

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

**MORFOLOGIA PÓS-CRANIANA DE CINODONTES
TRAVERSODONTÍDEOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE
SANTACRUZODON, TRIÁSSICO MÉDIO DO RIO GRANDE
DO SUL, BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

RICARDO SABOIA BERTONI

ORIENTADOR – Prof^a. Dra. Ana Maria Ribeiro

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

**MORFOLOGIA PÓS-CRANIANA DE CINODONTES
TRAVERSODONTÍDEOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE
SANTACRUZODON, TRIÁSSICO MÉDIO DO RIO GRANDE
DO SUL, BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

RICARDO SABOIA BERTONI

ORIENTADOR – Prof^a. Dra. Ana Maria Ribeiro

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dra. Graciela Piñeiro - Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguai

Prof^a. Dra. Marina Bento Soares – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil

Prof. Dr. Jorge Ferigolo – Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Brasil

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Geociências.

Porto Alegre – 2014

CIP - Catalogação na Publicação

Bertoni, Ricardo Saboia
Morfologia pós-craniana de cinodontes
traversodontídeos da Zona de Associação de
Santacruzodon, Triássico médio do Rio Grande do Sul,
Bacia do Paraná, Brasil / Ricardo Saboia Bertoni. --
2014.
111 f.

Orientadora: Ana Maria Ribeiro.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto
Alegre, BR-RS, 2014.

1. Triássico. 2. Cinodontes. 3. Traversodontidae.
4. Esqueleto pós-craniano. 5. Bacia do Paraná. I.
Ribeiro, Ana Maria, orient. II. Título.

Ao casal mais lindo que já conheci

Meus Amados Pais

AGRADECIMENTOS

Inicialmente gostaria de agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGEO-UFRGS) pela oportunidade para mim ofertada de realizar este Mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento desta pesquisa por meio da bolsa de Mestrado.

À Dra. Ana Maria Ribeiro, minha orientadora desde os tempos de Iniciação Científica no Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-FZBRS) e neste Mestrado pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Sempre me orientou e, mais do que isto, me educou para o estudo das ciências. Agradeço pela amizade, companheirismo, apoio e principalmente pela confiança em mim sempre depositada, além das responsabilidades assumidas durante este projeto.

Aos professores do PPGGEO – UFRGS, em especial ao Dr. João C. Coimbra, quem me ofertou a possibilidade de realizar o estágio em docência, o qual muito me fez crescer profissionalmente.

À equipe da secretaria do PPGGEO – UFRGS, especialmente Roberto M. Pereira, Letícia M. Barbosa e os demais integrantes.

Aos membros da banca examinadora desta dissertação, bem como seus suplentes, por prontamente aceitar o convite de avaliar este trabalho.

Ao MCN-FZBRS, pela possibilidade de utilização da infraestrutura necessária para a preparação e análise dos espécimes, assim como pela oportunidade de estudo do material deste trabalho depositado em sua coleção científica.

Aos meus colegas de UFRGS por tornar a minha jornada de Mestrado mais amena compartilhando comigo eventos e disciplinas.

Aos meus colegas da Seção de Paleontologia da FZBRS: David Dias da Silva, Débora Hanich, Patrícia Braunn, José Darival Ferreira, Leonardo Kerber, Letícia Bisognin, Vanessa G. Pitana (*in memoriam*) e Victor Pauliv por todos os momentos que passamos juntos.

A todos os meus amigos que contribuíram direta ou indiretamente para que eu obtivesse este êxito profissional.

À Cleci da Cruz, Karina Boito e Daniel Gazzana por se tornarem parte da minha família.

À minha esposa Kalinka Boito pelo carinho, incentivo, sinceridade, compreensão, companheirismo, amor e apoio incondicional. A ti, meu mais humilde e verdadeiro Amor!

Ao meu pai Ricardo e minha mãe Angélica pelo amor eterno, pela educação sempre indispensável, pelo incentivo em todos os momentos e por fazerem parte de mim. A vocês dedico meu eterno e sincero Amor!

Ao meu irmão Lucas Bertoni, meu mais fiel e nobre companheiro; por toda a nossa vida.

Aos meus avós, tios, primos e todos que de uma maneira ou de outra compartilharam momentos comigo.

Finalmente, gostaria de permitir-me aqui neste espaço de agradecimentos novamente realizar uma singela lembrança e também dedicar este trabalho, à Jaci Saboia, que alguns anos atrás, exatamente em meu primeiro dia como bolsista na Seção de Paleontologia partiu em viagem para algum lindo destino e que de algum lugar e de alguma forma, ainda me acompanha com seu doce sorriso e meigo olhar.

RESUMO

A grande maioria dos cinodontes não-mamalianos possui seu esqueleto pós-craniano completo, porém muitos se encontram apenas parcialmente descritos. A maior parte do conhecimento acerca deste grupo e de suas relações filogenéticas com os mamíferos baseia-se na anatomia sincraniana e dentária, uma vez que a abundância de material desta natureza é relativamente maior do que a de restos pós-cranianos. O afloramento Schoenstatt localiza-se na periferia do Município de Santa Cruz do Sul (BR 471), Rio Grande do Sul, Brasil, ao lado da rodovia RST 287, sendo atribuído à Zona de Associação de *Santacruzodon*. Neste afloramento, é registrada uma fauna meso-triássica na qual predominam os cinodontes não-mamalianos, dos quais já foram registrados pelo menos 100 espécimes. Com base em material craniano e dentário, já foram reportados nesta localidade os traversodontídeos *Santacruzodon hopsoni*, cf. *Massetognathus* e *Menadon besairei*, enquanto que o material pós-craniano ainda não foi estudado. Esta dissertação objetiva descrever a morfologia do material pós-craniano pertencente à família Traversodontidae, coletado no afloramento Schoenstatt e depositados na Seção de Paleontologia do MCN-FZBRS, estudando comparativamente espécies das demais Zonas de Associação do Triássico do RS e de outras formações triássicas gonduâicas. Todos os restos pós-cranianos aqui descritos, foram separados em dois morfótipos distintos, sendo proposto para o morfotipo I, *Menadon besairei* e para o morfotipo II, *Santacruzodon hopsoni*. Para esta classificação, foram utilizados critérios anatômico-morfológicos específicos de cada osso, bem como o tamanho dos ossos e associação destes com material sincraniano e dentário. Após a análise morfológica, pode-se observar uma mescla de caracteres ditos “reptilianos” e outros “mamalianos” para os espécimes estudados, o que corrobora com os estudos anteriores sobre anatomia pós-craniana de cinodontes não-mamalianos, sendo observado que o morfótipo I, possui uma maior quantidade de caracteres primitivos em relação ao morfótipo II, mais derivado e similar à condição mamaliforme dos mamíferos mais primitivos.

Palavras-chave: Triássico, Bacia do Paraná, Cinodontes, Traversodontidae, Esqueleto pós-craniano.

ABSTRACT

Most of the non-mammalian cynodonts have its postcranial skeleton complete however in most cases partially described. The most of the knowledge about this group and their phylogenetic relationships with mammals is based on syncranial and dental anatomy, since the abundance of such material is relatively higher than the post-cranial remains. The Schoenstatt outcrop is located on the city of Santa Cruz do Sul (BR 471), Rio Grande do Sul, Brazil, side of Highway RST 287, being assigned of the *Santacruzodon* Assemblage Zone. In this outcrop, is predominant one meso-Triassic fauna typified by non-mammalian cynodonts, of which there have been recorded at least 100 specimens. Based on cranial and dental material, have already been reported for this localtion the traversodontids *Santacruzodon hopsoni*, *Massetognathus* and *Menadon besairei*, Whereas postcranial material has not been studied. This work aims to perform the morphological description of the postcranial material of the traversodontids collected in Schoenstatt outcrop and deposited in Paleontological Collection of the Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul studying comparatively the other species of the others Assemblage Zones of Triassic of the RS and others Triassic Gondwana formations. All postcranial materials described herein, are separated into two distinct morphotypes, being proposed for the morphotype I, *Menadon besairei* and for the morphotype II, *Santacruzodon hopsoni*. For this classification, specific anatomical and morphological criteria of each bone were used, well as bone size, and association of these with syncranial and dental materials. After morphological analysis, we can observe a blend of "reptilian" and other mammals characters for the studied specimens, which corroborates previous studies on postcranial anatomy of non-mammalian cynodonts, been observed that the morphotype I, has a greater number of primitive characters relative to morphotype II, more derivative and similar to mamaliforme condition of primitive mammals.

Key words: Triassic, Paraná Basin, Cynodonts, Traversodontidae, Post-cranial skeleton.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Cladograma de distribuição temporal dos sinápsida modificado de Ribeiro e Abdala, (2011).....12
- Figura 2.** Desenhos ilustrativos de diferentes tipos de crânios. **A**, crânio **anápsido** *Procolophon trigonocephalus* Romer, 1956; **B**, crânio **diápsido** de *Petrolacosaurus kansensis* Reisz, 1981; **C**, crânio **sinápsido** de *Eothyris parkeri* Reisz, 2009, modificado de Kardong (1995).....13
- Figura 3.** Escala temporal de distribuição dos sinápsidas, apresentando a duração da transição dentro do grupo modificado de Abdala (2001).....14
- Figura 4.** Os Pelycosauria como um grupo parafilético, e Therápsida como monofilético modificado de Kemp (2005).....15
- Figura 5.** Crono e bioestratigrafia das unidades Triássicas do Sul do Brasil, Argentina, Madagascar e África. Escala do tempo geológico Gradstein e Ogg (2004) desenho modificado de Abdala e Ribeiro (2010).....16
- Figura 6.** O esqueleto cinodonte e suas modificações até os mamíferos.....24
- Figura 7.** Oclusão dentária em traversodontídeos.....26
- Figura 8.** Registro de traversodontídeos durante o Triássico. Disposição dos continentes proposto por Golonka e Ford (2000).....27
- Figura 9.** Comparação entre distintos fêmures de cinodontes não-mamalianos.....33
- Figura 10** Comparação entre distintos úmeros de cinodontes não-mamalianos.....34
- Figura 11.** . Mapa geológico do Rio Grande do Sul Zerfass *et al.* (2003); B. Mapa Geográfico da Localidade Schoenstatt, município de Santa Cruz do Sul.....39

Figura 12 Foto do afloramento Schoenstatt, local onde os restos fósseis foram coletados.....	39
Figura 13 Modelo tafonômico proposto por Bertoni-Machado e Holz (2006) para o afloramento Schoenstatt.....	41

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO.....	11
1. INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS SYNAPSIDAS E O SURGIMENTO DOS CINODONTES.....	12
1.1 Cynodontia Owen, 1864.....	17
1.2 Traversodontidae Huene 1936.....	24
1.2.1 Características.....	24
1.2.2 Distribuição.....	25
1.3 Breve Histórico Sobre o esqueleto Pós-craniano dos cinodontes.....	29
1.4 OBJETIVOS.....	35
1.5 MATERIAL E MÉTODO.....	36
1.5.1 Material.....	36
1.5.2 Método.....	47
1.7 ANÁLISE INTEGRADORA.....	48
1.8 REFERÊNCIAS.....	50
2. ARTIGO CIENTÍFICO.....	65
Artigo I – Bertoni, R.S.; Ribeiro, A.M. & Abdala, F. 2014. Postcranial Morphology of Traversodontid Cynodonts from the Santa Cruz do Sul Fauna (Middle Triassic) of Southern Brazil. <i>Revista Brasileira de Paleontologia</i>	66
3. ANEXOS.....	109

Apresentação da Estrutura da Dissertação

A presente dissertação objetiva realizar a descrição anatômica comparativa e uma prévia determinação taxonômica de restos pós-cranianos de espécimes de cinodontes não-mamalianos procedentes de um afloramento do Membro Alemoa da Formação Santa Maria, Triássico Médio da Bacia do Paraná, localizado no Município de Santa Cruz do Sul, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil assim como comparar o presente material com outras espécies de cinodontes não-mamalianos de outras localidades gonduânicas.

O presente trabalho foi elaborado de acordo com as orientações da “Norma 103 – Submissão de teses e dissertações na forma de artigos”, em vigência no Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul¹. De acordo com essa norma, o corpo principal desta dissertação é composto por artigos científicos publicados ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes e classificados nos estratos Qualis da CAPES A1, A2, B1 ou B2. Além disso, segundo a mesma norma, estes artigos devem ser precedidos de uma introdução sobre o tema e descrição do objeto de pesquisa, na qual estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvida, contendo o estado da arte sobre o objeto de pesquisa.

Desta forma, para facilitar a compreensão desta dissertação foi feita divisões em dois capítulos e anexos.

O capítulo I abrange uma Introdução que estabelece o tema e descreve o objeto da pesquisa, resumindo o atual estado do conhecimento do assunto abordado e os objetivos da pesquisa, Material e Método, e finalmente uma análise integradora.

O capítulo II corresponde ao artigo submetido a periódico científico contendo os resultados da pesquisa com as formatações originais exigidas pelos periódicos e suas cartas de aceite.

A terceira parte consta dos anexos, ou seja, resumos e outros trabalhos referentes ao tema desta dissertação apresentados em diversos eventos científicos.

¹ Norma 103 do Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (aprovada em primeiro de março de 2012). Disponível em <http://www6.ufrgs.br/ppggeo/sites/default/files/norma103.pdf>.

1. INTRODUÇÃO AOS SYNAPSIDA E O SURGIMENTO DOS CINODONTES

Contemporaneamente ao registro dos primeiros amniotas (Período Carbonífero), já são conhecidas dentro deste grupo duas linhagens que irão evoluir de forma bastante independente (ABDALA, 2001): Os saurópsidas e os sinápsidas.

Os sinápsidas (Fig. 1), caracterizados por apresentarem apenas uma fenestra destinada para a fixação da musculatura mandibular, localizada em cada lado da região temporal do crânio (Fig. 2), testemunham uma grande gama de modificações morfológicas, tanto cranianas quanto pós-cranianas que culminam com o surgimento dos primeiros mamíferos (KEMP, 2007).

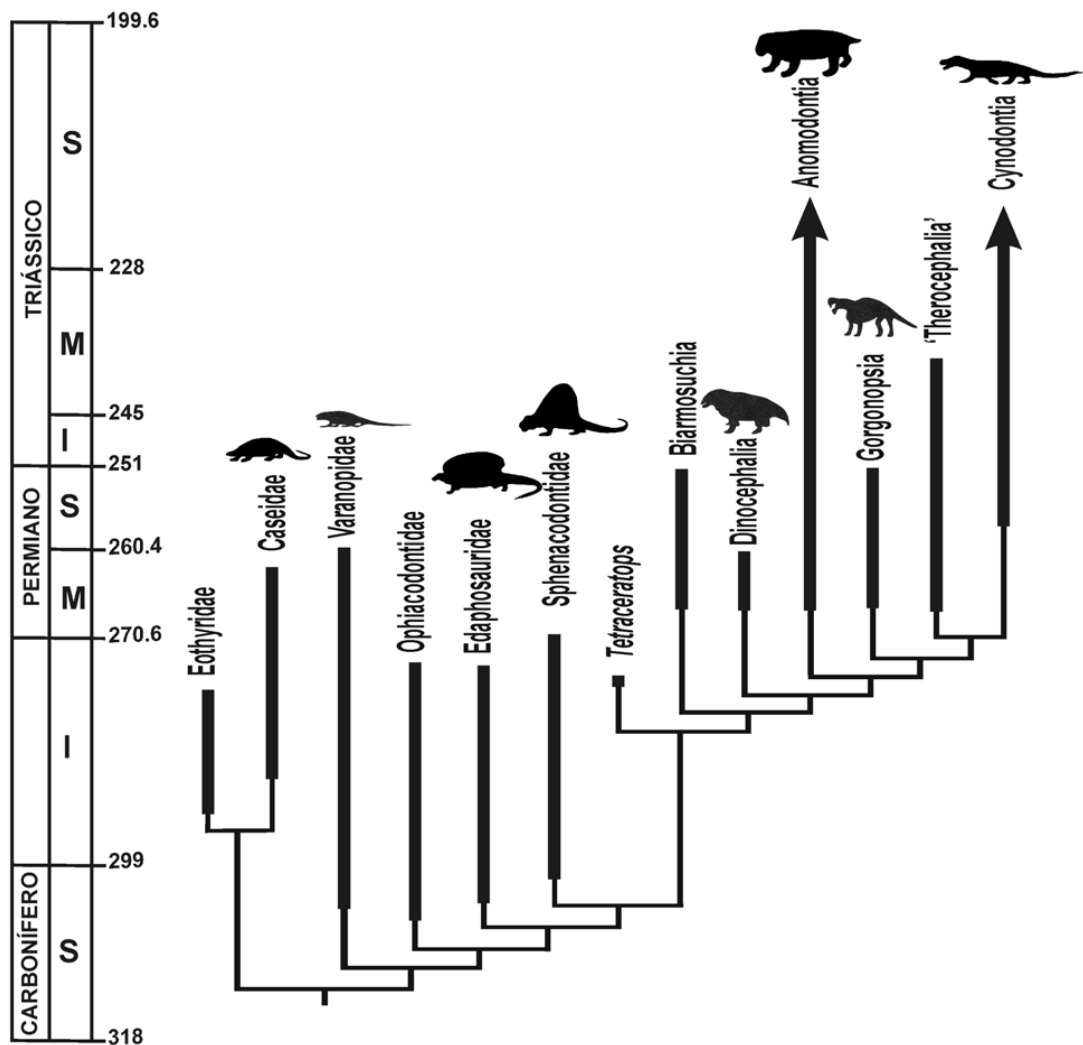


Figura 1. Cladograma de distribuição temporal dos sinápsidas (modificado de RIBEIRO; ABDALA, 2011).

A transição dos primitivos sinápsidas até os amamíferos ao longo do tempo geológico está representada por um dos registros fósseis mais completos e contínuos, estendendo-se desde o Carbonífero Superior até o Triássico Superior, abrangendo um espaço temporal entre 75 a 100 milhões de anos (CROMPTON, 1969; JENKINS, 1973; ALLIN, 1975; KEMP, 1982; HOPSON, 1987, 1991, 1994; SIDOR; HOPSON, 1998; CROMPTON; HOPSON;1998, 2005; ABDALA, 2001; RUBIDGE; SIDOR, 2001; KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004) (Fig.3). As mudanças mais significativas durante a transição estão relacionadas com o aparelho mastigatório (CROMPTON, 1972, 1995; CROMPTON; HYLANDER, 1986), auditivo (ALLIN, 1975; ALLIN; HOPSON, 1992) e locomotor (JENKINS, 1971a).

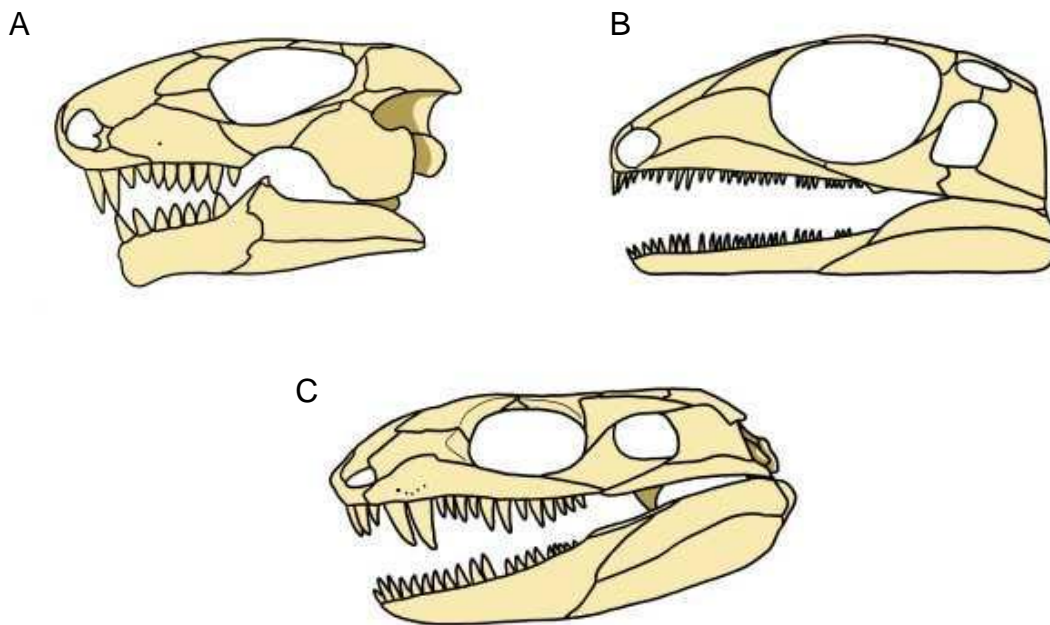


Figura 2. Desenhos ilustrativos de diferentes tipos de crânios. **A**, crânio **anápsido** de *Procolophon trigonocephalus* Romer, 1956; **B**, crânio **diápsido** de *Petrolacosaurus kansensis* Reisz, 1981; **C**, crânio **sinápsido** de *Eothyris parkeri* Reisz, 2009 (modificado de KARDONG, 1995).

O clado Synapsida é geralmente dividido em dois grupos: os “pelicossauros” e os therápsidos. Os pelicossauros são um grupo parafilético (ROMER; PRINCE, 1940; REISZ, 1986) formado por seis famílias de sinápsidas basais que foram particularmente importantes no início do Permiano, sendo sucedidos no final deste período pelos terápsidas, grupo onde se encontram os cinodontes não-mamalianos e os mamíferos (Fig. 4).

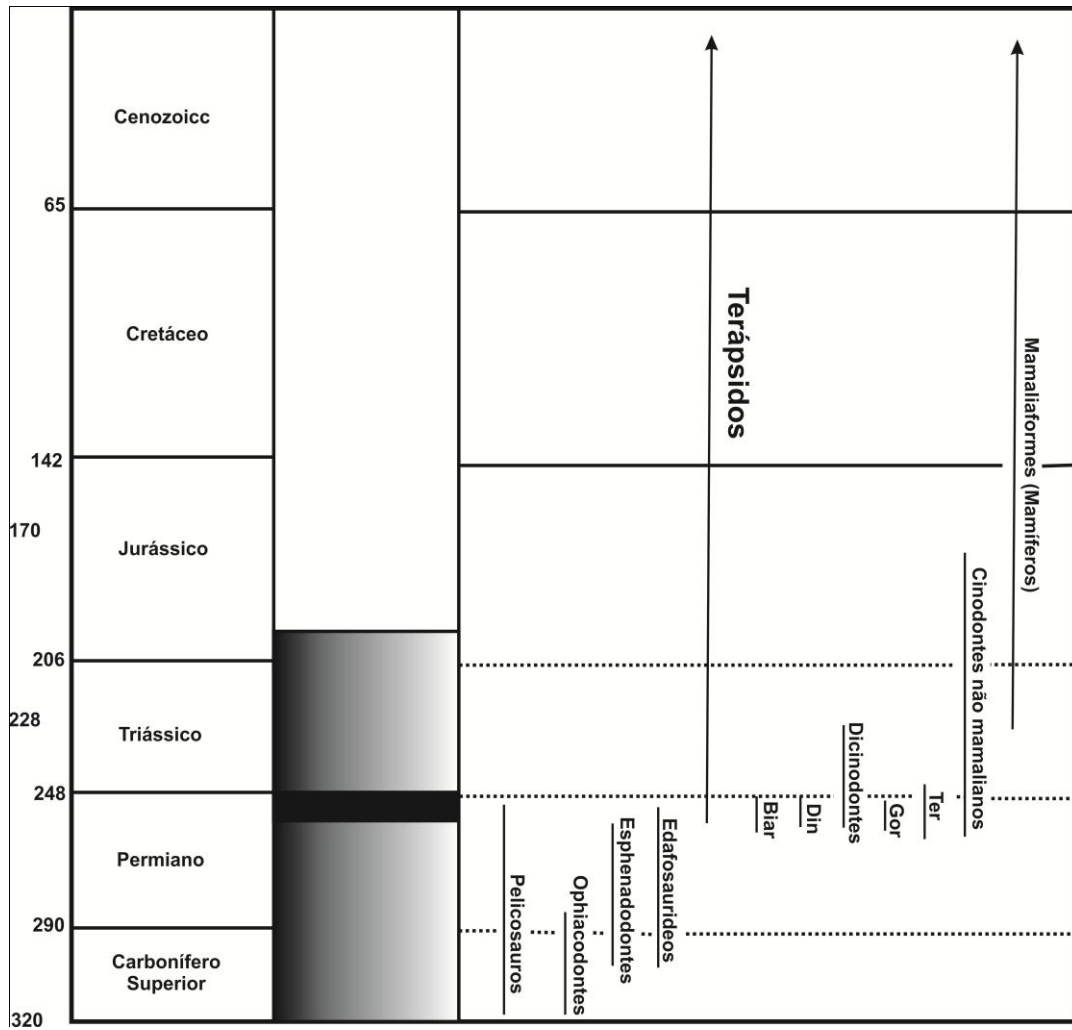


Figura 3. Escala temporal de distribuição dos sinápsidas, apresentando a duração da transição dentro do grupo (aproximadamente um terço da história completa da linhagem). Em preto, marca-se o momento da maior diversidade e abundância na história dos sinápsidas, o Permiano Superior, prévio à grande extinção Permo-Triássica. As idades representadas em destaque correspondem ao registro do primeiro mamaliaforme ou mamífero basal (228 milhões de anos) e último cinodonte não-mamaliano (170 milhões de anos). **Biar**, Birmosuquios; **Din**, Dinocéfalos; **Gor**, Gorgonópsios; **Ter**, Terocéfalos. Escala temporal segundo Gradstein e Ogg (1996). Modificado de Abdala (2001).

