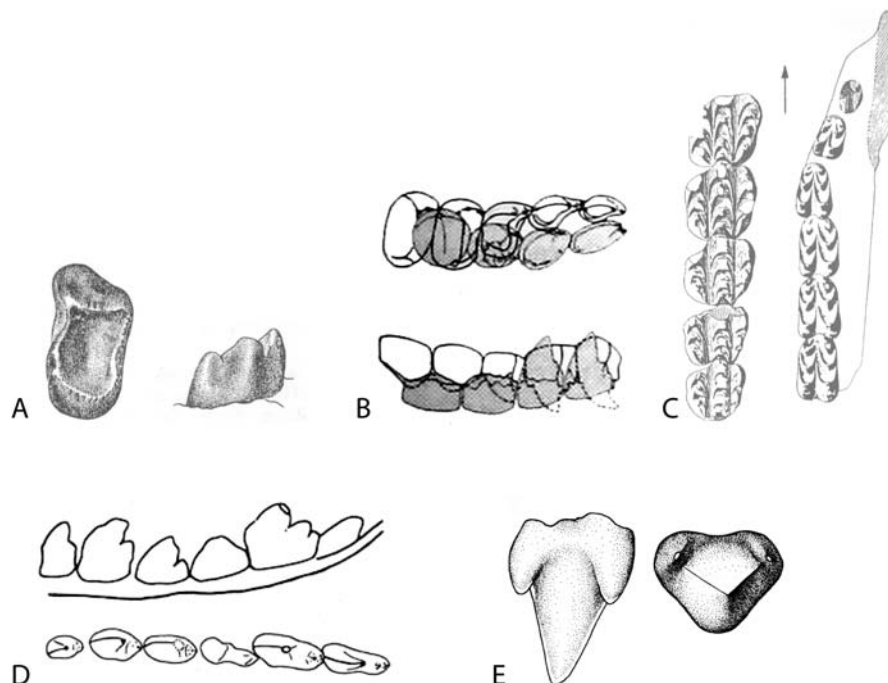


Figura 18: Pós-caninos especializados dos herbívoros **A**, *Massetognathus pascuali*, um traversodontídeo (retirado de Romer, 1967), esquerda = vista oclusal, direita = vista labial; **B**, *Diademodon*, um diademodontídeo (retirado de Kemp, 2005), topo = vista oclusal, base = vista labial; **C**, *Oligokyphus*, um tritylodontídeo (modificado de Devillers, 1961), vista oclusal, a seta indica a região anterior; e dos carnívoros **D**, um chiniquodontídeo (retirado de Abdala e Giannini, 2002), topo = vista labial, base = vista oclusal; e **E**, *Irajatherium hernandezii*, um tritheledontídeo (modificado de Martinelli *et al.*, 2005), esquerda = vista lingual, direita = vista oclusal.

Além disso, todos os cinodontes não-mamalianos já apresentam grandes aberturas temporais, indicando a presença de grandes músculos relacionados à mandíbula, que permitiam uma mordida forte. O arco zigomático se estende bem lateralmente, permitindo a inserção de musculatura na superfície lateral do dentário (que tem um processo coronóide bastante alto),

de modo que estes animais tinham um bom controle do movimento mediolateral da mandíbula, estabelecendo, assim, uma oclusão dentária bastante precisa (Carroll, 1988), que se assemelha, em alguns aspectos, àquela observada em alguns mamíferos (Hopson, 1984), especialmente nos traversodontídeos. É interessante observar que o padrão de desgaste dentário dos traversodontídeos indica um movimento posterodorsal da mandíbula bastante preciso (que provavelmente auxiliaria na maceração de plantas e permitiria um bom aproveitamento do alimento). Como dito anteriormente, em *Massetognathus* esta teoria é reforçada por características do quadrado (Luo e Crompton, 1994), também observadas no novo táxon descrito no trabalho em anexo. Além disso, o novo táxon apresenta suas fossas paracanas bastante fundas e expandidas no sentido anteroposterior. Esta característica pode reforçar a idéia do movimento posterodorsal da mandíbula, se imaginarmos que seus caninos inferiores tivessem sido grandes a ponto de limitar a movimentação mandibular – e que a expansão das fossas paracanas, justamente no sentido anteroposterior, fosse a solução para permitir tal movimento.

Nos eucinodontes, a mandíbula apresenta o dentário bastante desenvolvido, e este passa a ser o osso dominante. Com o rearranjo da musculatura mandibular, a articulação mandibular passa a sofrer menos estresse mecânico e os ossos pós-dentários vão ficando cada vez menores, até darem origem, nos mamíferos, aos ossos do ouvido médio (Fig 19): martelo (originário do articular), bigorna (originário do quadrado) e ectotimpânico (originário do angular) (Kemp, 2005).

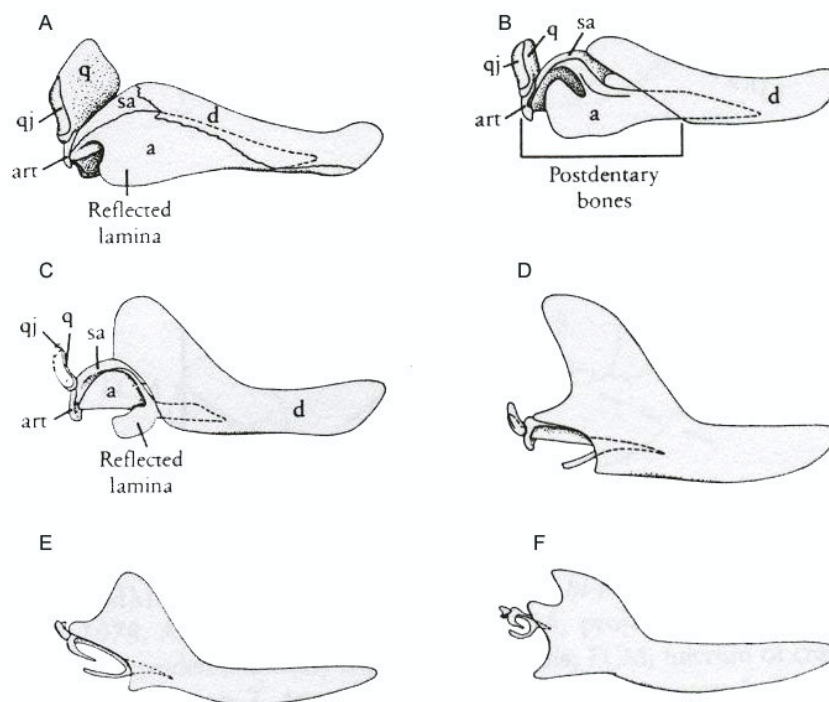


Figura 19: Mudanças progressivas na estrutura da mandíbula e elementos do ouvido médio ao longo das linhagens de sinápsidos. **A**, pelicossauros (todos elementos anexados); **B**, terocefálios avançados (nem todos elementos estão anexados ao dentário); **C**, cinodontes primitivos (*Thrinaxodon*); **D**, cinodontes avançados (*Probainognathus*); **E**, mamífero do Jurássico (*Morganucodon*); **F**, reconstrução hipotética de um pantoterídeo do Jurássico.

Retirado de Carroll (1988).

Além de alimento, as altas taxas metabólicas também exigem um consumo elevado de oxigênio. Uma das evidências no sentido de um incremento nas taxas respiratórias é o desenvolvimento do palato secundário, que separa a cavidade oral da cavidade olfativa no crânio, permitindo que o animal mastigasse o alimento e respirasse ao mesmo tempo, de modo que o suprimento de oxigênio aos pulmões fosse constante. O palato secundário já se encontra fechado no terocefálio *Bauria*, mas ainda não está completamente ossificado no primitivo cinodonte *Procynosuchus*, apesar de provavelmente ter

sido fechado por cartilagem (Carroll, 1988). Em todos os eucinodontes, no entanto, ele já se encontra bem ossificado e fechado.

Hillenius (1994) citou a presença de maxiloturbinais (lamelas ósseas presentes na cavidade olfativa, que nos mamíferos têm a função de umidificar e aquecer o ar inspirado e reter a umidade e o calor do ar expirado) como sendo a única evidência osteológica direta de endotermia (ou seja, altas taxas metabólicas). Segundo o mesmo autor, a endotermia já estaria presente, entre os sinápsidos, desde os terápsidos mais primitivos e que, apesar de os turbinais não estarem ossificados nestes grupos, o tamanho relativo da cavidade olfativa e a presença de cristas nas paredes mediais do dentário, que marcariam justamente as áreas ocupadas pelos turbinais, seriam indicativos de sua presença.

Outra importante característica no crânio é o aumento da sua mobilidade em relação ao pescoço. Em pelicossauros e terápsidos primitivos, o côndilo occipital é único e os movimentos do crânio ficam limitados. Em cinodontes não-mamalianos e mamíferos, a divisão do côndilo occipital em duas superfícies articulares (Fig 20) e sua associação com um complexo atlas-axis que também sofre modificações (as zigapófises ficam reduzidas e o centro do atlas começa a se ligar ao centro da segunda vértebra, para formar uma estrutura semelhante ao axis, ao redor da qual os arcos do atlas giram), trazem um significativo aumento na mobilidade da articulação crânio/região cervical (Carroll, 1988).

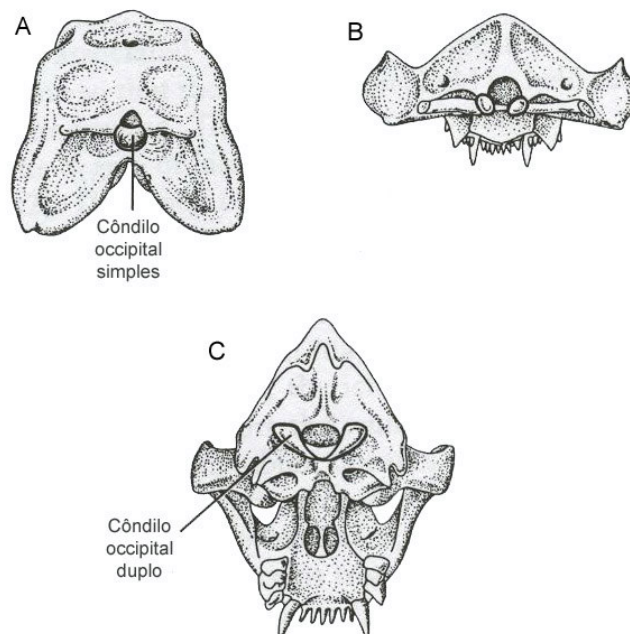


Figura 20: Alterações na articulação crânio/região cervical. **A**, pelicossauro com côndilo occipital simples. **B**, cinodonte não-mamaliano com côndilo occipital duplo. **C**, mamífero com côndilo occipital duplo. Modificado de Carroll (1988).

Em relação ao pós-crânio dos cinodontes não-mamalianos, podemos observar muitas adaptações que também sugerem um aumento nas taxas metabólicas.

Carroll (1988) sugere que uma das primeiras mudanças que os grupos mais relacionados aos mamíferos sofreram foi um aumento nas atividades aeróbicas dos músculos. Desta forma, estes organismos poderiam suportar longos períodos de esforço físico, sem enfrentar a fadiga muscular (ao contrário do que ocorre nos répteis, que possuem um metabolismo anaeróbico). As evidências desta adaptação podem ser encontradas já em terápsidos bastante primitivos, que possuíam membros mais gráceis e uma postura mais ereta que os pelicossauros, sugerindo um maior grau de atividades físicas (Carroll, 1988; Kemp, 2005).

Nos cinodontes não-mamalianos, esta tendência á ainda mais forte. À medida que os membros atingem uma orientação mais verticalizada, eles perdem a necessidade de uma musculatura forte na porção ventral das cinturas para sustentar o tronco. Desse modo, o coracóide e a placa puboisquiática gradualmente sofrem reduções, enquanto a cavidade glenóide e o acetábulo se modificam para receber forças mais verticalizadas dos membros (Carroll, 1988) (Fig 21). O ílio em cinodontes não-mamalianos tende a aumentar, especialmente em sua região anterior [o que já é bastante evidente no traversodontídeo *Exaeretodon*, segundo Bonaparte (1963b)].

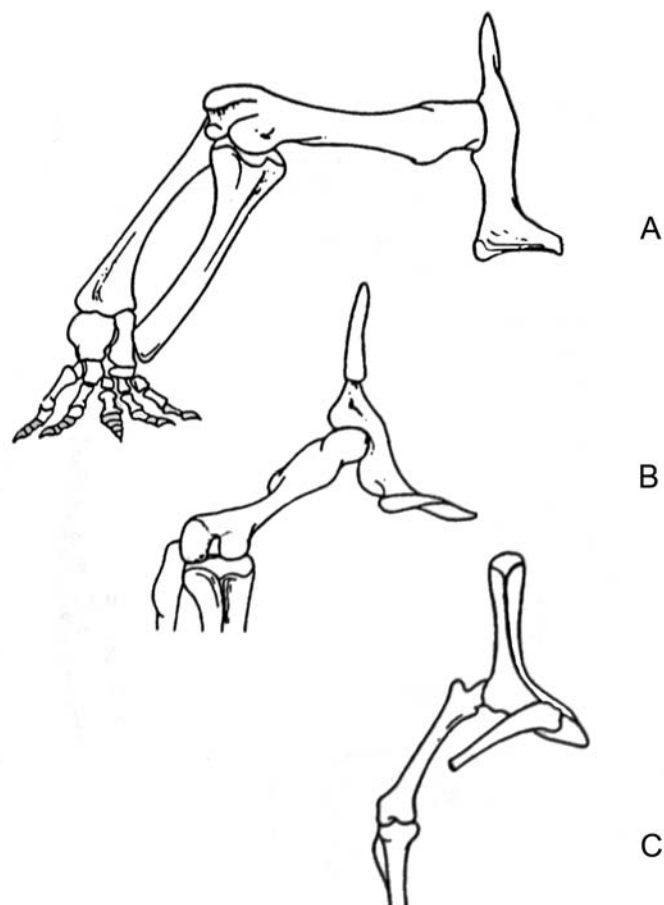


Figura 21: Mudanças na postura ao longo das linhagens de sinápsidos. Vista anterior do membro posterior de A, *Dimetrodon*, um pelicossauro, B, *Thrinaxodon* (um cinodonte não-mamaliano) e C, um mamífero. Modificado de Barberena e Dornelles (2002).

No novo traversodontídeo, descrito no trabalho em anexo, não é possível saber se a parte anterior do ílio era muito mais desenvolvida que a sua porção pós-acetabular, devido à não-preservação desta última, mas é possível observar uma curvatura bastante acentuada (aproximadamente 80° em relação ao plano medial) na região anterior. Esta curvatura confere uma área bastante ampla para os músculos *m. iliofemoralis* e *m. tibiotalis*, ambos com sua origem na lâmina ilíaca. Desse modo, é bastante provável que este traversodontídeo tivesse membros posteriores bastante fortes e provavelmente bastante eretos, já que a ampla área anterior da lâmina ilíaca suportaria a musculatura necessária para isso.

A cintura escapular nos cinodontes não-mamalianos acaba demonstrando uma maior lentidão para essas modificações e a postura horizontalizada (“sprawling”) dos membros anteriores deste grupo se mantém por mais tempo durante o Triássico (Carroll, 1988), em contraste aos membros posteriores já bastante verticalizados.

Além disso, Carroll (1988) também comenta que a configuração do tronco e das vértebras, nos terápsidos, demonstra uma progressiva mudança na ondulação da coluna, que passa de lateral para sagital. Além disso, a coluna também passa a ser dividida em regiões bem definidas a partir dos cinodontes não-mamalianos, tornando-se possível distinguir a região torácica da lombar, por causa do padrão diferenciado das costelas dessas regiões.

Como já citado anteriormente, costelas bastante especializadas ocorrem na região lombar de alguns grupos (inclusive nos traversodontídeos), formando as placas costais. Muitas teorias a respeito da função dessas placas foram

formuladas. Brink (1955), com base no pós-crânio de galesaurídeos, que apresentam placas costais inclusive na região torácica, sugere que a redução das costelas lombares abriria espaço para movimentos nas vísceras, causados pela ação de um diafragma. Brink acrescenta ainda que a imbricação das placas costais serviria de antagonista aos movimentos do diafragma, mantendo a integridade do tórax. Para *Diademodon* (que não apresenta placas costais nas costelas torácicas), Brink (1955) sugere que a posição perpendicular das costelas torácicas em relação à coluna indica que estas teriam pouca influência na respiração. Deste modo, Brink mais uma vez sugere que a única alternativa seria a presença de um diafragma e que as placas costais imbricadas na região lombar de *Diademodon* serviriam para contrabalançar a pressão atmosférica envolvida na respiração com diafragma.

Jenkins (1971), no entanto, se opõe a essa idéia, argumentando que a retenção de placas costais apenas na região lombar de cinodontes como *Diademodon* e *Cynognathus* (e também no traversodontídeo estudado no trabalho em anexo), seria ilógica, uma vez que a ação diafragmática requer que a cavidade visceral (justamente na região posterior do tronco) seja muito flexível. Dessa forma, a teoria da presença de um diafragma é discutível.

Além disso, Brink (1955) também observa que as placas costais na região lombar de *Diademodon* preveniriam rotações intervertebrais, de modo que a coluna ficasse mais estável. Neste ponto, Jenkins (1971) concorda com Brink, mas ressalta que é difícil apontar esta como a função primária das placas costais, uma vez que adaptações típicas para prevenir tais movimentos (articulações das zigapófises) já existem na coluna vertebral.

Jenkins (1971) conclui que as placas costais indicam a presença de um sistema muscular iliocostal muito desenvolvido, e que a imbricação destas placas reforçaria muito a coluna vertebral. Funcionalmente, isto auxiliaria a sustentar uma postura mais ereta, reforçando o que foi dito mais acima em relação aos membros dos cinodontes não-mamalianos. Desta forma, os cinodontes não-mamalianos encontraram pelo menos duas formas de alcançar uma postura mais ereta. Uma delas, o já explicado desenvolvimento de placas costais, e a outra, um aumento na musculatura epaxial (e a redução das costelas na região lombar), que seria a estratégia seguida pelos mamíferos.

Neste sentido, o traversodontídeo descrito no trabalho anexo parece apresentar uma condição extrema no que tange à presença de um reforço ósseo da região lombar. Além de apresentarem placas costais, algumas das costelas lombares estão fusionadas às suas respectivas vértebras e estas entre si. Além disso, a última costela lombar é fusionada ao ílio. Com o reforço ósseo conferido pela presença de protuberâncias (na superfície dorsal de todo esqueleto axial e até mesmo do ílio) adicionado a este cenário, fica difícil imaginar alguma mobilidade para a região lombar, mas certamente havia uma estrutura rígida o suficiente para manter uma postura ereta. Como explicado anteriormente, o ílio deste táxon é compatível com a presença de uma musculatura bem desenvolvida, e justamente aquela relacionada a uma postura ereta, reforçando esta idéia.

As poucas costelas torácicas que permaneceram articuladas no holótipo apresentam uma curvatura muito suave e uma inserção bastante perpendicular à coluna, de modo que a caixa torácica deste táxon deveria ser bastante larga e plana, semelhante a uma carapaça de quelônio. Certamente a estrutura

óssea reforçada deste traversodontídeo lhe conferia uma ótima proteção (que poderia ser empregada tanto em disputas intraespecíficas, quanto como uma defesa contra predadores), mas a presença das tão singulares protuberâncias no pós-crânio deste animal refletem uma adaptação única entre todos os tetrápodos e, por isso, sua função exata passa a ser difícil de determinar.

Outra teoria relativa ao pós-crânio dos terápsidos merece também ser destacada aqui. McNab (1978) observa que os pelicossauros e os primeiros terápsidos investiram em um incremento no tamanho corporal e, dessa forma, adquiriram a homeotermia inercial (na qual, em virtude do tamanho, o corpo perde calor mais lentamente para o meio externo), conseguindo assim manter as suas temperaturas corporais relativamente constantes. No entanto, McNab (1978) também observa, nos cinodontes não-mamalianos, uma crescente tendência à redução de tamanho, sendo que os primeiros mamíferos são bastante pequenos também. McNab argumenta que, uma vez obtidos os benefícios da temperatura corporal constante, esta característica não poderia ser perdida secundariamente. A solução apontada pelo autor é de que, com a redução do tamanho, teria vindo um aumento nas taxas metabólicas, o aumento na quantidade de pêlos e, por fim, a endotermia.

Esta teoria, no entanto, é bastante discutível, e evidências diretas confirmando essa hipótese são limitadas. Kemp (2005) questiona se a “miniaturização” seria apenas uma resposta adaptativa a um habitat específico, ou se ela seria um passo realmente necessário para adquirir algumas das características mamalianas. Além disso, Kemp (2005) também destaca que muitos eucinodontes, com seu grande número de características mamalianas, chegavam a tamanhos médios e grandes. Por isso, seria, segundo o autor,

mais provável que a miniaturização fosse apenas uma resposta adaptativa ao hábitat de tetrápodos insetívoros e noturnos. No que diz respeito aos traversodontídeos, já foi comentado que não foi possível estabelecer uma tendência única em relação ao aumento ou diminuição do tamanho corporal. Tanto formas grandes como pequenas podem ser observadas durante o Triássico Médio a Superior, reforçando a idéia de Kemp (2005).

Atualmente há muitas discussões a respeito da origem e evolução da endotermia, mas já é bastante aceita a idéia de que os eucinodontes já estariam bastante avançados neste sentido, tendo adquirido um alto grau de endotermia (Kemp, 2005). Nos traversodontídeos, muitas características derivadas, explicadas acima, apontam para isso.