A tradicional divisão dos sinápsidas em pelicossauros, como um grupo parafilético, e terápsidos como um clado bem caracterizado sempre gerou opiniões diversas na literatura. Os pelicossauros parecem formar uma sequência de grupos externos de Therapsida, com os esfenacodontídeos sendo os mais derivados (REISZ, 1986). Entre os Therapsida, os Birmosuchia, segundo Benton, (2008) talvez seja um grupo parafilético, de terápsidos mais basais, com os Dinocephalia, Dicinodontia e Gorgonopsia vindo logo a seguir na linhagem filogenética (HOPSON; BARGHUSEN, 1986; SIDOR; HOPSON, 1998).

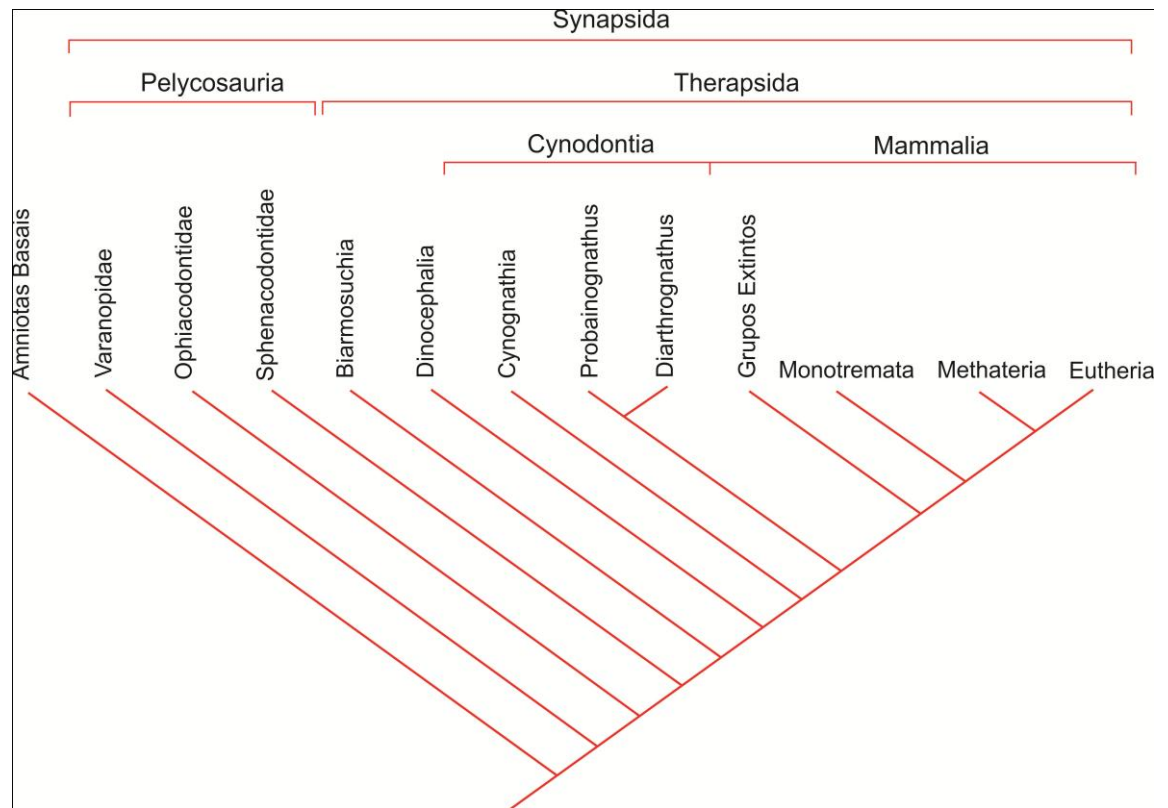


Figura. 4. Os pelycosauria como um grupo parafilético, enquanto terápsida é monofilético (modificado de KEMP, 2005).

Porém, King (1988) sugeriu que os dinocefálos e dicinodontes deveriam ser agrupados como Anomodontia, e segundo Sidor e Hopson, (1998), os dinocefálios devem ser considerados como pertencentes a um grupo parafilético externo à Gorgonopsia. O ramo dicinodonte é provavelmente o mais inclusivo, isto é, sendo o próprio Anomodontia, consistindo de táxons basais com os venyukovióiodes da Rússia e aparentados na África do Sul (MODESTO; RYBCZYNSKI, 2000).

Os Therocefalia formam o grupo-irmão dos cinodontes que como grupo monofilético, incluem os mamíferos (ABDALA, 2001).

No Brasil, os therápsidas conhecidos pertencem ao grupo Dinocephalia, Dycinodonta e Cynodontia (BONAPARTE *et al*, 2003; LANGER *et al*, 2007; SCHULTZ; LANGER, 2007; ABDALA; RIBEIRO, 2010; CISNEROS *et al*, 2011) e são registrados no Permiano e no Triássico da Bacia do Paraná. Os registros triássicos são procedentes do estado do Rio Grande do Sul, em sedimentos das formações Sanga do Cabral (Triássico Inferior), Santa Maria (Triássico Médio-Superior sendo ainda subdividida em quatro diferentes Zonas de Associação: ZA de *Dinodontosaurus*, ZA de *Santacruzodon*, ZA de *Hyperodapedon*, e ZA de

1.1. CYNODONTIA, OWEN 1864

O Mesozoico Inferior foi um dos períodos mais transcendentais na história da vida, durante ele, aconteceu a restauração das faunas após a extinção da transição Permo-Triássica (P/Tr), a maior de todas, a qual levou a vida na Terra perigosamente próximo do fim (ERWIN, 1994; BENTON, 1995; ABDALA; RIBEIRO, 2012).

Terápsidas mais modernos, os cinodontes não-mamalianos, foram primeiramente registrados no início do Permiano Superior da África do Sul (BOTHÁ *et al*, 2007), os quais experimentaram uma fase inicial de diversificação ao final do Permiano, reduzindo-se muito pouco após o evento P/Tr, seguindo por uma notável diversificação no Triássico Médio (ABDALA, 2004) sendo a única linhagem de terápsidas cuja maior diversificação ocorreu durante o próprio Triássico (ABDALA, 2007).

Mais de 500 espécies de cinodontes não-mamalianos já foram reportados com base em fósseis encontrados em rochas de todos os continentes com exceção da Austrália (RIBEIRO; ABDALA, 2012). Essas rochas contendo fósseis são datadas em cerca de 320 a 170 milhões de anos, indicando uma existência total de cinodontes não-mamalianos com cerca de 150 milhões de anos (HOPSON, 1987).

Os cinodontes não-mamalianos são o grupo mais estreitamente relacionado com os mamíferos, constituindo um importante e diversificado clado no qual ocorreram as principais alterações morfológicas até alcançar a condição totalmente mamaliana (HOPSON; BARGHUSEN, 1986; HOPSON, 1994) (Fig. 6).

Os primeiros cinodontes não-mamalianos, *Procynosuchus delaharpeei* Broom 1937, Permiano Superior da África do Sul e Alemanha, e *Divinia prima* Amalitzky, 1992, do final do Permiano da Rússia. Esses já exibiam diversos caracteres mamalianos na região da maxila, do palato e da mandíbula, sendo possível perceber uma sequência de nove ou dez passos desde *Procynosuchus* até os primeiros mamíferos ao longo do padrão complexo de irradiação dos cinodontes não-mamalianos. Estes caracteres são também observados nos cinodontes do início do Triássico, tais como *Thrinaxodon* Seeley, 1894 da África do Sul e Antártica.

Benton, (2008) lista uma série de características morfológicas que ilustram esta condição:

- a) Uma crista sagital bem definida, na forma de uma elevação percorrendo a região central do topo do crânio;

- b) Arco zigomático, formado pelo jugal e pelo esquamosal, segue uma ampla curva ligeiramente inclinada;
- c) Dentário formando a maior parte da mandíbula, expandindo-se na forma de um amplo processo coronoide projetado no interior do arco zigomático;
- d) O número de incisivos reduzido para quatro superiores e três inferiores (outros cinodontes, incluindo os primeiros mamíferos e alguns marsupiais atuais, retendo quatro ou cinco incisivos);
- e) Dentes posteriores elaborados;
- f) Palato secundário praticamente completo, formado por placas da maxila e dos palatinos posicionados medialmente no teto da boca, abaixo da passagem nasal;

Muitos desses caracteres estão relacionados ao aumento do volume dos músculos da mandíbula, o que permite o processamento mais eficiente do alimento, talvez necessário para manter uma taxa metabólica de mamífero.

Jenkins (1971b) desenvolveu a partir de estudos da anatomia pós-craniana em *Trinaxodon* mudanças ainda mais pronunciadas em direção à condição mamaliana, tais como:

- a) Presença de côndilos occipitais duplos (como nos mamíferos), enquanto “répteis” típicos, incluindo os pelicossauros, possuem a presença de côndilo occipital único;
- b) As vértebras dorsais e costelas claramente divididas em dois conjuntos: 13 vértebras torácicas anteriores e sete vértebras lombares posteriores, todas possuindo costelas curtas fundidas a elas, com a presença de uma cauda longa e delgada, semelhante à de um felino atual;
- c) Mudanças de formato nas principais articulações e alteração no formato das extremidades dos ossos dos membros;
- d) Os ossos pélvicos também são muito diferentes em sua forma devido às mudanças importantes no plano geral dos músculos dos membros posteriores;
- e) O novo músculo retrator primário dos membros posteriores passando a ser o *glúteo*, que é também o principal componente da região posterior das pernas nos humanos, o que não é um caráter “reptiliano”;

- f) O púbis e o ísquio com seu formato reduzido e se estendem ligeiramente posteriormente, assim como a lâmina do ílio é relativamente grande, especialmente na região anterior.

As principais inovações nos membros posteriores e na cintura pélvica de *Thrinaxodon* e nas formas que se seguiram estão associadas a uma grande mudança na postura, com os membros posteriores mais próximos ao corpo e uma condição corporal mais ereta, ao contrário dos pelicossauros e tetrápodes basais, que exibiam uma postura na qual os membros anteriores e posteriores se posicionavam lateralmente em relação ao corpo (BENTON, 2008).

Os estudos realizados a partir do registro fóssil de *Cynognathus* (Triássico Médio da África do Sul) indicam que este táxon representa um segundo estágio na evolução dos cinodontes. Este apresenta 90% da mandíbula constituída pelo osso dentário, e os demais ossos formando um bastão estreito “encaixado” em um sulco na parte interna do mesmo e os dentes posteriores fixados em alvéolos na mandíbula e exibindo desgaste resultante do processamento de alimento (CROMPTON, 1972; KEMP, 2005).

Os cinodontes não-mamalianos mais derivados que *Thrinaxodon* como os cinognatídeos e cinodontes posteriores são agrupados no clado Eucynodontia Kemp, (1982).

Este grupo exibe uma série de caracteres cada vez mais mamalianos como:

- a) Uma aba voltada para baixo no esquamosal, lateral ao quadrado-jugal (esta aba já pode ser observada em *Thrinaxodon*, mas será posteriormente aumentada para estabelecer um contato com o supra-angular) (CROMPTON; HYLANDER, 1986; BENTON, 2008);
- b) Uma rotação da placa dorsal com relação à tróclea no quadrado (BENTON, 2008);
- c) Formação de um processo acromial na borda da escápula e a aquisição da fórmula digital mamaliana, além de diversos outros aspectos sincranianos (KEMP, 1982, 1988; HOPSON; BARGHUSEN, 1986; MARTINEZ; MAY; FORSTER, 1996; RUBGE; ABDALA; SIDOR, 2001; SOARES, 2004; OLIVEIRA, 2006).

As duas primeiras modificações supracitadas já mostram o prelúdio de uma articulação mandibular mais mamaliaforme. No entanto, as relações de parentesco entre os *taxa* incluídos nos Eucynodontia são ainda motivo de debate (ROWE, 1993; MARTINEZ *et al.*, 1996; HOPSON; KITCHING, 2001; KEMP, 2005).

Uma das mais recentes hipóteses filogenéticas publicadas envolvendo este grupo propõe que no Meso-triássico os eucinodontes se diversificaram em dois taxa monofiléticos que podem ser definidos como: Cynognathia Hopson e Barghusen, 1986 e Probainognathia Hopson, 1990 (HOPSON; KITCHING, 2001).

Os Cynognathia englobam além de outros táxons, Traversodontidae Huene, 1936, (táxon bastante comum nas paleocomunidades do Triássico sul-rio-grandense e objeto de estudo desta dissertação). Entre os Probainognathia, podem ser citados os Chiniquodontidae Huene, 1936, *Probainognathus* Romer, 1969, Tritheledontidae Broom, 1912 e Mammalia, dentre outros (HOPSON; KITCHING, 2001; ABADALA; RUBIDGE; SIDOR, 2001; KEMP, 2005; OLIVEIRA, 2006).

Até o início do Triássico, os cinodontes não-mamalianos, eram em geral carnívoros, mas durante o Triássico diversas linhagens tornam-se secundariamente herbívoras como os diademodontídeos, traversodontídeos e tritilodontídeos (BENTON, 2008). Crompton (1972), Hopson e Barghusen (1986) e Hopson e Kitching (2001), agrupam essas três famílias conjuntamente como Gomphodontia, pois todas compartilham dentes posteriores expandidos labio-lingualmente e uma oclusão precisa entre eles, caracteres esses, interpretados como adaptações para triturar matéria vegetal e que estão ausentes nos demais cinodontes não-mamalianos.

Kemp (1982, 1988), Rowe (1988, 1993) e Martinez *et al.* (1996) negam a validade dos gomfodontes como grupo natural, pois segundo esses autores, os dentes posteriores, alargados lábio-lingualmente e com oclusão, são convergências que evoluíram independentemente pelo menos três vezes na história evolutiva da vida.

Segundo Benton (2008), os dentes posteriores de *Diademodon*, um diademodontídeo do Triássico Inferior e Superior da África do Sul e América do Sul, fazem marcada oclusão com os dentes inferiores menores, formando uma faceta profunda nos dentes superiores, de tamanho maior. Isto significa que, pela primeira vez na história dos tetrápodes, foi possível mastigar alimentos exibindo modificações dentárias capazes de adaptar-se a um espectro mais amplo de dietas especializadas, o que se tornou muito importante para sua posterior diversificação.

Ainda sobre a oclusão entre as facetas de desgaste superiores e inferiores nos cinodontes não-mamalianos, Crompton (1972) escreve que a oclusão é bem desenvolvida em *Scalenodon*, sendo que esse tipo de oclusão também está

presente em traversodontídeos, tritilodontídeos e em mamíferos, mas ausente em todos os outros cinodontes não-mamalianos.

O ciclo mandibular termina com um acentuado movimento da mandíbula para trás, e um poderoso movimento de corte e trituração tem início quando todos os sete dentes inferiores posteriores movem-se em retorno à posição original, encaixando-se exatamente nas facetas recurvadas dos bem desenvolvidos dentes superiores posteriores. Os itens alimentares são partidos através de um sistema duplo de corte, entre as cristas transversais elevadas dos dentes inferiores e superiores, e entre as cristas longitudinais, na superfície externa dos dois conjuntos de dentes. Finalmente, quando cessa o movimento para trás, as faces principais dos dentes superiores e inferiores quase se encostam e qualquer partícula de alimento presa entre eles é efetivamente triturada (CROMPTON, 1972).

Durante o Triássico Médio e Superior, os chiniquodontídeos são considerados por como um novo estágio na evolução dos cinodontes não-mamalianos, podendo ser listada uma série de novos caracteres “mamalianos” como:

- a) Ausência de forame parietal;
- b) Palato secundário mais alongado do que nas formas anteriores;
- c) Aumento no volume dos músculos da mandíbula;

Segundo Kemp (1982, 2005) em relação ao esqueleto pós-craniano, *Probelesodon* mostra alguns avanços posturais importantes em comparação com *Thrinaxodon* tais como:

- a) Os membros posteriores apresentam a postura inteiramente ereta como os mamíferos;
- b) O fêmur podia apenas mover-se posteriormente e anteriormente em um plano parassagital, isto é, paralelo ao eixo médio do corpo;
- c) O acetábulo em chiniquodontídeos assim como nos cinodontes não-mamalianos seguintes era mais profundo do que o de *Thrinaxodon*, assim como a cabeça articular do fêmur era mais voltada para dentro.

Esta postura típica de mamíferos parece ter surgido com *Cynognathus* e *Diademodon* não sendo uma característica exclusiva de mamíferos, já que evoluiu de forma independente nos arcossauros mais derivados, dinossauros e aves.

Os traversodontídeos são conhecidos no Triássico Médio e Superior da América do Sul, África do Sul, Madagascar, Índia, América do Norte e Europa (ABDALA; RIBEIRO, 2003). Este foi o grupo mais bem sucedido de cinodontes não-mamalianos herbívoros, e formas como *Massetognathus* e *Scalenodon*, do Triássico

Médio e Superior da América do sul estiveram presentes em grande número, buscando as plantas mais resistentes aos pés dos grandes dicinodontes e sendo muitas vezes predados pelos carnívoros chiniquodontídeos.

Carroll (1988), Abdala (2001), Kemp (2005), Benton (2008) e Liu e Olsen (2010) listam uma série de modificações apresentadas pelos traversodontídeos frisando sempre que as principais alterações estão nos ossos que circundam o cérebro e na região posterior da mandíbula onde alguns elementos estavam deixando suas funções na articulação para melhorar a função acústica.

Massetognathus mostra em seu esqueleto, membros posteriores eretos (condição mamaliana) e anteriores laterais ao corpo (condição reptiliana), vértebras lombares reduzidas (essas vértebras são ausentes em mamíferos), sendo que a redução ou perda das vértebras lombares provavelmente indicam a evolução de um diafragma nestas formas, aumentando assim sua eficiência respiratória (JENKINS, 1971a, 1971b; KEMP, 2005; BENTON, 2008).

Os traversodontídeos são altamente diversificados na América do Sul, sendo frequentemente dominantes nas paleofaunas triássicas da Argentina (ABDALA; RIBEIRO, 2010) e bastante abundantes na paleofauna sul-brasileira. No Brasil são encontrados no Triássico Médio e Superior da Formação Santa Maria, Bacia do Paraná, Estado do rio Grande do Sul onde embora menos abundantes do que os dicinodontes e rincossauros representam-se expressivos (BONAPARTE, 1962; CHATTERJEE, 1982; ABDALA; GIANNINI, 2000; ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002; ABDALA; RIBEIRO, 2002), além de um registro isolado de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.*, 2002 para a Formação Caturrita (Triássico Superior) descrito por Ribeiro *et al.* (2011).

Os estágios finais da evolução dos cinodontes não-mamalianos foram atingidos pelos tritilodontídeos e tritheledontídeos, dois clados que aparentam ser próximos dos mamíferos, mas não exibem a transição completa para a articulação esquamosal-dentário, sendo sugerido por Kemp (1983) e Rowe (1993) que os tritilodontídeos grupo-irmão dos mamíferos. Kitching (2001) e Luo *et al.* (2002) defendem que o grupo-irmão dos mamíferos seriam os tritheledontídeos e não os tritilodontídeos.

Nos tritilodontídeos são bem conhecidos apenas caracteres crânio-mandibulares e dentários que os aproximam dos mamíferos enquanto entre os tritheledontídeos além destes caracteres crânio-mandibulares e dentários, alguns

elementos pós-cranianos são conhecidos e relacionados ao desenvolvimento de caracteres ditos mamalianos.

Segundo Rowe (1993), o esqueleto dos tritheledontídeos mostra muitos avanços em direção aos mamíferos como:

- a) Vértebras do pescoço curtas e móveis;
- b) Vértebras dorsais bastante distintas das lombares;
- c) Ílio reduzido a uma lâmina alongada (como é típico nos mamíferos);
- d) Cinturas pélvica e escapular bastante modificadas, permitindo aos membros uma ampla gama de movimentos;

Todas estas modificações sugerem que os tritheledontídeos moviam-se flexionando a coluna para cima e para assim como os mamíferos, além de poderem sincronizar sua respiração durante o deslocamento. De forma poderiam inspirar enquanto a coluna estatotalmente estendida e expirar quando os membros se aproximam e a coluna arqueiáva-se, podendo ter sido por estas modificações, os primeiros a adquirir esta adaptação, essencial em animais com altas taxas metabólicas (endotérmicos) e que necessitam obter oxigênio de forma rápida (BENTON, 2008).

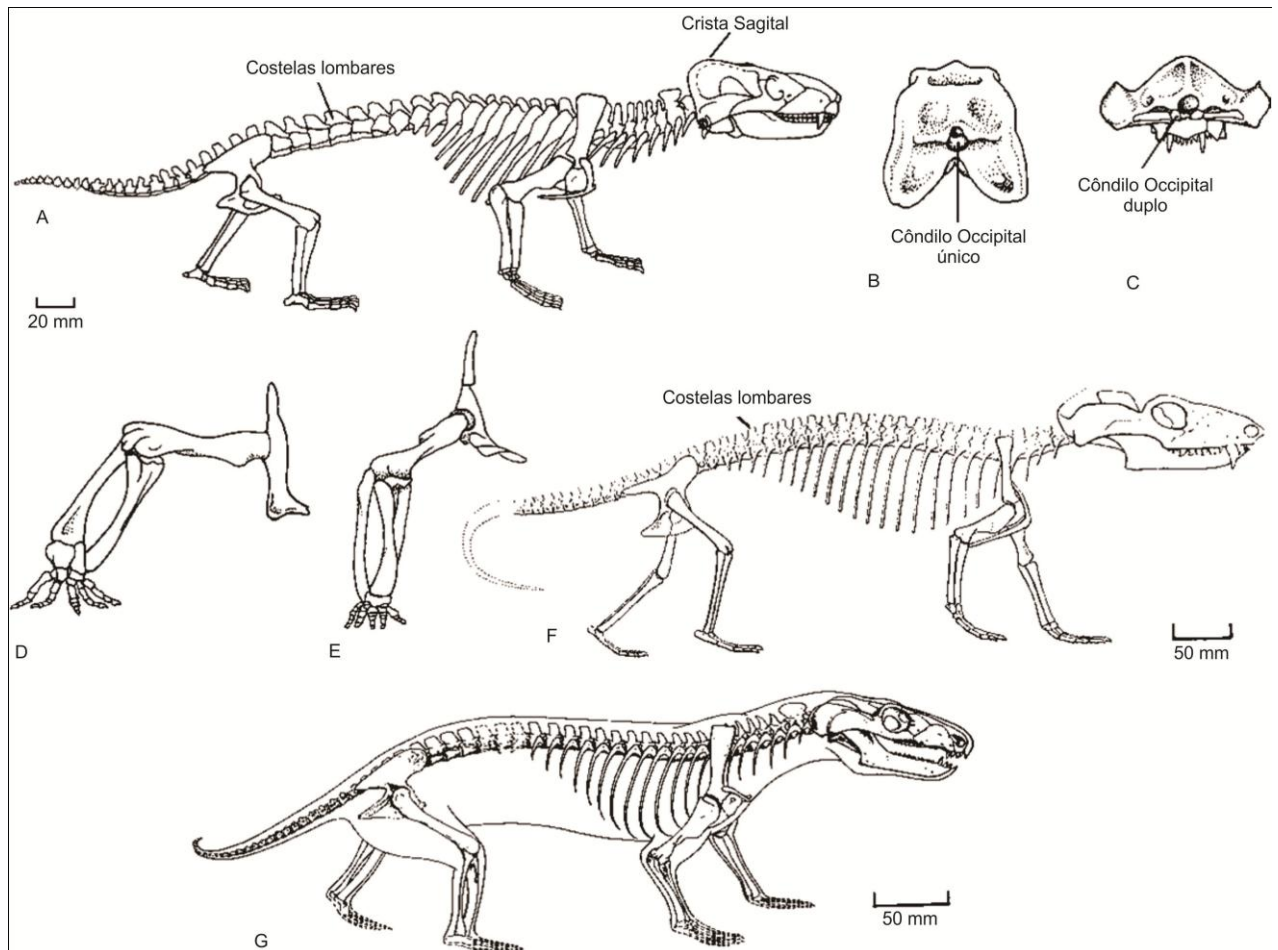


Figura 6. O esqueleto cinodonte: **A**, esqueleto do thrinaxodontídeo *Thrinaxodon* Seeley, 1894; **B-C**, divisão do cêndilo occipital único, “reptiliano”, presente em **B**, pelicossauros, em dois cêndilos, presentes em **C**, cinodontes mais derivados; **D-E**, evoluçãõ postural; **D**, os membros posteriores abertos de um pelicossauro e **E**, os membros posteriores semi-eretos de um cinodonte nãõ-mamaliano; **F**, esqueleto do chiniquodontídeo *Probelesodon*; **G**, esqueleto do traversodontídeo *Massetognathus* Romer, 1967. Figuras **A-E**, modificadas de Jenkins, (1971a); **F**, modificada de Romer e Lewis (1973); **G**, modificada de Jenkins (1970c).

1.2 TRAVERSODONTIDAE HUENE, 1936

1.2.1. CARACTERÍSTICAS

Os traversodontídeos, juntamente com os diademodontídeos e trirachodontídeos tem sido hipoteticamente alocados como o grupo monofilético Gomphodontia (ROMER, 1967; ABDALA *et al.*, 2006; KAMMERER *et al.*, 2008). Os gonfodontes são os mais especializados, diversificados e, durante o Triássico Inferior e Superior, os mais abundantes cinodontes nãõ-mamalianos (JENKINS, 1970a) cujos dentes pós-caninos transversalmente amplos, com múltiplas cúspides

e forte desgaste oclusal (muitas vezes ao ponto de “apagar” o padrão original da coroa dentária) são as principais características deste grupo (JENKINS, 1970b).

Bonaparte (1963) e Barberena (1974) caracterizam esta família como animais herbívoros/omnívoros, que apresentavam dentes pós-caninos transversalmente alargados, com os dentes superiores em geral de forma retangular e os inferiores quadrangulares. Esses pós-caninos tinham amplas bacias de oclusão, para o tratamento do alimento, registrando-se novamente a oclusão entre os dentes (Fig.7).

Traversodontidae constitui a família de cinodontes não-mamalianos mais diversificada, com um registro global que se estende desde o Triássico Inferior até o Triássico Superior, apresentando ampla distribuição geográfica (SOARES; DORNELLES, 2009), sendo caracterizados principalmente pela morfologia de seus dentes pós-caninos.

Segundo Abdala *et al.*, (2002) os traversodontídeos possuem seus dentes pós-caninos superiores transversalmente alargados, com um contorno irregular, enquanto os inferiores possuem uma forma quadrangular em vista oclusal.

Segundo Hopson (1984) esta particular estrutura garante uma oclusão coroa com coroa comparável, de algum modo, com a que mais tarde na história biológica e evolutiva se desenvolveu nos mamíferos.

1.2.2. DISTRIBUIÇÃO

Durante o final do período Permiano e início do Triássico, juntamente com o surgimento e posterior irradiação dos cinodontes não-mamalianos, ocorreu à união dos continentes em uma única e gigantesca massa continental (Pangeia). Este acontecimento proporcionou uma ampla distribuição em nível global, principalmente pela ausência de significativas barreiras continentais de diversas espécies que ultrapassaram a grande extinção do limite Permo-Triássico e aquelas que estavam surgindo na história da vida neste período.

Neste contexto biológico e geográfico, os Traversodontidae representam um grupo muito diversificado de cinodontes não-mamalianos (KAMMERER *et al.*, 2008), e estão bem representados em depósitos do Triássico em torno do mundo, com exemplares conhecidos da América do Norte, América do Sul, África continental, Índia e Europa (CHATTERJEE, 1982; HOPSON, 1984; KEMP, 1982, 1992; HAHN *et al.*, 1988; SUES; OLSEN, 1990; GODEFROIT; BATTAIL, 1997; FLYNN *et al.*, 1999, 2000; KAMMERER *et al.*, 2008) (Fig. 8).

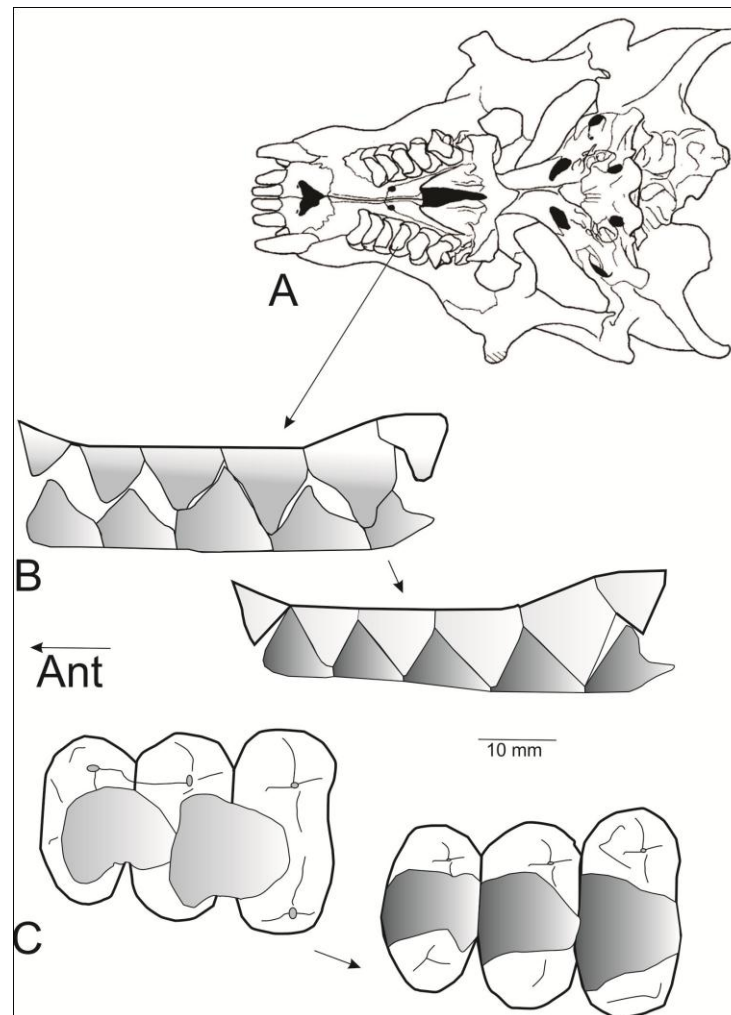


Figura 7. Oclusão dentária em traversodontídeos. **A**, desenho ilustrativo de *Exaeretodon riograndensis* (ABDALA *et al.*, 2002). **B**, estágios iniciais de fechamento da mandíbula e oclusão firme em vista lateral; **C**, vistas oclusais das duas mesmas posições de mandíbula, mostrando o deslizamento para trás e de um lado para outro dos dentes inferiores (pontilhados) através dos dentes superiores, muito mais largos. Em todos os casos a frente da boca esta à esquerda. (Ant., anterior). **A**, modificado de Abdala *et al.* (2002) e **B** e **C** modificado de Crompton (1972).

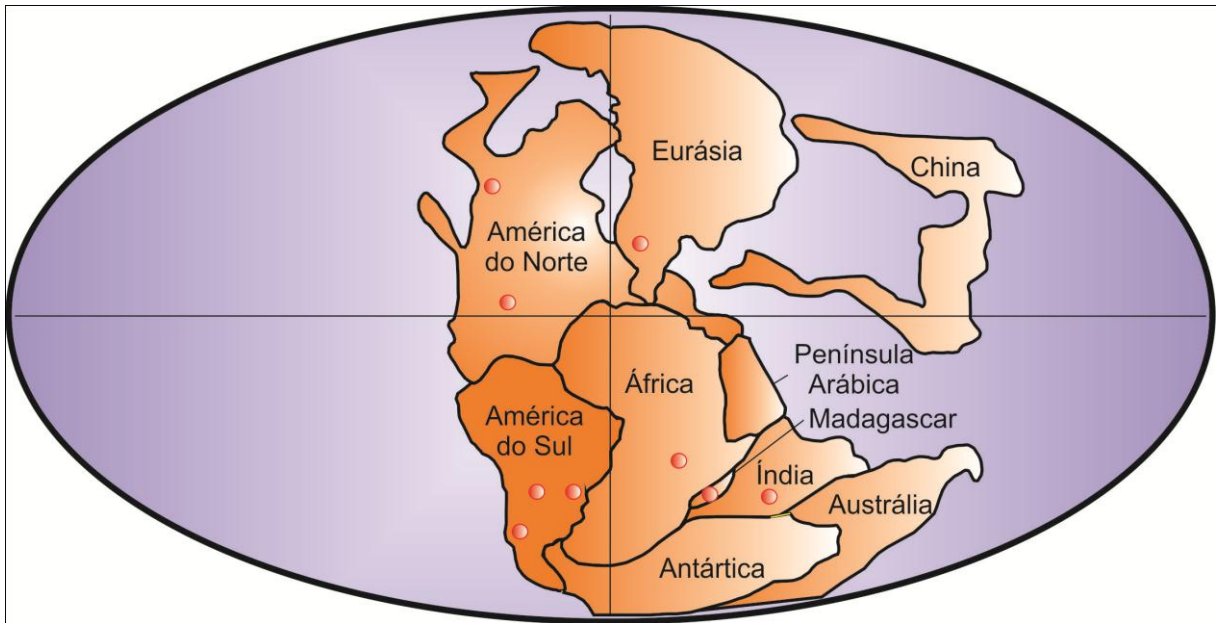


Figura 8. Registro de Traversodontídeos (círculos azuis) durante o Triássico. Disposição dos continentes proposto por Golonka e Ford (2000). Modificado de Oliveira (2006).

A seguir, é relacionada a distribuição dos traversodontídeos no Brasil, Argentina e África.

No Brasil, o registro do Triássico médio e tardio de cinodontes não-mamalianos é bastante rico e quatro diferentes faunas (ou Zonas de Associação) são reconhecidas nas Formações Santa Maria e Caturrita (ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Na ZA de *Dinodontosaurus* (Ladiniano) da Formação Santa Maria, quatro traversodontídeos são conhecidos: *Luangwa sudamericana*, *Massetognathus ochgaviae*, *Traversodon stahleckeri* e *Protuberum cabralensis* (VON HUENE, 1936; BARBERENA, 1974, 1981a, b; LIU *et al.*, 2008; REICHEL *et al.*, 2009).

Na ZA de *Santacruzodon* Formação Santa Maria a fauna de Santa Cruz do Sul é conhecida como "Santuário Schoenstatt", e possui um amplo registro de cinodontes não-mamalianos (ABDALA *et al.*, 2001; ABDALA; RIBEIRO, 2010). Três diferentes traversodontídeos já foram registrados para esta Zona de Associação: *Santacruzodon hopsoni*, *Menadon* sp. e *Massetognathus* sp. (ABDALA; RIBEIRO, 2003; SCHULTZ; LANGER, 2007; MELO *et al.*, 2009). É interessante observar que estes táxons foram descritos a partir de material craniano, enquanto o esqueleto pós-craniano ainda não foi descrito para restos coletados no Brasil. A ZA de *Santacruzodon* é geralmente considerada como transicional entre o início do Ladiniano e o Carniano (ABDALA *et al.*, 2001; ABDALA; RIBEIRO, 2003, 2010; LANGER *et al.*, 2007).

Na ZA de *Hyperodapedon* (Carniano) dois traversodontídeos são conhecidos: *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928 e o mais expressivo para tal ZA *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena e Dorneles, 2002.

A ZA de *Riograndia* (Noriano da Formação Caturrita) apresenta uma fauna bastante diferente das anteriores, com pequenos cinodontes não-mamalianos incluindo formas como triteledontídeos e brasilodontídeos (BONAPARTE *et al.*, 2001, 2003, 2005; MARTINELLI *et al.*, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010) e Ribeiro *et al.*, 2011 registra para a ZA de *Riograndia* a presença de traversodontídeos similar a *Exaeretodon* sugerindo o aumento da amplitude deste táxon do carniano ao noriano.

Na Argentina, o traversodontídeo *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1967 e o gonfodonte *Diademodon tetragonus* participam da fauna Anisiana da Formação Rio Seco de la Quebrada (Fauna local Puesto Viejo) (BONAPARTE 1967, 1969a,b, 1982; STIPANICIC *et al.*, 2007; MARTINELLI *et al.*, 2009; ABDALA; RIBEIRO, 2010).

A Formação Cerro de Las Cabras, Bacia de Cuyo é representada pelos traversodontídeos *Andescynodon mendozensis* e *Rusconiodon mignonei* (ABDALA; RIBEIRO, 2010), sendo que a presença destes é considerada por Martinelli *et al.*, (2009) como de idade Anisiana final.

Faunas ladinianas e norianas são conhecidas da Bacia Ischigualasto-Villa Union entre as províncias de La Rioja e San Juan (ABDALA; RIBEIRO, 2010). A fauna Ladiniana provém da Formação Chañares (ROGERS *et al.*, 2001), e inclui o traversodontídeo *Massetognathus pascuali* (ROMER, 1969, 1970, 1972; ABDALA; GIANNINI, 2000, 2002).

No Carniano da Formação Ischigualasto, os traversodontídeos são representados por *Exaeretodon argentinus* e *Ischignathus sudamericanus* (BONAPARTE, 1962, 1963; ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Na África o mais extensivo registro de cinodontes não-mamalianos se dá na Bacia Karoo (RUBIDGE, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010).

Na ZA de *Cynognathus* (Olenekiano-Anisiano) a fauna é representada nos níveis da Formação Burgersdorp (KITCHING, 1977, 1995), sendo informalmente dividida em três subzonas (HANCOX *et al.*, 1995; HANCOX, 2000; NEVELING *et al.*, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010). Na subzona A, o gonfodonte *Langbergia modisei* (ABDALA *et al.*, 2006a) é conhecido. Enquanto que na subzona B, ocorre *Diademodon tetragonus*, único táxon também registrado na subzona C (ABDALA *et al.*, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010).

1.3 BREVE HISTÓRICO SOBRE OS ESTUDOS DO ESQUELETO PÓS-CRANIANO DOS CINODONTES NÃO-MAMALIANOS

O estudo acerca do cinodontes não-mamalianos sempre despertou o interesse dos pesquisadores devido a sua relevância na compreensão de grande parte dos mecanismos e tendências evolutivas envolvidos no surgimento das características anatômicas (e também de outros aspectos, como a fisiologia) dos mamíferos. No entanto, a maioria do conhecimento sobre os cinodontes não-mamalianos e suas relações filogenéticas com os mamíferos está baseada em trabalhos referentes à anatomia sincraniana e dentária, uma vez que o estudo de material desta natureza é relativamente maior do que a de restos pós-cranianos.

Ainda segundo Oliveira (2006) um dos problemas encontrados durante a descrição dos caracteres pós-cranianos dos cinodontes não-mamalianos consiste na grande abundância de paralelismos e convergências, tanto entre os próprios cinodontes não-mamalianos quanto entre eles e os mamíferos, sendo esta, talvez, o maior impeditivo à aplicação mais ampla da anatomia pós-craniana nas hipóteses filogenéticas mais difundidas.

Um dos grandes objetivos dos estudos pós-cranianos de cinodontes não-mamalianos está justamente em “encontrar” uma mescla de caracteres reptilianos e mamalianos para estudos evolutivos e biomecânicos que podem ajudar a compreender o surgimento de modificações posturais e conseqüentemente de hábitos de formas cada vez mais derivadas, já que existe uma forte relação entre forma e função, muitas vezes mencionada nos estudos anatômico-morfológicos.

Apesar de, como já mencionado anteriormente, a grande maioria dos estudos anatômicos relacionados aos cinodontes não-mamalianos estar centrada a anatomia sincraniana e dentária, uma grande parte destes animais possuem materiais pós-cranianos descritos na literatura científica.

Abaixo é relacionada uma lista dos cinodontes não-mamalianos com restos pós-cranianos já estudados total ou na grande maioria das vezes parcialmente, sendo muitos destes, inclusive com apenas um ou dois ossos pós-cranianos descritos de forma secundária e não muito detalhada em trabalhos bastante detalhados e concentrados em estudos cranianos e dentários:

- *Procynosuchus delaharpee* Broom 1937 teve seus restos pós-cranianos descritos por Broom,(1948;

- *Divinia prima* Amalitzky, 1992 teve a descrição de seus restos pós-cranianos por Konjukova (1946);
- *Bolotriodon frerensis* Seeley, 1894 tem a descrição de seu fêmur (JENKINS, 1971b);
- *Galesaurus planiceps* Owen, 1859 tem quase todos os elementos de seu esqueleto pós-craniano descritos (JENKINS, 1971b; PARRINGTON, 1934);
- *Progalesaurus lootsbergensis* Sidor e Smith, 2004 teve alguns poucos elementos pós-cranianos descritos (SIDOR; SMITH, 2004);
- *Thrinaxodon liorhinus* Seeley, 1894, teve seu esqueleto pós-craniano descrito por diversos autores como Brink (1958, 1965), Jenkins (1971) e Colbert e Kitching (1977);
- *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895 tem seus esqueleto pós-craniano quase completo descrito por Brink & Kitching (1953b) e Jenkins (1971b);
- *Trirachodon berryi* Broom, 1903 tem seu complexo atlas-axis descrito por Broom (1903);
- *Cricodon metabolus* Crompton, 1955 tem seu fêmur descrito (JENKINS, 1971);
- *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 possui seu esqueleto pós-craniano quase completo descrito e estudado por Bromm (1914), Brink (1955), Jenkins (1971) e Gow e Grine (1979);
- *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943 (BONAPARTE, 1963b);
- *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena e Dorneles, 2002 (OLIVEIRA, *et al.*, 2007);
- *Traversodon stahleckeri* Huene, 1936 com vértebras e costelas descritas (BARBERENA, 1981; HUENE, 1942);
- *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1967 (BONAPARTE, 1966b, 1967);
- *Massetognathus pascuali* Romer, 1967 (JENKINS, 1970b);
- *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967 (BONAPARTE, 1970);

- *Scalenodon angustifrons* Parrington, 1946 (JENKINS, 1971b);
- *Luangwa drysdalli* Brink, 1963 (KEMP, 1980);
- *Oligokyphus* sp. (KÜHNE, 1956);
- *Kayentatherium wellsi* kermack, 1982 (LEWIS, 1986);
- *Probainognathus jensei* Romer, 1970 tem seu esqueleto pós-craniano descrito por Romer e Lewis (1973) e Abdala (1996);
- *Diarthrognathus broomi* Crompton, 1958;
- *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz e Rubert, 2005 possui seu material pós-cranianos descrito e reavaliados por Oliveira *et al.*, 2010a;
- *Prozostrodon brasiliensis* Barberena *et al.*, 1987 (BONAPARTE; BARBERENA, 2001);
- *Therioherpeton cagnini* Bonaparte et Barberena, 1975 (BONAPARTE; BARBERENA, 2001);
- *Pachygenellus* sp. Watson, 1913 (MARTINELLI *et al.*, 2005);
- *Chiniquodon teothonicus* tem grande parte de seu esqueleto pós-craniano conhecido (ABDALA, 1996; HUENE, 1942; ROMER, 1969a; ROMER; LEWIS, 1973; OLIVEIRA *et al.* 2009);
- *Protuberum cabralensis* Reichel, Soares e Schultz, 2009;
- *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Schultz e Soares, 2010b;

A partir de estudos anteriores, vem sendo obtido conhecimento acerca da morfologia pós-craniana de cinodontes não-mamalianos, possibilitando a identificação de algumas sinapomorfias, como por exemplo: a) a região da cabeça femoral é como que refletida dorsalmente com uma continuidade entre esta e a região do trocânter maior, ocorrendo a presença do trocânter menor como uma aba proeminente (JENKINS, 1971a); b) margem da cabeça femoral e do trocânter maior com uma área côncava, apenas descrita em fêmures de cinodontes africanos, sendo esta região identificada como de origem do músculo *femorotibialis* (JENKINS, 1971b); c) diferença de proporções de tamanho entre os côndilos medial e lateral na porção distal do fêmur (ABDALA *et al.*, 2002); e d) ausência de uma fossa flexora

estendida (fossa do olécrano de Boonstra, (1964) na porção distal do úmero, estrutura bastante comum para therocéfálios.

No entanto algumas características não contribuem na identificação taxonômica, por exemplo: a presença de uma projeção lateral bastante distinta no entepicôndilo encontrada em galesauros (PARRINGTON, 1934) e chiniquodontídeos (ABDALA, 1999), e por outro lado, pouco desenvolvida em *Trinaxodon* (JENKINS, 1971a), *Probainognathus* (ABDALA *et al.*, 2002) e alguns traversodontídeos (*Massetognathus*, *Exaeretodon* e *Luangwa*).

A seguir é ilustrado fêmures e úmeros de alguns espécimes de cinodontes não-mamalianos aqui estudados e outros já descritos na literatura, estando a descrição anatômica detalhada além da identificação das estruturas ósseas no artigo científico anexado no corpo desta dissertação (Figs. 09 e 10).

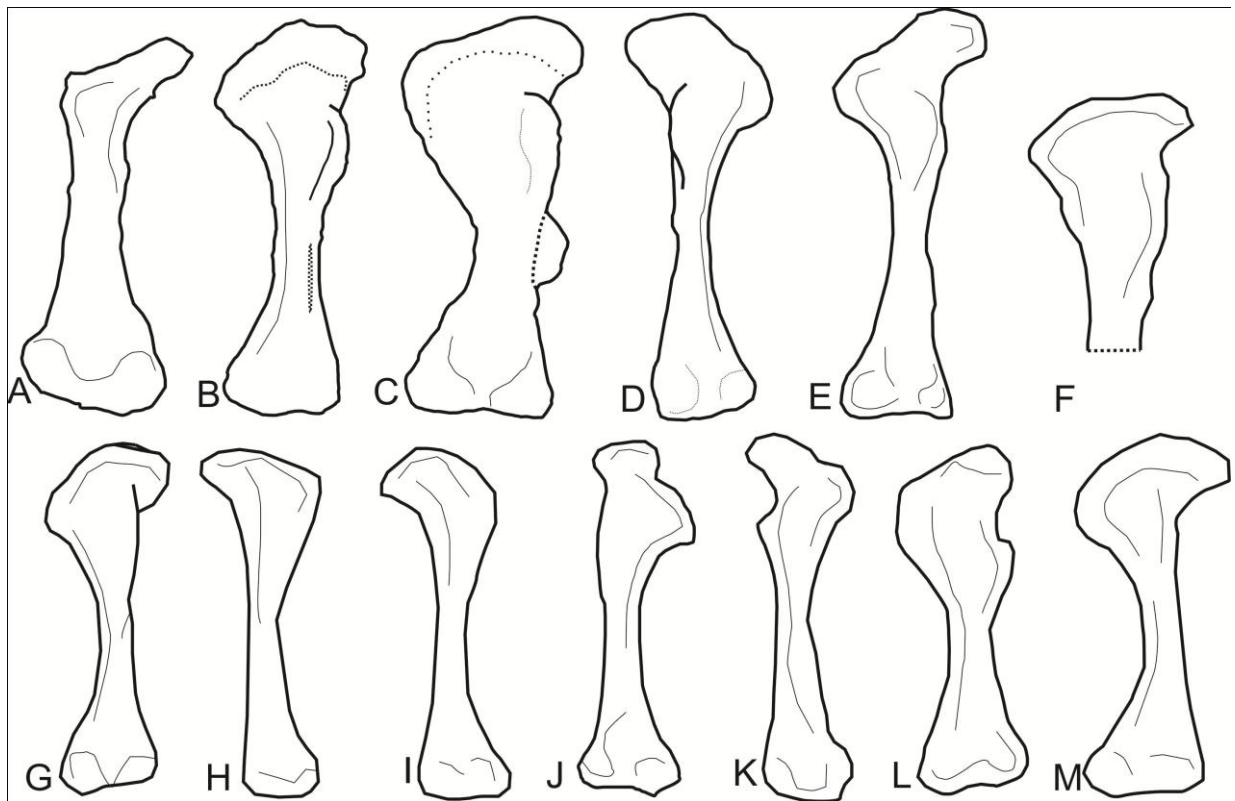


Figura 09. Comparação entre distintos fêmures de cinodontes não-mamalianos. A. MCN-PV 10143; B. MCN-PV 10116; C. MCN-PV 10128; D. MCN-PV 10130; E. MCN-PV 10309; F. MCN-PV 10310; G. *Diademodon*; H. *Pascualgnathus*; I. *Scalenodon*; J. *Massetognathus*; K. *Andescynodon*; L. *Exaeretodon*; M. *Traversodon*.

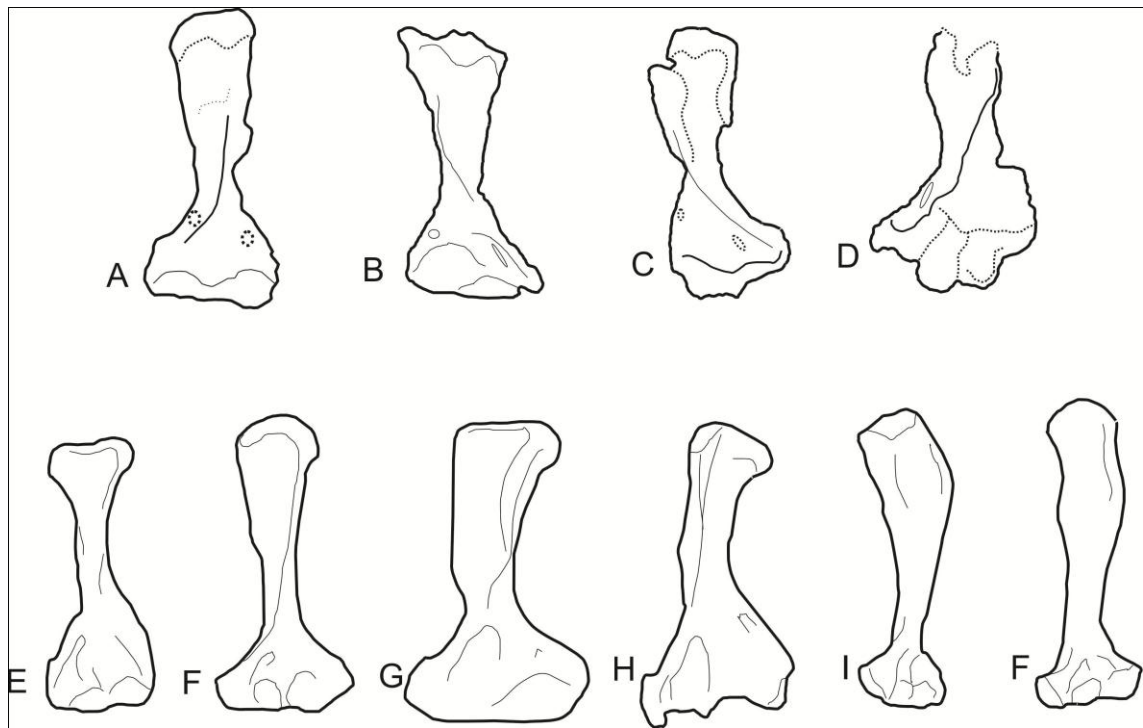


Figura 10. Comparação entre distintos úmeros de cinodontes não-mamalianos. A. MCN-PV 10190; B. MCN-PV 10124; C. MCN-PV 10173; D. MCN-PV 2757; E. *Traversodon*; F. *Diademodon*; G. *Pascualgnathus* H. *Scalenodon*; I. *Massetognathus*; J. *Andescinodon*; K. *Exaeretodon*.