O novo táxon descrito no trabalho em anexo trouxe algumas contribuições importantes no que se refere à compreensão da paleoecologia dos traversodontídeos, os quais, mesmo filogeneticamente distantes dos mamíferos, apresentam muitos caracteres derivados. As características mais importantes do novo táxon são (1) o quadrado, indicativo de um movimento posterodorsal da mandíbula, e, conseqüentemente, uma oclusão dentária bastante precisa; (2) a expansão anteroposterior das fossas paracanas, que pode reforçar a idéia da movimentação posterodorsal da mandíbula; (3) a lâmina ilíaca com uma ampla área para inserção de músculos relacionados a uma postura mais ereta dos membros posteriores e (4) a alta rigidez da região lombar, reforçando a idéia da postura ereta.

Deste modo, podemos observar com clareza que as altas taxas metabólicas não foram mérito apenas dos mamíferos ou das linhagens mais relacionadas a eles. Os traversodontídeos apresentam muitas características

derivadas, por vezes referidas como “mamalianas”, mas que provavelmente tratam-se de convergências adaptativas. O novo táxon, descrito a seguir, aponta fortemente para este caminho, reforçando a idéia de que muitas destas características “mamalianas” já estavam bastante consolidadas entre os cinodontes não-mamalianos, muito anteriormente à origem dos mamíferos.

7. Referências Bibliográficas

ABDALA, F. and RIBEIRO, A. M. 2000. A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (Middle Triassic), southern Brazil. *Geodiversitas*, **22**(4): 589-596.

ABDALA, F., RIBEIRO, A. M., and SCHULTZ, C. L. 2001. A Rich Cynodont Fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **2001**: 669 - 687; Stuttgart.

ABDALA, F. and GIANNINI, N. P. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Paleontology*, **45**: 1151-1170.

ABDALA, F. and RIBEIRO, A. M. 2002. Nuevos cinodontes traversodóntidos (Synapsida – Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Española de Paleontología*, **17**(2): 237-143.

ABDALA, F., BARBERENA, M. C. and 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. and RIBEIRO, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of Southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**, 529-545.

ABDALA, F. and AS-TEIXEIRA, A. M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, **40**: 11-22.

ARAÚJO, D. C., GONZAGA, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia, 2., Congresso Latino-Americano de Paleontologia, 1. Buenos Aires, Argentina. *Actas ...*, **1**: 159-174.

BARBERENA, M. C. 1974. *Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (CYNODONTIA, TRITYLODONTOIDEA) do Brasil*. Tese (livre docência em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 193 f.

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

BARBERENA, M. C. and DORNELLES, J. E. F. 2002. Cynodontia. pp 317-345. *In: Holz, M. and DE ROS, L. F. (eds). Paleontologia do Rio Grande do Sul. CIGO/UFRGS, Porto Alegre. 398 pp.*

BARGHUSEN, H. R. 1973. The adductor jaw musculature of *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria). *J. Paleont.*, **47**: 823-834.

BATTAIL, B. 1982. Essai de phylogénie des cynodontes (Reptilia: Therapsida). *Geobios Mem. Sp.*, **6**:157-167.

BATTAIL, B. 2001. A short review of studies on cynodonts. *VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Buenos Aires. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 7*: 29-38.

BATTAIL, B. and SURKOV, M. V. 2000. Mammal-like reptiles from Russia. *In: BENTON, M. J., SHISHKIN, M. A., UNWIN, D. M. and KUROCHKIN, E. N. (eds). The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp 86-119.*

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. La familia Traversodontidae. *Acta Geológica Lilloana*, **4**: 129-133.

BONAPARTE, J. F. 1963b. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*, **IV**: 5 - 52.

BONAPARTE, J. F. 1963c. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. N. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, **IV**: 111 - 118.

BONAPARTE, J. F. 1966. Una nueva 'fauna' triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, **4**: 243-296.

BONAPARTE, J. F. 1969a. *Cynognathus minor* n. sp. (Therapsida – Cynodontia), nueva evidencia de la vinculación faunística Afro-Sudamericana a principios del Triásico. *Gondwanan Stratigraphy, IUGS Symposium* (Buenos Aires, 1967), UNESCO, Paris, 273-281.

BONAPARTE, J. F. 1969b. Dos nuevas 'faunas' de reptiles triásicos de Argentina. *Gondwana Stratigraphy, IUGS Symposium, Mar del Plata*, 283-306.

BONAPARTE, J. F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. *Proceedings of the Second Gondwana Symposium, International*

Union of Geological Sciences Commission on Stratigraphy, CSIR Pretoria, 665-682.

BONAPARTE, J. F. 1972. *Cromptodon mamiferoides*, galesauridae de la Formación Rio Mendoza, Mendoza, Argentina (Therapsida-Cynodontia). *Ameghiniana*, **9**: 343-353.

BONAPARTE, J. F. 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. *Opera lilloana*, **26**: 1-596.

BONAPARTE, J. F. 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de America del Sur, *Chalimania musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Actas, II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, **1**, 123-133.

BONAPARTE, J. F. and BARBERENA, M. C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida – Cynodontia). *Journal of Paleontology*, **49**: 931 – 936.

BONAPARTE, J. F., FERIGOLO, J. and RIBEIRO, A. M. 1999. A new Early Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. In: TOMIDA, Y., RICH, T. H. and VICKERS-RICH, P. (eds.). *Proc. Sec. Gond. Dinosaur Sym. Natur. Sci. Mus. Monogr.*, **15**: 89-109.

BONAPARTE, J. F. and BARBERENA, M. C. 2001. On two new advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, **156**(1): 59-80.

BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J. and RIBEIRO, A. M. 2001. A primitive late Triassic 'Ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology*, **44**: 623-635.

BONAPARTE, J. F.; MARTINELLI, A.; SCHULTZ, C. L. and RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**: 5-27.

BONAPARTE, J. F.; MARTINELLI, A. G. and SCHULTZ, C. L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(1): 25-46.

BOURLIERE, F. 1964. *The Natural History of Mammals*. Knopf, New York, 387 p.

BRINK, A. S. 1961. A new type of primitive cynodont. *Paleontologia Africana*, **7**(1960): 119-154.

BRINK, A. S. 1963. Notes on some new *Diademodon* specimens in the collection of the Bernard Price Institute. *Paleontologia Africana*, **8**: 97-111.

BROOM, R. 1932. *The mammal-like reptiles of South Africa*. H., F. and G. Witherby, London, 376 p.

CABRERA, A. 1943. El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. *Notas del Museo de La Plata*, **8**: 317-331.

CARROLL, R. R. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company, New York. 698 p.

CHATERJEE, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **56** (1), 203-214.

CISNEROS, J. C. and SCHULTZ, C. L. 2003. *Soturnia caliodon* n. g n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **227(3)**: 365-380.

CLUVER, M. A. 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. *Annals of the South African Museum*, **76**: 213-246.

COPE, E. D. 1878. The theromorphous Reptilia. *American Naturalist*, **12**: 829-830.

COX, C. B. 1972. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. *In*: K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds.), *Studies in Vertebrate Evolution*. New York: Winchester; Edinburg: Oliver and Boyd.

CROMPTON, A. W. 1972. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. 231 – 253. *In* JOYSEY, K. A. and KEMP, T. S. (eds). *Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 304 pp.

CROMPTON, A. W. and 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.

CROMPTON, A. W., TAYLOR, C. R. and JAGGER, J. A. 1978. Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*, **272**: 333-336.

CROMPTON, A. W. and JENKINS, F. A. 1979. Origin of mammals. 59 – 73. *In* LILLEGRAVEN, J. A., KIELAN-JAWOROWSKA, Z. and CLEMENS, W. A. (eds.). *Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history*. University of California Press, Berkeley. 312 pp.

CROMPTON, A. W. and LUO, Z. 1993. Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinnetherium*. *In*: Szalay, F. S.; Novacek, M. J. and McKenna, M. C. (eds.). *Mammal Phylogeny. Mesozoic differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. Springer-Verlag, New York. P. 30-44.

DAMIANI, R.; MODESTO, S.; YATES, A. and NEVELING, J. 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceeding of the Royal Society of London*, **270**: 1747-1751.

DEVILLERS, C. 1961. Tritylodontia. *In*: PIVETEAU, J. (ed.). *Traité de Paléontologie*. Masson et Cie, Paris. Tome VI, vol. 1: 198-223.

DORNELLES, J. E. F. 1992. Registro sobre a ocorrência de dentes de arcossauros para a Formação Caturrita. Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência & Natura*, **12**: 99-101.

FLYNN, J. J., PARRISH, J. M., RAKOTOSAMIMANANA, B., RANIVOCHARIMANANA, L., SIMPSON, W. F. and WYSS, A. R. 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 422-427.

GODEFROIT, P. and BATTAIL, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*, **19**, 567-631.

GOW, C. E. and HANCOX, P. J. 1993. First complete skull of the Late Triassic *Scalenodontoides* (Reptilia, Cynodontia) from southern Africa. 161-168. *In* LUCAS, S. G. and MORALES, M. (eds.). *The nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, **3**, 478 pp.

GROENEWALD, G. H.; WELMAN, J. and MacEACHERN, J. A. 2001. Vertebrate burrow complexes from the early Triassic *Cynognathus* zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaios*, **16(2)**: 148-160.

HAHN, G.; LEPAGE, J. C. and 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.

HALLAM, A. 1985. A review of Mesozoic climates. *Journal of the Geological Society of London*, **142**: 433-445.

HAUGHTON, S. H. and BRINK, A. W. 1954. A bibliographical list of Reptilia from the Karoo beds of Africa. *Paleontologia Africana*, **2**: 1-187.

HILLENIUS, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origin of mammalian endothermy. *Evolution*, **48**: 207-229.

HOPSON, J. A. 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and Southern Africa. *Paleontologia africana*, Johannesburg, **25**:181-201.

HOPSON, J. A. 1991. Systematics of the nonmamalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. In: SCHULTZE, H. P. and TRUEB, L. (ed.). *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Ithaca, NY: Cornstock, 1991, p. 635-693.

HOPSON, J. A. 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. 635 – 693. *In* SCHULTZE, H. P. and TRUEB, L. (eds.). *Controversial views on the origins of the higher groups of tetrapods*. Cornell University Press, Ithaca.

HOPSON, J. A. and KITCHING, J. W. 1972. A revised classification of cynodonts (Reptilia: Therapsida). *Paleontologia Africana*, **14**: 71-85.

HOPSON, J. A. and BARGHUSEN, H. 1986. An analysis of therapsid relationships. 83 – 106. *In* HOTTON, N.; McLEAN, P.D.; ROTH, J. J. and ROTH, E. C. (eds). *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 326 pp.

HOPSON, J. A. and KITCHING, J. W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of non-mammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **156**: 5-35.

HUENE, F. von. 1928. Ein cynodontier aus des Trias brasiliens. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paleontologie*, **1928(B)**: 251-270.

HUENE, F. von. 1935-42. *Die fossilen Reptilien de südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928-29*. Lieferung 2, 93-159. Tübingen, Verlag Frantz F. Heine.

HUENE, F. von. 1950. Die Theriodontier des ostafrikanischen Ruhuhu-Gebiets in der Tübinger Sammlung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **92**, Heft 47.

HUENE, F. von. 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. Jena: Gustav Fisher Verlag.

JENKINS, F. A., Jr. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*, **352**: 1-28.

JENKINS, F. A., Jr. 1971. The postcranial skeleton of african cynodonts. *Peabody Museum of Natural History*, **36**, 216 pp.

KARDONG, K. V. 1995. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. Dubuque: WCB Publishers. 777 pp.

KEMP, T. S. 1972. Whatsiid Therocephalia and the origin of cynodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **264** (857): 1-54.

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*. Academic Press, London, 363 p.

KEMP, T. S. 1983. The relationships of mammals. *J. Linn. Soc. London Zool.*, **77**: 353-384.

KEMP, T. S. 1988. Interrelationships of the Synapsida. *In*: Benton, M. J. (ed.), *The phylogeny and classification of the Tetrapods. Vol. 2: Mammals*. Syst. Assoc. Spec. Vol. 35B. Clarendon Press. Oxford. p. 11-22.

KEMP, T. S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press. New York. 331 pp.

KING, G. 1990. The Dicynodonts. *A Study in Paleobiology*. London and New York: Chapman and Hall.

KISCHLAT, E-E., LUCAS, S. G. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(2): 464-467.

KÜHNE, W. G. 1956. *The Liassic Therapsid Oligokyphus*. London (Trustees of the British Museum). 149 pp.

LEHMAN, J. P. 1961. Cynodontia. 140-191. *In* PIVETEAU, J. (ed.). *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris.

LUCAS, S. G. and LUO, Z. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of western Texas: the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**: 309-334.

LUO, Z. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformation of the diagnostic mammalian characters. *In*: Fraser, N. C. and Sues, H. D. (eds). *In the shadow of dinosaurs*. Cambridge University Press. Cambridge. P. 98-128.

LUO, Z. and CROMPTON, A. W. 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**: 341-347.

LUO, Z., KIELAN-JAWOROWSKA, Z. and CIFELLI, R. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Paleontologica Polonica*, **47(1)**: 1-78.

MACHADO, C. B. and KISCHLAT, E. E. 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosaurimorphes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. PALEO 2003, 12, 2003. *Boletim de Resumos da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, Porto Alegre, FZB, p. 47.

MARTINELLI A. G.; BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L. and RUBERT, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*, **42(1)**: 191-208.

MARTINEZ, R. N., MAY, C. L. and FORSTER, C. A. 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: 271-284.

MCNAB, B. K. 1978. The evolution of homeothermy in the phylogeny of mammals. *Am. Nat.*, **112**: 1-21.

OLSON, E. C. 1944. Origin of mammals based upon cranial morphology of the therapsid suborders. *Geological Society of America, Special Paper*, **55**: 1-136.

OLSON, E. C. 1986. Relationships and ecology of the early therapsids and their predecessors. 83-106. In HOTTON, N., MCLEAN, P. D., ROTH, J. J. and ROTH, E. C. (eds.). *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 326 pp.

OWEN, R. 1860. On some reptilian fossils from South África. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **16** (1859): 49-63.

OWEN, R. 1876. *Description of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum*. Taylor and Francis, London: **I – XII**: 1-88.

PARRISH, J. M., PARRISH, J. T. and ZIEGLER, A. M. 1986. Permian-Triassic paleogeography and paleoclimatology and implications for therapsid

distribution. *In*: HOTTON III, N., MacLEAN, P. D., ROTH, J. J. and ROTH, C. E. (eds). *The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. pp 109-131.

REICHEL, M. and SCHULTZ, C. L. 2004. Revisão osteológica de *Massetognathus pascuali*. 127 – 144. *In* CRUZ, T. and ROCHA, M. A. (eds). *Jovens pesquisadores: a ciência e o conhecimento do mundo*. Editora Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 170 pp.

REICHEL, M.; BERTONI-MACHADO, C. and SCHULTZ, C. L. 2005. New finds of the traversodontid *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro and paleoecological inferences for Brazilian Middle Triassic. XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Plaza Huíncul. Resúmenes: p. 36.

ROBINSON, P. L. 1973. Paleoclimatology and continental drift. *In*: TARLING, D. H. and RUNCORN, S. K. (eds). *Implications of Continental Drift to Earth Sciences, vol. 1*. Academic Press, London and New York. pp 451-476.

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. 1968. *The Osteology of Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago & London. 772 p.

ROMER, A. S. 1969a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid, *Probelesodon lewisi* – Cynodont ancestry. *Breviora*, **333**: 1-24.

ROMER, A. S. 1969b. Cynodont reptile with incipient mammalian jaw articulation. *Science*, **166**: 881-882.

ROMER, A. S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A cynodont with an incipient squamosal-dentary articulation. *Breviora*, **344**: 1-18.

ROMER, A. S. and PRICE, L. I. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, **28**: 1-538.

ROWE, T. 1986. Osteological diagnosis of Mammalia, L. 1758, and its relationship to extinct Synapsida. Doctoral dissertation. Dept. Paleontology, Univ. of California, Berkeley.

ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis and the origin of mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8**: 241-264.

ROWE, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. 129 – 145. In SZALAY, F. S., NOVACEK, M. J. and MCKENNA, M. C. (eds.). *Mammal Phylogeny. Mesozoic differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. Springer-Verlag, New York, 249 pp.

RUBERT, R. R. and 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.

RUBIDGE, BS and SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **32**: 449-480.

SCHUBIN, N. H., CROMPTON, A. S., SUES, H. D. and OLSEN, P. E. 1991. New fossil evidence on the sister-group of mammals and early Mesozoic faunal distributions. *Science*, **251**: 1063-1065.

SCHULTZ, C. L. 1998. Répteis versus mamíferos: uma batalha de 250 milhões de anos. *Ciência & Ambiente*, **16**: 51-82.

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S. and BARBERENA, M. C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, **30(3)**: 491-494.

SEELEY, H. G. 1890. Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. VI. On the anomodont Reptilia and their allies. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B*, **180**: 215-296.

SEELEY, H. G. 1895. Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 5. On the skeleton in new

Cynodontia from the Karroo rocks. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, Series B, **186 (II)**: 59-148.

SIDOR, C. A. and HOPSON, J. A. 1998. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, **24**: 254-273.

SIMPSON, G. G. 1928. *A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum*. British Museum (Natural History), London. 215 p.

SMITH, R. M. H. 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **60**: 155-170.

SMITH, R. M. H. and KITCHING, J. 1997. Sedimentology and vertebrate taphonomy of the *Tritylodon* Acme Zone: a reworked palaeosol in the Lower Jurassic Elliot Formation, Karoo Supergroup, South Africa. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **131**: 29-50.

SOARES, M. B. 2004. *Novos Materiais de Riograndia guaibensis (Cynodontia, Tritheledontidae) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicações filogenéticas*. Tese apresentada como requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências. Universidade Federal do Rio Grande

do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre. 2V. 347 p.

SUES, H. D. 1985. The relationships of Tritylodontidae (Synapsida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **85**: 205-217.

SUES, H. D. and OLSEN, P. E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond basin of Virginia. *Science*, **249**: 1020-1023.

SUES, H. D., HOPSON, J. A. and SHUBIN, N. H. 1992. Affinities of ?*Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova Scotia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 168-171.

SUES, H. D., OLSEN, P. E. and KROEHLER, P. A. 1994. Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. 161 – 170. In FRASER, N. C. and SUES, H. D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, 445 pp.

SUES, H. D.; OLSEN, P. E. and CARTER, J. G. 1999. A Late Triassic traversodontid cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 351-354.

STUART, C. and STUART, T. 1988. *A field guide to tracks and signs of Southern and East African wildlife*. 2nd Ed. Southern Book Publishers Ltd. Cape Town. 310p.

TATARINOV, L. P. 1973. Cynodonts of Gondwanan habit in the Middle Triassic of the USSR. *Paleontological Journal*, **2**, 200-205.

VOORHIES, M. R. 1975. Vertebrate burrows. *In*: Frey, R. W. (ed.). *The study of trace fossils*. Springer-Verlag, New York. p. 325-350.

WATSON, D. M. S. and ROMER, A. S. 1956. A classification of therapsid reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **114**: 37-89.

WELMAN, J. 1992. Burrowing into the past. *Culina*, **43**: 16-17.

WIBLE, J. R. 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**:1-28.

WIBLE J. R. and HOPSON, J. A. 1993. Basicranial evidence for early mammal phylogeny. *In*: Szalay, F. S.; Novacek, M. J. and McKenna, M. C. (eds.). *Mammal Phylogeny. Mesozoic differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. Springer-Verlag. New York. P. 45-62.

Internet:

<http://www.museums.org.za/sam/resource/palaeo/cluver/later.htm> - acessado em 27 de Março de 2006, às 14:20.

8. Anexo – Artigo intitulado “A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Santa Maria Formation (Middle Triassic of Rio Grande do Sul, Southern Brazil)”, submetido à revista “Paleontology” em 09 de Março de 2006.