1.4 OBJETIVOS

Com base em material craniano e dentário coletados foram reportados *Santacruzodon hopsoni*, cf. *Massetognathus*, cf. *Probainognathus* e *Menadon besairei* (ABDALA; RIBEIRO, 2003; SCHULTZ; LANGER, 2007; MELO *et al.*, 2011; SOARES *et al.* 2011), para o afloramento Schoenstatt, enquanto o material pós-craniano, ainda não foi estudado. A descrição morfológica e anatômica deste material, além de sua comparação com espécies das demais Zonas de Associação do Triássico do Rio Grande do Sul e de outras formações triássicas gonduânicas contribuirão para o estudo filogenético dos cinodontes, visto que grande parte das informações baseia-se em material craniano e dentário.

Sabendo da existência da rica fauna de Schoenstatt e da necessidade de trabalhos de descrição dos elementos pós-cranianos de cinodontes não-mamalianos, a presente dissertação teve como principais objetivos:

- Realizar uma descrição detalhada do material pós-craniano referente aos cinodontes provenientes da ZA de *Santacruzodon*, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, depositados na coleção científica do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN/FZBRS);
- Comparar e discutir sobre o material pós-craniano em estudo com espécimes de cinodontes do Triássico, provenientes do Brasil, Argentina e África;
- Publicar os resultados de relevância sobre o pós-crânio de cinodontes não-mamalianos da ZA *Santacruzodon*.

1.5 MATERIAL E MÉTODOS

1.5.1 MATERIAL

O material estudado corresponde a restos pós-cranianos de cinodontes não-mamalianos atribuídos à família Traversodontidae procedentes do afloramento Schoenstatt do Membro Alemoa da Formação Santa Maria, Município de Santa Cruz do Sul, região central do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 11).



Figura 11. Foto do afloramento Schoenstatt, local onde os restos fósseis foram coletados.

O afloramento Schoenstatt localiza-se na BR 471 ($29^{\circ}44'25''S$, $52^{\circ}27'01''O$), periferia do município de Santa Cruz do Sul, a aproximadamente 150 km de Porto Alegre, RS, Brasil, ao lado da rodovia RST 287, Brasil (Fig. 12).

Tal afloramento abrange parte da sedimentação triássica aflorante na depressão central do Estado, e sua associação de fácies caracteriza o nível estratigráfico chamado Formação Santa Maria (BERTONI-MACHADO; HOLZ, 2006). Apresenta um conteúdo fossilífero bastante peculiar, tanto em termos taxonômicos quanto bioestratinômicos, determinando uma tafocenose diferente de qualquer outro afloramento conhecido para esta formação geológica.

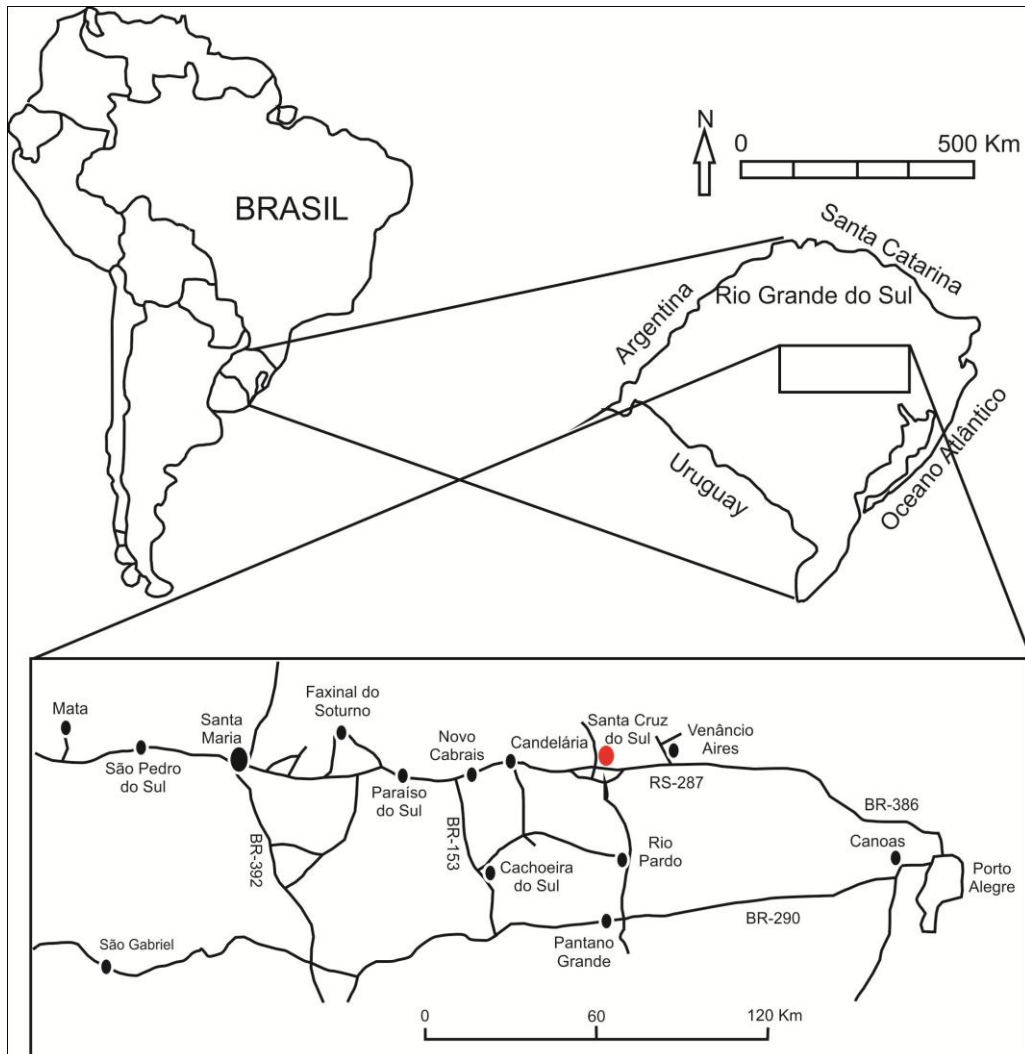


Figura 12. Mapa Geológico do Rio Grande do Sul (ZERFASS *et al.*, 2003); B. Mapa Geográfico da Localidade Schoenstatt, município de Santa Cruz do Sul.

Em termos taxonômicos Schoenstatt registra uma grande predominância de cinodontes não-mamalianos incluindo formas carnívoras e herbívoras (ABDALA; RIBEIRO 2002). Bioestratinomicamente este afloramento caracteriza-se pela acumulação de vários restos esqueléticos em uma área bastante restrita, com o predomínio de restos de crânios e mandíbulas sobre os materiais pós-cranianos e com quase todos ocorrendo na grande maioria das vezes de forma desarticulada (BERTONI-MACHADO; HOLZ, 2006) sem, orientação ao plano de acamamento. Os ossos estão dentro de níveis pelíticos vermelhos depositados por suspensão sem, seleção de tamanhos.

Não há nenhuma seleção e orientação dos materiais por transporte hidráulico sendo proposto por Bertoni-Machado & Holz, (2006), o modelo tafonômico de concentração biogênica para tal tanatocenose (Fig. 13). O pacote como um todo, é caracterizado como uma associação de fácies de canal e planície de inundação,

com o pacote superior, característico de um sistema de canal mostrando-se até o presente afossilífero. Todos os achados fósseis até o momento estão restritos à porção referente à planície, representada pelos sedimentos argilosos.

É provável que o local do afloramento Schoenstatt, tenha sido um oásis no meio de uma planície semi-árida, já que restos de vertebrados geralmente são raros em planícies distais e compreendem comumente elementos esqueléticos desarticulados (SMITH, 1993).

Abdala *et al.* (2001) descreveram a fauna de cinodontes não-mamalianos encontrada em Schönstatt e concluíram que a ausência de rincossauros, associado à presença de cinodontes não-mamalianos especializados como os traversodontídeos, fato este que não se encontra em outras assembleias fossilíferas da Formação Santa Maria, representaria um intervalo de tempo distinto dos até então conhecidos para esta formação, sendo que alguns dos cinodontes descritos pelos autores assemelham-se à fauna descrita por Flyn *et al.* (2000) para Madagascar, inferindo a idade ladiniana para esta fauna sul-americana.

Na localidade de Schoenstatt, município de Santa Cruz do Sul, Brasil (ZA de *Santacruzodon*) mais de 100 espécimes de cinodontes não-mamalianos já foram reportados e dentre os traversodontídeos encontram-se representados: *Santacruzodon hopsoni*, *Menadon* sp. e *Massetognathus* (ABDALA; RIBEIRO, 2003; SCHULTZ; LANGER, 2007; MELO *et al.*, 2009; ABDALA; RIBEIRO, 2010), todos estes descritos a partir de materiais cranianos e sincronianos, enquanto seu esqueleto pós-cranianos pela primeira vez, neste trabalho é estudado.

Todos os espécimes utilizados no desenvolvimento deste estudo encontram-se depositados na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (FZBRS) e estão registrados no museu de ciências naturais sob a sigla MCN-PV seguida do número de coleção.

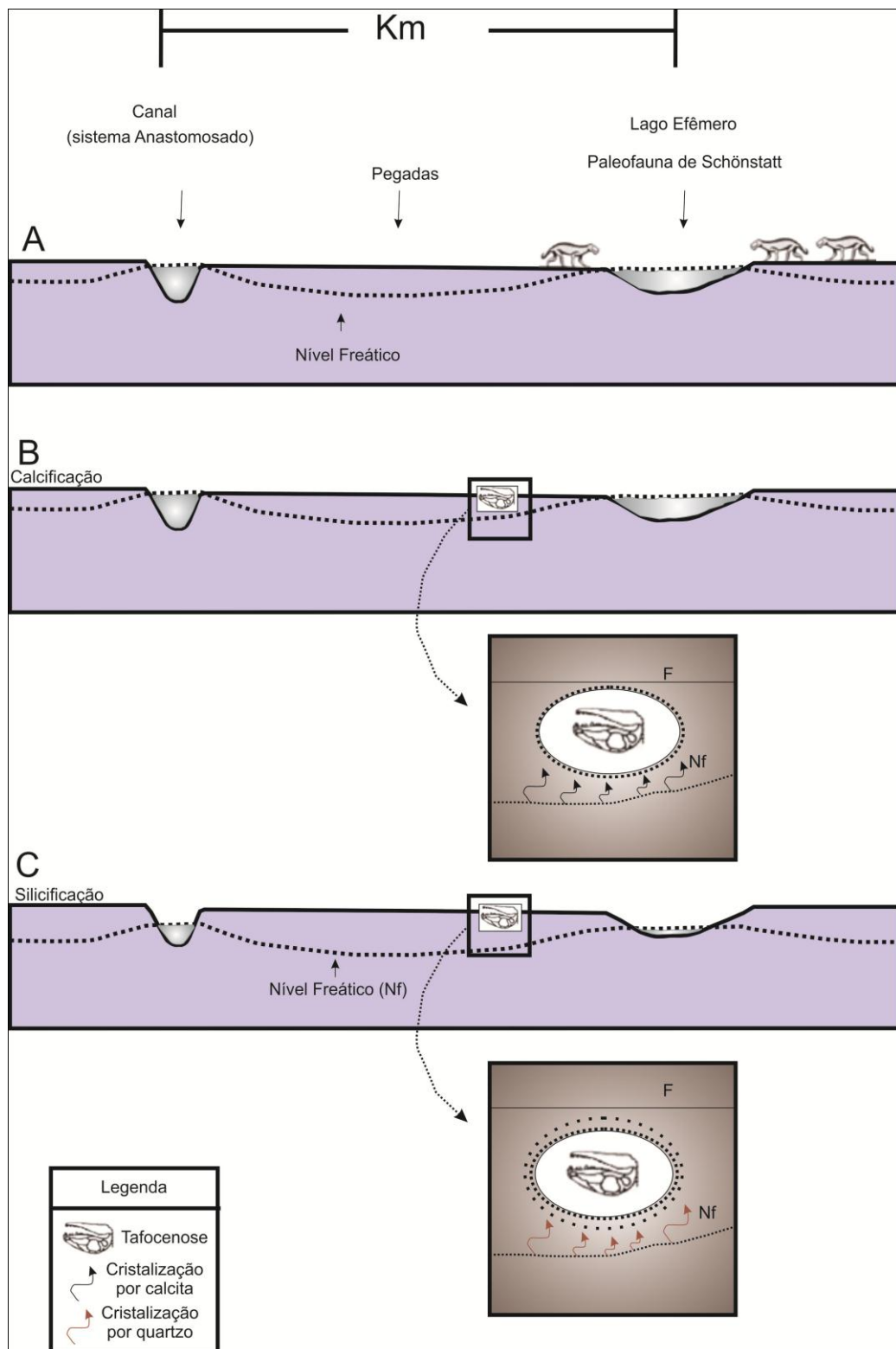


Figura 13. Modelo Tafonômico proposto por Bertoni-Machado e Holz (2006). **A**, reconstrução do habitat, onde a paleofauna ocupava as margens de um lago efêmero. O canal lago era sustentado pelos níveis freáticos. Durante grandes episódios de sedimentação, os ossos na várzea perto da margem do lago foram enterrados e processos diagenéticos tiveram início. **B**, com os restos já soterrados e durante os níveis freáticos altos, o processo de deposição de cálcio teriam começado. A deposição de cálcio era realizada por capilaridade pela água a partir do aumento do nível freático, o que afetou os ossos que estavam na zona vadosa, formando as concreções externas e permineralizando os espécimes. **C**, em um período de seca, os ossos já incrustados de carbonato sofriam silicificação devido às condições geoquímicas que rodeavam os ossos uma vez que o carbonato de cálcio cria um microambiente extremamente alcalino, este processo provavelmente ocorreu durante uma diagênese precoce.

Os espécimes estudados neste trabalho estão tombados com os seguintes números:

MNC-PV 10147	arco direito do atlas
MNC-PV 10193	arco do atlas
MNC-PV 10011	atlas
MCN-PV 10012	quatro vértebras pós-axiais
MCN-PV 10138	vértebras pós-axiais
MNC-PV10170	vértebras pós-axiais
MNC-PV10174	vértebras pós-axiais
MNC-PV10176	vértebras pós-axiais
MCN-PV10137	serie de vértebras caudais
MCN-PV10114	diversas costelas em um mesmo bloco
MCN-PV 10113	escápula direita
MCN-PV 10115	escápula direita
MCN-PV 10190	úmero esquerdo
MCN-PV 10173	úmero direito
MCN-PV 2764	fragmento de úmero
MCN-PV 10118	rádio esquerdo
MCN-PV 10133	ulna esquerda
MCN-PV 10158	ílio esquerdo
MCN-PV 10159	ílio direito
MCN-PV 10157	púbis
MCN-PV 10125	ísquio esquerdo
MCN-PV 10144	ísquio direito
MCN-PV 10128	bloco com um fêmur duas vértebras e fragmentos de costelas

MCN-PV 10189	fêmur esquerdo
MCN-PV 10116	fêmur esquerdo
MCN-PV 10130	fêmur direito
MCN-PV 2762	fragmento distal de fêmur
MCN-PV 10184a	fêmur esquerdo
MCN-PV 10184b	fêmur direito
MCN-PV 10120	tíbia esquerda
MCN-PV 10121	tíbia esquerda
MNC-PV 10132	tíbia esquerda
MCM-PV 10196	tíbia direita
MCN-PV 10122	tíbia direita
MCN-PV 10123	fíbula direita
MCN-PV 10146	fíbula direita
MCN-PV 10124	umero
MCN-PV 10125	ísquio esquerdo e vértebras fusionadas
MCN-PV 10127	vértebras
MCN-PV 10131	ísquio esquerdo
MCN-PV 10136	ílio esquerdo
MCN-PV 10141	maxilar fragmentado
MCN-PV 10142	jugal
MCN-PV 10143	fêmur
MCN-PV 10145	bloco com vértebras e vários fragmentos indeterminados
MCN-PV 10148	fragmento maxilar
MCN-PV 10149	fragmento maxilar
MCN-PV 10152	vértebras indeterminadas
MCN-PV 10154	vértebras indeterminadas

MCN-PV 10156	costelas indeterminadas
MCN-PV 10160	vértebras indeterminadas
MCN-PV 10161	úmero
MCN-PV 10169	fragmentos diversos e indeterminados
MCN-PV 10170	bloco concrecionado com fragmentos de vértebras
MCN-PV 10175	fragmento maxilar
MCN-PV 10177	vértebras e fragmentos de costelas
MCN-PV 10178	fragmentos de maxilar e palato
MCN-PV 10179	fragmentos diversos indeterminados
MCN-PV 10182	fragmento indeterminado
MCN-PV 10185	bloco com fragmentos de dois crânios, duas mandíbulas e ossos pós-cranianos
MCN-PV 10189	fêmur e fragmentos
MCN-PV 10192	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10197	vértebra
MCN-PV 10198	fragmentos diversos
MCN-PV 10216	mandíbula juvenil de menadon
MCN-PV 10217	dente isolado
MCN-PV 10218	dente isolado
MCN-PV 10219	dente isolado
MCN-PV 10220	dente isolado
MCN-PV 10221	dente isolado
MCN-PV 10222	dente isolado
MCN-PV 10223	dente isolado
MCN-PV 10224	mandíbula
MCN-PV 10225	fêmur indeterminado

MCN-PV 10226	ílio
MCN-PV 10309	fêmur esquerdo
MCN-PV 10310	fragmento proximal de fêmur
MCN-PV 10117	porção distal de fêmur direito
MCN-PV 10119	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10120	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10121	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10122	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10122	fragmentos indeterminados
MCN-PV 10227	mandíbula
MCN-PV 10298	úmero
MCN-PV 10299	úmero
MCN-PV 10165	fragmento indeterminado
MCN-PV 10167	fragmento indeterminado
MCN-PV 10168	fragmento indeterminado
MCN-PV 2647	dente pós-canino superior
MCN-PV 2746	dente incisivo superior
MCN-PV 2764	úmero
MCN-PV 2762	fragmento distal de fêmur
MCN-PV 2767	úmero indeterminado
MCN-PV 2748	fragmento maxilar com 4 dentes pós-caninos
MCN-PV 2749	mandíbula
MCN-PV 2750	bloco com crânio, escápula e vértebras
MCN-PV 2751	mandíbula sem dentes
MCN-PV 2752	mandíbula
MCN-PV 2753	fragmento de mandíbula

MCN-PV 2754	hemimandíbula esquerda
MCN-PV 2758	tíbia
MCN-PV 2759	arco neural
MCN-PV 2760	escápula direita
MCN-PV 2761	hemimandíbula direita
MCN-PV 2765	escápula
MCN-PV 2767	úmero e outro fragmento indeterminado
MCN-PV 2768	crânio e mandíbula
MCN-PV 2769	ílio
MCN-PV 2770	fragmento de palato com dentes associados
MCN-PV 2771	fragmento mandibular com dentes associados

Espécimes utilizados para comparação:

BP 1730	<i>Thrinaxodon</i>
BP 2820	<i>Thrinaxodon</i>
BP 3911	<i>Thrinaxodon</i>
BP 5208	<i>Thrinaxodon</i>
QR 1864	<i>Thrinaxodon</i>
SAM PK K 8004	<i>Thrinaxodon</i>
TM 132	<i>Thrinaxodon</i>
TM 172	<i>Thrinaxodon</i>
TM 172	<i>Probainognathus</i>
PVL 4677	<i>Chiniquodon</i>
MCZ 3781	<i>Massetognathus</i>
MCZ 3691	<i>Massetognathus</i>
PVL 4613	<i>Massetognathus</i>
BP 1780	<i>Thrinaxodon</i>
BP 2531	<i>Thrinaxodon</i>
BP 2820	<i>Thrinaxodon</i>
BP 4534	<i>Thrinaxodon</i>
BP 5208	<i>Thrinaxodon</i>
BP 5372	<i>Thrinaxodon</i>
SAM PK K 1126	<i>Thrinaxodon</i>
SAM PK K 8004	<i>Thrinaxodon</i>
TM 4192	<i>Thrinaxodon</i>
SAM PK K 1388	<i>Galeasaurus</i>
MCZ 4019	<i>Probainognathus</i>
PVL 4677	<i>Probainognathus</i>

PVL 4725	<i>Probainognathus</i>
TM 4192	<i>Probainognathus</i>
MCZ 3781	<i>Chiniquodon</i>
MCZ 4163	<i>Chiniquodon</i>
MCZ 3691	<i>Massetognathus</i>
SAM R. 377	<i>Thrinaxodon</i>
NMB C. 392	<i>Thrinaxodon</i>
FMNH PR 244	<i>Menadon besairei</i>
FMNH PR 2104	<i>Menadon besairei</i>
UA 10601	<i>Menadon besairei</i>
UA 10605	<i>Dadadon isaloi</i>
UA 0606	<i>Dadadon isaloi</i>
BP/1/3731	<i>Luangwa drysdalli</i>
TSK 121	<i>Luangwa drysdalli</i>
GPIT/RE/7170	<i>Traversodon stahleckeri</i>
MNHN 1957-23	<i>Exaeretodon frenguellii</i>
NMQR 3053	<i>Exaeretodon frenguellii</i>
MCP-1522-PV	<i>Exaeretodon riograndensis</i>
UFRGS-PV 0715-T	<i>Exaeretodon riograndensis</i>
UFRGS-PV 0599	<i>Irajatherium hernandezi</i>
UFRGS PV-0146	<i>Chiniquodon</i>
UFRGS PV- 1051-T	<i>Trucidocynodon riograndensis</i>

1.5.2 MÉTODO

Os espécimes foram preparados através de técnicas mecânicas e químicas com a utilização de ácido clorídrico e muitas vezes sob microscópio estereoscópico seguindo a metodologia usual para vertebrados fósseis.

Durante a atividade de campo, a desagregação foi realizada com martelos, sendo o afloramento dividido em quadrículas e posteriormente fotografado para melhor identificação dos restos coletados e preparados em laboratório.

Na Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, a preparação dos fósseis foi feita mecanicamente, com agulhas de aço, agulhas entomológicas, agulhas de aço Videa e pincéis.

Para que os exemplares não sofressem grandes danos pela preparação, estes foram impregnados com polietilenoglicol 5000 e *Paraloid* dissolvido em acetona para aumentar a resistência.

Após a preparação, o material foi fotografado por meio da câmera digital (Canon PowerShot A310, com resolução máxima de 3,2 Megapixels).

Todos os materiais aqui descritos foram primeiramente identificados e posteriormente comparados com outros já descritos na literatura, depositados em diversas coleções científicas.

Abreviaturas institucionais: **BP**, Bernard Prince Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Johannesburg; **FMNH**, Field Museum of Natural History; **GPIT**, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Tübingen, Alemanha; **MCP**, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts; **NMQR**, National Museum, Bloemfontein, África do Sul; **NMB**, National Museum Bloemfontein; **MNHN**, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; **PVL**, Paleontologia de Vertebrados Lillo Collection, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina; **SAM**, South African Museum (Iziko Museums), Cape Town; **TM**, Transvaal Museum (Northern Flagship Institution), Pretoria; **TSK**, Collection of Prof. Thomas Kemp, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, U.K; **UA**, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; **UFRGS-PV**, Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

1.6. ANÁLISE INTEGRADORA

Os resultados obtidos, a partir do estudo do material pós-craniano dos traversodontídeos do afloramento Schoesntatt, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, encontram-se em um artigo científico submetido à Revista Brasileira de Paleontologia, o qual integra o corpo da presente dissertação.

O artigo apresenta os seguintes aspectos:

- Utilização de critérios anatômico-morfológicos específicos de cada osso, tamanho dos ossos, e associação destes com materiais sincronianos e dentários, resultando na determinação de dois morfótipos distintos: morfótipo I, *Menadon besairei* e morfótipo II, *Santacruzodon hopsoni*;
- Descrição detalhada dos espécimes bem como sua comparação com os traversodontídeos das demais Zonas de Associação do Triássico do Rio Grande do Sul, Argentina e África;
- Observação de sequência ontogenética em restos pós-cranianos de *Menadon besairei*, coincidindo com o material craniano e dentário associado. Para o morfótipo II *Santacruzodon hopsoni*, apenas materiais de tamanho similar foram observados, coincidindo com os restos sincronianos e dentários associados. Possivelmente as pequenas diferenças sejam devida alterações tafonômicas e diagenéticas.
- Constatação de uma mescla de caracteres ditos “reptilianos” e outros mamalianos, o que corrobora com os estudos anteriores sobre anatomia pós-craniana de cinodontes, sendo observado que o morfótipo I, possui uma maior quantidade de caracteres primitivos em relação ao morfótipo II, mais derivado e similar à condição mamaliforme dos mamíferos mais primitivos.

1.5 REFERÊNCIAS

ABDALA, F. **Los chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodontia) sudamericanos**. 1996, 300p. Thesis, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, 1996.

ABDALA, F. Elementos postcraneanos de Cynognathus del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. **Revista Española de Paleontología**, v. 14, p. 13-24. 1999.

ABDALA, F. Fósseis e transição: Sinápsidos, um longo caminho até o surgimento dos mamíferos. **Divulgação do Museu de Ciências e Tecnologia (UBEA/PUCRS)**, n. 6, p. 1-151. 2001.