**A NEW TRAVERSODONTID CYNODONT (THERAPSIDA, EUCYNODONTIA)
FROM THE SANTA MARIA FORMATION (MIDDLE TRIASSIC OF RIO
GRANDE DO SUL, SOUTHERN BRAZIL)**

Journal:	<i>Palaeontology</i>
Manuscript ID:	PALA-03-06-2417-OA
mstype:	Original Article
Date Submitted by the Author:	09-Mar-2006
Complete List of Authors:	Reichel, Miriam; Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Paleontologia e Estratigrafia Schultz, Cesar; Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Paleontologia e Estratigrafia Soares, Marina; Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Paleontologia e Estratigrafia
Key words:	traversodontid, protuberances, Santa Maria Formation, Therapsid Cenozoone, Middle Triassic, Brazil

powered by ScholarOne
Manuscript Central™

1
2
3 A NEW TRAVERSODONTID CYNODONT (THERAPSIDA, EUCYNODONTIA) FROM
4 THE SANTA MARIA FORMATION (MIDDLE TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL,
5 SOUTHERN BRAZIL)
6
7
8
9

10
11
12 By MÍRIAM REICHEL, CESAR LEANDRO SCHULTZ *and* MARINA BENTO SOARES

13 Instituto de Geociências – UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento
14 Gonçalves, 9500. CEP 91509-900, Porto Alegre, RS, Brazil; e-mails: *mreichel@gmail.com*;
15 *cesar.schultz@ufrgs.br*; *marina.soares@ufrgs.br*
16
17
18
19
20
21
22
23

24 **Abstract:** Remains of a very peculiar traversodontid cynodont are here described. The
25 materials representing *Protuberum cabralensis* gen. et sp. nov. were collected in two
26 outcrops positioned in the Therapsid Cenozone (Middle Triassic of the Santa Maria
27 Formation) and consist of a skull fragment (without the lower jaw) with most of its
28 dentition preserved, an articulated sequence of 19 vertebrae, 18 ribs and a fragment of
29 a left ilium, plus three isolated vertebrae and 11 isolated ribs. The upper postcanine
30 dentition pattern is very atypical for traversodontids when unworn, presenting two sharp
31 cusps connected by a medial crest. The specimens present some autapomorphies, as:
32 1) a skull with a very short parietal crest; 2) presence of bone thickening on the dorsal
33 surface of the skull; 3) lateral protuberances on the extremity of the vertebrae neural
34 spines; 4) thick dorsal ribs, with very peculiar osseous protuberances along their dorsal
35 border, decreasing in size distally; 5) iliac blade with a series of protuberances along its
36 dorsal border. Another important feature is the presence of costal plates, which begin
37 on thoracic ribs (as small crests that don't overlap) and become more developed in the
38 lumbar ribs (where they overlap), presenting a different pattern from that observed in
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 *Thrinaxodon*, *Pascualgnathus* and *Cynognathus*, due to the presence of rib shaft
4
5 distally to all costal plates. The autapomorphies denote this traversodontid as a new
6
7 taxon, although its exact phylogenetic position still needs to be defined through a more
8
9 detailed analysis.
10
11

12
13
14
15 **Key words:** traversodontid, protuberances, Santa Maria Formation, Therapsid
16
17 Cenozoone, Middle Triassic, Brazil.
18
19

20
21
22 THE family Traversodontidae (Therapsida, Eucynodontia) was established by von
23
24 Huene (1936), and is one of the best known and most widespread families of non-
25
26 mammalian cynodonts, occurring in rocks of Middle to Upper Triassic age from Africa
27
28 (Crompton 1972a; Kemp 1980; Gow and Hancox 1993; Flynn *et al.* 2000), Asia
29
30 (Chatterjee 1982), South America (Bonaparte 1962; Romer 1967; Barberena 1981a;
31
32 Barberena 1981b; Abdala *et al.* 2002; Abdala and Ribeiro 2002; Abdala and Ribeiro
33
34 2003), North America (Hopson 1984; Sues and Olsen 1990; Sues *et al.* 1992; Sues *et*
35
36 *al.* 1994; Sues *et al.* 1999) and Europe (Tatarinov 1973; Hahn *et al.* 1988; Godefroit and
37
38 Battail 1997). The large geographical and temporal distribution of this family proves its
39
40 success, probably due to the many derived features achieved by its members.
41
42
43
44

45
46 The traversodontids are derived non-mammalian cynodonts, mainly herbivores.
47
48 This group is, however, very heterogeneous, and characterized chiefly by the very
49
50 specialized dental morphology. The upper postcanines are transversely enlarged (they
51
52 are “molariforms”) and provided with a rectangular shape, while the lower are square-
53
54 shaped in occlusal view. This structuring allows a rather precise dental occlusion, which
55
56
57
58
59
60

1
2
3 resembles, in some aspects, the pattern observed in some mammals. The external
4 flange is designed to cut, while the internal concavity is designed to crush. The
5
6 sophisticated dentition of traversodontids is an important evolutionary step, not acquired
7
8 by any anterior group, and represented a great advantage in terms of food processing.
9
10

11
12 Although the traversodontids present many derived (and mammalian) features,
13 the complex nature of their teeth indicates that this family is not closely related to the
14
15 mammalian origins.
16
17

18
19 Among postcranial features, there is no specific characteristic to define a
20
21 traversodontid, due to the poor morphological diversity observed in postcranial
22
23 skeletons of Triassic non-mammalian cynodonts. Rib specializations may occur, but that
24
25 is not an exclusive feature for traversodontids, as they can also be observed in
26
27 galesaurids, cynognathids and diademodontids (Jenkins 1970).
28
29

30
31 In this work, a new traversodontid is described. The materials related to this new
32
33 taxon were collected by the priest Daniel Cargnin in two different outcrops in the State
34
35 of Rio Grande do Sul, southern Brazil (Text-Fig. 1). In 1977, some peculiar ribs and
36
37 vertebrae, bearing protuberances on their surfaces, were found in the Municipality of
38
39 Paraíso do Sul, within a taphocoenosis composed by specimens of distinct taxa,
40
41 including cynodonts (*Massetognathus ochagaviae* and *Probelesodon kitchingii*) and
42
43 dicynodonts (*Dinodontosaurus* sp.). Later, in 1989, D. Cargnin collected part of an
44
45 articulated skeleton, with the skull associated, which presented the same kind of ribs
46
47 and vertebrae, in another outcrop located in the Municipality of Novo Cabrais. This
48
49 specimen is rather complete and housed at the Guido Borgomanero Museum in Mata
50
51 (Rio Grande do Sul).
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The bones are generally reasonably preserved, especially in the specimen found
4
5 in Novo Cabrais, in which an articulated sequence of vertebrae and ribs can be
6
7 observed. Some thoracic ribs were found isolated, but most of the posterior thoracic
8
9 (lumbar) ribs are articulated. The vertebrae are not preserved in much detail (especially
10
11 the articulations, which are sometimes hardly visible), but their general features can still
12
13 be described. The skull presents a well-preserved dentition, in spite of its bad preserved
14
15 dorsal aspect.
16
17

18
19
20 In the other specimen, collected in Paraíso do Sul, the bones presents better
21
22 conditions of preservation, but it consists of few isolated bones.
23

24
25 Such kind of morphologic features are unique within cynodonts – as well as all
26
27 other tetrapods extant or extinct – and the presence of this new traversodontid will
28
29 hopefully supply new anatomical information on the evolutionary history of the group.
30
31

32 33 34 35 36 GEOLOGICAL SETTING

37
38
39
40
41 The holotype of *Protuberum cabralensis* (MGB – 368/100) was collected in the “Sítio
42
43 Cortado” outcrop (0303661 E 6707358 N) (Text-fig. 1), located at the municipal district
44
45 of Novo Cabrais. The paratypes were collected at the “Rincão do Pinhal” outcrop (UTM
46
47 0284327 E 6710074 N) (Text-fig. 1) at the municipal district of Paraíso do Sul. Both
48
49 outcrops are composed of decimetric layers of red massive mudstones, alternated with
50
51 amalgamated lenticular bodies of fine sandstones. Two carbonatic concretionary layers
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 were described by Da Rosa *et al.* (2004) for the former. These lithologies represent the
4
5 typical association of the Alemoa Member of the Santa Maria Formation.
6
7

8 The tetrapod fauna of the Santa Maria Formation has been divided into four
9
10 biostratigraphic units (Text-fig. 2). The lowermost of them, which includes the two
11
12 outcrops where *Protuberum* was found, is the Therapsid Cenozone, of Ladinian age
13
14 (Rubert and Schultz 2004), dominated by the presence of therapsid synapsids,
15
16 especially the herbivorous dicynodont *Dinodontosaurus*, and the cinodonts
17
18 *Massetognathus* and *Probelesodon*.
19
20
21
22
23

24 *Abbreviations.* MCP, Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica, Porto
25
26 Alegre; MGB, Museu Guido Borgomanero, Mata; UFRGS, Universidade Federal do Rio
27
28 Grande do Sul, Porto Alegre.
29
30
31
32
33

34 SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

35
36
37

38 THERAPSIDA Broom, 1905

39
40 CYNODONTIA Owen, 1861

41
42 EPICYNODONTIA Hopson and Kitching, 2001

43
44 EUCYNODONTIA Kemp, 1982

45
46 TRAVERSODONTIDAE von Huene, 1936
47
48
49
50
51

52 Genus PROTUBERUM gen. nov.
53
54
55
56

57 *Derivation of the name.* In reference to the protuberances present on the axial skeleton.
58
59
60

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Diagnosis. As for the species.

Protuberum cabralensis sp. nov.

Derivation of the name. In reference to the locality where the holotype was collected, in the Municipality of Novo Cabrais.

Holotype. MGB – 368/100, an incomplete skull with most of its dentition and an articulated series of 19 vertebrae (two cervicals?, nine thoracic, five lumbar and three sacral) with four articulated thoracic, 10 lumbar and four sacral ribs and an articulated fragment of the left ilium, plus seven isolated thoracic ribs.

Paratypes. 1. UFRGS PV 0981T, a proximal fragment of a right cervical rib;
2. UFRGS PV 0983T, an isolated vertebra;
3. UFRGS PV 0985T, an isolated vertebra;
4. UFRGS PV 0986T, an isolated vertebra;
5. UFRGS PV 1009T, a left cervical rib;
6. UFRGS PV 1010T, a left thoracic rib;
7. UFRGS PV 1011T, a fragment of a thoracic rib.

Diagnosis. *Protuberum* is a large traversodontid, in which the upper postcanines have a distinct morphology when unworn, with two main cusps (one labial and one lingual)

1
2
3 connected by a sharp transverse crest and typical traversodontid morphology when
4 worn. The teeth do not present the shouldering pattern. The paracanine fossae are very
5 anteroposteriorly broad. The incisive foramina are near the anteromedial border of the
6 maxillae, which enclose them. The palatines extend well posteriorly, reaching the line of
7 the masseteric processes of the jugals. The parietal crest is unusually short. A bone
8 thickening can be observed on the dorsal surface of the skull, forming wide crests.
9
10 Vertebrae present lateral expansions on the tip of neural spines. All ribs present
11 pronounced protuberances on their dorsal border, in which the largest is generally the
12 most proximal and the others become smaller distally. The lumbar ribs present
13 expansions (costal plates) in a different pattern from that observed in *Thrinaxodon*,
14 *Pascualgnathus* and *Cynognathus*, due to the presence of rib shaft distally to all costal
15 plates. The iliac blade also presents a series of protuberances along its dorsal border.
16
17 The contacts between lumbar vertebrae, as well as between lumbar vertebrae and ribs,
18 are very strong, with a probable fusion of these elements.
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38

39 DESCRIPTION

40 41 42 43 *The skull*

44
45
46
47
48 The type specimen MGB 368/100 presents an almost complete skull (Pl.1, Text-figs 3 –
49 7), with the right quadrate and quadratojugal preserved in their original positions and
50 with most of its upper dentition, but lacking the lower jaw and the right postorbital bar.
51
52 The skull is somewhat distorted, especially on its dorsal portion.
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The description that follows is based on that specimen as well as some
4
5 comparisons with other non-mammalian cynodonts.
6
7

8
9
10 *General morphology of the skull*
11

12
13
14
15 The skull of *Protuberum* resembles those of *Massetognathus* (Romer 1967),
16
17 *Exaeretodon* (Bonaparte 1962) and *Traversodon* (Barberena 1981 a).
18

19
20 The skull is heavily built, with thick bones in the preorbital region, as well as in the
21
22 lambdoid crests. The parietal crest is very short and high and the temporal openings are
23
24 wide. The occiput is dorsally exposed with posteriorly projected occipital condyles. The
25
26 internarial process of the premaxilla is absent, so that a single and wide opening for the
27
28 external nostrils is observed.
29

30
31 The canines are not very well developed. The incisives (of similar size of canines)
32
33 and postcanines are slightly anteriorly directed. In ventral view, the postcanine rows are
34
35 somewhat divergent.
36
37

38
39
40
41 *The premaxillae.* The dorsal surface of the premaxillae of *Protuberum* is very similar to
42
43 *Exaeretodon* (Bonaparte 1962) due to the absence of an ossified internarial process. In
44
45 *Protuberum*, though, no relict of a conic appendix, as the one described for
46
47 *Exaeretodon*, is observed. The surface where the internarial process should be placed
48
49 is smooth and no sign of breakage is observed, suggesting that the reduction of this
50
51 process was more advanced in *Protuberum* than in *Exaeretodon*. Nevertheless an
52
53 internarial process (possibly cartilaginous) is supposed to occur in the former.
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The anterior margin of the premaxillae is broad and the opening of the external
4 nostrils is wide (Text-fig. 3). The maxillary process of the premaxilla (Text-fig. 4A) is
5 reduced (not reaching the nasals), like in *Massetognathus* (Romer 1967) and
6
7
8
9
10 *Exaeretodon*.

11
12 The ventral surface of the premaxillae (Text-fig. 5) is not preserved, but the
13 outline of the space that was occupied by them resembles the premaxillae of
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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
Massetognathus, which are very narrow and outline the incisives. They apparently didn't
extend as posteriorly as in *Exaeretodon*.

Each premaxilla presents 3 incisors. No posterior projection of the ventro-medial
part of the premaxillae between the incisive foramina, as the one observed in
Massetognathus, occurs in *Protuberum*.

The Maxillae. The limits of the maxillae are not very clear, especially on the dorsal part
of the skull, but some features can still be described.

On the lateral view of the skull (Text-fig. 4), the maxillae extend well dorsally and
a depression can be observed on their dorsal surface. This depression was assigned to
a secreting gland by Brink (1955) for *Diademodon*. Near the anterior margin, above the
canine, a wide anterior maxillary foramen is observed. The septomaxillary foramen,
which should be placed right above this foramen, could not be found, maybe due to the
bad preservation of the dorsal surface of the skull. Another maxillary foramen is placed
laterally to the 4th postcanine.

A marked line separates the dorsal depression of the maxilla from its ventral
surface. This line corresponds to the upper limit of the area occupied by the superficial

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

masseter (Text-fig. 4A). The region of origin of this muscle is very well developed in *Protuberum*, as it is in other traversodontids, due to a quite accentuated lateral projection of the maxilla. Von Huene (1935-1942) already described this maxillary bulge as a common feature among traversodontids.

Ventrally, the canine is placed near to the anterior border of the maxilla, which is not preserved, but must have been very thin, due to the little space observed between the canine and the last incisor, as also in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962), *Massetognathus* (Romer 1967) and *Probainognathus* (Romer 1970). Apparently, the anterior border of the maxillae extends anteriorly from the canine, outlining the posterior border of the incisives, as in *Massetognathus*. The incisive foramina (Text-fig. 5) are near the anteromedial border of the maxillae, which enclose them. Such feature has not yet been observed in other traversodontids, but only in *Diademodon parringtoni*? (Brink 1955). The paracanine fossae (Text-fig. 5), placed posteriorly to the canines, are very deep and anteroposteriorly broad.

The posterior border of each maxilla reaches the subtemporal fossa, through a thin process lying between the anterior border of the jugal and the pterygoid, as in *Exaeretodon*. The relict of the jugal, observed in *Exaeretodon*, between the posterior border of the maxilla and the pterygoid, could not be observed in *Protuberum*. The jugal, though, still presents a small palatine prolongation (Text-fig. 5).

The contact between the maxillae and palatines starts at the posterior border of the 3rd postcanine, through a serrate suture placed transversely to the palatine shaft, and extends backwards, outlining the postcanine row, until it reaches the pterygoids posteriorly.

1
2
3 A crest on the medial contact between both maxillae starts at the level of the
4 anterior border of the paracanine fossae, continuing through the medial contact of the
5 palatines, until reaching the ventral border of the internal choanae (Text-fig. 5). An
6 ossified septum, dorsally to this crest, inside the nasal cavity, can be observed in the
7 internal choanae. This septum probably originates from the vomer and is also observed
8 in *Traversodon* (MR, pers. obs.) and *Exaeretodon* (Bonaparte 1962).
9
10
11
12
13
14
15
16
17

18
19
20 *The septomaxillae.* The septomaxillae (Text-fig. 4A) of *Protuberum* are well developed
21 on their lateral surface. Their general shape is similar to those of *Exaeretodon*
22 (Bonaparte, 1962). They participate on the formation of the posterior and ventral
23 borders of the external nare. No foramen, as the one observed in *Exaeretodon* and
24 *Massetognathus* (Romer 1967), could be observed at the limit of the septomaxillae and
25 maxillae of *Protuberum*.
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

36 *The palatines.* The palatines of *Protuberum* extend well posteriorly, reaching the line of
37 the masseteric processes of the jugals (Text-fig. 5). Therefore, the secondary palate is
38 more posteriorly developed than in *Exaeretodon*. No foramina could be observed.
39
40
41
42
43

44 The contact of the palatines with the vomer is not visible. The opening of the
45 internal choanae is high, as in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962), and wide as in
46 *Massetognathus* (Romer 1967).
47
48
49
50
51

52
53 *The pterygoids.* The pterygoids present a long descending process (Text-figs 3 – 5),
54 similar to that of *Exaeretodon* (Bonaparte 1962), but more vertically directed than in that
55
56
57
58
59
60

1
2
3 taxon. The pterygoids are proportionally wider in *Protuberum* than in *Exaeretodon*.

4
5
6 Postero-laterally, they contact the alisphenoids.

7
8 Ventrally, the cultriform process of the parasphenoid (Text-fig. 5) extends
9
10 between their posterior ends. At this level, the pterygoids form a quite pronounced crest
11
12 continuous with the parasphenoid and the basiptyergoid process of the basisphenoid
13
14 (Text-fig. 5). This feature is similar to *Exaeretodon*, but not observed in *Massetognathus*
15
16 (MR, pers. obs. UFRGS PV 0968T). No interptyergoid vacuity, as the one present in
17
18 *Massetognathus* (Reichel and Schultz 2004), is observed.
19
20
21

22 Anteriorly, the pterygoids have no clear sutures with the palatines and vomer.
23
24 Antero-laterally, they contact the maxillae, participating of the anterior border of the
25
26 subtemporal fossa, but on the contrary of *Massetognathus* (Romer 1967) and
27
28 *Traversodon* (Barberena 1981 a) they do not reach the jugals laterally.
29
30
31

32
33
34 *The nasals.* The nasals of *Protuberum* are wider than those of *Exaeretodon* (Bonaparte
35
36 1962) and their outline is quite similar to those of *Massetognathus* (Romer 1967). Their
37
38 limits with the maxillae, lacrimals, prefrontals and frontals are not clear.
39
40

41 The middle portion of the nasals is constricted at the level of the paracanine
42
43 fossae. At this level, a bone thickening starts to take place, forming a forwardly directed
44
45 “V” shaped crest (Text-fig. 3), which continues posterolaterally through the prefrontals
46
47 and postorbitals, outlining the dorsal margin of the orbits.
48
49
50

51
52
53 *The lacrimals.* This bone forms a good portion of the anterior border of the orbit and the
54
55 anterior wall within the orbit. The limits of this bone can't be observed in detail,
56
57
58
59
60

1
2
3 especially inside the orbits, because the preservation in this region of the skull is not
4 good. Nevertheless, a clear serrate suture at the contact of the lacrimal with the maxilla
5 can be observed on the right side of the skull. This border of the lacrimal has a
6 semicircular outline. The lacrimal foramen could not be observed. A foramen could be
7 observed in the internal wall of the orbit and it probably represents the posterior opening
8 of the infraorbital canal.
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

20 *The prefrontals and frontals.* The delimitations of these bones are not clear. The region
21 occupied by the frontals is quite depressed because of the thickening (due to the
22 presence of the crest above described for the nasals) of the lateral border of the
23 prefrontal, which forms the medial border of the orbit.
24
25
26
27
28

29 The prefrontals possibly present an orbital projection that extends into the medial
30 wall of the orbit, behind the lacrimals (Text-fig. 4), but this area is not well preserved.
31 Indeed, the area occupied by the frontals at the medial wall of the orbit could not be
32 clearly delimited. Notwithstanding, they are more ventrally projected than in
33 *Massetognathus* (Romer 1967), so that the sphenorbital opening (Text-fig. 4B) is
34 smaller, resembling the pattern observed in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962).
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45

46 *The postorbitals.* The postorbital bar is preserved only on the left side of the skull. The
47 postorbital process is split by an ascending cuneiform process of the jugal, as in
48 *Exaeretodon* (Bonaparte 1962). However, the resulting “V” shaped contact in
49 *Protuberum* is observed on the anterior and posterior faces of the postorbital bar, on the
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 contrary of *Exaeretodon*, in which this contact is observed on the lateral and medial
4
5 faces.
6

7
8 In lateral view, the postorbitals extend posteriorly covering most of the antero-
9
10 lateral portion of the quite reduced parietal.
11

12 Dorsally, at the beginning of the postorbital bar, a thickening (continuous with the
13
14 crest above described for the nasals and prefrontals) can be observed.
15
16

17
18
19
20 *The Parietals.* The parietals are fused dorsally to form the parietal crest (Text-fig. 3),
21
22 which, in *Protuberum*, is unusually short, even more than in *Massetognathus* (Romer
23
24 1967).
25

26
27 The parietal foramen (Text-fig. 3) is present and slightly forwardly directed. It is
28
29 located at the level of the posterior margin of the postorbitals, which cover the anterior
30
31 ends of the parietals.
32

33
34 Posteriorly they are possibly fused with the interparietal and form the anterior
35
36 portion of the lambdoid crests, which are very well developed and present a bone
37
38 thickening. The contact with the squamosal is well preserved on the right side of the
39
40 skull.
41
42

43
44 On lateral view, the ventral limits of the parietals are not very clear, but they
45
46 probably contacted the anterior lamina of the prootic and more anteriorly the
47
48 alisphenoids, frontals and prefrontals.
49
50

51
52
53 *The jugals.* The jugals are very similar to those of *Exaeretodon* (Bonaparte 1962). On
54
55 ventral view, a reduction is observed on their anterior margin, right beneath the orbit,
56
57 when compared to *Massetognathus* (Romer 1967) and *Traversodon* (Barberena
58
59
60

1
2
3 1981 a). Nevertheless, this reduction is not as advanced as in *Exaeretodon*. A palatine
4 prolongation of the jugals (Text-fig. 5) is present, but it does not touch the pterygoids
5 and no relicts of the jugals, as those observed in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962), could
6 be observed between the pterygoids and the maxillae. According to Bonaparte (1962),
7 the reduction of the jugals is related to the size of the coronoid processes of the
8 dentaries, in which the anterior border move very closely to the relicts of the jugals.
9
10
11
12
13
14
15
16

17 A descending flange (Text-figs 4 – 5) is observed on the ventral margin of the
18 anterior portion of the jugals. This descending flange is also described for *Exaeretodon*
19 and *Luangwa* (Kemp 1980). Bonaparte (1962) and Barghusen (1968) describe this
20 flange as a process for the masseteric muscle. In *Protuberum* this process is rather
21 ventrally directed, as in *Exaeretodon*.
22
23
24
25
26
27
28

29 On lateral view of the zygomatic arches, the dorsal prolongation of the jugals are
30 not as far posteriorly projected as in *Exeretodon*, resembling more the pattern observed
31 in *Massetognathus*.
32
33
34
35
36
37
38

39 *The squamosals*. On the zygomatic arches, the squamosals extend well anteriorly,
40 forming a cuneiform process that invades the jugals, and almost reach the level of the
41 postorbital bar, as in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962) and *Massetognathus* (Romer
42 1967).
43
44
45
46
47

48 On dorsal view, the posterior portion of the squamosals resembles that of
49 *Exaeretodon*. The groove that separates the neurocranium and the zygomatic arch is
50 very deep, so that this contact is very narrow. The medial lamina of the squamosal joins
51 the parietal to form the lambdoid crests.
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 On lateral view, the posterodorsal border of the portions of the squamosals that
4 form the lamboid crests presents a rectangular shape (on the contrary of
5
6
7
8 *Massetognathus*, which presents a rounded border) and extends ventrally, outlining the
9
10 external auditory meatus (Text-fig. 4A), in a similar way to *Exaeretodon* and
11
12
13 *Massetognathus*.