ABDALA, F. Abundance and diversity of non-mammaliaform cynodonts in the South African Karoo. *In: Geosciences Africa 2004*, 2004. University of the Witwatersrand, Johannesburg, **Abstract**, v. 1, p. 1. 2004.

ABDALA, F. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. **Palaeontology**, v. 50, n. 3, p. 591-618. 2007.

ABDALA, F.; GIANNINI, N.P. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 501–506. 2000.

ABDALA, F.; GIANNINI, N.P. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. **Palaeontology**, v. 45, p. 51–1170. 2002.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. Nuevos cinodontes traversodontídeos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa María (Triásico medio-superior), Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Española de Paleontología**, v. 17, n. 2, p. 237-243. 2002.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. 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**, v. 139, p. 529–545. 2003.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.286, p. 202-217. 2010.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. 2012. Synapsida: Pelycosauria-Therapsida. *In*: Carvalho, I.S. (ed.) **Paleontologia 3vol.** Editora Interciência, 429p.

ABDALA, F.; BARBERENA, M.C.; DORNELLES, J. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, p. 313–325. 2002.

ABDALA, F.; CISNEROS, J.C.; SMITH, R.M.H. Faunal aggregation in the Early Triassic Karoo Basin: earliest evidence of shelter-sharing among tetrapods?. **Palaios**, v. 21, p. 507–512. 2006a.

ABDALA, F., NEVELING, J., Welman, J. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationships of Gondwanan gomphodonts. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 147, p. 383–413. 2006b.

ABDALA, F., RIBEIRO, A.M., SCHULTZ, C.L. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle–Late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte**, v. 2001, n, 11, p. 669–687. 2001.

ALLIN, E.F. Evolution of the mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, n.147, p. 403-438. 1975.

ALLIN, E.F.; HOPSON, J.A. Evolution of the auditory system in Synapsida ("Mammal-like Reptiles" and primitive Mammals) as seen in the fossil record. *In*: Wester, D.B.; Fay, R.R.; Popper, A.N. (eds.) **The evolutionary biology of hearing**. 1992. p. 587-614.

BARBERENA, M.C. **Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil**. 1974, 194 f. Tese (Livre Docente) - Ministério de Educação e Cultura, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1974.

BARBERENA, M.C. Novos materiais de *Traversodon sthaleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). **Pesquisas**, v. 14, p. 149-162. 1981a.

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

BENTON, M.J. Diversification and extinction in the history of life. **Science**, v. 268, p. 52-58. 1995.

BENTON, M.J. **Vertebrate Paleontology**. Bristol University. Bristol, UK. 2008. 446p.

BERTONI-MACHADO, C.; HOLZ, M. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the middle triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, n. 3, p. 272-282. 2006.

BONAPARTE, J.F. 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 Tradición Mar del Plata**, v. 1, p. 135–202. 1962.

BONAPARTE, J.F. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. **Acta Geologica Lilloana**, v. 4, p. 111–118. 1963a.

BONAPARTE, J.F. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. **Acta Geológica Lilloana**, v. 6, p. 5-53, 1963b.

BONAPARTE, J.F. *Chiniquodon Huene* (Therapsida-Cynodontia) en el Triásico de Ischigualasto, Argentina. **Geológica Lilloana**, v. 8, p. 157-169. 1966a.

BONAPARTE, J.F. Una nueva “fauna” triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia-Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. **Ameghiniana**, v. 4, n. 8, p. 243-296. 1966b.

BONAPARTE, J.F. New vertebrate evidence for a southern transatlantic connection during the Lower or Middle Triassic. **Palaeontology**, v. 10, p. 554–563. 1967.

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

BONAPARTE, J.F. Dos nuevas “faunas” de reptiles triásicos de Argentina. *Gondwana Stratigraphy, I.U.G.S. Coloquio Mar del Plata 1967*, 283–302, 1969b

BONAPARTE, J.F. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. *In: Gondwana Symposium, 2, 1970. Proceedings and Papers, Pretoria, International Union of Geological Sciences*, p. 665-682, 1970.

BONAPARTE, J.F. Faunal replacement in the Triassic of South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 2, p. 362–371. 1982.

BONAPARTE, J.F.; BARBERENA, M.C. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 156, p. 59–80. 2001.

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

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

BOONSTRA, L.D. The girdles and limbs of the *Priesterognathis therocephalia*. **Annals of the South African Museum**, v. 48, p. 121-165. 1964.

BOTHA-BRINK, J.; MODESTO, S.P. A mixed-age classed "pelycosaur" aggregation from south Africa: earliest evidence of parental care in amniotes?. **Proceedings of the Royal Society, B**, v. 274, n. 1627, p. 2829-2834. 2007.

BRINK, A.S.; KITCHING, J.W. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge Collection. **South african Journal of Science**, v. 49, n. 10, p. 313-317. 1953a.

BRINK, A.S.; KITCHING, J.W. On some new *Cynognathus* Zone specimens. **Palaeontologia Africana**, v. 1, p. 29–48. 1953b.

BROOM, R. On the Axis, Atlas and Proatlas in the Higher Theriodonts. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 1, p. 177-180. 1903.

BROMM, R. On the theriodonts in the Albany Museum. **Records of the Albany Museum**, v. 1, n. 2, p. 82-87. 1914.

CAROOLL, R.L. **Vertebrate paleontology and evolution**. New York, W.H. Freeman and Company, 1988. 689p.

COLBERT, E.H.; KITCHING, J.W. Triassic cynodonts reptiles from Antarctica. **American Museum Novitates**, v. 2611, p. 1-30. 1977.

CHATTERJEE, S.A new cynodont reptile from the Triassic of India. **Journal of Paleontology**, v. 56, p. 203–214, 1.82.

CROMPTON, A.W. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. *In*: Joysey, K.A.; Kemp, T.S. (eds.) **Studies in vertebrate evolution**. Edinburg: Oliver & Boyd. 1972, p. 23-253.

CROMPTON, A.W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series**, v. 21, p. 29-71. 1972.

CROMPTON, A.W. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals. *In*: Thomason, J.J (ed.) **Functional morphology in vertebrate paleontology**. Cambridge: New York: Melbourne: Cambridge University Press. p. 55-75. 1995.

CROMPTON, A.W.; Hylander, W.L. Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. *In*: Hotton III, N.C.; Maclean, P.D.; Roth, J.J.; Roth, E.C. (eds.) **The ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 263-282. 1986.

CROMPTON, A.W.; JENKINS, F.A. Mammals from Reptiles: A review of mammalian origins. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, n.1, p. 131-155. 1973.

ERWIN, D.H. The Permo-Triassic extinction. **Nature**, v. 367, p. 231-136. 1994.

FLYNN, J.J.; PARRISH, J.M.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; SIMPSON, W.F.; WHATELEY RL, WYSS, A.R.A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. **Science**, v. 286, p. 763– 765. 1999.

FLYNN, J.J.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; SIMPSON, W.F.; WYSS, A.R. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 422–427. 2000.

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

GRADSTEIN, F.M.; OGG, J.A phanerozoic time scale. **Episodes**, n. 19, p. 3-5. 1996.

GOLONKA, J.; FORD, D. Pangean (Late Carboniferous-Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, p.1-34. 2000.

GOW, C.E.; GRINE, F.E. An articulated skeleton of a small individual of *Diademodon* (Therapsida: Cynodontia). **Olaeontologia Africana**, v. 22, p. 29-34. 1979.

HAHN, G.; LEPAGE, J-C.; WOUTERS G. 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**, v. 58, p. 177–186. 1988.

HANCOX, P.J. The Continental Triassic of South Africa. **Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I 1998**, v. 11–12, p. 1285–1324. 2000.

HANCOX, P.J., SHISHKIN, M.A., RUBIDGE, B.S., KITCHING, J.W. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographic implications. **South African Journal of Science**, v. 91, p. 143–144. 1995.

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

HOPSON, J.A. The mammal-like reptiles: A study of transitional fossils. **The American Biology Teacher**, v. 49, n. 1. p. 16-26. 1987.

HOPSON, J.A. Convergence in mammals, *tritheledonts*, and *tritylodonts*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.11: 36A. 1991.

HOPSON, J.A. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. *In*: Schultze, H.P.; Trueb, L. (Eds.) **Origin of the higher groups of tetrapods, Controversy and consensus**, Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. p. 635-693. 1991.

HOPSON, J.A. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. *In*: Spencer, R.S. (Ed.) **Major features of vertebrate evolution**, Tennessee: The University of Tennessee, Knoxville Publication. p. 190-219. 1994.

HOPSON, J.A.; CROMPTON, A.W. Origin of mammals. **Evolutionary biology**, n.3.p.15-72. 1969.

HOPSON, J.A.; BARGHUSEN, H.R. An analysis of therapsid relationships. *In*: Hotton, N.III.; Maclean, P.D.; Roth, C. (eds.) **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 83-106. 1986.

HOPSON, J.A.; KITCHING, J.W. A probainognathian cynodont from South Africa and phylogeny of nonmammalian cynodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 156, p. 5-35. 2001.

JENKINS, F.A. Cynodont postcranial anatomy and the "prototherian" level of mammalian organization. **Evolution**, v. 24, n. 1, p. 230-252. 1970a.

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

JENKINS, F.A. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. **Journal of Zoology, London**, v. 165, p. 303-315. 1971a.

JENKINS, F.A. The Postcranial Skeleton of African Cynodonts: Problems in the Early Evolution of the Mammalian Postcranial Skeleton. **Bulletin 36. Peabody Museum of Natural History**, 216p. 1971b.

KAMMERER, C.F.; FLYNN, J.J.; RANIVO HARIMANANA, L.; WYSS, A.R. New material of *Menadon besairei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, p. 445–462. 2008.

KARDONG, K.V. **Vertebrates: Comparative Anatomy, Function and Evolution.** Dubuque: Wm.C. Brown Publishers, 1995. 777p.

KEMP, T.S. **Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals.** New York: Academic Press, 362 p.1982.

KEMP, T.S. The relationships of mammals. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 77, p. 353-84. 1983.

KEMP, T.S. Interrelationships of the Synapsida. *In*: Benton, M.J. (ed.) **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods: Mammals.** v2. The Systematics Association Special, v. 35B, 1988.

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

KEMP, T.S. Acoustic transformer function of the postdentary bones and quadrate of a nonmammalian cynodont. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. 2, p. 431-441. 2007

KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R.L.; LUO, Z.-X. **Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure.** New York: Columbia University Press, 2004. xviii + 630p.

KING, G.M. Anomodontia. **Handbuch der Paläoherpetologie**, 17C, 1-174. Gustav Fischer, Stuttgart, 1988.

KITCHING, J. W. **The distribution of the Karroo vertebrate fauna.** Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Memoir 1, p. 1-131, 1977.

KITCHING, J.W. Biostratigraphy of the Cynognathus Assemblage Zone. *In*: Rubidge, B.S. (Ed.), **Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)**, Biostratigraphic Series 1. South African Committee for Stratigraphy, Pretoria, p. 40-45, 1995.

KÜHNE, W.G. **The Liassic Therapsid Oligokyphus**. London: British Museum Natural History, 1956. 149p.

LANGER, M.C.; RIBEIRO, A.M.; SCHULTZ, C.L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. **Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science**, v. 41, p. 201–218. 2007.

LEWIS, G.E. *Nearctylodon broomi* the First Neartic Tritylodont. In: Hotton, N., III; Maclean, P.D.; Roth, J.J.; Roth, C. (eds.) **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p. 295-303.

LIU, J.; OLSEN, P. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). **Journal Mammalian Evolution**, v. 17, p. 151-176. 2010.

LUO Z-X.; CIFELLI, R.L.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. In quest for a pylogeny of Mesozoic Mammals. **Acta Paleontologia Polonica**, v. 47, p. 1-78. 2002.

MARTINELLI, A.G.; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L.; RUBERT, R. 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**, v. 42, p. 191–208. 2005.

MARTINEZ, R.N.; MAY, C.L.; FORSTER, C.A. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodonti phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, p. 271-84, 1996.

MELO, T.P.; SOARES, M.B.; OLIVEIRA, T.V. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn et al. 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: PALEO RS, 2009. Resumos e Programação*, São João do Polêsine, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 16. 2009.

MODESTO, S.P.; RYBCZYNSKI, N. The amniote faunas of the Russian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography. *In: Benton, M.J.; Shishkin, M.A.;*

Unwin D.M.; Kurochkin E.N. (eds.) **The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia**, Cambridge University Press, Cambridge, p.17-34, 2000.

NEVELING, J., HANCOX, P.J., RUBIDGE, B.S. Biostratigraphy of the lower Burgersdorp Formation (Beaufort Group; Karoo Supergroup) of South Africa—implications for the stratigraphic ranges of early Triassic tetrapods. **Palaeontologia Africana**, v. 41, p. 81–87. 2005.

OLIVEIRA, T.V.; SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 2, p. 79-94. 2007.

OIVEIRA, T.V.; MARTINELLI, A.G.; SOARES, M.B. New information about *Irajatherium hermandezi* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the upper triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, 2010a.

OLIVEIRA, T.V.; SOARES, M.B.; SCHULTZ, C.L. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). **Zootaxa**, v. 2382, p. 1-71. 2010b.

PARRINGTON, F.R. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. **Annals and Magazine of Natural History**, v.10, n. 13, p. 38-67. 1934.

REICHEL, M., SCHULTZ, C.L., SOARES, M.B. A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 52, p. 229–250. 2009.

REISZ, R.R. Pelycosuria. **Encyclopedia of Paleoherpetology**. Stuttgart: New York: Gustav Fischer Verlag. 102 p. 1986.

REISZ, R.R. (1977). *Petrolacosaurus*, the oldest known diapsid reptile. **Science**, v. 196, n. 4294, p. 1091–3. 1993.

REISZ, R.R.; GODFREY, S.J; SCOTT, D. Eothyris and Oedaleops: do these Early Permian synapsids from Texas and New Mexico form a clade?. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 39-47. 2009.

ROGERS, R.R. ARCUCCI, A.B., ABDALA, F., SERENO, P.C., FORSTER, C.A., MAY, C.L. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), north-western Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. **Palaios**, v. 16, p. 461–481. 2001.

ROMER, A.S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: The University of Chicago Press. 772p, 1956.

ROMER, A.S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus teruggii*. **Breviora**, v. 264, p. 1-25. 1967.

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

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

ROMER, A.S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. **Breviora**, v. 396, p. 1–9. 1972.

ROMER, A.S.; PRINCE, L.I. Review of the Pelicosauria. **Special Papers of the Geological Society of America**, v. 28, p. 1-538. 1940.

ROMER, A.S.; LEWIS, A.D. The chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. **Breviora**, v. 407, p. 1-26. 1973.

ROWE, T. Dentition, diagnosis, and origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, p. 64-241. 1988.

ROWE, T. Phylogenetic systematics and the early history of mammals, in *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians and Marsupials* (eds. F.S. Szalay, M.J. Novacek e M.C. McKenna), Springer-Verlag, New York, Berlin, pp.129-45.

RUBIDGE, B.S.; SIDOR, C.A. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 449-80. 2001.

RUBIDGE, B.S. Re-uniting lost continents — fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. **South African Journal of Geology**, v. 108, p. 135–172. 2005.

SIDOR, C.A.; HOPSON, J.A. Ghost lineages and "mammalness": assesing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology**, n. 24, p. 254-273. 1998.

SIDOR, C.A.; SMITH, R.M.H. A new galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the lower Triassic of South Africa. **Palaeontology**, v. 47, n. 3, p. 535-556. 2004.

SOARES, M.B. 2004. **Novos materiais de *Riograndia guaibensis* (Cynodontia, Thrithelodontidae) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicações filogenéticas**. 2v. 2004. 347f. Tese (Doutorado). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, RS, 2004.

SUES, H-D.; OLSEN, P.E. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. **Science**, v. 249, p. 1020–1023. 1990.

SCHULTZ, C.L.; LANGER, M.C. Tetrapodes triassicos do Rio Grande do Sul, Brasil. **Paleontologia: Cenários de Vida**, p. 277–290, 2007.

SMITH, R. M. H. Vertebrate taphonomy of late Permian foodplain deposits in the southwestern Karoo Basin of South Africa. **Palaios**, v. 8, p. 45-67. 1993.

STIPANICIC, P.N.; GONZÁLEZ DÍAZ, E.; ZAVATTIERI, A.M. Grupo Puesto Viejo nom. transl. por Formación Puesto Viejo González Díaz, 1964, 1967: nuevas interpretaciones paleontológicas, estratigráficas y cronológicas. **Ameghiniana**, v. 44, p. 759–761. 2007.

KING, G.M. **Anomodontia. Handbuch der Paläoherpetologie**, Gustav Fischer, Stuttgart, 17C, p. 1-174. 1988.

JENKINS, F.A. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. **Journal of Mammalogy**, v. 51, n. 2, p. 288-301. 1970a.

JENKINS, F.A. Cynodont postcranial anatomy and the "prototherian" level of mammalian organization. **Evolution**, v. 24, n. 1, p. 230-252. 1970b.

JENKINS, F.A. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathuspascuali* (Therapsida, Cynodontia). **Breviora**, v. 352, p. 1-28. 1970c.

RUBIDGE, B.S; SIDOR, C.A. Evolutionary Patterns Among Permo-Triassic Therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, n. 32, p.449-480. 2001.

KING, G.M. Anomodontia. **Encyclopedia of Paleoherpptology**. Stuttgart: New York: Gustav Fischer Verlag. 174p. 1988.

VON HUENE, F.F. Ein Cynodontier aus des Trias Brasiliensis. **Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, v. 1928B, p. 251–270. 1928.

VON HUENE, F.F. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29: Lieferung 2. Verlag Franz F. Heine, Tübingen, 93–159, 1936.

VON HUENE, F.F. Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. München, C.H. Beck'scheVerlag, 1935-1942. 332p

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.J.V.; FACCINI, U.F.; CHEMALE, F. Jr. sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, p. 85-105. 2003.

2. Artigo Científico



REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

Porto Alegre, 15 de janeiro de 2014.

Ilmo. Paleontólogo
RICARDO SABOIA BERTONI
Programa de Pós-Graduação em Geociências/UFRGS
N/C

Prezado Autor

Informamos que em 15 de janeiro de 2014 recebemos o manuscrito intitulado “*POSTCRANIAL MORPHOLOGY OF TRAVERSODONTID CYNODONTS FROM THE SANTA CRUZ DO SUL FAUNA (MIDDLE TRIASSIC) OF SOUTHERN BRAZIL*”, da autoria de Ricardo Saboia Bertoni e colaboradores. A submissão do MS foi aceita e ficará sob os meus cuidados editoriais. Em breve ele será enviado para dois revisores *ad hoc* para avaliação. Em tempo oportuno entraremos novamente em contato.

Cordialmente,

Dr. João Carlos Coimbra
Editor-Chefe RBP

Artigo I – Bertoni, R. S; Ribeiro, A. M. & Abdala, F. **POSTCRANIAL MORPHOLOGY OF TRAVERSODONTID CYNODONTS FROM THE SANTA CRUZ DO SUL FAUNA (MIDDLE TRIASSIC) OF SOUTHERN, BRAZIL.** *Revista Brasileira de Paleontologia.*

POSTCRANIAL MORPHOLOGY OF TRAVERSODONTID CYNODONTS
FROM THE SANTA CRUZ DO SUL FAUNA (MIDDLE TRIASSIC) OF
SOUTHERN BRAZIL

RICARDO SABOIA BERTONI

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brazil. *ricardo.sbertoni@gmail.com*

ANA MARIA RIBEIRO

Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brazil. *ana-ribeiro@fzb.rs.gov.br*

FERNANDO ABDALA

Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa. *nestor.abdala@wits.ac.za*

ABSTRACT – The Schoenstatt outcrop (Santa Maria Formation), located at the BR471 Santa Cruz do Sul Municipality, nearby 150 km from Porto Alegre, RS, Brazil, presents a Triassic fauna with a quite predominance of non-mammalian cynodonts. Based on cranial and dental materials have been reported the traversodontids *Santacruzodon hopsoni*, cf. *Massetognathus*, and *Menadon besairei*. In this paper, we describe the postcranial material of traversodontid non-mammalian cynodonts, which is deposited at the Paleontological Collection of Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Comparison with other species of the Triassic Assemblage Zones of Rio Grande do Sul and Gondwanan Triassic formations was accomplished. The purpose of this is to contribute to a better knowledge of these taxa, and a better understand of the phylogeny of the non-mammalian cynodonts.

RESUMO – O afloramento Schoenstatt (Formação Santa Maria) localizado na BR 471 município de Santa Cruz do Sul, aproximadamente 150 km de Porto Alegre, RS, Brasil, apresenta uma fauna triássica com expressiva predominância de cinodontes não-mamalianos. Com base em material craniano e dentário coletados já foram reportados os traversodontídeos *Santacruzodon hopsoni*, cf. *Massetognathus*, e *Menadon besairei*. Neste trabalho é realizada a descrição do material pós-craniano de tais cinodontes traversodontídeos, os quais estão depositados na Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Para tal foi realizada uma comparação com espécies de cinodontes das demais ZA do Triássico do Rio Grande do Sul, bem como com outras formações triássicas gonduânicas. O propósito disto é contribuir para um melhor conhecimento desses taxa, e uma melhor compreensão da filogenia dos cinodontes não-mamalianos.

INTRODUCTION

Cynodonts have a suite different representation in the Gondwana subcontinents. They are well documented in Triassic faunas from South America and Africa, with 29 and 26 genera respectively, which provide most of the information on the evolution of this group in the Gondwana. The record of cynodonts is remarkably scarce in India (only 07 taxa), and 04 taxa in the restricted outcrops of Antarctica. Australia is the only Gondwana subcontinent without any evidence of Triassic cynodonts (Abdala & Ribeiro, 2010).

The most and abundant cynodonts during the Early and Middle Triassic were the herbivorous gomphodonts (Hopson, 1984, 1985; Abdala & Ribeiro, 2003, 2010, Liu & Abdala, 2014). Transversely broad, multicuspidate postcanine with heavy occlusal wear (often to the point of effacing the original crown pattern) are characteristic of the group (Crompton, 1972; Hopson, 1984, 2014; Abdala *et al.*, 2002). Traversodontids, diademodontid and trirachodontid cynodonts, have been hypothesized to form the monophyletic group

Gomphodontia (Romer, 1967; Abdala *et al.*, 2006; Kammerer *et al.*, 2008; Liu & Abdala, 2014).

The family Traversodontidae is characterized by the morphology of their postcanine teeth. The upper ones are transversely wide, with a rectangular outline, whereas the lower ones have a quadrangular shape in occlusal view (Abdala *et al.*, 2002). This particular structure ensures a crown-to-crown occlusion comparable, in some way, that developed later by mammals (Hopson, 1984). They are a diverse group of gomphodonts cynodonts (Kammerer *et al.*, 2008), well represented in Triassic deposits across the world, with species known from North America, South America, mainland Africa, India, and Europe (Chatterjee, 1982; Kemp, 1982, Hopson, 1984, 2014; Sues & Olsen, 1990; Hahn *et al.*, 1988; Godefroit & Battail, 1997; Flynn *et al.*, 1999, 2000; Abdala & Ribeiro, 2003, 2010, 2012; Kammerer *et al.*, 2008) (Figure 1).

In Brazil, the Middle and Late Triassic record of traversodontids is richer and documented in four different faunas or Assemblage Zones (AZ) of the Santa Maria and Caturrita formations (Abdala & Ribeiro, 2010, 2012). In the *Dinodontosaurus* AZ (Ladinian) of the Santa Maria Formation, four traversodontids are known: *Luangwa sudamericana* Abdala & Sá-Teixeira, 2004, *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1974, *Traversodon stahleckeri* von Huene, 1936 and *Protuberum cabralensis* Reichel, Schultz & Soares, 2009 (von Huene, 1936; Barberena, 1974, 1981a, b; Abdala & Sá-Teixeira, 2004; Liu *et al.*, 2008; Reichel *et al.*, 2009).

In the *Santacruzodon* AZ of the Santa Maria Formation the Santa Cruz do Sul fauna, also known as "Santuário Schoenstatt", has a remarkable abundance of cynodonts (Abdala *et al.*, 2001; Abdala & Ribeiro, 2002, 2010). In this AZ three different traversodontids are known: *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003, *Menadon* sp. and ?*Massetognathus* (Abdala *et al.* 2001; Abdala & Ribeiro, 2003; Schultz & Langer, 2007, Melo *et al.* 2009) (Figure 2). All the taxa from the Santa Cruz do Sul were described from cranial material. The

Santacruzodon AZ is usually considered as transitional between the Ladinian and Carnian Brazilian faunas (Abdala *et al.*, 2001; Abdala & Ribeiro, 2003, 2010; Langer *et al.*, 2007).

From the *Hyperodapedon* AZ (Late Carnian; Martinez *et al.*, 2012) two traversodontids are known: *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928, and *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, 2002 (von Huene, 1928; Hopson, 1985; Abdala *et al.*, 2002; Abdala & Ribeiro, 2010, 2012; Oliveira *et al.*, 2007).

The Norian faunas from the Caturrita Formation, *Riograndia* AZ, present a different fauna of small cynodonts and Mammaliaformes (Bonaparte *et al.*, 2001, 2003, 2005; Martinelli *et al.*, 2005; Abdala & Ribeiro, 2010) and only an isolated record of *Exaeretodon riograndensis* (Ribeiro *et al.*, 2011; Bertoni *et al.*, 2012).

Postcranial material studies of non-mammaliaform cynodonts are remarkably scarce it compared with skull and teeth material. However, some important anatomical studies related to non-mammalian cynodonts have postcranial material described, although not as detailed as the syncranial material. Among non-mammalian cynodonts with postcranial skeleton described and studied can be related: *Procynosuchus delaharpee* Broom, 1937 whose postcranial remains were described by Broom (1948) and Brink & Kitching (1953a); *Divinia prima* Amalitzky, 1992 described by Konjukova, (1946); *Bolotriodon frerensis* Seeley, 1894 whose femur was described by (Jenkins, 1971b); *Galesaurus planiceps* Owen, 1859, has almost all the elements of postcranial skeleton described by (Parrington (1934) and Jenkins (1971b); *Progalesaurus lootsbergensis* Sidor & Smith, 2004 was described on the basis a few postcranial elements (Sidor & Smith, 2004); *Thrinaxodon liorhinus* Seeley, 1894, whose postcranial skeleton was described by Brink (1958, 1965), Jenkins (1971b) and Colbert & Kitching (1977); *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895 was nearly complete postcranial skeleton described by Brink & Kitching (1953b, Bonaparte, 1966a) and Jenkins (1971b); *Trirachodon berryi* Broom, 1903 has its atlas-axis complex described by Broom (1903); *Cricodon metabolus* Crompton, 1955 has described its femur (Jenkins, 1971b); *Diademodon*

tetragonus Seeley, 1894 has its almost complete postcranial skeleton described and studied by Broom (1914), Brink (1955), Jenkins (1971b) and Gow & Grine (1979). Other non-mammalian cynodonts with known postcranial skeleton are: *Oligokyphus* sp. (Kühne, 1956); *Kayentatherium wellsi* Kermack, 1982 (Lewis, 1986); *Diarthrognathus broomi* Crompton, 1958 and *Probainognathus jensei* Romer, 1970 have their postcranial skeleton described by Romer & Lewis (1973) and Abdala (1996); *Irajatherium hernandezii* Martinelli *et al.*, 2005, by Oliveira *et al.* (2010a); *Therioherpeton cargini* Bonaparte & Barberena, 1975 by Bonaparte & Barberena (2001); *Pachygenellus* sp. Watson, 1913 by Martinelli *et al.* (2005); *Chiniquodon teothonicus* has known much of its postcranial skeleton (Abdala, 1996; von Huene, 1942; Romer, 1969a; Romer & Lewis, 1973; Oliveira *et al.*, 2010b) and *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira *et al.*, 2010a.

The traversodontid that have a record of their postcranial remains are: *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943; *Exaeretodon riograndensis*; *Traversodon stahleckeri* with vertebrae and ribs described; *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1967; *Massetognathus pascuali* Romer, 1967; *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967; *Scalenodon angustifrons* Parrington, 1946; *Luangwa drysdalli* Brink, 1963; *Menadon besairei* Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana, Simpson & Wyss, 2000 and *Protuberum cabralensis*, whose material was studied by many authors (von Huene, 1942; Bonaparte, 1963, 1966b, 1967, 1970; Oliveira, *et al.*, 2007; Jenkins, 1970b, 1971b; Kemp, 1980, 2005; Barberena, 1981b; Kammerer *et al.*, 2008; Reichel *et al.*, 2009).

In Brazil, Traversodontidae represent a family of great interest due to their wide distribution and diversity in the fossil record. In the locality of Schoenstatt, Santa Cruz do Sul (AZ *Santacruzodon*) at least 100 specimens were already reported (Abdala *et al.*, 2001; Soares *et al.*, 2011), but until now only cranial and dental material were studied. Thus, the principal goal of this work is to provide a description of the postcranial traversodontid

material from Schoenstatt, which presents one of the most diverse non-mammalian cynodonts assemblages in the South American Triassic.

MATERIAL AND METHOD

The material studied was collected between 1998 and 2002 in the Schoenstatt outcrop (29°44'25''S, 52°27'01''W) located in the BR 471, road in Santa Cruz do Sul Municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil, near to the RST 287 freeway (Figure 3), and deposited in the scientific collection of the Museu de Ciências Naturais of the Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Brazil (**MCN PV**).

Abdala *et al.* (2001) described the fauna of non-mammals cynodonts found in the Schoenstatt outcrop and concluded that the absence of rhynchosaurs associated with the presence of specialized cynodonts as traversodontids, a fact that does not occur in other fossiliferous assemblages of Santa Maria Formation (*e.g. Hyperodapedon AZ*), representing a range of distinct from the previously known for this training. Additionally, some of the cynodonts resemble to the Triassic fauna of Madagascar, like *Menadon besairei*, which allows to infer a Ladinian age for this.

While collecting, the outcrop was divided into squares and then photographed for a better identification of the remains. In the study area, adult and juvenile skulls from *Menadon besairei* were collected together with the postcranial elements of several sizes, all assembled in a restricted area, while in another restricted area, blocks with skulls and teeth of the same size from *Santacruzodon hopsoni* were removed together with postcranial remains of the same size but morphologically different from the others. The difference of in size and morphology, besides the proximity to the skulls and teeth in restricted areas, lead us to distinguish the material in two different morphotypes. Material of adults and juveniles of *Menadon besairei* were considered as morphotype I, whereas material of adults of *Santacruzodon hopsoni* was considered as morphotype II.

Institutional abbreviations. **FMNH**, Field Museum Natural History; **MCN**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; **MLP**, Museo de La Plata, Argentina; **NMB**, National Museum Bloemfontein, R.S.A.; **SAM**, South Africa Museum.

Anatomic abbreviations. **An sp**, axial neural spine; **A cof**, anterior costal fovea; **Ac**, acromion process; **An**, acetabular notch; **Ar**, anteromedial ridge; **Afil**, acetabular facet of the ilium; **Af is**, acetabular facet of the ischium; **Bi gr**, bicipital groove; **C**, crest between ventral and posterolateral surfaces of the femur; **C'**, coracoid; **C''**, crest between ventral and posterolateral surfaces of the femur; **Dc**, deltopectoral crest; **D**, dens; **Ec**, ectepicondyle; **En**, entepicondyle; **F**, fossa possibly for the origin of a pedal dorsiflexor; **Fa**, fossa probably for the adductor musculature insertion; **Fa'**, fossa probably for adductor musculature insertion; **Fec**, ectepicondylar foramen; **Fa ta**, facet for articulation with the atlas arch; **Fi fl**, fibular flange; **Fi tb**, fibular tubercle; **F is**, facet for articulation with the ischium; **Fe**, fossa presumably for an extensor muscle origin; **F pu**, facet of articulation with the pubis; **Fu**, facet for articulation with radial notch of ulna; **Gr**, groove in dorsal edge of ischium; **Gr'**, groove of unknown nature; **Gr''**, groove of unknown function; **gr tr**, greater trochanter; **Gr'''**, **Gr''''**, grooves of uncertain nature; **Gt**, greater tuberosity; **Lr**, lateral ridge; **H**, femoral head; **H'**, head; **Is p**, ischial plate; **Is r**, ischial ridge; **Is tb**, ischial tuberosity; **Ii is**, ischial process of the ilium; **Ii p**, pubic process of the ilium; **Lc**, lateral condyle; **L tr**, lesser trochanter; **Lc**, lateral condyle; **Ld**, *latissimus dorsi*; **Lh**, dorsal lip of the humeral head; **L tr**, lesser trochanter; **Mc**, medial condyle; **Mc**, medial condyle; **Mr**, medial ridge; **P**, parapophysis; **N sp**, neural spine; **O cart**, osseous base from which a presumably cartilaginous olecranon process arose; **Poz**, postzygapophysis; **P cof**, posterior costal fovea; **Poz**, postzygapophysis; **Prz**, prezygapophysis; **Pc**, procoracoid; **Pl r**, posterolateral ridge; **Pcf**, procoracoid foramen; **Pmr**, posteromedial ridge; **Prar f**, proximal articular facet; **Pl**, posterior lineation; **Prar f**, proximal articular facet; **R**, ridge bearing radial tuberosity; **Prar f**, proximal articular facets; **Pu p**, pubic plate; **R tm**, ridge possibly for insertion of the *teres minor*; **Rf**, fossa possibly for insertion of an *antebrachial flexor*; **R**, ridge of uncertain function; **R pu**, rod-like anterodorsal edge of pubis; **Rd nt**, radial notch; **S**, scapula; **Spa bu**, supra-acetabular buttress; **Sgl**, scapular contribution to the glenoid fossa; **Tb**, tuberosity for ulnar contact; **Tb'**, tubercle possibly representing the attachment of an *extensor muscle*; **Tb**, tubercle of uncertain nature; **Tb q**, tubercle possibly for *quadriceps* insertion; **Ultr**, ulnar crest.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

CYNODONTIA Owen, 1861

EUCYNODONTIA Kemp, 1982

TRAVERSODONTIDAE Von Huene, 1936

Menadon besairei Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana, Simpson & Wyss,
2000

(Figures 4A-C; 5-8)

Material. MCN-PV 10011, atlas; MCN-PV 10147 atlas arch; MCN-PV 10193 atlas arch; MCN-PV 10147 atlas arch; MCN-PV 10193 atlas arch; MCN-PV 10012, four post-axial vertebrae; MCN-PV 10114 ribs; MCN-PV 10113, right scapula; MCN-PV 10115, right scapula; MCN-PV 10118 left radius; MCN-PV 10133 left ulna; MCN-PV 10158 left ilium; MCN-PV 10159 right ilium; MCN-PV 10157 pubis; MCN-PV 10125 right ischium; MCN-PV 10144 – right juvenile ischium; MCN-PV 10131 left juvenile ischium; MCN-PV 10128, left femur with two post-axial vertebrae associate, MCN-PV 10309, left femur; MCN-PV 10116 left juvenile femur; MCN-PV 10130 right juvenile femur; MCN-PV 10310 distal fragment of the juvenile femur; MCN-PV 2762 distal fragment of the femur; MCN-PV 10120 left juvenile tibia; MCN-PV 10121 left juvenile tibia; MNC-PV 10132 left tibia; MCM-PV 10196 right tibia; MCN-PV 10122 right tibia; MCN-PV 10123 right fibula; MCN-PV 10146 right fibula.

Description. All material described has been found associated of skulls and isolated teeth of *Menadon besairei*. In general, they are well-preserved with no major taphonomic and diagenetic changes.

Postcranial axial skeleton

The isolated atlantal neural arches (MCN-PV 10147) and (MCN-PV 10193). It is a pair of isolated atlantal neural arches. They are similar to atlantal arches described for other cynodonts, such as *Massetognathus* (Kemp, 1969; Jenkins, 1971). There is a medial facet for articulation with the centrum of the atlas (the “odontoid facet” of axis, Kemp, 1969) and an

anterior facet for articulation with the occipital condyle. A pair of processes dominates the atlas arch: a dorsal lamina (a roughly rectangular plate of bone arching above the facets) and a large, posterolaterally directed transverse process.

The atlas (MCN-PV10011) (Figure 4A). The atlas arch is preserved in this specimen.

It consists a pair of atlantal neural arches but not articulating with the occipital condyles and the atlas centrum, because de atlas was isolated of the cranium and the axis. There are similar to the atlantal neural arches described for other cynodonts, such as *Massetognathus* and *Cynognathus*, as described by Kemp, (1969); Jenkins, (1971b); Kammerer *et al.*, (2008). An oval tubercle at the anterior end of the transverse process is markedly presents. The anterior aspect of the centrum is dominated by a roughly T shaped structure composed of the two facets for articulation.

Cervical vertebrae (MCN-PV 10012). These are four post-axial isolated vertebrae (Figure 4B). The cervical vertebrae display robust transverse processes, which are directed laterally, and slightly anteriorly, differently to what Brink (1954) describes for *Thrinaxodon liorhinus* (NMB C.392) and Jenkins (1970) for *Thrinaxodon* (SAM R.377). A parapophysis lies below the anterior edge of the transverse process, along the anterolateral edge of the centrum. No cervical ribs are preserved, but their presence can be inferred from the parapophyses observed in the articular facets. The notochordal concavity is as in *Massetognathus*, which according to Kammerer *et al.* (2008) surrounded by a raised rim at each end of centrum (Jenkins, 1970c). The neural spines are elongate, posteriorly inclined, and roughly rectangular in lateral view, with a rounded, laterally expanded platform dorsally as described by Kammerer *et al.* (2008) for *Menadon besairei* (FMNH PR 2444).

Ribs (MCN-PV 10114) (Figure 4C). Its consists to 09 isolated and cannot be articulated to any vertebra. They cannot also be considered truncal, or lumbar ribs, of since the main criterion for this distinction is the presence of costal expansions and the relationship of these with the costal shaft (Broom, 1914; von Huene, 1942; Brink, 1955, 1958; Romer, 1956;

Bonaparte, 1970; Colbert & Kitching, 1977; Gow & Grine, 1979; Jenkins, 1970b, 1971b; Kemp, 1980).

Appendicular skeleton: pectoral girdle and forelimb

Scapula (MCN-PV 10113) (Figure 5A, A[^]): The scapula is very similar to those described for other traversodontids, as well as cynognathids and diademodontids (*e.g.* Jenkins, 1970c, 1971b; Kammerer *et al.*, 2008). The scapular infraspinous fossa has out-turned anterior and posterior edges. The anterior edge of scapula is rounded and curves laterally, forming the scapular spine. At the lower end of spine, the acromion forms a prominent process, below this process distinctly to the constriction, the scapula from the dorsal margin of the articular glenoid. The glenoid fossa is in general morphology very similar to that of other Triassic cynodonts (*e.g.* Jenkins, 1970c, 1971b; Kemp, 1980, 2005; Kammerer *et al.*, 2008). It is posteroventrally oriented, with roughly equal contributions from the scapular and coracoid glenoid facets. The coracoid glenoid facet is roughly triangular while the scapular glenoid facet is semi-ovoid, as in other cynodonts (Kammerer *et al.*, 2008). In anterior and posterior view, the fossa appears smoothly crescentic. The procoracoid is a slightly curved, trapezoidal plate, and seems to not contribute to the glenoid fossa. The procoracoid foramen is located midway up the height of the procoracoid. The specimen MCN-PV 10115 (Figures 5B, B[^]), shows the acromial process expanded laterally and distally, projecting laterally to the body of the bone and forming a more ventral angle in MCN-PV 10113. The supracoracoid seems not do shows deep in relation to the overall size of the scapula. The scapular spine protrudes laterally bending towards the posterior angle.

The Radius (MCN-PV 10118) (Figures 5C, C[^]): The radius is a simple, cylindrical bone with expanded and in general aspects resembling those of pelycosaurs. The distal half of the shaft is curved slightly medially. The proximal articular facet surface is semicircular, with a straight edge along the posteromedial aspect. The facet surface is concave anteroposteriorly and slopes medially. A tuberosity occurs on the posteromedial aspect of the proximal end

below the capitular facet, like occurs in larger cynodonts. This tuberosity bears a facet for articulation with the radial notch of the ulna (*e.g.* Jenkins, 1971a). A ridge from the anterior aspect of the ulnar facet passes down the posteromedial side of the shaft. It gradually attenuates and is lost near the middle of the shaft. In larger cynodonts the ridge bears a distinct swelling at about its midpoint which may represent a radial tuberosity for insertion of the *biceps* and medial to this swelling there is a fossa possibly the insertion of *major antebrachial flexor* (Jenkins, 1971b). As described by Jenkins (1970c), two faint lineations, each representing a muscular or *ligamentous "scar"*, run obliquely down the shaft the swelling. In the MCN-PV 10118 the posterior is the longer, as in larger cynodonts. Its position suggests that it is the origin of a flexor muscle (Romer, 1968; Jenkins, 1971a; Kemp, 2005). The anterior lineation rather closely parallels the anterior crest of the ulna from which a radio-ulnar interosseous ligament probably arose. The distal end of the radius is triangular in outline. The articular facet is a shallow depression approximately equal in area to that of the proximal end. Along the posterolateral aspect of the rim is a tuberosity which apparently made contact with the anteromedial aspect of the distal end of the ulna.

The Ulna (MCN-PV 10133): In anterior view (Figure 5D,D') the shaft is very narrow, with the distal end evenly expanding mediolaterally and the proximal end expanding primarily laterally. In the lateral view the specimen MCN-PV 10133 shows the sigmoidal shape resembling the outline of a generalized mammalian ulnae (Bonaparte, 1966a; Flower, 1966). An ossified olecranon is absent, and the proximal end of the ulna, homologous with the point where an olecranon develops in mammals (Romer, 1968; Jenkins, 1971a), is very wide and the bone is cancellous, this cartilaginous olecranon is also suggested probably corresponding to the metaphysis because posteriorly the olecranon was cartilaginous. As preserved, however, the notch is merely a very slightly concave, oval area adjoining the surface from which the inferred olecranon arose. The facet as a whole is inclined anteriorly, relative to the shaft axis, but slopes laterally in a small degree. On the lateral surface of the proximal end

there are two fossae which are invariably well developed. The anterior of the two is limited to a triangular area immediately distolateral to the sigmoid facet, receiving the tubercle of the proximal end of the radius. This fossa is very developed in the specimen MCN-PV 10133. The posterior fossa is a smooth, spoon-shaped depression which abruptly attenuates distally and terminates between the middle and distal thirds. Its position and orientation is consonant with the interpretation that it is related to the origin of an extensor muscle, possibly the *M. extensor carpi ulnaris* (Jenkins, 1971a). A high, narrow crest, commencing at the anteromedial margin of the sigmoid notch, passes distally along the anteromedial aspect of the shaft. Proximally slightly its concave edge parallels the shaft axis. The medial surface of the ulna is smooth and almost featureless except for two confluent shallow fossae, probably associated with the origin of deep flexor musculature (Romer, 1956). The articular area is more or less oval in outline and is set obliquely across the shaft. The rim of the distal articular facet is invariably poorly preserved but a tuberosity is preserved at the posterior corner which according to Jenkins, (1971a) possibly represents an insertion for a long extensor muscle.

Appendicular skeleton: pelvis and hindlimb

The Ilium MCN-PV 10158 and MCN-PV 10159: (Figure 6A) Are formed by a thin, moderately expanded blade separated from a base by a constricted neck. The base forms a third of the acetabulum and facets for contact with the pubis and ischium are also visible. Anteriorly the blade outline is broadly rounded and somewhat spoon-shaped. Posteriorly the outline is angular with the straight posteroventral edge of the blade intersecting the gently convex dorsal edge. In cynodonts, the exact outline of the blade varies with ossification. The dorsal edge is appears more convex than in larger cynodonts. And differing of *Thrinaxodon*, but imparting a lanceolate outline in the posterior terminus of the blade. The anterior and dorsal edges of the iliac blade abruptly attenuate to a sharp rim. The rugosity of the rim is evidence of a cartilaginous supra-iliac blade. The blade is uniformly rather thin except at the base, where the supra-acetabular buttress contributes to the thickness, along the straight

posteroventral edge which is swollen into a rod-like buttress extending from the posterior end of the ilium to the supra-acetabular buttress. A slight thickening of the blade occurs in an area anterodorsal to the acetabulum as in other cynodonts (Romer, 1922; Bonaparte, 1963). This thickening is manifested on the lateral surface of the iliac blade by a low, vertical ridge which thus delineates two shallow fossae of unequal size. The anterior of the two fossae may represent some differentiation of the gluteal musculature, the mammalian homologue of the *M. ilio-femoralis* of reptiles (Romer *et al.*, 1971). The base of the ilium is broad mediolaterally, consisting of a laterally projecting supra-acetabular buttress, an anteromedially directed process for articulation with the pubis, and a posteromedially directed process for the ischium. The iliac facet of the acetabulum is concave and faces for the most part directly ventrally. The lateral rim of the facet is round and the ossification is not sufficiently complete to distinguish the medial half of the facet from the lateral surfaces of the pubic, to that the ischial process and the facet appear to merge with these surfaces. Posterior to the supra-acetabular buttress there is a deep recess, the so-called supra-acetabular notch. The thickness of the pubic and ischial process is approximately twice that of the iliac blade although the thickness is somewhat less along their juncture. The articular surfaces are strap-shaped, widening at the anterior (pubic) and posterior (ischial) ends.

The Pubis MCN-PV 10157: The pubis (Figure 6B) consists of a dorsal surface, bearing the acetabular facet and the articular surfaces for ischium and ilium. Well as a ventromedially directed blade. In area the pubic facet is the smallest of the three facets forming the acetabulum. Moreover, the lateral rim of the pubic facet does not protrude as far laterally as the iliac and ischial facets. This feature which opens the acetabulum more anteriorly than posteriorly is important in the determination of femoral position (see Bonaparte, 1963). The acetabular facet, which faces posterodorsally as well as laterally, may be oval or may represent only part of an oval. In either case its long axis is oriented posteroventrally. The dorsomedial rim of the pubis is occupied by a rugose strap-shaped surface, which articulates

with the pubic process of the ilium. At its posterior terminus the surface faces posteriorly and makes contact with the ischium above the obturator foramen. Below distal surface of the pubis is constricted to form a short neck. From the neck arises a ventromedially directed pubic plate which is laterally concave. The plane of the pubic plate appears to be slightly convolute because its anterior edge arises from the anteromedial surface. Most of the pubic plate is thin. Spatulate in outline, the blade is flat and of uniform thickness except along the obturator rim where it is slight thickened.

The Ischium (MCN-PV 10125); (MCN-PV 10144); (MCN-PV 10131); (MCN-PV 10128): (Figures 6C-E) In the general specimens is composed of a base and a ventromedially directed plate. The base bears part of the acetabular surface for the femur as well as the surfaces for the pubis and ilium. The acetabular facet of the ischium is approximately oval but its medial border is nearly straight. Ventrally the oval facet seems narrower than dorsally, although poorly preserved in this specimen. The medial aspect of the ischial base bears a strap-shaped surface, which becomes broader dorsally, for articulation with the ischial process of the ilium. This surface faces medially and dorsoanteriorly but at its cranial extremity it turns anteriorly to make a short contact with the pubis above the obturator foramen. The neck between the ischial base and plate is short. At the posterodorsal corner it is terminated by a prominent but mediolaterally narrow ischial tuberosity. The ridge may fade into the lateral surface of the plate before reaching the ischial tuberosity, which is relatively small, or may be represented only as a lateral thickening of the dorsal rim. Between the ridge and the dorsal edge of the plate is a shallow groove which faces posterolaterally. The rest of the ischial plate below the ridge and tuberosity is thin and elongate anteroposteriorly. The posterior edge of the plate is straight, passing medially and ventrally to form a broad. In this specimens the anterior rim appears to be somewhat more broadly rounded than the posterior rim but in the fact the anterior rim is not well preserved.

Femur (MCN-PV 10128): This bone is moderately slender, except for the expanded proximal end, which bears robust trochanters. The femoral head (Figure 7A), bulbous and almost hemispherical as in mammals, is projected medially but also somewhat dorsally by virtue of the dorsal bowing of the proximal end of the shaft. The trochanter major measures about 7 mm in thickness, and similar to is that of *Massetognathus* described by Jenkins (1970c). A pear-shaped area of smooth bone on its apex may represent the principal site of muscle attachment for the *subtendinous bursa*. The bone surface immediately adjacent to the apex is rough. The trochanter minor forms an elongate flange that arises abruptly near the intertrochanteric fossa and gradually disappears slightly distal to the shaft's midpoint. In cross-section, the middle of the shaft is essentially rectangular. Its thickness from extensor (dorsal) to flexor (ventral) surfaces is about 9 mm, and from the medial to the lateral surfaces 7 mm. The femur is morphologically comparable to the femora of *Massetognathus*, *Pascualgnathus* and even the larger African genera in which ossification of the extremities was well-developed. The specimen MCN-PV 10189 appears quite distorted, so that few structures can be accurately described and detailed; however, their overall morphology appears very similar to MCN PV 10128 (Figure 7A,A').

The Tibia (MCN-PV 10120); (MCN-PV 10121); (MNC-PV 10132); (MCM-PV 10196); (MCN-PV 10122); (MCN-PV 10123): (Figures 8A-E) The shaft of the tibia is anteroposteriorly flat and slightly medially. The proximal end expands laterally and somewhat anteriorly to support a large articular surface. The distal end expands in a similar fashion but less extensively. As a result of this expansion the lateral margin of the tibia is markedly concave while the medial margin is only slightly so. The tibial shaft is flattened anteroposteriorly and is thus clearly divided into anterior and posterior surfaces. The anterior surface is as a whole the rather flat except for a ridge which transverses the shaft obliquely from medial to lateral aspect. Proximal to this ridge the extensor surface bears a shallow. The ridge disappears upon reaching the medial margin of the shaft which separates anterior and

posterior surfaces. The distal half of the anterior surface is flat. Anterior and posterior surfaces are separated laterally along their proximal half by a rounded part of the shaft. Distally the separation of posterior and anterior surfaces is more sharply defined. The proximal articular surface, irregularly oval in outline, bears two oval facets for articulation with the femoral condyles. The distal end of the tibia is terminated by a flat, oval facet at right angles to the shaft axis.

The Fibula (MCN-PV 10123): (Figure 8F) The slender fibular shaft, is slightly expanded and bowed laterally. The proximal end with the articular facet for the femur is poorly preserved. From the adjoining surface of the proximal end a prominent flange projects posteriorly. This flange may have taken part in the femuro-tibial articulation but more probably severed as a *musculotendinous* process. The shaft of the proximal end is three-sided and thus triangular in cross-section. A sharp ridge descends from the proximal end along the medial aspect. The ridge terminates between the first and second quarters of the shaft. The medial surface of the shaft, narrow proximally, gradually widens distally. The distal part is a flat, with a slight longitudinal convexity just below the shaft midpoint. The more prominent anteromedial ridge reaches the distal end of the bone and is split near its proximal end. The distal end of the shaft is also triangular in cross-section but the triangle is oriented differently from that of the proximal end.