14
15 On ventral view, the groove of the external auditory meatus (Text-fig. 5) rapidly
16
17 decreases in diameter medially and is twisted in a horn-shape. It meets the quadrate
18
19 and the quadratojugal (Text-fig. 5), still preserved on the right side of the skull. This part
20
21 of the squamosal is concave, to accommodate the quadrate. Laterally to this concavity
22
23 for the quadrate, the squamosal presents a groove, where the quadratojugal is placed.
24
25
26 Medially, a crest of the squamosal encloses the quadrate into the concavity. The
27
28 squamosal does not make contact with the quadrate ramus of the alisphenoid (Text-fig.
29
30 5), which is clearly observed in both sides of the skull. In this region, the squamosal
31
32 delimitates the posterior border of the pterygoparoccipital foramen (Text-fig. 5).
33
34
35
36
37
38

39 *The quadrate and quadratojugal.* The quadrate and quadratojugal (Text-figs 5, 7) are
40
41 preserved in their original positions in the right side of the skull. They are tightly fused,
42
43 as in *Massetognathus* (Luo and Crompton 1994). The lateral portion (probably the
44
45 quadratojugal) presents a dorsally directed crest, which fits into a groove in the
46
47 squamosal. The quadrate fits in another groove in the squamosal, which forms a
48
49 concavity at this region. Both quadrate and quadratojugal present a very similar
50
51 morphology to *Massetognathus* (Text-fig. 8).
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The dorsal plate of the quadrate (Text-fig. 7) of *Protuberum* is very similar to that
4 of *Massetognathus*, but it presents a rather quadrangular outline at the anterior face.

5
6
7
8 The surface of the dorsal plate is slightly concave and the dorsal angle (Text-fig. 7) is
9
10 pointed and partially covered by the squamosal, as in *Massetognathus*. The trochlea is
11
12 not as well pronounced as in *Massetognathus*, but its orientation is about the same.
13
14
15

16
17
18 *The alisphenoids (or epipterygoids)*. The limits of the alisphenoids are not very clear in
19
20 the type specimen, but on the right lateral view, the posteroventral limit of the
21
22 alisphenoid with the prootic is quite clear. On this limit, a foramen to the exit of the
23
24 maxilar (V2) and mandibular (V3) branches of the trigeminal nerve can be observed
25
26 (Text-fig. 4B). Anteriorly, the alisphenoids have the same participation at the outlining of
27
28 the sphenorbital opening as in *Exaeretodon*.
29
30
31

32 It seems that the pterygoparoccipital foramina are open laterally, so that the
33
34 quadrate ramus of the alisphenoids did not reach the squamosals, as above mentioned,
35
36 but this region is not well preserved. This is a derived feature, observed in tritylodontids,
37
38 in the tritheledontid cynodonts *Riograndia guaibensis* and *Pachygenelus* (Luo
39
40 1994) and in the early mammals *Sinoconodon* and *Morganucodon* (Wible and Hopson
41
42 1993), but not in other traversodontids, in which the pterygoparoccipital foramen is
43
44 enclosed by the squamosal.
45
46
47
48
49

50
51 *The prootics*. The limits of the prootics are not very clear (especially on their ventral
52
53 surface). Laterally, especially on the right side of the skull, the sutures with the parietal
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 and alisphenoid indicate that this bone forms a good portion of the sidewall of the
4
5 braincase and is more dorsally projected than in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962).
6
7

8 On lateral view, the anteroventral limits of the prootic and the alisphenoid are
9
10 very clear, especially at the level of the trigeminal foramen. Posteroventrally, the prootic
11
12 delimitates the pterygoparoccipital foramen and dorsoposteriorly the post-temporal
13
14 fossa (Text-fig. 4B). Both openings communicate through a deep groove, in which only
15
16 the portion closest to the post-temporal fossa (*sensu* Brink 1955) is enclosed in a canal.
17
18 A similar feature is presented by *Massetognathus* in which this short canal was
19
20 described as a lateral flange vascular canal by Rougier *et al.* (1992). In *Exaeretodon*, on
21
22 the other hand, the pterygoparoccipital foramen and the post-temporal fossa
23
24 communicate through a closed canal that runs along all extension between them
25
26 (Bonaparte 1962).
27
28
29
30
31

32 On the ventral area of both prootics, it can be observed that the *cavum*
33
34 *epiptericum* (Text-fig. 5) is open, as in most non-mammalian cynodonts (Wible and
35
36 Hopson 1993; Luo and Crompton 1994). The prootics apparently form the anterior
37
38 border of the *fenestrae ovalis* (Text-fig. 5), but their limits with the opisthotics are very
39
40 unclear.
41
42
43

44 No sign of a promontorium can be observed.
45
46
47

48 *The opisthotics.* The limits of the opisthotics are not clear.
49
50

51 In ventral view, the paroccipital process (Text-fig. 5) is better preserved on the left
52
53 side of the skull and bifurcated, with an anterior and a posterior region, which is not
54
55 observed in other traversodontids. This is a derived feature, present in tritylodontids,
56
57
58
59
60

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

brasilodontids (Bonaparte *et al.* 2005) and in early mammals, as *Morganucodon* (Kermack *et al.* 1981) and *Sinoconodon* (Crompton and Luo 1993). The parotic crest (Text-fig. 5) is very clear and more developed in *Protuberum* than in *Brasilodon* (Bonaparte *et al.* 2005), extending from the contact with the squamosal to the border of the jugular foramen.

The opisthotics form the anterior half of the wall of the jugular foramina and the dorsal and posterior margins of the *fenestrae ovalis*. Although the preservation of the *fenestrae ovalis* is not good, their border apparently present an osseous ring of bone, which is a primitive feature, also observed in other traversodontids (Kemp 1980), as well as in other non-mammalian cynodonts, except *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.* 2003, 2005). The jugular foramina, better preserved, are clearly confluent with the *fenestrae rotundae*, and no osseous separation can be observed, which is also a primitive condition presented by other traversodontids.

Anteriorly, the opisthotics make contact with the prootics, which possibly participate on the formation of the *fenestrae ovalis*. At this level, the opisthotics apparently touch the lateral ramus of the basisphenoid, which seems to contribute to the medial margin of the *fenestrae ovalis*. Postero-medially the opisthotics appear to contact the exoccipitals, which probably form the postero-medial margin of the jugular foramina.

In occipital view (Text-fig. 6), the opisthotics seem to make contact dorsally with the ventral margin of the tabular and with the supraoccipital, although the limits of all bones at the occipital plate are unclear.

1
2
3 *The parasphenoid and basisphenoid.* The sutures and limits of these bones are not
4
5
6 clear.

7
8 In ventral view, the crest formed by the cultriform process of the parasphenoid is
9
10 very high, as observed in *Exaeretodon* (MR, pers. obs., UFRGS PV0715T). The anterior
11
12 wedge between the pterygoids is much shorter than in *Massetognathus* (Romer 1967),
13
14 being more similar to *Exaeretodon* (Bonaparte 1962). Posteriorly, the basisphenoid
15
16 contacts the basioccipital through a clearly serrate suture, behind the *dorsum sellae*
17
18 (Text-fig. 5). Laterally, it extends towards the *fenestrae ovalis* (contributing to their
19
20 medial margins) and its limits with the prootic are indistinguishable. Anterolaterally, the
21
22 basipterygoid process of the basisphenoid is well developed, forming a plate between
23
24 the cultriform process of the parasphenoid and the ventral lamina of the alisphenoid,
25
26 anteriorly to the *cavum epiptericum*. The foramina for the internal carotid are absent in
27
28 the basisphenoid, as in others traversodontids, *Cynognathus* and tryilodontids (Hopson
29
30 and Barghusen 1986).
31
32
33
34
35

36 Anteromedially, at the region of the *sella turcica*, it is not possible to observe the
37
38 limits of the parasphenoid.
39
40
41
42

43 *The basioccipital.* The basioccipital presents a very clear anterior limit. The suture is
44
45 serrate and the anterior margin is semicircular. It is not possible to observe if it extends
46
47 posteriorly between the occipital condyles (Text-fig. 5), as it does in *Massetognathus*
48
49 (Romer 1967). No hypoglossal foramina could be observed in the specimen, so they
50
51 possibly were confluent with the jugular foramina (Text-fig. 5), as in most non-
52
53 mammalian cynodont taxa, including traversodontids (Luo 1994).
54
55
56
57
58
59
60

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

The exoccipitals. As in most non-mammalian cynodonts, the occipital condyles are mostly formed by the exoccipitals. They contact each other medially, but their contact with the basioccipital is not clear.

The condyles are very posteriorly projected, so that in ventral view they are aligned with the posterior border of the lambdoid crests, differently from *Exaeretodon* (Bonaparte 1962) and *Massetognathus* (Romer 1967). Besides, they are very posteriorly placed in relation to the quadrates, as observed in *Massetognathus*.

The condyles are very close to each other ventrally, more than in *Exaeretodon frenguellii* (Bonaparte 1962), similarly to *Exaeretodon riograndensis* (Abdala *et al.* 2002). They are not as vertically inclined as in the former and their form is bulbous, which is the most primitive form among non-mammalian cynodonts, including traversodontids.

The interparietal, tabulars and supraoccipital. The limits of the bones at the occipital plate are very unclear. They are mostly exposed dorsally due to the very short parietal crest.

It seems that a process of the supraoccipital penetrated the ventral margin of the interparietal, as in *Exaeretodon* (Bonaparte 1962).

The tabulars appear to surround the post-temporal fossae (Text-fig. 6), but the paroccipital process of the opisthotic may be present at their ventral margin, as in *Massetognathus* (Romer 1967) and *Exaeretodon* (Bonaparte 1962). In *Exaeretodon*, these fossae are placed between the tabular, paroccipital process and squamosal. In

1
2
3 *Diademodon*, both conditions have been described; Brink (1955) observes that in *D.*
4
5 *laticeps* the tabular completely encircles the fossa, while in other species the
6
7 paroccipital process forms the lower border of it.
8
9

10 Apparently there is contact of the supraoccipital with the opisthotics, as in
11
12 *Massetognathus* (Romer 1967).
13
14

17 *Upper dentition*

18
19 The dental formula in *Protuberum* is three incisors, one canine and seven
20
21 postcanines.
22
23

24 Only the 2nd and 3rd incisors are preserved on the left side and the 2nd on the right
25
26 side. They are somewhat procumbent, but not as much as in *Exaeretodon* (Bonaparte
27
28 1962). They are similar in size, but the 2nd has a spatulate tip. It is possible to observe
29
30 enamel layers only on the labial face of incisors, which is also observed in *Exaeretodon*
31
32 (Chatterjee 1982; Abdala *et al.* 2002) and *Luangwa* (Kemp 1980).
33
34
35

36 The canine (only preserved on the right side) is small, about the same size of the
37
38 incisors and is vertically oriented. As in the incisors, the enamel layer can only be
39
40 observed on the labial surface.
41
42

43 The paracanine fossa is very deep and quite elongated anteroposteriorly, in a
44
45 way that the diastema between the canine and postcanines is almost completely
46
47 occupied by it. The size of the lower canine is unknown, but the anteroposterior length
48
49 of the paracanine fossa suggests a movement of the lower jaw in a posterior direction.
50
51

52 The postcanine rows are somewhat divergent at their posterior half. The first four
53
54 teeth are orthogonally implanted in relation to the medial plan. The following
55
56
57
58
59
60

1
2
3 postcanines start to diverge, until reaching an angle of 50 degrees regarding to the axial
4
5 plan. They increase in size posteriorly, and are extremely worn, except in the last one,
6
7 which does not present any wearing.
8
9

10 The unworn teeth present a very atypical morphology for a traversodontid. Two
11
12 cusps can be observed, one lingual and one labial. The lingual cusp is slightly higher
13
14 than the labial. A small transverse crest (that can be observed only on the left unworn
15
16 tooth) connects these cusps, on the medial plan of the tooth. No cingulum could be
17
18 observed.
19
20

21
22 The wearing increases from back to front along the tooth row, as also observed in
23
24 *Luangwa* (Kemp 1980), *Massetognathus pascuali* (Romer 1967) and other
25
26 traversodontids.
27
28

29 On the last two postcanines the medial crest is worn off, producing two well
30
31 marked crests: a very low one at the anterior border of the tooth and a high one at the
32
33 posterior border of the tooth. Between these crests lies a big concavity, so that the
34
35 crown area is an essentially oval concave area, without internal markings. The
36
37 difference in size between the lingual and labial cusps gets accentuated.
38
39

40
41 On the first four postcanines the wearing produces a flat surface, continuous
42
43 anteroposteriorly. The lingual and labial crests tend to decrease in size and they no
44
45 longer differ in size. The general morphology of the worn postcanines resembles that of
46
47 *Luangwa* but is much simpler.
48
49

50 The shouldering of postcanines (an advanced feature for traversodontids,
51
52 observed in *Exaeretodon* and *Massetognathus*, for example) is absent in *Protuberum*, a
53
54 characteristic shared with *Luangwa*. In occlusal view, the teeth are subrectangular,
55
56 nearly twice as broad as long anteroposteriorly, as in *Massetognathus pascuali*.
57
58
59
60

1
2
3 The 3rd and 4th left postcanines came out of their alveoli. One of them is still
4 preserved and got attached to the palate during the fossilization process. The other one
5 got attached into the right paracanine fossa. The single root is visible on the former and
6 clearly doesn't show any sign of division. Its length is the same as the width of the crown
7 of the tooth, so that the root presents the shape of an inverted triangle in distal view.
8 The empty alveoli corroborate this observation.
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

20 *Axial Skeleton*

21 The axial skeleton of *Protuberum* (Pl. 2 – 3, Text-figs 9 – 10) is peculiar due to the
22 presence of protuberances on ribs and neural spines with expanded apices (similar to
23 those observed by Sues (1985) in thoracolumbar vertebrae of *Kayentatherium*). But in
24 other general features the axial skeleton of *Protuberum* resembles that of
25 *Pascualgnathus* (Bonaparte 1966), *Thrinaxodon*, *Cynognathus* and *Diademodon*,
26 described by Jenkins (1971), especially because of the presence of costal plates.
27
28
29
30
31
32
33
34
35

36 Due to the presence of posterior thoracic ribs with costal plates in some non-
37 mammalian cynodonts (e.g. *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*), the presacral
38 portion of the vertebral column of these taxa can be divided into cervical, thoracic and
39 lumbar regions (Brink 1955; Jenkins 1971). In other non-mammalian cynodonts, this
40 division is not possible, due to the lack of morphological differentiation of the posterior
41 thoracic (=lumbar) ribs (e.g. *Exaeretodon*, Bonaparte 1963). *Protuberum* has a
42 differentiation of lumbar ribs and clearly belongs to the first category. There is also
43 another category, which may be represented by *Massetognathus* (Jenkins 1970), in
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 which specialized lumbar ribs occur, not in the form of costal plates, but as a reduction
4
5 of these, in the form of 'Y' shaped distal end of ribs.
6
7

8 In *Protuberum*, the transition between the last thoracic and the first lumbar rib is
9
10 based on the overlapping of costal plates. The 9th thoracic (the last one) is not
11
12 overlapped anteriorly by the 8th, but its posterior plate overlaps the anterior plate of the
13
14 first lumbar rib. On lumbar ribs, the costal plates overlap with adjacent ribs anteriorly
15
16 and posteriorly, in a way that each posterior plate overlaps the anterior one of the
17
18 following rib.
19
20
21

22 The criteria proposed by Jenkins (1971) to distinguish the thoracic and lumbar
23
24 regions in non-mammalian cynodonts were (1) the presence of rib shaft distally to costal
25
26 plates only in thoracic ribs and (2) the definition of the first lumbar rib as the first one
27
28 bearing a costal plate that grips the next costal plate. Both criteria apply well to
29
30 *Thrinaxodon*, *Diademodon* and *Cynognathus*. Nevertheless, in the case of *Protuberum*,
31
32 all ribs present a shaft distal to costal plates. However, there may be a clear
33
34 differentiation between thoracic and lumbar ribs, based on the overlapping of costal
35
36 plates in the lumbar region and not in the thoracic region. Therefore, the second
37
38 criterion, applies better for *Protuberum*, but in this case, the first lumbar rib is the first
39
40 one bearing costal plates that grip adjacent costal plates anteriorly and posteriorly.
41
42
43
44
45
46
47

48 *Vertebral column*

49

50 The total number of presacral vertebrae in *Protuberum* is at least 16. The exact number
51
52 is unknown because of the lack of the anteriormost vertebrae. In *Massetognathus*, the
53
54 number of presacral vertebrae is interpreted to be about 26 (Jenkins, 1970), seven
55
56 cervicals, 16+ dorsals (thoracic + lumbar) and six sacrals. Bonaparte (1963) described
57
58
59
60

1
2
3 *Exaeretodon* as having 28 presacral (seven cervicals and 21 dorsals), six or seven
4
5 sacral and 17 caudal vertebrae. Probably a similar number can be considered for
6
7
8 *Protuberum*. It had at least two cervical, nine thoracic, five lumbar and three sacral
9
10 vertebrae.

11
12 In a general view, the vertebrae are rather high, amphicoelous and robust. The
13
14 neural spines are posteriorly inclined. All vertebrae present posterolateral expansions at
15
16 the distal end of their neural spines, so that in dorsal view they have a triangular form.
17
18 The expansions observed in vertebrae of *Protuberum* seem to be more robust than
19
20 those observed in *Kayentatherium* (Sues, 1985).
21
22

23
24 The transverse processes of the cervical and the first thoracic vertebrae of the
25
26 type specimen are lateroposteriorly projected. From the 3rd to the 8th thoracic vertebra
27
28 these processes are transversely placed to the axial plan. From the 9th thoracic (the
29
30 last) to the 3rd lumbar the transverse processes are lateroanteriorly projected. On the
31
32 two last lumbar (4th and 5th), these processes are transversely placed again. The sacral
33
34 vertebrae present them lateroposteriorly projected.
35
36

37
38 The vertebral centra are very short in the cervical and anterior thoracic vertebrae.
39
40 In posterior thoracic, lumbar and sacral vertebrae, they tend to increase their length and
41
42 also accentuate their reel shape, especially in the lumbar region, in which they present
43
44 expanded anterior and posterior borders.
45
46
47

48
49
50 *Cervical series.* The two first vertebrae (Pl. 2, Text-fig. 9A) of the type specimen were
51
52 considered as cervicals, because they differ from the next vertebrae (here considered
53
54 as thoracic) in some aspects.
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The expansions at the extremity of the neural spine are larger on the second
4
5 cervical, but still much smaller than on the first thoracic.
6

7
8 The neural arches present a much smaller anteroposterior width than the next
9
10 vertebrae and they do not present the anterior lamina (described below for thoracic
11
12 vertebrae). The proportion between neural spines and vertebral centra is quite different,
13
14 so that the neural arches are proportionately much higher (although the total height of
15
16 the vertebrae remains almost the same).
17

18
19 The vertebral centra do not differ very much from those of the first thoracics.
20
21 They are very short anteroposteriorly and a lateral compression produces a small
22
23 ventral ridge on the vertebral centrum.
24
25

26
27 The zigapophyses present a pattern that persists in thoracic vertebrae: the
28
29 prezigapophyses surpass the anterior border of the vertebral centrum, while the
30
31 postzigapophyses terminate at the posterior border of the vertebral centrum. A shallow
32
33 anterior concavity can be observed at the dorsal border of the centrum, ventrally to the
34
35 prezigapophyses, in which a small posterior tuberosity articulates. This feature leads to
36
37 a very precise intervertebral articulation.
38
39
40
41
42

43
44 *Thoracic series.* The expansions at the extremity of neural spines decrease in size in
45
46 direction to the posterior and anterior portions of the vertebral column, so that the
47
48 largest expansions of neural spines are observed from the 1st to the 6th thoracic vertebra
49
50 (Pl. 2), indicating some kind of mechanical stress at this region.
51

52
53 The thoracic vertebrae (Text-fig. 9B) have anteroposteriorly broad neural spines,
54
55 with an anterior lamina that is projected into the posterior border of the adjacent
56
57 vertebra.
58
59
60

1
2
3 The proportion between neural arches and vertebral centra is different from that
4 observed in *Exaeretodon* (Bonaparte 1963) and *Diademodon* (Jenkins 1971), because
5 the neural spines in thoracic vertebrae of *Protuberum* are generally low, and resemble
6 more the pattern observed in *Massetognathus pascuali* (Jenkins 1970). There are no
7 clear sutures between neural arches and vertebral centra (on the contrary of
8 *Exaeretodon*, which probably did not have those elements well-fused), indicating that
9 neural arches and vertebral centra were very probably fused in the vertebrae of
10 *Protuberum*.