Morphotype II

Santacruzodon hopsoni Abdala & Ribeiro, 2003

(Figure 9)

Material: MCN-PV 10190, left humerus; MCN-PV 10173 right humerus; MCN-PV 2764 fragment of the humerus; MCN-PV 10184, block with several associated post-cranial remains; MCN-PV 10184a left femur; MCN-PV 10184b right femur.

Appendicular skeleton: pectoral girdle and forelimb

The Humerus (MCN-PV 10190); (MCN-PV 10173); (MCN-PV 2764): These bones are a rather complete, and preserved and can see that the greater tuberosity, were very rounded and slightly expanded laterally. The greater and the lesser tuberosity feature a continuous line between their insertions. The lesser tuberosity also has rounded The lesser tuberosity is a bulbous area on the proximal aspect of the humerus. The broad deltopectoral crest constitutes about half the width of the proximal end, and the flaring of the epicondyles account for the distal breadth. The proximal half of the humerus is composed of two planes, the deltopectoral crest and the adjacent shaft, which intersect along the broad bicipital groove. The short shaft connecting the expanded proximal and distal ends is triangular in cross-section and is only about ten percent of the total humeral length. The long axes of the two ends are “twisted” about the humeral axis so that in proximal view they intersect about 65° angle. The symmetry of the humerus is further complicated by dorsal flexure of the proximal half of the shaft. The humeral head is a low convexity centered on the strap-shaped surface of the proximal end. On average the articular surface faces anteromedially and somewhat dorsally. A dorsally reflected lip raises the articular facet above the dorsal surface of the shaft. Ventrally the articular facet is terminated along a clearly defined edge by intersection with the bicipital groove. The anterior and posterior limits of the head are not obvious in this specimen because the surface of the head and adjacent tuberosities are confluent along the narrow, strap-shaped surface of the proximal end. The lesser tuberosity appears to be set apart from the head by a slight depression cutting across the strap-shaped end surface on which both are situated. The deltopectoral crest is a rather rectangular flange, thickest along its junction with the shaft. The relatively thick proximal third of its free margin was probably occupied by supracoracoid insertion. The remainder of the margin is beveled on both sides, creating a sharp edge bowed slightly ventrally. The flange abruptly terminates at a small marginal tuberosity equidistant from the proximal and distal ends of the humerus, from this tuberosity a low ridge runs

posteromedially to bridge the entepicondylar foramen. The entepicondylar and ectepicondylar foramina are not preserved. The entepicondyle is a stout process bearing a curved, strap-shaped terminal margin. The margin is rugose in texture, indicating by Jenkins, 1971b, a cartilaginous extension, and extends from near the distal extremity. The entepicondyle is displaced farther from the radio-ulnar facet than is the ectepicondyle and as a result the triangular distal end of the humerus is somewhat asymmetrical. In larger cynodonts the ectepicondyle is a broad swelling on the distolateral corner of the humerus, its thickness, which is greater than that of the entepicondyle, possibly correlates with its position partially overlying the capitulum and the need for a strong buttress for weight transference to the radius (Romer, 1922; Jenkins, 1971). In smaller cynodonts in which weight was not such a critical factor, the ectepicondylar thickness is less than that of the entepicondyle. The capitulum is a broad, low convexity occupying almost forty percent of the total distal end width. The facet is entirely confined to the ventral aspect of the humerus where its rugose surface is confluent posteromedially with the trochlea and anterolaterally with the ectepicondyle.

Appendicular skeleton: pelvis and hindlimb

The Femur (MCN-PV 10184): (Figure 9B) The bone bears a distinct shaft which is moderately expanded at each end. The bone is straight except proximally where the shaft turns dorsomedially. The head is probably unossified. The proximal end is a flat, strap-shaped margin which runs in a semicircle from the base of the head (unossified) to the greater trochanter. The margin is slightly expanded until the greater trochanter and widely expanded at the base of the head. There is no evidence that indicates that the head and greater trochanter were morphologically different from the better-ossified head and greater trochanter of large cynodonts and therefore apparent differences are probably only artifacts of ossification (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971b). In the MCN-PV 10184 the proximal terminus from head to greater trochanter bears a rough texture typical of a “cartilaginous head”. The head is bulbous and somewhat oval in outline. Its surface is confluent posteriorly with the crest

leading to the greater trochanter, thus imparting a hemicircular outline to the proximal end of the bone. The greater trochanter, reflected dorsally, is slightly thicker than the ridge connecting it with the femoral head. The trochanter bears two surfaces. The MCN-PV 10184 (Figure 9B) femora have a round, deep intertrochanteric fossa on the ventral surface between the humeral head and the greater trochanter. The lesser trochanter is a prominent flange which arises abruptly near the head and runs distally along the anteroventral aspect of the shaft. The flange is highest at the middle where it is reflected slightly anteriorly. Descending gradually the trochanteric crest terminates at about the shaft midpoint. The posterior and ventral surfaces of the femoral shaft are separated along an angular intersection or crest which runs from the greater trochanter to the side of the lateral condyle. The distal end of the femur bears a robust lateral (posterior) condyle and somewhat narrower medial (anterior) condyle. The medial condyle projects further ventrally than does the lateral condyle. Both condyles articulate with the proximal end of the tibia.

DISCUSSION AND CONCLUSION

All the postcranial material herein was compared with other non-mammalian cynodonts already described and studied, and among them. The morphotype I is closer to the postcranial material described by Kammerer *et al.* (2008), *Menadon besairei*. The postcranial remains of morphotype I were found with small and large teeth belong to *Menadon*, suggesting the presence of individuals of different ontogenetic sequence.

The postcranium of *Menadon* resembles that of *Luangwa* in the shape of the iliac blade, the large obturator foramen, and the heterogeneous rib morphology, but resembles *Exaeretodon* in the tall caudal neural spines, confluent acetabular buttresses, and short posterior process of the iliac blade projecting away from the ischium (Kammerer *et al.*, 2008).

The morphotype II is considered to *Santacruzodon hopsoni* and their postcranial elements were collected together and attached to blocks containing only skulls and teeth of

Santacruzodon and are morphologically distinct from all other postcranial elements found in outcrop.

The isolated material described here, presents several features indicating its therapsid identity, with many of them suggesting a more specific assignment to non-mammalian cynodonts.

In the postcranial axial skeleton, the first cervical vertebrae are of particular interest because the reptilian and mammalian patterns are distinct in both structure function (Jenkins, 1970b). The atlas-axis complex of pelycosaur and living reptiles may consist of as many as eight ossifications (Romer, 1922,1956; Jenkins 1971b). But in the atlas the two neural arch halves, the centrum, and intercentrum are separate, although the centrum fuses with the axis in many species, the multiple joints of the partitioned atlas permit greater movement than is possible between any other two vertebrae.

Theoretically, the ball-and-socket type of atlanto-axial joint of reptiles permits rotation, lateral abduction and flexion-extension. Mammals, in contrast, have consolidated the numerous elements of the reptilian atlas-axis complex into two vertebrae, the atlas and axis. The atlanto-occipital joint permits extensive flexion-extension, while the atlanto-axial joint is primarily rotatory in function. Thus, cynodonts studied in this work appear to have possessed the mechanical specialization for atlanto-occipital flexion and extension, but not the basic morphological refinement which allows maximum flexion and extension.

The post axial cervical vertebrae of all specimens studied here do not bear the marked specializations which, in mammals, clearly separate the cervical from the thoracic series. All presacral vertebrae of cynodonts bear ribs, and therefore the absence of floating ribs cannot be used as a criterion for separation from the thoracic series. Brink (1954) divided cervical from thoracic regions on the basis of the height of the neural spines. Well-preserved specimens show that the spinal height is actually gradational and offers no certain basis for much distinction. However, the shape of the spines, as well as other features of the anterior

vertebrae, provides evidence that cynodonts possessed the mammalian number of seven cervical vertebrae. The spine of 7th vertebra, although transitional between the cervical and the thoracic series, structurally resembles the cervical rather than the thoracic series. A similar conclusion concerning the number of cervical vertebrae may be drawn on the basis of the distribution of intercentra and the orientation of the transverse processes and zygapophyses. According Jenkins (1970a) the retention of this primitive feature in the cervical region is perhaps related to the particular requirements of head and neck suspension.

Yet non-mammalian cynodont vertebrae show very little differentiation; thoracic and lumbar series may be separated only on the basis of the associated ribs, that not occurs in the specimens studied in this work, and here also the morphology is gradational, major regional differences in the dimensions or orientation of the neural spines and other vertebral features.

The pectoral girdle and forelimb of non-mammalian cynodonts of *Santacruzodon* AZ studied in this work (Figures 6-8) retains a number of primitive features, in particular the lack of a true *supraspinous* fossa and the retention of both a coracoid and a procoracoid give the girdle a most unmammalian appearance.

The humerus of the morphotype I is robust, with a large deltopectoral crest different of *Chiniquodon*, *Trucidocynodon* and others derived cynodonts. It also differs of the morphotype II (less robust), but very similar to the large traversodontids (*e.g. Traversodon*, *Exaeretodon*) and diademodontids (*e.g. Diademodon*). However, if non-mammalian cynodonts forelimb anatomy is viewed in perspective, *i.e.*, with regard to the morphology of earliest synapsids, several features represent significant advances, as for example, the glenoid no longer faces laterally, common to early therapsids, pelycosaurs and other primitive tetrapods. But in morphotype II and II faces posterolaterally and slightly ventrally. The pectoral girdle and forelimb, the hind limb and pelvis in non-mammalian cynodonts present a combination of primitive and advanced features observed in the morphotype I as well as in most of cynodonts (*e.g. Exaeretodon*, *Luangwa*, *cynognathids* and *diademodontids*) and on the other hand,

unlike of *Thrinaxodon*, *Scalenodon* and *Chiniquodon*. The pubis in the most non-mammalian cynodonts as well as occurs in the morphotype I that is shorter anteroposteriorly than in pelycosaurs, but it is not rotated posteroventrally as in derived cynodonts and mammals.

The femur of morphotype I and II beginning abruptly near the head region are characteristics of general non-mammalian cynodonts and this is observed in all specimens studied here. However, well-preserved heads of different femora show the orientation more or less uniform (see Figure 10), typical among cynodonts, but a little difference of rotation of the head is possible observe between the two morphotypes studied here, where o the morphotype I is closer of *Exaeretodon*, *Massetognathus*, *Traversodon* and *Luangwa* while the morphotype II approaches the *Chiniquodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*, *Trucidocynodon* and *Protuberum*. The cranial and dental morphology of *Santacruzodon* is similar to *Dadadon*, but unfortunately, it is not known postcranial material of this last one for that a comparison with the morphotype II can be taken. In the distal extremity of femur in all specimens here studied observe a difference of size between the medial and lateral condyles, similar to the other traversodonts like demonstrate for (Abdala *et al.*, 2002). The lateral condyle is wider than the medial as in *Exaeretodon*, *Massetognathus*, *Diademodon* and *Luangwa* (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970b, 1971b; Kemp, 1980) the same way it can be seen in morphotype I.

The appendicular skeleton on this morphotype I is very similar to those described for other traversodontids, as well as cynognathids and diademodontids. The glenoid fossa is in the general morphology very similar to that of other Triassic cynodonts. The femur (Figure 10) is morphologically comparable to the femora of *Massetognathus*, *Pascualgnathus* and even the larger African genera in which ossification of the extremities was well developed.

The femur and de humerus of morphotype II shows some similar characteristics with *Luangwa* like a discontinuous surface between the femoral head and the lesser trochanter, which is thicker and larger. The head is well developed, but not separated from the shaft. The greater trochanter forms a bulge downwards as in *Exaeretodon* and *Trucidocynodon*.

The morphological description of the postcranial skeleton of Travesodontidae of the *Santacruzodon* AZ, and their comparison to the other species for other AZ from Triassic of the Rio Grande do Sul and others Triassic formations of the Argentina and Africa contribute to their greater anatomic and phylogenetic understanding of the non-mammalian cynodonts.

No suite of postcranial features in the cynodonts skeleton is so mammal-like as to constitute proof that mammals arose from known members of this group. Yet in many characters cynodonts are well advanced toward a mammalian pattern.

Menadon displays a mixture of characters within traversodontids, the postcranium shows several similarities to that of *Exaeretodon*, *Massetognathus* and *Traversodon* (apparent exclusion of the procoracoid from the glenoid, some features of the pelvis, tall caudal neural spines) but in general displays a rather conservative morphology observed throughout Gomphodontia. The morphology of the scapula closer to *Diademodontids* or *Trirachodontids* than *Exaeretodon*, and the expanded thoracic rib of *Menadon* has only slight differences from those of *Trirachodontids* or early traversodontids like *Luangwa*. The atlas of *Menadon* is similar to that of the early Triassic cynodont *Cynognathus* in possessing a concave axial spine with a long process (Jenkins, 1970b, 1971b; Kemp, 1980; Kammerer, *et al.* 2008; Liu, 2007). The morphotype I, described in this paper demonstrate very similarities with *Menadon* and demonstrate that a generalized gomphodonts postcranial morphology was retained deep within the traversodontid tree, and that the derived morphologies of either of the well-know taxa *Massetognathus*, *Exaeretodon*, *Protuberun* and *Traversodon* should not be taken as representative of traversodontids in general.

The postcranial skeleton of *Santacruzodon hopsoni* was not described yet and for the first time postcranial elements are considered for this taxon. The postcranial skeleton on this morphotype II shows some differences compared with African non-mammalian cynodonts and shows similarities with same derived South American non-mammalian cynodonts like

Chiniquodon, *Luangwa* and *Trucidocynodon*. The femur and humerus approach to that presented by *Chiniquodon*, *Trucidocynodon* and more derived cynodonts.

Santacruzodon and *Menadon* displays a mixture of primitive and derived characters within Traversodontids, the postcranium shows several similarities to that of *Lwuangwa* and *Massetognathus* but in general displays a rather conservative morphology observed throughout Gomphodontia.

Studies about post-cranial skeleton of these taxa, contributes to better knowledge about the group, and assist in their assumption about morphological evolution.

REFERENCES

- Abdala F. 1996. *Los chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodontia) sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán, Doctoral Thesis, 300 p.
- Abdala, F.; Barberena, M.C. & Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**:313-325.
- Abdala, F.; Neveling, J. & Wellman, J. 2006. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationships of Gondwanan gomphodonts. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **147**:383-413. doi:10.1111/j.1096-3642.2006.00224.x
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2002. Nuevos cinodontes traversodóntidos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triassico medio-superior), Rio Grande do Sul Brasil. *Revista Española de Paleontología*, **17**:237-243.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of Southern Brazil, with a phylogenetic analysis of the Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**: 529-545.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286**: 202-217.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2012. Synapsida: Pelycosauria-Therapsida. In: Carvalho, I.S. (ed.) *Paleontologia 3vol*. Editora Interciência, 429p.
- Abdala, F.; Ribeiro, A.M. & Schultz, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2001**:669-687.
- Abdala, F. & Sá-Teixeira, A.M.S. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, **40**:11-22.

- Barberena, M.C. 1974. *Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese para obtenção do título de Livre Docente, 194 p.
- Barberena, M.C. 1981a. Novos materiais de *Traversodon sthaleckeri* 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.
- Bertoni, R.S.; Hanich, D.; Ribeiro, A.M. & Abdala, F. Cinodontes Traversodontidae (Therapsida-Eucynodontia) da localidade tipo de Sacisaurus, Agudo, Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: VIII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS*, 2012. Resumo, Recife, UFP, 101-101.
- Bonaparte, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodonfrenquelli*, Cabrera y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontia de y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, **1**:135-202.
- Bonaparte, J.F. 1963. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*, **6**:5-53.
- Bonaparte, J.F. 1966a. *Chiniquodon* Huene (Therapsida-Cynodontia) em el Triásico de Ischigualasto, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, **8**:157-169.
- Bonaparte, J.F. 1966b. Uma nueva “fauna” triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia-Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, **4**:243-296.
- Bonaparte, J.F. 1967. New vertebrate evidence for a southern transatlantic connection during the Lower or Middle Triassic. *Palaeontology*, **10**:554-563.

- Bonaparte, J.F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. *In*: GONDWANA SYMPOSIUM, 2, 1970. *Proceedings and Papers, Pretoria*, International Union of Geological Sciences, p. 665-682.
- Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **156**:59-80.
- Bonaparte, J.F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **44**: 623–635.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & 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. & Schultz, C.L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:25-46.
- Brink, A.S. 1954. *Thrinaxodon* and some other *Lystrosaurus* zone cynodonts in the collection of the Nation Museum, Bloemfontein. *Navors Nasional Museum, Bloemfontein*, **1**:115-125.
- Brink, A.S. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontologia Africana*, **3**:3-39.
- Brink, A.S. 1958. Note on a new skeleton of *Thrinaxodon liorhinus*. *Palaeontologia Africana*, **6**:15-22.
- Brink, A.S. 1965. On two new specimens of *Lystrosaurus*-zone cynodonts. *Palaeontologia Africana*, **9**:107-122.
- Brink, A.S. & Kitching, J.W. 1953a. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge Collection. *South African Journal of Science*, **49**:313-317.
- Brink, A.S. & Kitching, J.W. 1953b. On some new *Cynognathus* Zone specimens. *Palaeontologia Africana*, **1**:29-48.

- Broom, R. 1903. On the Axis, Atlas and proAtlas in the higher theriodonts. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1**:177-180.
- Bromm, R. 1914. On the theriodonts in the Albany Museum. *Records of the Albany Museum*, **1**:82-87.
- Broom, R. 1948. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. *Transactions of Royal Society*, **61**: 577-629.
- Colbert, E.H. & Kitching, J.W. 1977. Triassic cynodonts reptiles from Antarctica. *American Museum Novitates*, **2611**:1-30.
- Chatterjee, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **56**:203-214.
- Crompton, A.W. 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **125**: 617-669.
- Crompton, A.W. 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bulletin of the British Museum Natural History*, **21**:29-71.
- Flower, W.H. 1966. An introduction to the osteology of the mammalia. 3.ed. *Amsterdam, A. Asher & Co*, 384p.
- Flynn, J.J.; Parrish, J.M.; Rakotosamimanana, B.; Simpson, W.F.; Whateley R.L. & Wyss, A.R. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science*, **286**:763-765.
- Flynn, J.J.; Rakotosamimanana, B.; Simpson, W.F. & Wyss, A.R. 2000. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:422-427.
- Godefroit, P. & Battail, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*, **19**:567-631.

- Golonka, J. & Ford, D. 2000. Pangean (Late Carboniferous-Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**:1-34.
- Gow, C.E. & Grine, F.E. 1979. An articulated skeleton of a small individual of *Diademodon* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana*, **22**:29-34.
- Gradstein, F.M. & Ogg, J.G. 2004. Geologic Time Scale 2004 - why, how, and where next! *Lethaia*, **37**:175-181.
- Hahn, G.; Lepage, J-C. & Wouters G. 1988. Traversodontiden- Zähne (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **58**:177-186.
- Hopson, J.A. 1967. Mammal-like reptiles and the origin of mammals. *Discovery (Yale Peabody Museum)*, **2**:25-33.
- Hopson, J.A. 1984. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. *Palaeontologia Africana*, **25**:181-201.
- Hopson, J.A. 1985. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **1985**:285-299.
- Hopson, J.A. 2014. The Traversodontid Cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In: *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Kammerer, C.F.; Angielczyk, K.D. & Fröbisch, J.F. (eds.). *Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Series*, Springer, New York London, 337p.
- Jenkins, F.A. 1970a. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. *Journal of Mammalogy*, **51**:288-301.
- Jenkins, F.A. 1970b. Cynodont postcranial anatomy and the "prototherian" level of mammalian organization. *Evolution*, **24**:230-252.

- Jenkins, F.A. 1970c. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*, **352**:1-28.
- Jenkins, F.A. 1971a. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology, London*, **165**:303-315.
- Jenkins, F.A. 1971b. The postcranial skeleton of African cynodonts: problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. *Peabody Museum of Natural History*, 216p. (Bulletin 36).
- Kammerer, C.F.; Flynn, J.J.; Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2008. New material of *Menadon besairei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**:445-462.
- Kemp, T. S. 1969. The atlas-axis complex of mammal-like reptiles. *Journal of Zoology*, **159**:223–248.
- Kemp, T.S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*, **191**:193–239.
- Kemp, T.S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. New York, Academic Press, 362p.
- Konjukova, E.D. 1946. New data on *Permocynodon sushkini* Woodw., a cynodont member of the Northern Dvina Fauna. *Doklady Akademii Nauk*, **54**:527-530.
- Kühne, W.G. 1956. The Liassic Therapsid *Oligokyphus*. London, *British Museum (Natural History)*, 149p.
- Langer, M.C.; Ribeiro, A.M.; Schultz, C.L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, **41**:201–218.

- Lewis, G.E. 1986. *Nearctylodon broomi* the first nearctic tritylodont. In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.) *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington, Smithsonian Institution Press, p.295-303.
- Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10**:133-136.
- Liu, J.; Soares, M.B. & Reichel, M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**:27-36.
- Liu, J. & Abdala, F. 2014. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. In: *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Kammerer, C.F.; Angielczyk, K.D. & Fröbisch, J.F. (eds.). *Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Series*, Springer, New York London, 337p.
- Machado-Bertoni, C. & Holz, M. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the middle Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**:272-282.
- Martinelli, A.G., Bonaparte, J.F., Schultz, C.L. & 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**:191-208.
- Martinez, R.N.; May, C.L. & 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.
- Melo, T.P.; Soares, M.B. & Oliveira, T.V. 2009. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn et al. 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. In: *PALEO RS*

Resumos e Programação, São João do Polêsine, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 16. 2009.

Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, 2002 (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10**:79-94. doi:

Oliveira, T.V.; Martinelli, A.G. & Soares, M.B. 2010a. New information about *Irajatherium hermandezi* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **85**:67–82

Oliveira, T.V.; Soares, M.B. & Schultz, C.L. 2010b. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa*, **2382**:1-71.

Parrington, F.R. 1934. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. *Annals and Magazine of Natural History*, **10**:38-67.

Reichel, M.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2009. A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **52**:229-250. doi:10.1111/j.1475-4983.2008.00824.x

Romer, A.S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **46**:517-606.

Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press, 772p.

Romer, A.S. 1968. Fossils and Gondwanaland. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **112**: 335-343.

- Romer, A.S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus teruggii*. *Breviora*, **264**:1-25.
- Romer, A.S. 1969. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi*. Cynodont ancestry. *Breviora*, **333**: 1-24.
- Romer, A.S. & Lewis, A.D. 1973. The chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora*, **407**:1-26.
- Sidor, C.A. & Smith, R.M.H. 2004. A new galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the lower triassic of South Africa. *Palaeontology*, **47**: 535-556.
- Soares, M.B.; Schultz, C.L. & Horn, B.L.D. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da academia Brasileira de Ciências*, **83**: 329-354.
- Sues, H-D. & Olsen, P.E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. *Science*, **249**:1020-1023.
- Sukhanov, V.B. 1961. Some problems of phylogeny and system of Lacertiliae Sauria. *Zoologische Jahrbucher-Abteilung fur Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, **40**: 73-83.
- Schultz, C.L. & Langer, M.C. 2007. *Tetrapodestriassicos do Rio Grande do Sul, Brasil*. Paleontologia: Cenários de vida 277–290.
- von Huene, F.F. 1936. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien*, Lieferung, 2: 1928-29. Verlag Franz F. Heine, Tübingen, 93–159.
- von Huene, F.F. 1928b. Ein Cynodontier aus des Trias Brasiliensis. *Central blatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 251–270.

von Huene, F.F. 1935. *Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes.*

München, C.H. Beck'scheVerlag, 1935-1942. 332p.

von Huene, F.F. 1942. *Die Fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes:*

Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien, Munich: Beck'scheVerlag

sbuchhandlung. 1928/1929.

Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. & Chemale, F. Jr. 2003.

Sequence stratigraphy of continental triassic strata of Southernmost Brazil: a

contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate.

Sedimentary Geology, **161**:85-105.

LEGENDS

Figure 1. Record of traversodontid cynodonts (blue) during the Triassic (continent disposition proposed by Golonka & Ford, 2000).

Figure 2. Crono and biostratigraphy of the Triassic unities of the Brazil and Argentina with geological time scale (Gradstein & Ogg, 2004).

Figure 3. Geological map of the State of Rio Grande do Sul (Zerfass, 2003; Zerfas *et al.*, 2003) and geographical map of Locality Schoentatt, Santa Cruz do Sul Municipality, Rio Grande do Sul.

Figure 4. Morphotype I *Menadon besairei*. MCN-PV 10011 atlas in lateral view (**A**); interpretive drawing of MCN-PV 10011 (**A'**); interpretive drawing of FMNH PR 2444 by Kammerer *et al.*, 2008 (fig. 6) (**A''**); MCN-PV 10012, post-axial vertebrae (**B**); interpretive drawing of MCN-PV 10012 (**B'**); interpretive drawing of FMNH PR 2444 by Kammerer *et al.*, 2008 (fig. 7) (**B''**); MCN-PV 10114 ribs (**C**); interpretive drawing of MCN-PV 10114 (**C'**). **Abbreviations:** **An sp**, axial neural spine; **Aa**, atlas arch; **Ac**, atlas centrum; **Ai**, atlas intercentrum; **Pr**, proatlas; **D**, dens; **F a ta**, facet for articulation with the atlas arch; **P**, parapophysis; **Poz**, postzygapophysis; **A cof**, anterior costal fovea; **Nsp**, neural spine; **P co f**, posterior costal fovea; **Poz**, postzygapophysis; **Prz**, prezygapophysis. Scale 1cm.