11
12 The first centra are somewhat compressed laterally, so that a small ventral ridge
13 can be observed. They are very short anteroposteriorly. This condition changes very
14 quickly, though, so that in the posteriormost vertebrae, the centra are at least 50 per
15 cent longer. Their length ranges from 18 to 30 mm. There are no evidences of
16 intercentra.

17
18 The zigapophyses present the same pattern as described above for the cervical
19 vertebrae. Although it is hard to observe the articulation of pre and postzigapophyses,
20 due to a bad preservation and the strong union between vertebrae, it seems that it is
21 almost vertical on the anterior thoracic vertebrae and becomes more horizontal
22 posteriorly.

23
24 The parapophyses are well developed on the dorsolateral aspect of each anterior
25 rim. In *Protuberum* the facets for the thoracic rib heads are situated intervertebrally, as
26 in *Thrinaxodon*, *Cynognathus* (Jenkins 1971) and anterior dorsal vertebrae of
27 *Massetognathus* (Jenkins 1970). There are no evidences of anapophyses in any
28 vertebra of the specimen MGB 368 / 100, although the bad conditions of preservation of
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 the intervertebral articulations in that specimen and the fact that most vertebrae are
4 articulated (with some matrix filling the spaces between them) could be limiting their
5 observation. In the isolated vertebra PV0985T (probably a thoracic one), well-preserved
6 anapophyses can be observed.
7
8
9
10
11

12 The transverse processes are upwards directed in all thoracic vertebrae. The
13 origin of those processes is slightly posterior to the neural channel.
14
15
16
17

18
19
20 *Lumbar series.* In *Protuberum*, the first lumbar vertebra is designated based on the
21 morphology of its associated rib. As rib morphology changes gradually, the selection of
22 the first lumbar vertebra is somewhat arbitrary. Nevertheless, the distinction between
23 lumbar and thoracic regions is clear (Pl. 2).
24
25
26
27
28

29 The lumbar vertebrae (Text-fig. 9C) present very posteriorly inclined, short, robust
30 and anteroposteriorly broad neural spines. No space can be observed between adjacent
31 neural spines, suggesting a fusion at this level. The protuberances at the extremity of
32 neural spines tend to decrease in size posteriorly.
33
34
35
36
37
38

39 The vertebral centra of the lumbar vertebrae present a reel shape and their
40 lengths range from 27 to 37 mm. The anterior and posterior borders of centra are
41 expanded in a way that the contact area between centra of adjacent vertebrae gets
42 quite enlarged. The strength of this union (probably a fusion) can be confirmed by a
43 postmortem inclination of the posterior part of the column that lead to the fracturation of
44 the 3rd, 4th and 5th lumbar vertebrae on the middle portion of their centra, but did not
45 disarticulate them.
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The parapophyses are intervertebral, as in *Massetognathus* (Jenkins 1970). In
4
5 *Thrinaxodon* (Jenkins 1971) the last lumbar vertebrae are described as having the
6
7 parapophyses located on the centra.
8
9

10 Starting from the 3rd lumbar vertebra of *Protuberum*, synapophyses (fused
11
12 parapophyses and diapophyses, also observed in lumbar vertebrae of *Luangwa* (Kemp
13
14 1980) and *Thrinaxodon* and in sacral vertebrae of *Massetognathus*) occur in an
15
16 intervertebral position.
17
18

19 The articulations between pre and postzigapophyses are not clear, also
20
21 suggesting a fusion in this region, which, added to the strong union between vertebral
22
23 centra and neural spines above described, would preclude intervertebral kinesis in the
24
25 lumbar region.
26
27

28 Robust and anteroposteriorly broad transverse processes are also observed.
29
30

31
32
33
34 *Sacral series.* The sacral vertebrae (Text-fig. 9D) in this work were defined based on
35
36 their rib contact with the internal surface of the iliac blade. The solid constitution of the
37
38 posterior part of the column continues at this region. The 3 first sacral vertebrae are
39
40 preserved in the type specimen (Pl. 2), but the sacral region of *Protuberum* was
41
42 probably constituted of more vertebrae. In *Exaeretodon* (Bonaparte 1963), this region is
43
44 constituted of 7 vertebrae.
45
46
47

48 The only preserved neural spine is that of the first sacral vertebra. It is shorter
49
50 than those of lumbar vertebrae and less robust. The protuberances at the extremity of
51
52 the neural spine are smaller than on lumbar vertebrae.
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 Vertebral centra present a reel shape (as lumbar vertebrae). The length of the
4 first is about 32 mm, the second has a severe fracturation and dislocation of the
5 centrum, making its measurement difficult, but the 3rd has a length of about 24 mm,
6
7
8 indicating an expected shortening tendency on posterior sacral vertebrae.
9
10

11
12 The breakage of the 2nd sacral vertebra is similar to that described above for the
13 3rd, 4th and 5th lumbar vertebrae, also keeping an intact intervertebral articulation,
14
15
16 indicating a strong fusion between sacral vertebrae too.
17
18

19
20 There are also synapophyses on sacral vertebrae, but here they are placed on
21 the anterior border of each vertebra (instead of intervertebrally, as in lumbar ones). It is
22 impossible to distinguish pre and postzigapophyses, due to a very bad preservation and
23
24
25 the strong intervertebral attachment also in this part of the column.
26
27
28

29 Transverse processes are anteroposteriorly narrower than on lumbar vertebrae.
30
31
32

33 34 *Ribs*

35
36 The presacral ribs of *Protuberum* (Pl. 2, Text-fig. 10) are unique among traversodontids,
37
38 due to the presence of distinct protuberances on their dorsal border. They decrease in
39 size distally on each rib, so that the proximal protuberances (close to the tuberculum)
40
41
42 are generally the hugest, sometimes presenting a dorsolateral concavity.
43
44
45

46 The middle thoracic ribs are the longest and present up to 8 protuberances. The
47
48 protuberances decrease in number, as the ribs get shorter (on posterior thoracic, lumbar
49 and cervical ribs), but don't change significantly in size. The space between them is
50 regular, so that they are parasagittally aligned. These protuberances also occur –
51
52 following the alignment - on the dorsal border of the iliac blade. Such alignment leads to
53
54
55 the development of a series of crests parallel to the vertebral column. This peculiar
56
57
58
59
60

1
2
3 arrangement probably had a mechanical function. This condition is also observable, in a
4
5 very small degree, in *Thrinaxodon* (Jenkins 1971), in which tubercles are described on
6
7 the dorsomedial edge of costal plates, which also are parasagittally aligned.
8
9

10 The surface of all protuberances is smooth and they are composed mainly by
11
12 compact bone (probably pachyostotic), suggesting that no cartilaginous tissue was
13
14 covering them.
15
16

17 All presacral ribs (including cervicals) present a very smooth curvature, so that
18
19 the trunk was probably very wide and flat. The rib-vertebra contact is very strong on the
20
21 posterior thoracic and lumbar regions, making it hard to distinguish the limits between
22
23 the rib heads and their respective apophyses on vertebrae. Indeed, all left ribs are
24
25 fractured and somewhat displaced between the tuberculum and the first protuberance
26
27 (this fracture is continuous from the thoracic to sacral region) but their heads did not
28
29 disarticulate. The anterior portion of the trunk, on the other hand, does not present any
30
31 articulated rib and the apophyses are well limited, indicating a weaker rib-vertebra
32
33 contact in this region.
34
35
36
37

38 The ventral and dorsal borders of ribs are not very sharp, so that their transverse
39
40 section is ellipsoid.
41
42

43 A dicocephalic condition is observed in most ribs, except for the last lumbar and
44
45 sacrals, where the tuberculum and capitulum are fused.
46
47
48

49
50 *Cervical ribs.* Cervical ribs are very rarely preserved in non-mammalian cynodonts, so
51
52 that there are few materials to compare to the specimens studied in this work.
53
54

55 In the material studied, there are only two fragments of isolated cervical ribs, one
56
57 of them well preserved (UFRGS-PV1009T) (Text-fig. 10A), lacking only the distal tip and
58
59
60

1
2
3 the other represented only by a proximal extremity (UFRGS-PV0981T). The most
4 complete cervical rib (a left one) presents three protuberances on its dorsal margin,
5
6 which decrease in size distally. These protuberances occur only on the proximal half of
7
8 the rib (considering its distal portion is missing and that apparently no additional
9
10 protuberances existed). The first protuberance has a distinct morphology, being twice
11
12 distally elongated than the other two. The rib is anteroposteriorly flattened and presents
13
14 a small ridge on the posterior border, which begins at the capitulum and ends 15 mm
15
16 beneath the tuberculum. At the same region on the anterior surface of the rib, there is a
17
18 shallow groove.
19
20
21
22
23

24 The capitulum is very broad on the rib UFRGS PV1009T and presents a slightly
25
26 convex, almost flat articular facet. The rib UFRGS PV0981T (right proximal fragment)
27
28 presents a rather small capitulum, about the same size of the tuberculum. The oversize
29
30 of the capitulum in the former is probably a consequence of preservational distortions,
31
32 so that it is most likely that the tuberculum and capitulum had similar sizes.
33
34
35

36 The curvature observed in the rib UFRGS PV1009T is not very accentuated, on
37
38 the contrary of the first cervical ribs of *Exaeretodon* (Bonaparte 1963), which have a
39
40 “horseshoe form”.
41
42

43 When compared to the proportions of its thoracic ribs and to the first cervical ribs
44
45 of *Exaeretodon*, the studied cervical ribs of *Protuberum* appear to belong to the
46
47 posterior portion of the neck.
48
49
50

51
52
53 *Thoracic ribs.* No anterior thoracic ribs are preserved, so it is not possible to observe the
54
55 transition between cervical and thoracic ribs.
56
57
58
59
60

1
2
3 The morphology of the protuberances of the thoracic ribs is characterized by a
4 subglobular shape. The most proximal protuberance sometimes presents a laterodorsal
5 concavity and is the largest and most anteroposteriorly broad. Sometimes the second
6 protuberance may present this morphology too. In the last left thoracic rib the second
7 protuberance is bigger than the first one. The number of protuberances varies from 8 (in
8 the 7th thoracic rib) to 5 (in the 9th).

9
10
11 The proximal region of thoracic ribs presents an anterior crest (Text-fig.10B), also
12 observed in *Massetognathus* (Jenkins 1970) and *Cynognathus* (Jenkins 1971), which
13 are very probably related to the costal plates on lumbar ribs. This crest begins below the
14 most proximal dorsal protuberance (as also do costal plates on lumbar ribs). Starting
15 from the 8th thoracic rib, another crest on the posterior margin of ribs can be observed.
16 Here, these crests still do not overlap with adjacent ribs, on the contrary of *Thrinaxodon*
17 (Jenkins 1971). Both crests become a bit larger on the 9th (last) thoracic, so that the
18 posterior crest of this rib overlaps the anterior costal plate of the first lumbar rib.

19
20
21 The crests abruptly enlarge in the lumbar region (in which they are referred, in
22 this work, as costal plates), so that a gradient of development of both anterior and
23 posterior crests can't be observed. In *Luangwa* (Kemp 1980), *Cynognathus* and
24 *Diademodon* (Jenkins 1971) these crests grow gradually.

25
26
27 The posterior face of the shaft is generally marked by a shallow groove (Text-fig.
28 10C), which is also observed on ribs bearing a posterior crest, right beneath it.
29 According to Jenkins (1971), this groove probably represents an intercostal
30 neurovascular sulcus.

31
32
33 The heads on middle thoracic ribs present a short tuberculum and an elongate
34 and robust capitulum, as some thoracic ribs of *Exaeretodon* (Bonaparte 1963). A small

1
2
3 ridge between the tuberculum and capitulum can be observed. The heads of posterior
4 thoracic ribs present the same described for many non-mammalian cynodonts (e.g.
5 *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Massetognathus*, *Exaeretodon*), with an
6 enlargement of the tuberculum and a shortening of the capitulum, so that these
7 structures become closer on the posterior region of the axial skeleton.
8
9

10
11 The distal portion of thoracic ribs decreases in size gradually, but the tips
12 terminate abruptly, presenting a peg-like morphology, on the contrary of what is
13 observed on *Exaeretodon*, in which the distal ends of ribs terminate gradually.
14

15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25 *Lumbar ribs*. All 10 lumbar ribs are articulated to the 5 lumbar vertebrae (Pl. 2).

26
27 The costal plates of the lumbar ribs present a lanceolate shape, never reaching
28 the subrectangular outline described for *Thrinaxodon*, *Diademodon* and *Cynognathus*
29 by Jenkins (1971) and for *Pascualgnathus* (Bonaparte 1966). The anterior border of the
30 last costal plate presents an anteriorly directed process on ventral view.
31
32
33

34
35 The general morphology of costal plates in *Protuberum* differs significantly from
36 that of other non-mammalian cynodonts, in which the costal plates of lumbar ribs are
37 characterized by a regression of the distal portion of the shaft of the ribs, so that just the
38 plate is observable at its place. In *Protuberum* the shafts of the ribs do not suffer such
39 severe regression, keeping a portion of the rib shaft distally to the costal plates.
40
41
42
43
44
45
46
47

48 The protuberances of the lumbar ribs are very similar in morphology to the ones
49 observed on thoracic ribs. They differ, however, in number. It is possible to count 4 of
50 them on all lumbar ribs, except for the last one, which presents a reduction (shortening),
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 due to its proximity to the iliac blade. Therefore, only one protuberance could be
4
5 observed on this one.
6
7

8 Proximally, the lumbar ribs are synostosed to the vertebrae. This feature is better
9
10 observed on the transverse processes, which present serrate sutures, visible especially
11
12 on the first lumbar ribs. The capitular processes become progressively shorter toward
13
14 the sacrum and shift dorsally to a closer proximity with the tuberculi. All capituli articulate
15
16 intervertebrally. Starting from the 3rd lumbar rib, the capitular and tubercular facets are
17
18 essentially confluent. The last lumbar rib presents a fused capitulum and tuberculum, so
19
20 that they are indistinguishable.
21
22
23

24 The lumbar ribs do not become progressively shorter posteriorly, but only the last
25
26 one abruptly decreases in length. It aligns with the anterior border of the iliac blade
27
28 (both perpendicular to the axial plane). The iliac blade and the last lumbar rib make a
29
30 broad contact along all the length of the rib.
31
32
33

34 The distal ends of lumbar ribs terminate abruptly, presenting a sub-quadrangular
35
36 shape on anterior view, and a small protuberance is placed dorsally to all preserved
37
38 distal tips.
39
40
41
42

43 *Sacral ribs.* There are only 2 preserved pairs of sacral ribs in the type specimen (Pl. 2),
44
45 although it possessed at least 3, but possibly 5 to 7 (based on *Exaeretodon*,
46
47 *Massetognathus* and *Pascualgnathus*). The preservation is very bad, so that the ribs are
48
49 not preserved in detail. Nevertheless, some features can still be described.
50
51
52

53 The sacral ribs of *Protuberum* are the only ones without the typical protuberances
54
55 that characterize its axial skeleton. Their general morphology resembles that of the 6th
56
57 and 7th sacral ribs described for *Exaeretodon* (Bonaparte 1963).
58
59
60

1
2
3 The first sacral rib is the most robust, especially on the distal end, where it
4 contacts the iliac blade. The second rib is smaller at this point and a distal fragment of
5 the 3rd left sacral rib, still attached to the iliac blade, is even more slender.
6
7

8
9
10 As in *Thrinaxodon* (Jenkins 1971), capituli and tuberculi of sacral ribs are not only
11 confluent (as on some lumbar ribs), but fused (as on the last lumbar rib), so that they
12 can't be distinguished.
13
14

15
16
17 The shaft is short and posterolaterally oriented.
18

19
20 Distal ends are expanded anteroposteriorly on the contact with the iliac blade.
21
22 The sacral ribs were strongly fused to the iliac blade.
23
24

25 26 27 *Pelvic girdle*

28
29 *Ilium*. A fragment of a left ilium (Pl. 2, Pl. 3) is present on the type specimen, but the
30 acetabular and ventral portions are not preserved.
31
32

33
34 It bears a very robust and elongate blade, with a lanceolate anterior edge, which
35 also presents protuberances along its dorsal border (similar to those observed on
36 presacral ribs). The blade is laterally concave, especially on the anterior half, where the
37 blade is curved outwards in an angle of approximately 80 degrees in relation to the
38 medial plan.
39
40
41
42
43
44

45
46 Despite this peculiar feature, the general morphology of the iliac blade apparently
47 follows the primitive pattern observed in *Massetognathus* (Jenkins 1970), *Cynognathus*
48 and *Diademodon* (Jenkins 1971) (Text-fig. 11A), differing from *Exaeretodon* (Bonaparte
49 1963) and *Luangwa* (Kemp 1980) (Text-fig. 11B), in which a good portion of the blade
50 occurs on a preacetabular position.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The anterior portion of the iliac blade is parallel to the last lumbar rib. A very
4 unclear line indicates the separation of them, but this line is not observed on the
5 proximal half of those bones, suggesting their fusion, at least proximally. Indeed, the
6 protuberances on the iliac blade are aligned to those of the lumbar ribs, indicating the
7 continuity of the parasagittal alignment of the protuberances along the body.
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

20 DISCUSSION

21
22
23
24
25 *Skull.* One of the most striking features on the skull of *Protuberum cabralensis* is
26 the shortening of the parietal crest. The total length of the skull (from the condyles to the
27 anterior border of the premaxilla) is approximately 200 mm, while the parietal crest
28 measures about 15 mm, representing only 7.5 per cent of the length of the skull. In
29 *Exaeretodon* (Bonaparte 1962), the parietal crest represents about 30 per cent of the
30 total length of the skull, in *Luangwa sudamericana* (pers. obs. MCP 3284), 28 per cent
31 and in *Massetognathus* (Romer 1967), 15 per cent.
32
33
34
35
36
37
38
39

40
41 Besides, the robustness of the skull, granted by the bone thickening on its dorsal
42 face, is quite remarkable. Such robust structuring could be associated to a defense
43 mechanism (against predators), especially when considering that *Protuberum* was too
44 slow to be considered a predator (see below for postcranial evidences) and that it
45 probably was a preferential herbivore.
46
47
48
49
50
51

52
53 Indeed, its dentition shows some clues that suggest plant ingestion. The incisors
54 present differential thickness of the enamel layer between internal and external
55 surfaces. Kemp (1980) also described a similar structuring of enamel on incisors of
56
57
58
59
60

1
2
3 *Luangwa* and observed that this feature ensured that the ridges of teeth remained
4 sharp. This kind of tooth would have been adequate for gripping, cutting and tearing off
5 food, especially plant material.
6
7

8
9
10 Although presenting a very atypical morphology among traversodontids when
11 unworn, the postcanines of *Protuberum* also suggest a good capacity to process plant
12 materials when analyzed by their wearing pattern. The wide concave areas formed on
13 the crowns could be perfectly employed for plant crushing.
14
15
16
17

18
19
20 The wearing pattern observed in *Protuberum* is very similar to that described for
21 *Massetognathus* (Crompton 1972a), *Dadadon* (Goswami *et al.* 2005), in which the
22 microstructure of wearing was also analyzed, and *Luangwa* (Kemp 1980), which
23 presents a mechanism of tooth wearing that seems to be applicable to *Protuberum*
24 (Text-fig. 12). The mechanism proposed for *Luangwa* causes the development of broad
25 but poorly matching concave wear facets (on upper and lower postcanines) because the
26 abrasion is not caused by tooth-to-tooth contact as in shearing, but by tooth-food-tooth
27 contact analogous to mammalian puncture-crushing (Crompton and Hiiemae 1969). The
28 wearing pattern observed in these traversodontids strongly supports the idea of a
29 postero-dorsal movement of the jaw [a feature suggested as an inclusive trait among
30 traversodontid cynodonts (Crompton 1972a)], which is reinforced, in *Protuberum*, by the
31 presence of the anteroposteriorly wide paracanine fossae and the mobility of the
32 quadrate.
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49

50
51 Luo and Crompton (1994) and Crompton (1972b) also described a posteriorly
52 directed movement of the lower jaw *Massetognathus*, based on the jaw articulation
53 morphology, especially of the quadrate.
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The quadrate trochlea in *Protuberum* is not as well pronounced as in
4
5 *Massetognathus*, but its orientation is about the same and consistent with the same
6
7 type of movement. A possible anteroposterior movement was also proposed for the
8
9 quadrate of *Diademodon* (Brink 1955), which is very closely related to Traversodontids.
10
11 Besides that, the quadrate in *Protuberum* is not deeply attached to the squamosal,
12
13 suggesting a weaker attachment, and therefore more freedom of movement than in
14
15 other traversodontids.
16
17
18
19

20 This incremented masticatory apparatus indicates that some traversodontids
21
22 (including *Protuberum*, *Massetognathus*, *Dadadon* and *Luangwa*) had an exceptional
23
24 capacity to process food and that they may represent a specialized group that invested
25
26 in other sources of food than meat, in what could have been an omnivore diet with a
27
28 good percentage of plant intake.
29
30
31
32
33

34 *Postcranium*. Limited morphological diversity is observed in postcranial skeletons of
35
36 Triassic non-mammalian cynodonts. However, the rib morphology has been a very
37
38 valuable tool to distinguish some patterns among traversodontids. *Pascualgnathus*
39
40 *polanskii* (Bonaparte 1966), the earliest traversodontid (Puesto Viejo Formation,
41
42 Scythian) for which ribs are known, presents a costal morphology similar to that of
43
44 *Diademodon*. *Massetognathus pascuali* (Jenkins 1970) (Chañares Formation, Ladinian),
45
46 temporally intermediate between *P. polanskii* and *Exaeretodon* sp., has ribs with less
47
48 extensive specialization, while *Exaeretodon* (Bonaparte 1963) (Ischigualasto Formation,
49
50 Carnian) lacks rib specialization. It is interpreted by Jenkins (1970) as a reversion to a
51
52 non-specialized condition, and therefore a derived feature. *Protuberum* (Ladinian),
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 however, presents huge rib specializations in the form of protuberances (probably the
4
5 cynodont with the most differentiated ribs), suggesting that it may have followed a
6
7 different path than other traversodontids, because while they tended to decrease rib
8
9 specialization, *Protuberum* was investing on its increase.
10
11

12 The presence of costal plates on ribs of *Protuberum* allows a separation between
13
14 thoracic and lumbar regions, as in *Diademodon*, *Thrinaxodon* and *Cynognathus*
15
16 (Jenkins 1971). This distinction points to a possible division into thoracic and abdominal
17
18 cavities (Brink 1955). In tritheledontids and other advanced non-mammalian cynodonts,
19
20 this condition is even further advanced, where a typical mammalian lumbar region is
21
22 found (Brink 1955).
23
24
25

26
27 In *Diademodon*, Brink (1955) described the posterior region of the thorax as
28
29 bearing ribs in a perpendicular disposition to the vertebral column, so that any
30
31 movement would have little effect on the volume of the thorax, indicating that thoracic
32
33 ribs had little to do with breathing. Brink (1955) suggested, for *Diademodon*, that the
34
35 only alternative would be the presence of a diaphragm. Since no anterior thoracic ribs
36
37 are articulated in the type specimen of *Protuberum*, it is not possible to observe if they
38
39 were all perpendicular to the vertebral column, or if it was a condition observed just in
40
41 the last thoracic ribs (which are the only ones still articulated). Nevertheless, the
42
43 presence of costal plates, with their overlapping processes, enabled the ribs to find
44
45 support against those behind, counteracting atmospheric pressure in the process of
46
47 breathing with the aid of a diaphragm.
48
49
50
51

52
53 Brink (1955) also suggests that the diaphragm could have served under normal
54
55 conditions, while the twisting of the torso could have supplemented air supply, provided
56
57
58
59
60

1
2
3 the rhythmic movements of the legs corresponded with the rhythmic movement of the
4
5 diaphragm.
6
7

8 In contraposition to the idea of the presence of a diaphragm (proposed by Brink
9
10 1955), Jenkins (1971) argues that the presence of costal plates in all presacral ribs in
11
12 galesaurids is difficult to relate to stresses generated by a diaphragm. “If costal plates
13
14 were an adaptation to such stresses, then in later cynodonts (*Cynognathus*,
15
16 *Diademodon*), in which reduction of the plates occurs, the retention of plates in the
17
18 thoracic region would be expected ... costal plates of later cynodonts are lost in all
19
20 thoracic vertebrae and are much elaborated in the lumbar region where diaphragmatic
21
22 action requires that the visceral cavity be the most distensible.” (Jenkins 1971 p. 77-78).
23
24
25
26

27 Therefore, the theory of the presence of a diaphragm is poorly supported by
28
29 costal plates. Jenkins (1971) suggests that the presence of costal plates may indicate
30
31 an unusually well developed iliocostalis muscle system and that their imbrication served
32
33 to greatly strengthen the vertebral column. Functionally, this may have represented an
34
35 early “experiment” to acquire a more characteristic mammalian posture, with the trunk
36
37 persistently held off the ground (Jenkins 1971).
38
39
40

41 In the case of *Protuberum*, the presence of both protuberances and costal plates
42
43 provided an exceptional rigidity to the lumbar region. The smooth curvature of ribs,
44
45 associated to the fact that they were fused to their respective vertebrae (at least at the
46
47 posterior region of the body, as well as the vertebrae among themselves), indicates that
48
49 *Protuberum* had a distinct trunk morphology among non-mammalian cynodonts. It was
50
51 wide and flat, resembling the shape of a turtle shell (Text-fig. 13). It is most likely that
52
53 such a robust and specialized postcranial structure (associated to the robust structuring
54
55 of the skull, explained above) may have served as a good protection against predators.
56
57
58
59
60

1
2
3 The fusion of the last lumbar rib to the iliac blade reinforced this structuring, at
4
5 the same time that it may have caused *Protuberum* to have very slow movements. The
6
7 accentuated curvature of the anterior portion of the iliac blade provided a wide surface
8
9 for muscle insertion in that region. Therefore, the hindlimbs may have been very strong,
10
11 especially the muscles *m. iliofemoralis* and *m. iliotibialis*, both with their origins on the
12
13 iliac blade. Indeed, strong and robust limbs would have been necessary to support this
14
15 'bony armor', but certainly exclude any possibility of fast movements.
16
17
18

19
20 The protuberances on the ribs suggest the presence of a more thickened skin.
21
22 The presence of scales may be discarded, once this feature was probably lost in early
23
24 synapsids (Maderson 2003), which supposedly pursued a different strategy to cope with
25
26 environmental abrasion: hair. So, it is possible that *Protuberum* had some hair covering
27
28 its protuberances in order to protect them against abrasion.
29
30
31

32 33 34 CONCLUSIONS

35
36
37
38
39 *Protuberum cabralensis* presents very distinctive characteristics among traversodontids,
40
41 as the protuberances on the axial skeleton and iliac blade and the dental morphology.
42
43 These and other features suggest that *Protuberum* may represent a well differentiated
44
45 taxon within the family.
46
47

48
49 The presence of both derived features (e.g. lack of the internarial process of the
50
51 premaxilla, bifurcation of the paroccipital process and the lateral opening of the
52
53 pterygoparoccipital foramen) and primitive ones on the skull of *Protuberum*, added to
54
55 the primitive features on the postcranium (e.g. morphology of the iliac blade and
56
57
58
59
60

1
2
3 presence of rib specializations) inspires us to search for a more exact position of this
4
5 new taxon, a task to be carried out in a future paper.
6
7

8 Therefore, the detailed description of the skull and postcranium of this non-
9
10 mammalian cynodont may contribute to the elucidation of its phylogenetic position within
11
12 traversodontids and a more refined interpretation of phylogenetic relationships between
13
14 traversodontids and other cynodonts (including mammals).
15
16
17

18 19 20 **ACKNOWLEDGEMENTS**

21
22
23
24 We would like to thank Claudio Salla Bortolaz (technician at the Guido Borgomanero
25
26 Museum) for the preparation of the type materials with so much effort and for the
27
28 assistance on the beginning of this work. Additional thanks to Andrea Battaglin Cafaro
29
30 (Secretary of tourism and culture in the Municipality of Mata) for lending us the type
31
32 specimen. Special thanks to José Fernando Bonaparte for the very valuable comments
33
34 on early versions of the manuscript. Leonardo Morato and Téo Veiga de Oliveira also
35
36 contributed with important ideas. CNPq provided financial support.
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

REFERENCES

ABDALA, F. and RIBEIRO, A. M. 2002. Nuevos cinodontes traversodóntidos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triásico Médio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Española de Paleontología*, **17** (2), 237-243.

ABDALA, F., BARBERENA, M. C. and 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. and RIBEIRO, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of Southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**, 529-545.

BARBERENA, M. C. 1981a. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas*, **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*, **14**, 181-195.

BARGHUSEN, H. 1968. The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw-musculature. *Postilla*, **116**, 1-49.

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

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. 1963. Descripción del Esqueleto Postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*, **IV**, 52 pp.

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

BONAPARTE, J. F., MARTINELLI, A., SCHULTZ, C. L. and RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**, 5-27.

BONAPARTE, J. F., MARTINELLI, A. G. and SCHULTZ, C. L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8** (1), 25-46.

BRINK, A. S. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontologia Africana*, **III**, 3-39.

1
2
3
4
5
6 CHATERJEE, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of*
7
8 *Paleontology*, **56** (1), 203-214.
9

10
11
12 CROMPTON, A. W. 1972a. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bulletin*
13
14 *of the British Museum (Natural History), Geology*, **21**, 29-71.
15
16

17
18
19 CROMPTON, A. W. 1972b. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. 231 –
20
21 253. In JOYSEY, K. A. and KEMP, T. S. (eds). *Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver
22
23 and Boyd, Edinburgh, 304 pp.
24
25
26

27
28
29 CROMPTON, A. W. and HIIEMAE, K. 1969. How mammalian molar teeth work.
30
31 *Discovery*, **5**, 23-34.
32
33

34
35
36 CROMPTON, A. W. and LUO, Z. 1993. Relationships of the Liassic mammals
37
38 *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinnetherium*. 30 – 44. In SZALAY, F. S.;
39
40 NOVACEK, M. J. and MCKENNA, M. C. (eds.). *Mammal Phylogeny. Mesozoic*
41
42 *differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*.
43
44 Springer-Verlag, New York, 249 pp.
45
46
47

48
49
50 DA ROSA, A. A. S., SCHWANKE, C., CISNEROS, J. C., NETO, L. W., AURÉLIO, P. L.
51
52 P. and POITEVIN, M. 2004. “Sítio Cortado” – Uma nova assembléia fossilífera do
53
54 Triássico Médio do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7** (2), 289-300.
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6 FLYNN, J. J., PARRISH, J. M., RAKOTOSAMIMANANA, B., RANIVOCHARIMANANA,
7
8 L., SIMPSON, W. F. and WYSS, A. R. 2000. New traversodontids (Synapsida:
9
10 Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**,
11
12 422-427.
13
14

15
16
17 GODEFROIT, P. and BATTAIL, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-
18
19 de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*, **19**, 567-631.
20
21

22
23
24 GOSWAMI, A., FLYNN, J. J., RANIVOCHARIMANANA, L. and WYSS, A. 2005. Dental
25
26 microwear in Triassic amniotes: implications for paleoecology and masticatory
27
28 mechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (2), 320-329.
29
30
31

32
33
34 GOW, C. E. and HANCOX, P. J. 1993. First complete skull of the Late Triassic
35
36 *Scalenodontoides* (Reptilia, Cynodontia) from southern Africa. 161-168. In LUCAS, S.
37
38 G. and MORALES, M. (eds.). *The nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural
39
40 History and Science Bulletin, **3**, 478 pp.
41
42
43

44
45
46 HAHN, G.; LEPAGE, J. C. and WOUTERS, G. 1988. Traversodontiden-Zähne
47
48 (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). *Bulletin de l'Institut Royal*
49
50 *des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **58**, 177-186.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 HOPSON, J. A. 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and
4 southern Africa. *Paleontologia Africana*, **25**, 181-201.

5
6
7
8
9
10 HOPSON, J. A. and BARGHUSEN, H. 1986. An analysis of therapsid relationships. 83
11 – 106. In HOTTON, N.; McLEAN, P.D.; ROTH, J. J. and ROTH, E. C. (eds). *The*
12 *ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington
13 DC, 326 pp.

14
15
16
17
18 HOPSON, J. A. and KITCHING, J. W. 2001. A probainognathian cynodont from South
19 Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **156** (1),
20 5-35.

21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31 HUENE, F. von. 1935-42. *Die Fossilien reptilien des Südamerikanischen*
32 *Gondwanalandes; Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928-29.*
33 München, C. H. Beck'sche. 332 pp.

34
35
36
37
38
39
40
41 JENKINS, F. A., Jr. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The
42 postcranial skeleton of *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*,
43 **352**, 1-28.

44
45
46
47
48
49
50
51 JENKINS, F. A., Jr. 1971. The postcranial skeleton of african cynodonts. *Peabody*
52 *Museum of Natural History*, **36**, 216 pp.

1
2
3 KEMP, T. S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle
4
5 Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*, **191**, 193-239.
6
7

8
9
10 KEMP, T. S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of Mammals*. Academic Press,
11
12 London, 363 pp.
13
14

15
16
17 KERMACK, K. A., MUSSET, F. and RIGNEY, H. W. 1981. The skull of *Morganucodon*. *J.*
18
19 *Linn. Soc. London Zool.*, **71**, 1-158.
20
21

22
23
24 LUO, Z. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformation of diagnostic
25
26 mammalian characters. 98 – 128. In FRASER, N. C.; SUES, H. D. (eds). *In the shadow*
27
28 *of the dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, 445 pp.
29
30

31
32
33 LUO, Z. and CROMPTON, A. W. 1994. Transformation of the quadrate (incus) through
34
35 the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. *Journal of Vertebrate*
36
37 *Paleontology*, **14** (3), 341-374.
38
39

40
41
42 REICHEL, M. and SCHULTZ, C. L. 2004. Revisão osteológica de *Massetognathus*
43
44 *pascuali*. 127 – 144. In CRUZ, T. and ROCHA, M. A. (eds). *Jovens pesquisadores: a*
45
46 *ciência e o conhecimento do mundo*. Editora Universidade Federal do Rio Grande do
47
48 Sul, Porto Alegre, 170 pp.
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. III. Two new
4 gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus teruggii*. *Breviora*, **264**,
5
6 1-25.
7
8

9
10
11
12 ROMER, A. S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A
13 chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*,
14
15 **333**, 1-24.
16
17

18
19
20
21
22 ROUGIER, G. W., WIBLE, J. R. and HOPSON, J. A. 1992. Reconstruction of the cranial
23 vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the
24 evolution of the mammalian cranial vascular system. *Journal of Vertebrate*
25
26 *Paleontology*, **12** (2), 188-216.
27
28
29

30
31
32
33
34 RUBERT, R. R. and SCHULTZ, C. L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o
35 Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, **31** (1), 71-88.
36
37
38

39
40
41 SUES, H. D. 1985. The relationships of the Tritylodontidae (Synapsida). *Zoological*
42
43 *Journal of the Linnean Society*, **85**, 205-217.
44
45
46

47
48
49 SUES, H. D. and OLSEN, P. E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from
50 the Richmond Basin of Virginia. *Science*, **249**, 1020-1023.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 SUES, H. D., HOPSON, J. A. and SHUBIN, N. H. 1992. Affinities of ?*Scalenodontoides*
4 *plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova
5
6
7
8 Scotia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 168-171.
9

10
11
12 SUES, H. D., OLSEN, P. E. and KROEHLER, P. A. 1994. Small tetrapods from the
13
14
15 Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. 161 – 170. *In*
16
17 FRASER, N. C. and SUES, H. D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic*
18
19 *tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, 445 pp.
20
21

22
23
24 SUES, H. D.; OLSEN, P. E. and CARTER, J. G. 1999. A Late Triassic traversodontid
25
26
27 cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate*
28
29 *Paleontology*, **19**, 351-354.
30
31

32
33
34 TATARINOV, L. P. 1973. Cynodonts of Gondwanan habit in the Middle Triassic of the
35
36
37 USSR. *Paleontological Journal*, **2**, 200-205.
38
39

40
41 WIBLE, J. R. and HOPSON, J. A. 1993. Basicranial evidence for early mammal
42
43
44 phylogeny. 45 – 62. *In* Szalay, F. S.; Novaceck, M. J.; McKenna, M. C. (eds). *Mammal*
45
46 *Phylogeny. Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and*
47
48 *marsupials*. Springer-Verlag, New York, 249 pp.
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 PLATE AND TEXT-FIGURE EXPLANATIONS
4
5
6
7

8 **TEXT-FIG. 1.** Map of the location of the outcrops. A, Sítio Cortado. B, Rincão do Pinhal.
9

10
11
12 **TEXT-FIG. 2.** Stratigraphic correlations between Brazil and Argentina for the Middle-
13 Upper Triassic. Modified from Rubert and Schultz 2004.
14
15
16
17

18
19
20 **EXPLANATION OF PLATE 1**
21

22 Figs 1 – 4. The skull of *Protuberum cabralensis* (MGB 368/100). 1, dorsal, 2, palatal, 3,
23 lateral, and 4, occipital views. Scale bar represents 50 mm.
24
25
26
27

28
29 **TEXT-FIG. 3.** Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in
30 dorsal view. *B. Th.*, bone thickening, *Fr.*, frontal, *I.c.*, posterior opening of the infraorbital
31 canal, *Jug.*, jugal, *L.*, lacrimal, *Mx.*, maxilla, *N.*, nasal, *Occ. Cond.*, occipital condyle,
32 *Par. Cr.*, parietal crest, *Par. For.*, parietal foramen, *Po.*, postorbital, *Pr. Fr.*, pre-frontal,
33 *Pr. Mx.*, pre-maxilla, *Qu.*, quadrate, *S.M.*, septomaxilla, *Sq.*, squamosal. Scale bar
34 represents 20 mm.
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45

46 **TEXT-FIG. 4.** Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in
47 lateral view. A, complete, and B, without the zygomatic arch. *Alisph.*, alisphenoid, *Cult.*
48 *Proc. Parasph.*, cultriform process of the parasphenoid, *Ext. A. Meat.*, external auditory
49 meatus, *Desc. Proc. Pt.*, descending process of the pterygoids, *Fr. (?)*, frontal?, *L.*,
50 lacrimal, *Mas. Proc. Jug.*, masseteric processes of the jugals, *Mx. Proc. Prmx.*, maxillary
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 process of the premaxilla, *N.*, nasal, *Par.*, parietal, *Po.*, postorbital, *Pr. Fr.*, prefrontal, *P.*
4
5 *Temp. Fos.*, post-temporal fossa, *Pro.*, prootic, *Pt.*, pterigoid, , *Ptp. For.*,
6
7 pterygoparoccipital foramen, *S.M.*, septomaxilla, *Sph. Op.*, sphenorbital opening, *Sq.*,
8
9 squamosal, *Sup. Mass.*, area occupied by the superficial masseter. *Tr. For.*, trigeminal
10
11 foramen. Scale bar represents 20 mm.
12
13
14
15
16

17
18 **TEXT-FIG. 5.** Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in
19
20 palatal view. *Bas. Pro. Bas.*, basiptyergoid process of the basisphenoid, *Basiocc.*,
21
22 basioccipital, *C.*, canine, *Cav. Ep.*, cavum epiptericum, *Cult. Proc. Parasph.*, cultriform
23
24 process of the parasphenoid, *Desc. Proc. Pt.*, descending process of the pterygoids,
25
26 *Dor. Sel.*, dorsum sellae, *Ext. A. Meat.*, external auditory meatus, *Fen. Ov.*, fenestra
27
28 ovalis, *Int. Cho.*, internal choanae, *Inc. For.*, incisive foramina, *Jug. For.*, jugular
29
30 foramen, *Mas. Proc. Jug.*, masseteric processes of the jugals, *Mx.*, maxilla, *Occ. Cond.*,
31
32 occipital condyle, *Pal. Palatine*, *Pal. Prol. Jug.*, palatine prolongation of the jugal, *Par.*
33
34 *Cr.*, parotic crest, *Par. Fos.*, paracanine fossa, *Par. Proc.*, paroccipital process, *Po.*,
35
36 postorbital, *Pro.*, prootic, *Ptp. For.*, pterygoparoccipital foramen, *Pr. Mx.*, pre-maxilla,
37
38 *Qj.*, quadratojugal, *Q. Ram. Al.*, quadrate ramus of the alisphenoids, *Qu.*, quadrate.
39
40
41
42
43
44 Scale bar represents 20 mm.
45
46
47

48
49 **TEXT-FIG. 6.** Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in
50
51 occipital view. *For. Mag.*, foramen magnum, *Int.*, interparietal, *Jug.*, jugal, *Occ. Cond.*,
52
53 occipital condyle, *P. Temp. Fos.*, post-temporal fossa, *Par. Proc.*, paroccipital process,
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 *Po.*, postorbital, *Sq.*, squamosal, *Sup. Occ.*, supraoccipital, *Tab.*, tabular. Scale bar
4
5 represents 20 mm.
6
7

8
9
10 **TEXT-FIG. 7.** Illustration (with reconstructions) of the quadrate and quadratojugal of
11
12 *Protuberum cabralensis*. A, ventroposterior, and B, anterior views. *Cont. F.*, contact
13
14 facet, *Dor. Ang.*, dorsal angle, *Dor. Pl.*, dorsal plate, *Lat. M.*, lateral margin, *Lat. Tr. C.*,
15
16 lateral trochlear condyle, *Med. M.*, medial margin, *Qj.*, quadratojugal, *Tro. Tr.*, trochlear
17
18 trough. Scale bar represents 20 mm.
19
20
21

22
23
24 **TEXT-FIG. 8.** The quadrate and quadratojugal of *Massetognathus pascuali*. A,
25
26 ventroposterior, and B, posterior views. Abbreviations as in text-figure 7. Scale bar
27
28 represents 5 mm. Modified from Luo & Crompton, 1994.
29
30
31

32 33 34 **EXPLANATION OF PLATE 2**

35
36 The articulated sequence of the postcranium of *Protuberum cabralensis* (MGB
37
38 368/100).
39

40
41 Fig. 1. Dorsal view.

42
43 Fig. 2. Ventral view.

44
45 Striped area represents sediment. Scale bar represents 40 mm.
46
47
48

49
50
51 **TEXT-FIG. 9.** Reconstruction of the vertebrae of *Protuberum cabralensis* in lateral (top)
52
53 and posterior (bottom) views. A, cervical, B, thoracic, C, lumbar, and D, sacral
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 vertebrae. *An.*, anapophysis, *Par.*, parapophysis, *Syn.*, synapophysis. Scale bar
4
5 represents 20 mm.
6
7
8
9

10 **TEXT-FIG. 10.** Ribs of *Protuberum cabralensis*. A, cervical rib (UFRGS PV 1009T) in
11 posterior view, B, thoracic rib (UFRGS PV 1010T) in anterior view, and C, thoracic rib
12 (UFRGS PV 1010T) in posterior view. *Cap.*, capitulum, *Cr.*, crest, *Gr.*, groove, *R.*, ridge,
13
14
15
16
17 *Tub.*, tuberculum. Striped area represents sediment. Scale bar represents 20 mm.
18
19

20 21 22 **EXPLANATION OF PLATE 3** 23

24
25
26
27 The sacral region of *Protuberum cabralensis* (MGB 368/100).

28
29 Fig. 1. Lateral view of the articulated sequence of the postcranial skeleton.

30
31 Fig. 2. Detail of the fragment of the iliac blade.

32
33 Fig. 3. Reconstruction of the pelvis of *Protuberum cabralensis*.
34
35
36
37
38

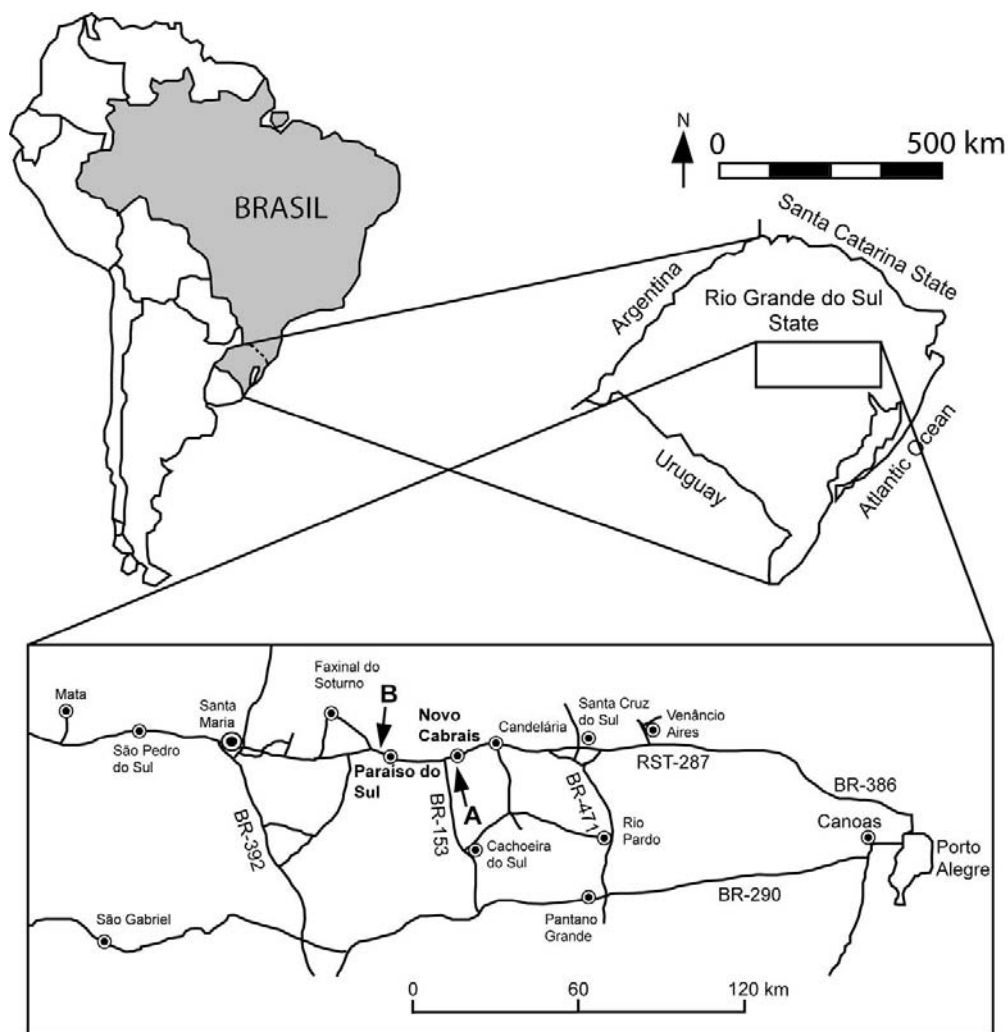
39 **TEXT-FIG. 11.** The shape of the pelvis of A, *Massetognathus* (Jenkins 1970), and B,
40
41 *Exaeretodon* (Bonaparte 1963). Not in scale.
42
43
44
45

46 **TEXT-FIG. 12.** Scheme of dental wear in postcanines of *Luangwa* (Kemp 1980). A,
47 Occlusion of postcanines in sagittal section. B, Mechanism of development of the
48 transversely concave wear facet of the upper postcanine by occlusion with a narrower
49 lower postcanine. Modified from Kemp (1980).
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

TEXT-FIG. 13. Reconstruction of *Protuberum cabralensis*.

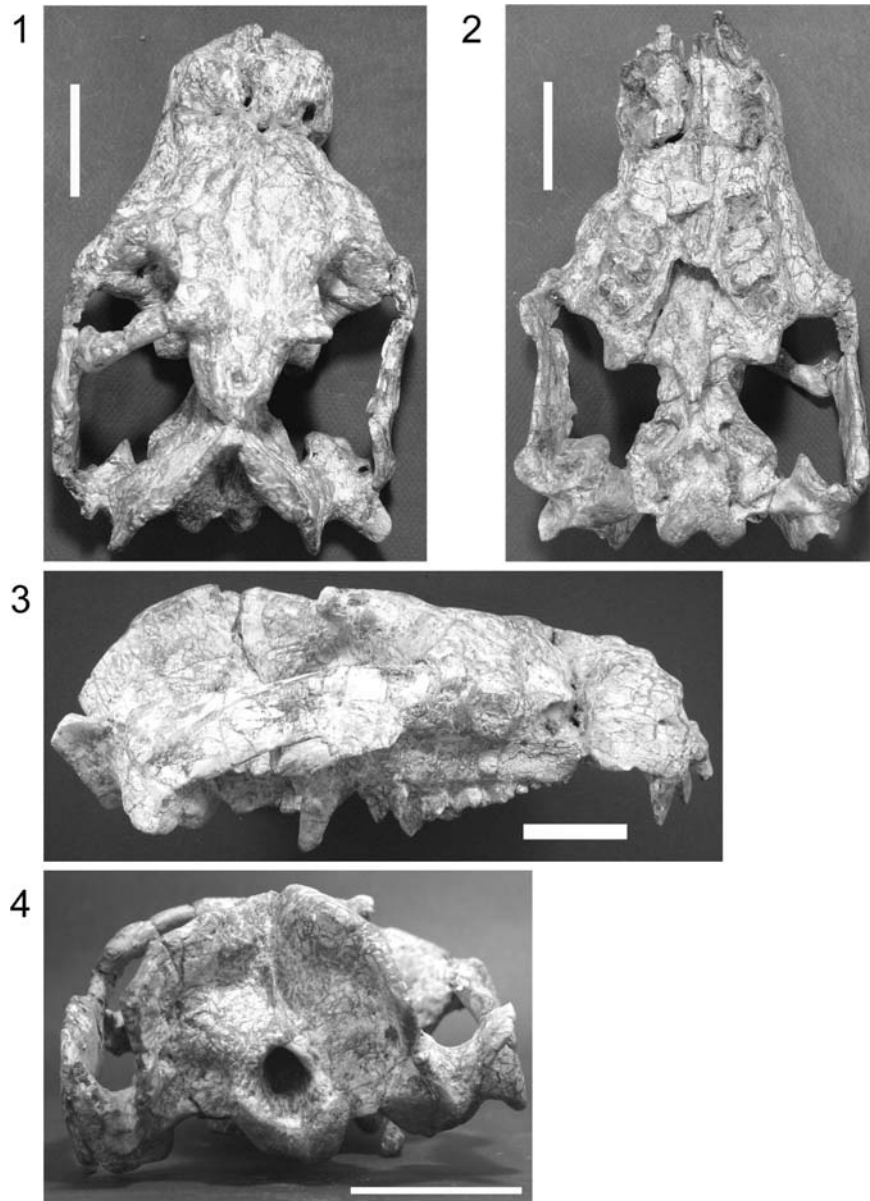
For Peer Review



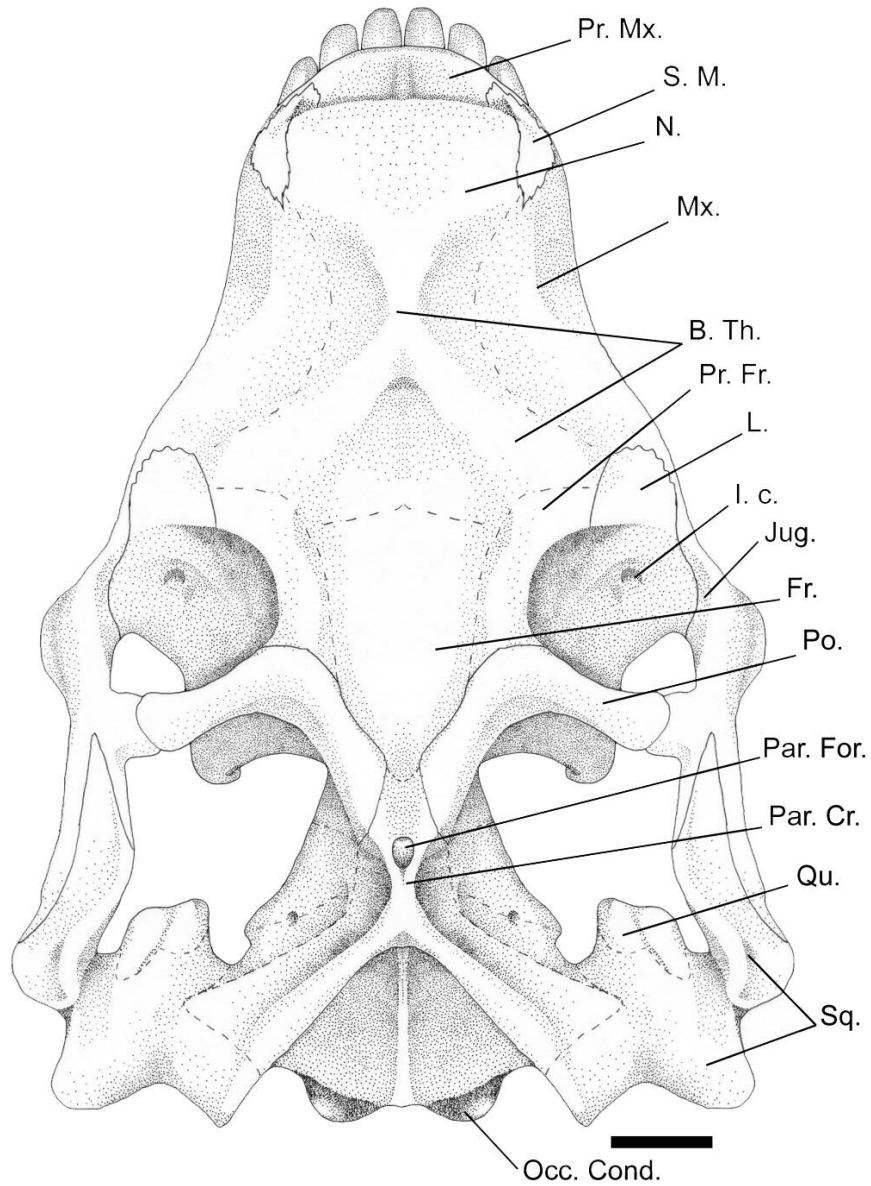
TEXT-FIG. 1. Map of the location of the outcrops. A, Sítio Cortado. B, Rincão do Pinhal.

PERIOD	REPTILE AGE	LOCAL FAUNAS		CENOZONES	LITOSTRATIGRAPHY		DEPOSITIONAL SEQUENCE
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRAZIL	BRAZIL	ARGENTINA	BRAZIL	BRAZIL
RHAETIC						MATA	III
NORIAN	COLORADENSE	LA ESQUINA			LOS COLORADOS		
CARNIAN	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	BOTUCARAI	ICTIDOSAURIA CENOZONE	ISCHIGUALASTO	CATURRITA	II
			ALEMOA	RHYNCHOSAURIA CENOZONE			
LADINIAN	CHAÑARENSE	LOS CHAÑARES	CHINIQUÁ	TRAVERSODONTID BIOZONE	LOS RASTROS	SANTA MARIA	
			PINHEIROS	THERAPSID CENOZONE			

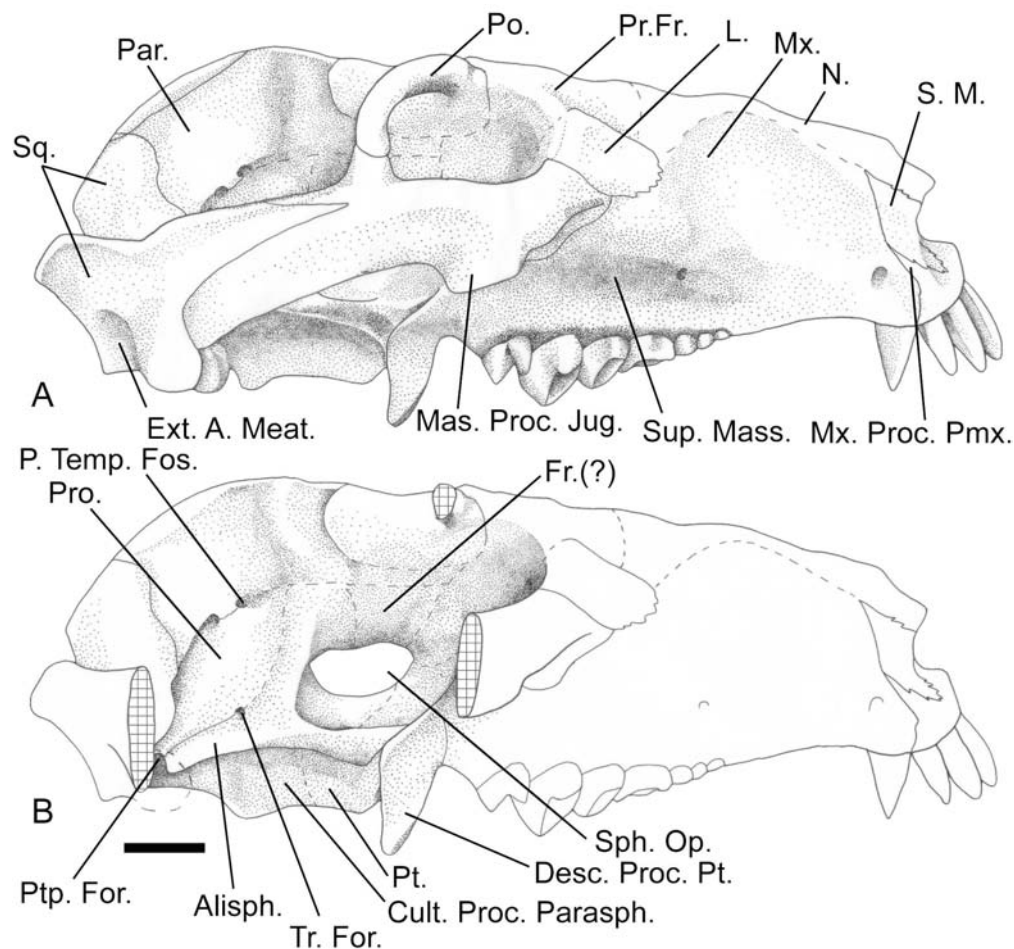
TEXT-FIG. 2. Stratigraphic correlations between Brazil and Argentina for the Middle-Upper Triassic. Modified from Rubert and Schultz 2004.



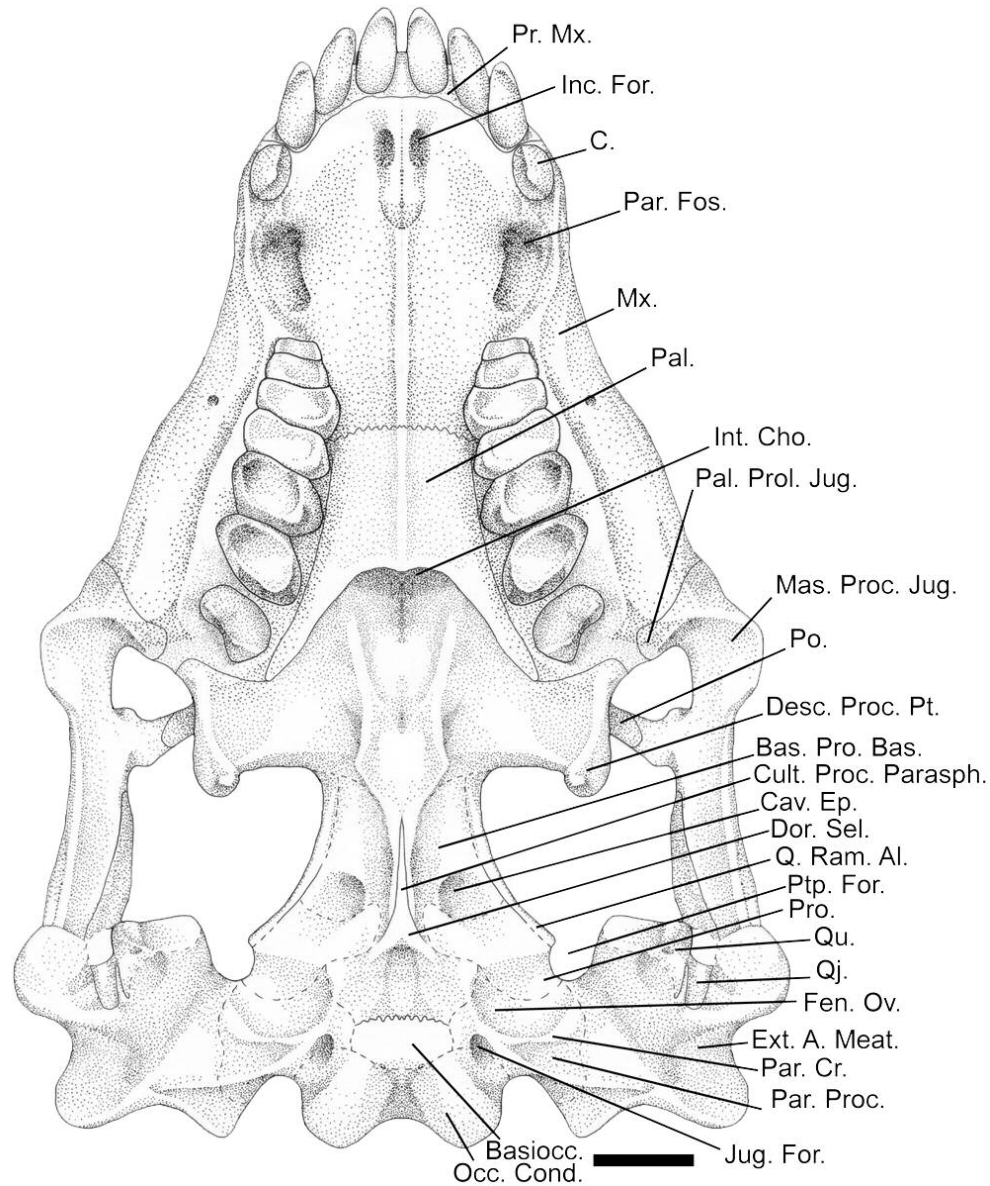
EXPLANATION OF PLATE 1 Figs 1 - 4. The skull of *Protuberum cabralensis* (MGB 368/100). 1, dorsal, 2, palatal, 3, lateral, and 4, occipital views. Scale bar represents 50 mm.



TEXT-FIG. 3. Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in dorsal view. B. Th., bone thickening, Fr., frontal, I.c., posterior opening of the infraorbital canal, Jug., jugal, L., lacrimal, Mx., maxilla, N., nasal, Occ. Cond., occipital condyle, Par. Cr., parietal crest, Par. For., parietal foramen, Po., postorbital, Pr. Fr., pre-frontal, Pr. Mx., pre-maxilla, Qu., quadrate, S.M., septomaxilla, Sq., squamosal. Scale bar represents 20 mm.



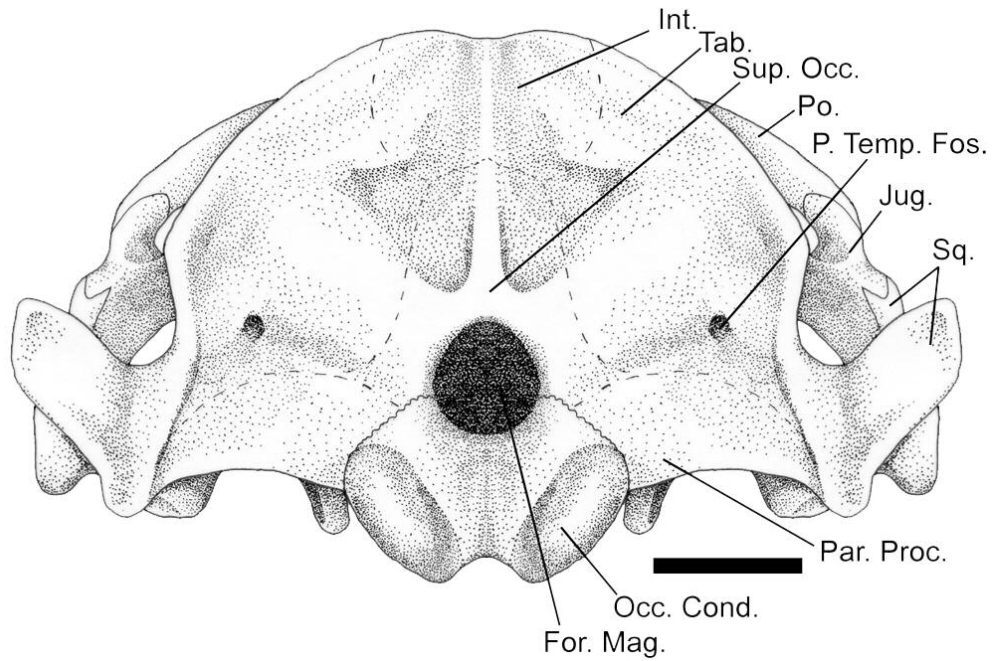
TEXT-FIG. 4. Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in lateral view. A, complete, and B, without the zygomatic arch. Alisph., alisphenoid, Cult. Proc. Parasph., cultriform process of the parasphenoid, Ext. A. Meat., external auditory meatus, Desc. Proc. Pt., descending process of the pterygoids, Fr. (?), frontal?, L., lacrimal, Mas. Proc. Jug., masseteric processes of the jugals, Mx. Proc. Pmx., maxillary process of the premaxilla, N., nasal, Par., parietal, Po., postorbital, Pr. Fr., prefrontal, P. Temp. Fos., post-temporal fossa, Pro., prootic, Pt., pterigoid, Ptp. For., pterygoparoccipital foramen, S.M., septomaxilla, Sph. Op., sphenorbital opening, Sq., squamosal, Sup. Mass., area occupied by the superficial masseter. Tr. For., trigeminal foramen. Scale bar represents 20 mm.



TEXT-FIG. 5. Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in palatal view. Bas. Pro. Bas., basipterygoid process of the basisphenoid, Basiocc., basioccipital, C., canine, Cav. Ep., cavum epiptericum, Cult. Proc. Parasph., cultriform process of the parasphenoid, Desc. Proc. Pt., descending process of the pterygoids, Dor. Sel., dorsum sellae, Ext. A. Meat., external auditory meatus, Fen. Ov., fenestra ovalis, Int. Cho., internal choanae, Inc. For., incisive foramina, Jug. For., jugular foramen, Mas. Proc. Jug., masseteric processes of the jugals, Mx., maxilla, Occ. Cond., occipital condyle, Pal. Palatine, Pal. Prol. Jug., palatine prolongation of the jugal, Par. Cr., parotic crest, Par. Fos., paracanine fossa, Par. Proc., paroccipital process, Po., postorbital, Pro., prootic, Ptp. For., pterygoparoccipital foramen, Pr. Mx., pre-maxilla, Qj., quadratojugal, Q. Ram. Al.,

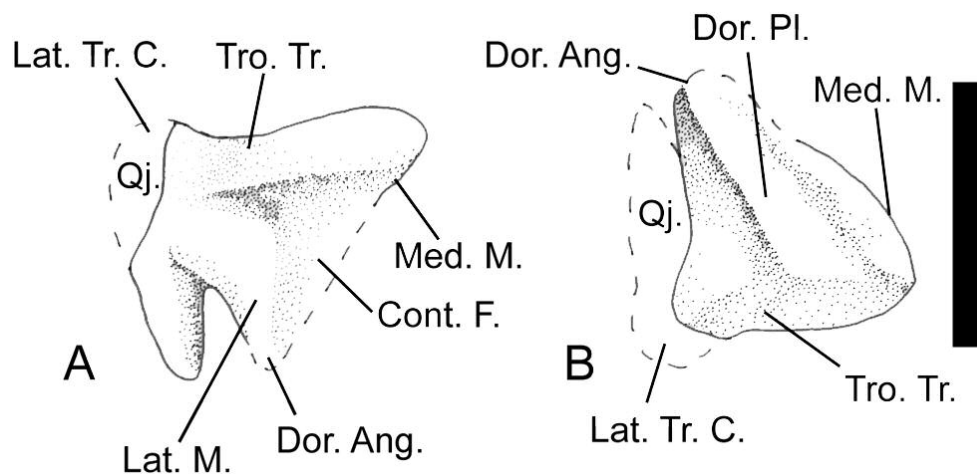
1
2
3 **quadrate ramus of the alisphenoids, Qu., quadrate. Scale bar represents 20 mm.**
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

For Peer Review



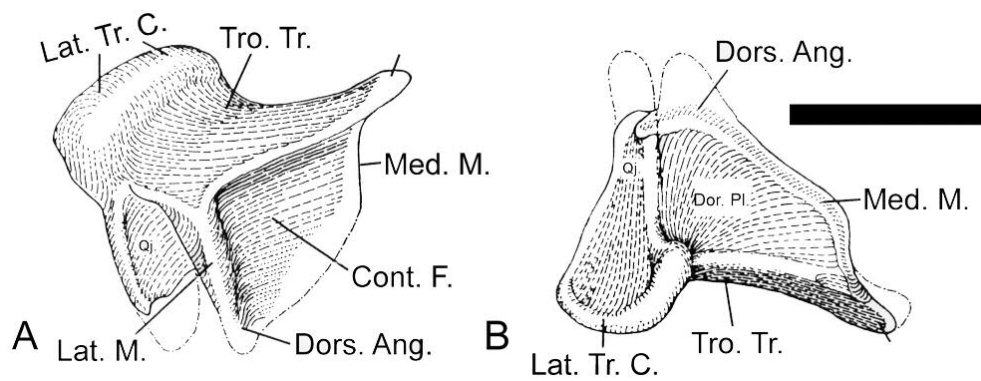
TEXT-FIG. 6. Illustration (with reconstructions) of the Skull of *Protuberum cabralensis* in occipital view. For. Mag., foramen magnum, Int., interparietal, Jug., jugal, Occ. Cond., occipital condyle, P. Temp. Fos., post-temporal fossa, Par. Proc., paroccipital process, Po., postorbital, Sq., squamosal, Sup. Occ., supraoccipital, Tab., tabular. Scale bar represents 20 mm.

view



TEXT-FIG. 7. Illustration (with reconstructions) of the quadrate and quadratojugal of *Protuberum cabralensis*. A, ventroposterior, and B, anterior views. Cont. F., contact facet, Dor. Ang., dorsal angle, Dor. Pl., dorsal plate, Lat. M., lateral margin, Lat. Tr. C., lateral trochlear condyle, Med. M., medial margin, Qj., quadratojugal, Tro. Tr., trochlear trough. Scale bar represents 20 mm.

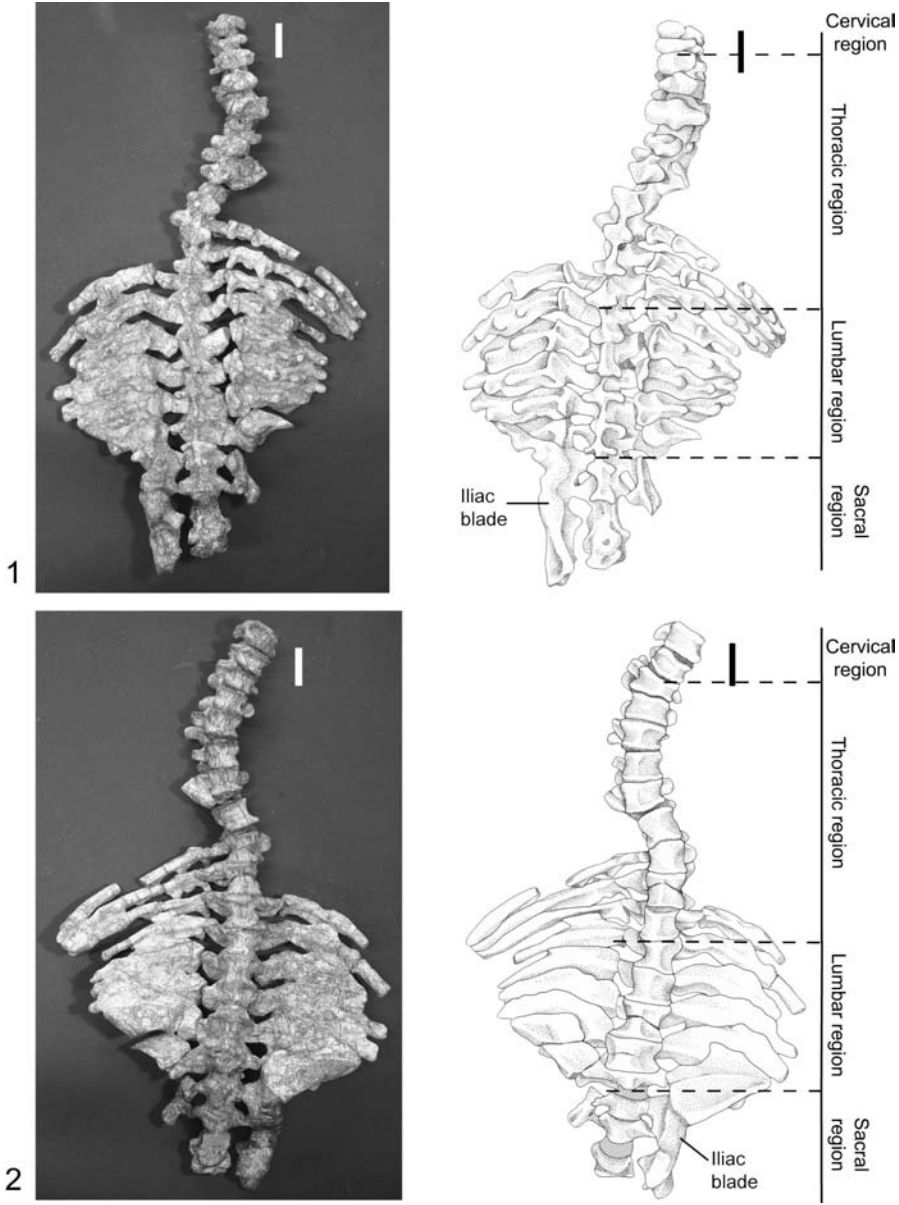
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



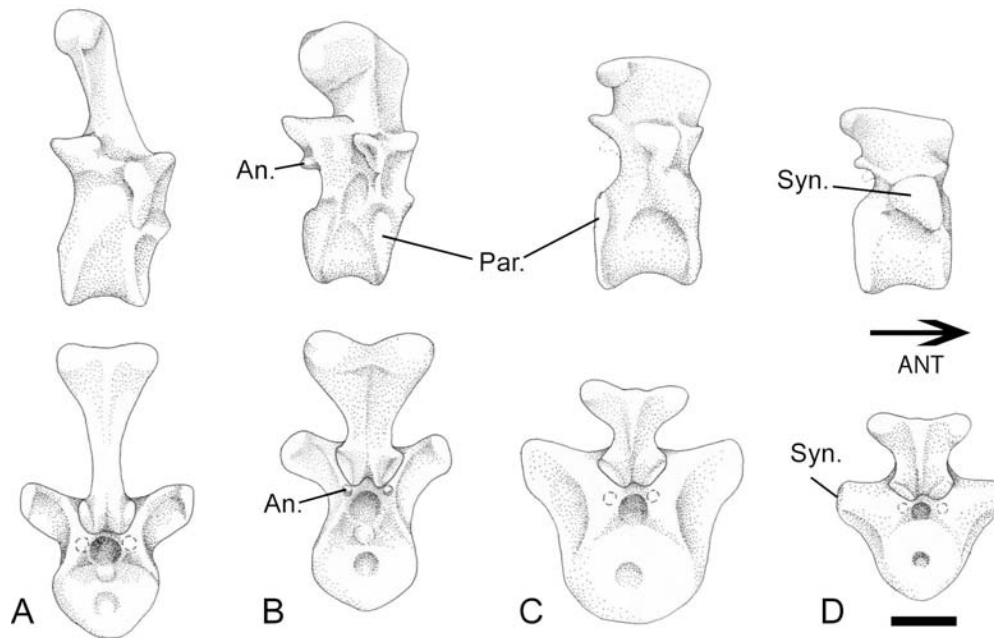
TEXT-FIG. 8. The quadrate and quadratojugal of *Massetognathus pascuali*. **A**, ventroposterior, and **B**, posterior views. Abbreviations as in text-figure 7. Scale bar represents 5 mm. Modified from Luo & Crompton, 1994.

Peer Review

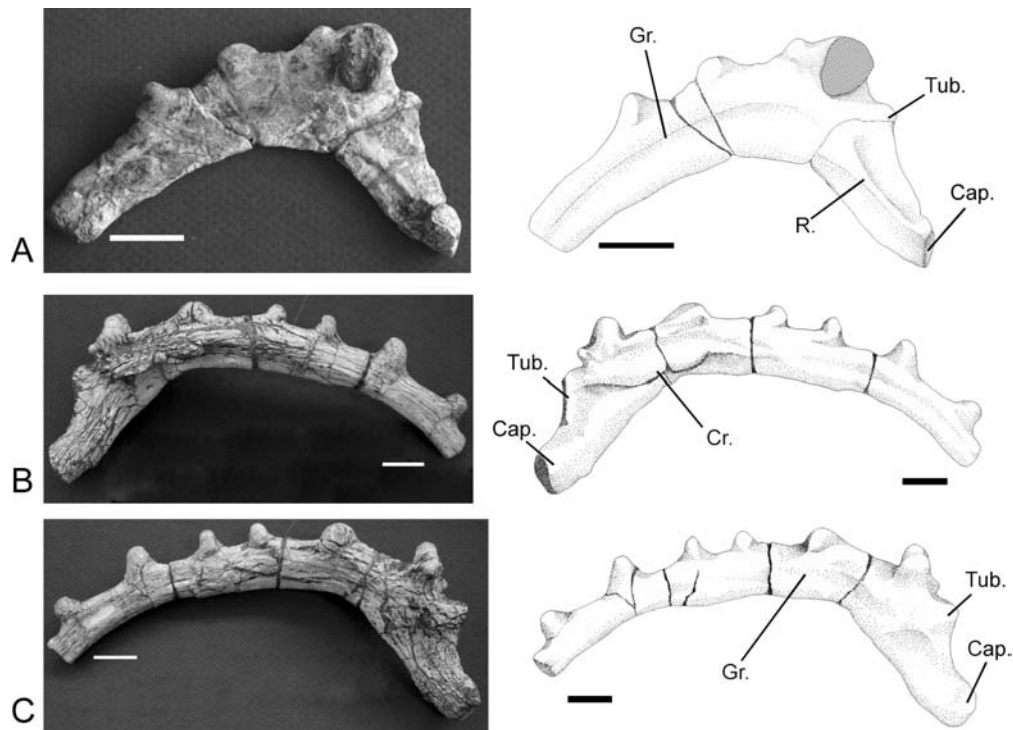
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



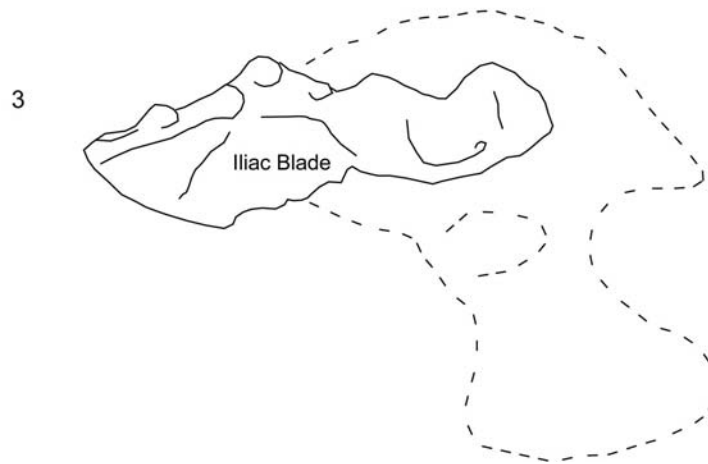
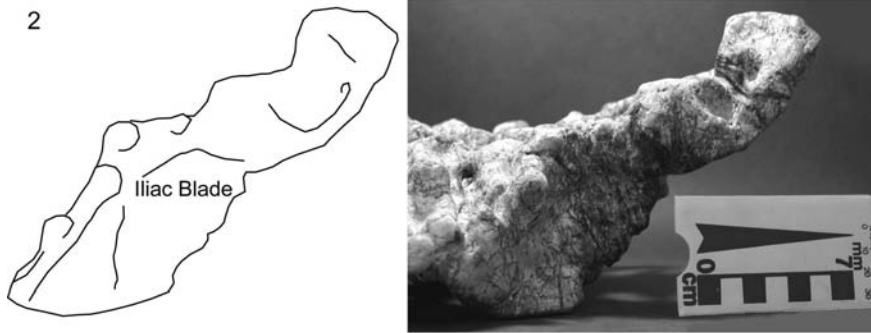
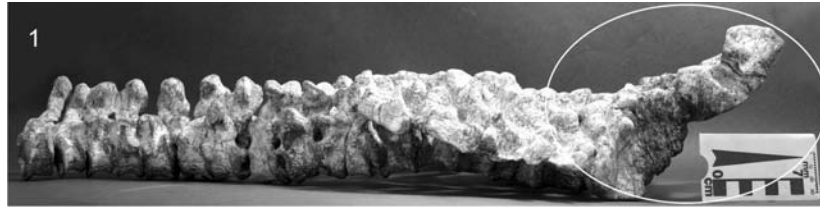
EXPLANATION OF PLATE 2 The articulated sequence of the postcranium of *Protuberum cabralensis* (MGB 368/100). Fig. 1. Dorsal view. Fig. 2. Ventral view. Striped area represents sediment. Scale bar represents 40 mm.



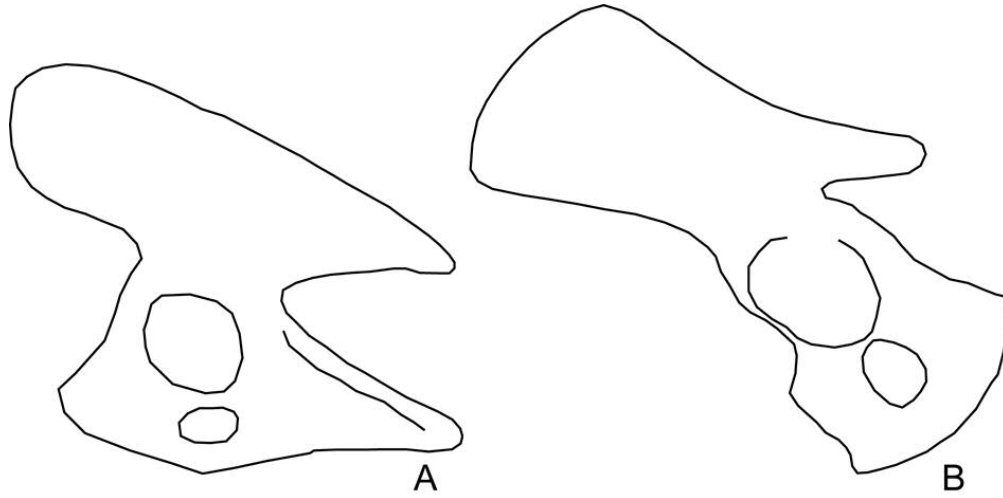
TEXT-FIG. 9. Reconstruction of the vertebrae of *Protuberum cabralensis* in lateral (top) and posterior (bottom) views. A, cervical, B, thoracic, C, lumbar, and D, sacral vertebrae. An., anapophysis, Par., parapophysis, Syn., synapophysis. Scale bar represents 20 mm.



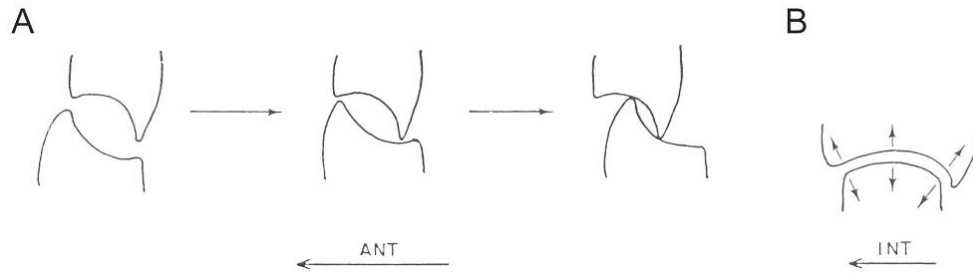
TEXT-FIG. 10. Ribs of *Protuberum cabralensis*. **A**, cervical rib (UFRGS PV 1009T) in posterior view, **B**, thoracic rib (UFRGS PV 1010T) in anterior view, and **C**, thoracic rib (UFRGS PV 1010T) in posterior view. Cap., capitulum, Cr., crest, Gr., groove, R., ridge, Tub., tuberculum. Striped area represents sediment. Scale bar represents 20 mm.



EXPLANATION OF PLATE 3 The sacral region of *Protuberum cabralensis* (MGB 368/100).
Fig. 1. Lateral view of the articulated sequence of the postcranial skeleton. **Fig. 2.** Detail of the fragment of the iliac blade. **Fig. 3.** Reconstruction of the pelvis of *Protuberum cabralensis*.



TEXT-FIG. 11. The shape of the pelvis of A, *Massetognathus* (Jenkins 1970), and B, *Exaeretodon* (Bonaparte 1963). Not in scale.



TEXT-FIG. 12. Scheme of dental wear in postcanines of Luangwa (Kemp 1980). A, Occlusion of postcanines in sagittal section. B, Mechanism of development of the transversely concave wear facet of the upper postcanine by occlusion with a narrower lower postcanine. Modified from Kemp (1980).

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
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



TEXT-FIG. 13. Reconstruction of *Protuberum cabralensis*.