Figure 5. Morphotype I *Menadon besairei*. MCN-PV 10113 right scapula in anterior view (**A**); MCN-PV 10113 in posterior view (**A'**); interpretive drawing of MCN-PV 10113 in anterior view (**A''**); MCN-PV 10115 right scapula in anterior view (**B**); MCN-PV 10115 in posterior view (**B'**); interpretive drawing of MCN-PV 10115 in anterior view (**B''**); MCN-PV 10118 left radius in anterior view (**C**); interpretive drawing of MCN-PV 10118 in anterior view (**C'**); MCN-PV 10118 in posterior view (**C''**); interpretive drawing of MCN-PV 10118 in posterior view (**C'''**); MCN-PV 10133 left ulna in anterior view (**D**); interpretive drawing of MCN-PV 10133 in anterior view (**D'**); MCN-PV 10133 in posterior view (**D''**); interpretive drawing of MCN-PV 10133 in posterior view (**D'''**). **Abbreviations:** **Ac**, acromion process; **C**, coracoid; **Pc**, procoracoid; **Pcf**, procoracoid foramen; **S**, escapula; **Sgl**, scapular contribution to the glenoid fossa; **Fu**, facet for articulation with radial notch of ulna; **Pl**, posterior lineation; **Prar f**, proximal articular facet; **R**, ridge bearing radial tuberosity; **Rf**, fossa possibly representing the insertion of an antebrachial flexor; **Tb**, tuberosity for ulnar contact; **Fe**, fossa presumably for an extensor muscle origin; **O cart**, osseous base from which a presumably cartilaginous olecranon process arose; **Prar f**, proximal articular facet; **Rd nt**, radial notch; **Tb**, tubercle possibly representing the attachment of an extensor muscle; **Ultr**, ulnar crest. Scale 1cm.

Figure 6. Morphotype I *Menadon besairei*. MCN-PV 10158 left ilium (**A**); interpretive drawing of MCN-PV 10158 (**A'**); MCN-PV 10157 pubis (**B**); interpretive drawing of MCN-PV 10157 (**B'**); MCN-PV 10131 left juvenile ischium (**C**); interpretive drawing of MCN-PV 10131 (**C'**); MCN-PV 10144 right juvenile ischium (**D**); interpretive drawing of MCN-PV 10144 (**D'**); MCN-PV 10125 right ischium (**E**); interpretive drawing of MCN-PV 10125 (**E'**). **Abbreviations:** **Af is**, acetabular facet of the ischium; **Afil**, acetabular facet of the ilium; **An**, acetabular notch; **F is**, facet for articulation with the ischium; **F pu**, facet of articulation with the pubis; **Gr**, groove in dorsal edge of ischium; **Is p**, ischial plate; **Is r**, ischial ridge; **Is tb**, ischial tuberosity; **Il is**, ischial

process of the ilium; **Il p**, pubic process of the ilium; **Pu p**, pubic plate; **R pu**, rod-like anterodorsal edge of pubis; **Spa bu**, supra-acetabular buttress. Scale 1cm.

Figure 7. Morphotype I *Menadon besairei*. MCN-PV 10128 left femur in anterior view (**A**); MCN-PV 10128 in posterior view (**A'**); interpretive drawing of MCN-PV 10128 (**A''**); MCN-PV 10116 left juvenile femur in anterior view (**B**); MCN-PV 10116 in posterior view (**B'**); interpretive drawing of MCN-PV 10116 (**B''**); MCN-PV 10130 right juvenile femur in anterior view (**C**); MCN-PV 10130 in posterior view (**C'**); interpretive drawing of MCN-PV 10130 (**C''**); MCN-PV 10309, left femur in anterior view (**D**); MCN-PV 10309 in posterior view (**D'**); interpretive drawing of MCN-PV 10309 (**D''**); MCN-PV 103010 proximal fragment of the left femur in anterior view (**E**); interpretive drawing of MCN-PV 103010 (**E'**); MCN-PV 2762 distal fragment of the femur (**F**); interpretive drawing of MCN-PV 2762 (**F'**). **Abbreviations:** **C**, crest between ventral and posterolateral surfaces of the femur; **Fa**, fossa probably representing adductor musculature insertion; **Gr**, groove of unknown function; **gr tr**, greater trochanter; **H**, femoral head; **Lc**, lateral condyle; **L tr**, lesser trochanter; **Mc**, medial condyle. Scale 1cm.

Figure 8. Morphotype I *Menadon besairei*. MCN-PV 10120 left juvenile tibia in anterior view (**A**); interpretive drawing of MCN-PV 10120 in anterior view (**A'**); MCN-PV 10120 in posterior view (**A''**); interpretive drawing of MCN-PV 10120 in posterior view (**A'''**); MCM-PV 10196 right tibia in anterior view (**B**); interpretive drawing of MCM-PV 10196 in anterior view (**B'**); MCM-PV 10196 in posterior view (**B''**); interpretive drawing of MCM-PV 10196 in posterior view (**B'''**); MCN-PV 10121 left juvenile tibia in anterior view (**C**); interpretive drawing of MCN-PV 10121 in anterior view (**C'**); MCN-PV 10121 in posterior view (**C''**); interpretive drawing of MCN-PV 10121 in posterior view (**C'''**); MCN-PV 10122 right tibia in anterior view (**D**); interpretive drawing of MCN-PV 10122 in anterior view (**D'**); MCN-PV 10122 in posterior view (**D''**); interpretive drawing of MCN-PV 10122 in posterior view (**D'''**); MNC-PV 10132 left tibia in anterior view (**E**); interpretive drawing of MNC-PV 10132 in anterior view (**E'**); MNC-PV 10132 in posterior view (**E''**); interpretive drawing of MNC-PV 10132 in posterior view (**E'''**); MCN-PV 10123 right fibula in anterior view (**F**); interpretive drawing of MCN-PV 10123 in anterior view (**F'**); MCN-PV 10123 in posterior view (**F''**); interpretive drawing of MCN-PV 10123 in posterior view (**F'''**). **Abbreviations:** **Ar**, anteromedial ridge; **F**, fossa possibly representing the origin of a *pedal dorsiflexor*; **Fi fl**, fibular flange; **Fi tb**, fibular tubercle; **Gr**, groove of unknown function; **Gr 1**, **Gr 2**, grooves of uncertain function; **Lr**, lateral ridge; **Mr**, medial ridge; **Pl r**, posterolateral ridge; **Pmr**, posteromedial ridge; **Prar f**, proximal articular facets; **R**, ridge of uncertain function; **Tb**, tubercle of uncertain function; **Tb q**, tubercle possibly for quadriceps insertion. Scale 1cm.

Figure 9. Morphotype II *Santacruzodon hopsoni*. MCN-PV 10190, left humerus in anterior view (**A**); interpretive drawing of MCN-PV 10190 in anterior view (**A'**); MCN-PV 10190 in posterior view (**A''**); interpretive drawing of MCN-PV 10190 in posterior view (**A'''**); MCN-PV 10173 right humerus in anterior view (**B**); interpretive drawing of MCN-PV 10173 in anterior view (**B'**); MCN-PV 10173 in posterior view (**B''**); interpretive drawing of MCN-PV 10173 in posterior view (**B'''**); MCN-PV 10184a left femur in anterior view (**C**); interpretive drawing of MCN-PV 10184a in anterior view (**C'**); MCN-PV 10184b right femur in anterior view (**D**); interpretive drawing of MCN-PV 10184b in anterior view (**D'**). **Abbreviations:** **Bi gr**, bicipital groove; **C**, crest between ventral and posterolateral surfaces of the femur; **Dc**, deltopectoral crest; **Ec**, ectepicondyle; **En**, entepicondyle; **Fa**, fossa probably representing adductor musculature insertion; **F ec**, ectepicondylar foramen;

Gt, greater tuberosity; **Gr**, groove of unknown function; **gr tr**, greater trochanter; **H**, head; **Lc**, lateral condyle; **Ld**, *latissimusdorsi*; **Lh**, dorsal lip of the humeral head; **L tr**, lesser trochanter; **Mc**, medial condyle; **R tm**, ridge possibly representing the insertion of the *teres minor*. Scale 1cm.

Figure 10. Cynodonts femura. MCN-PV 10143 (**A**); MCN-PV 10116 (**B**); MCN-PV 10128 (**C**); MCN-PV 10130 (**D**); MCN-PV 10309 (**E**); MCN-PV 10310 (**F**); *Diademodon* (**G**); *Pascualgnathus* (**H**); *Scalenodon* (**I**); *Massetognathus* (**J**); *Andescinodon* (**K**); *Exaeretodon* (**L**); *Traversodon* (**M**). Not Scale

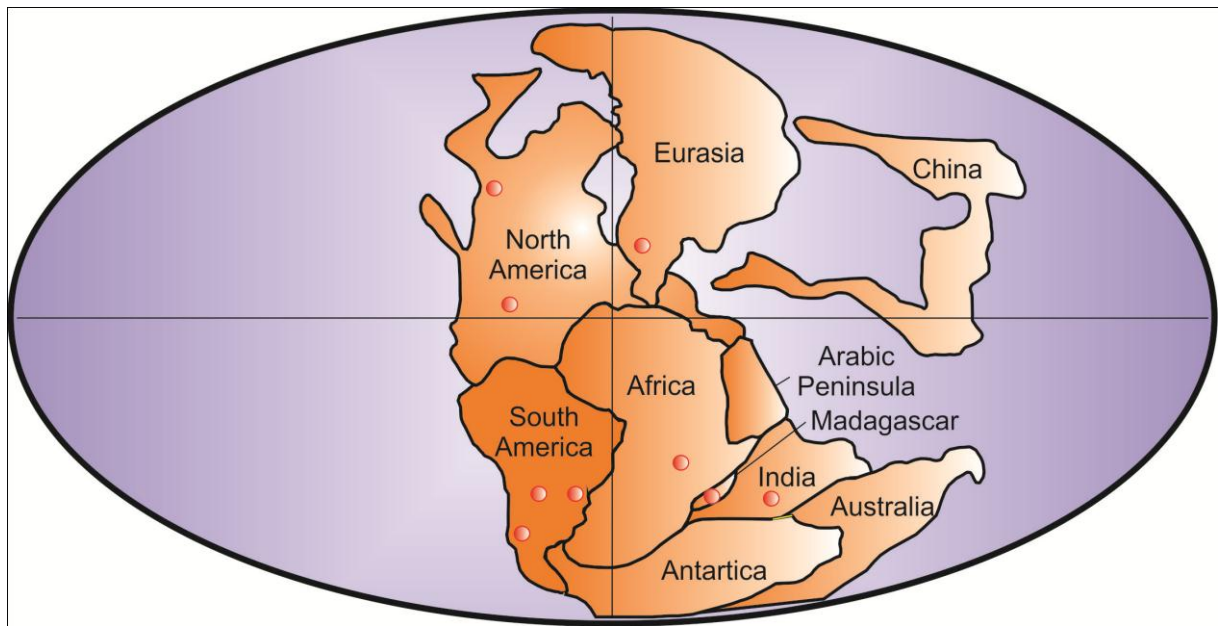


Figure 1.

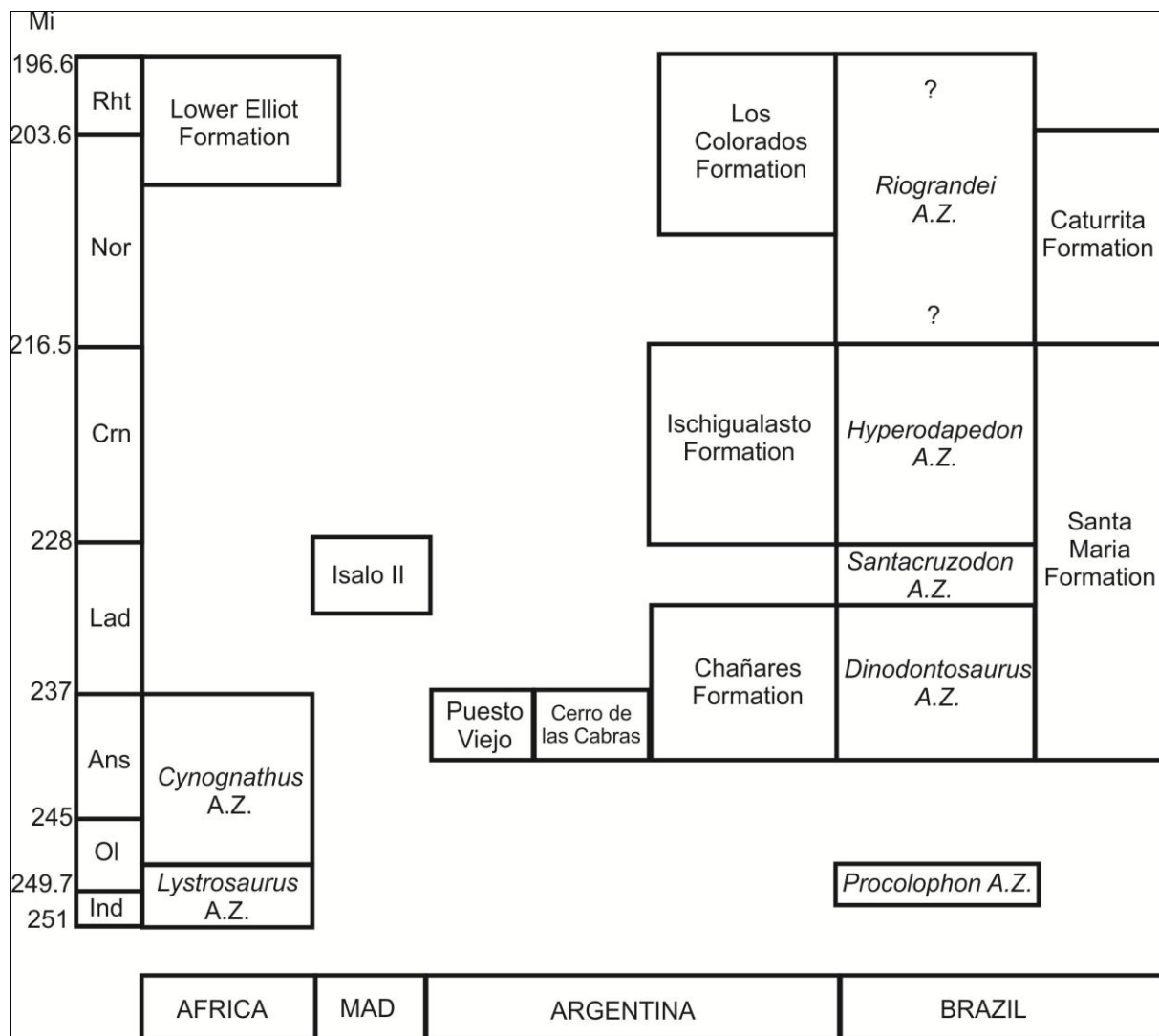


Figure 2.

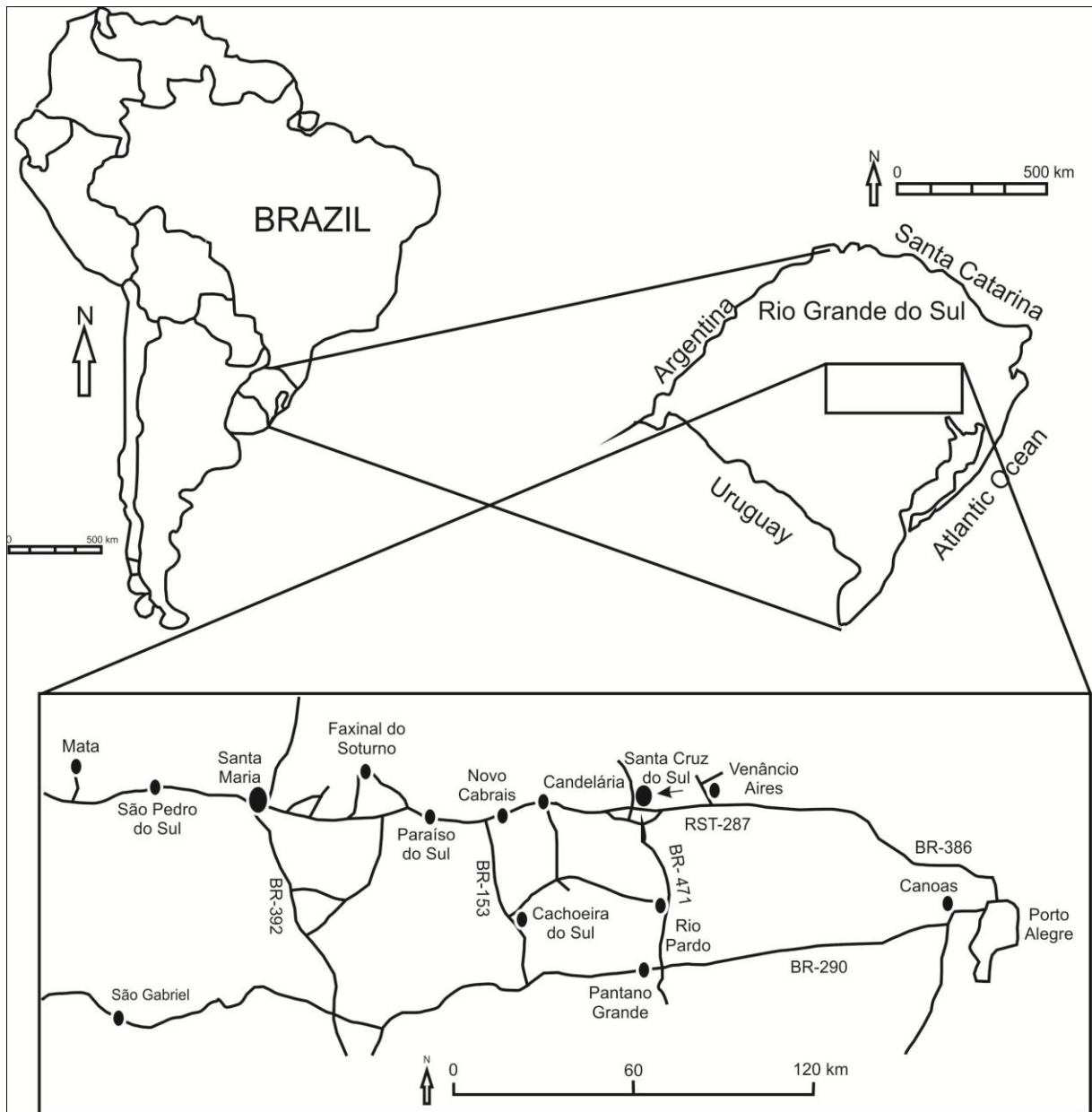


Figure 3.

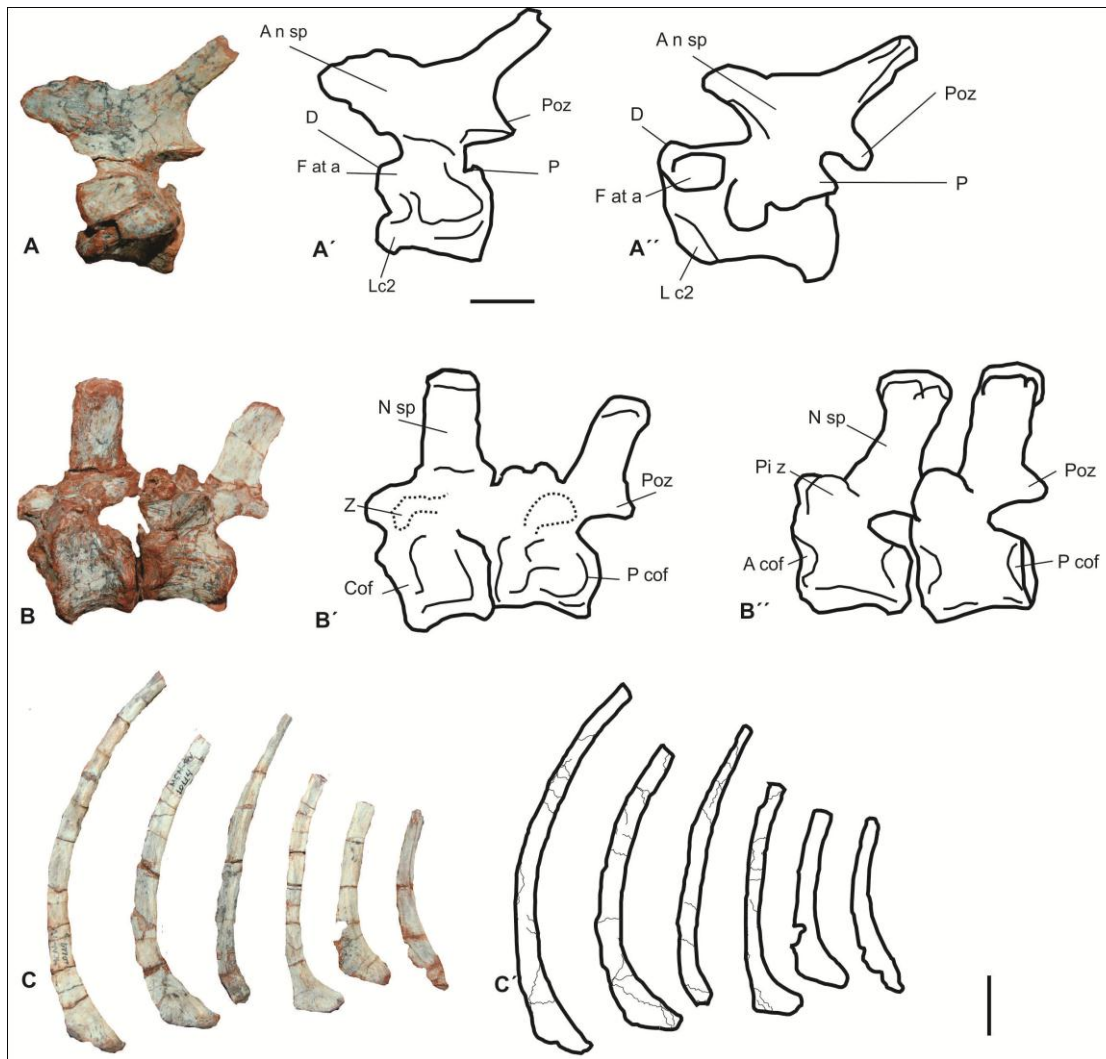


Figure 4.

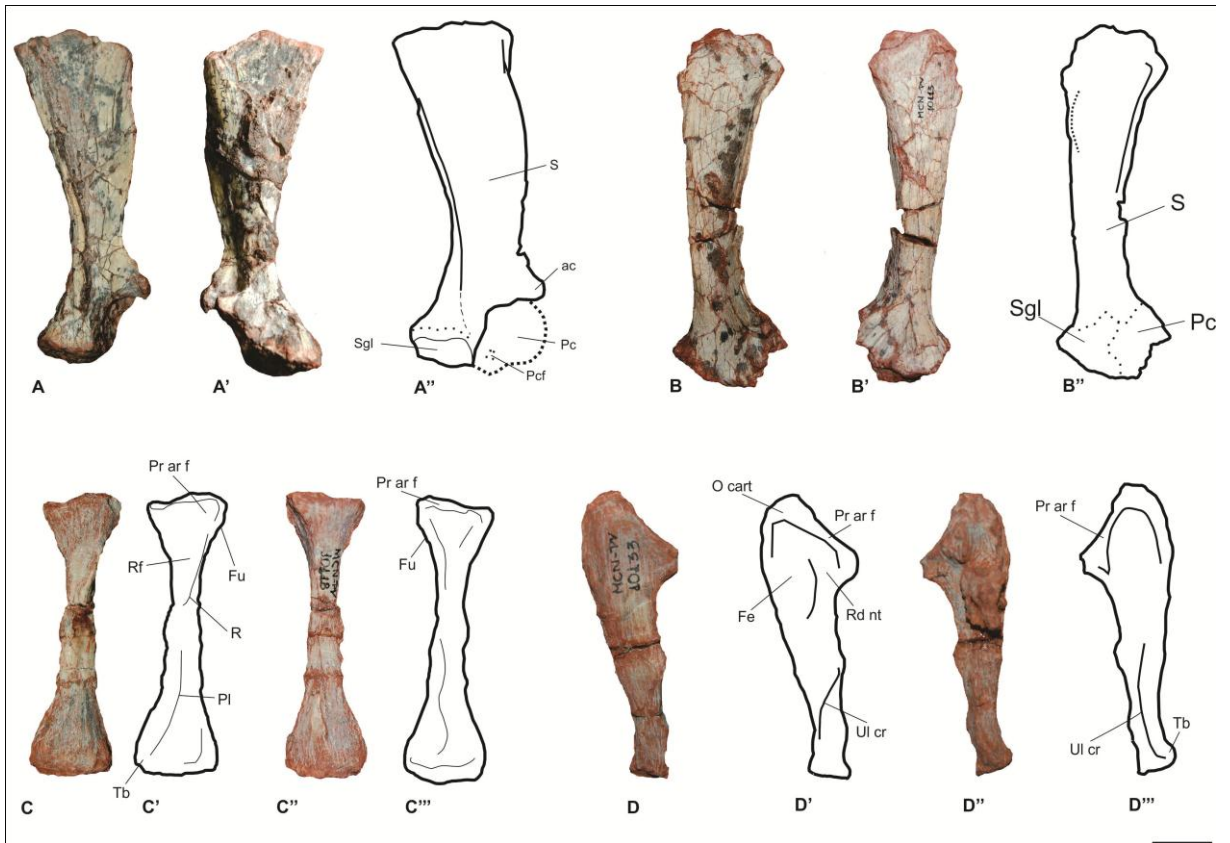


Figure 5.

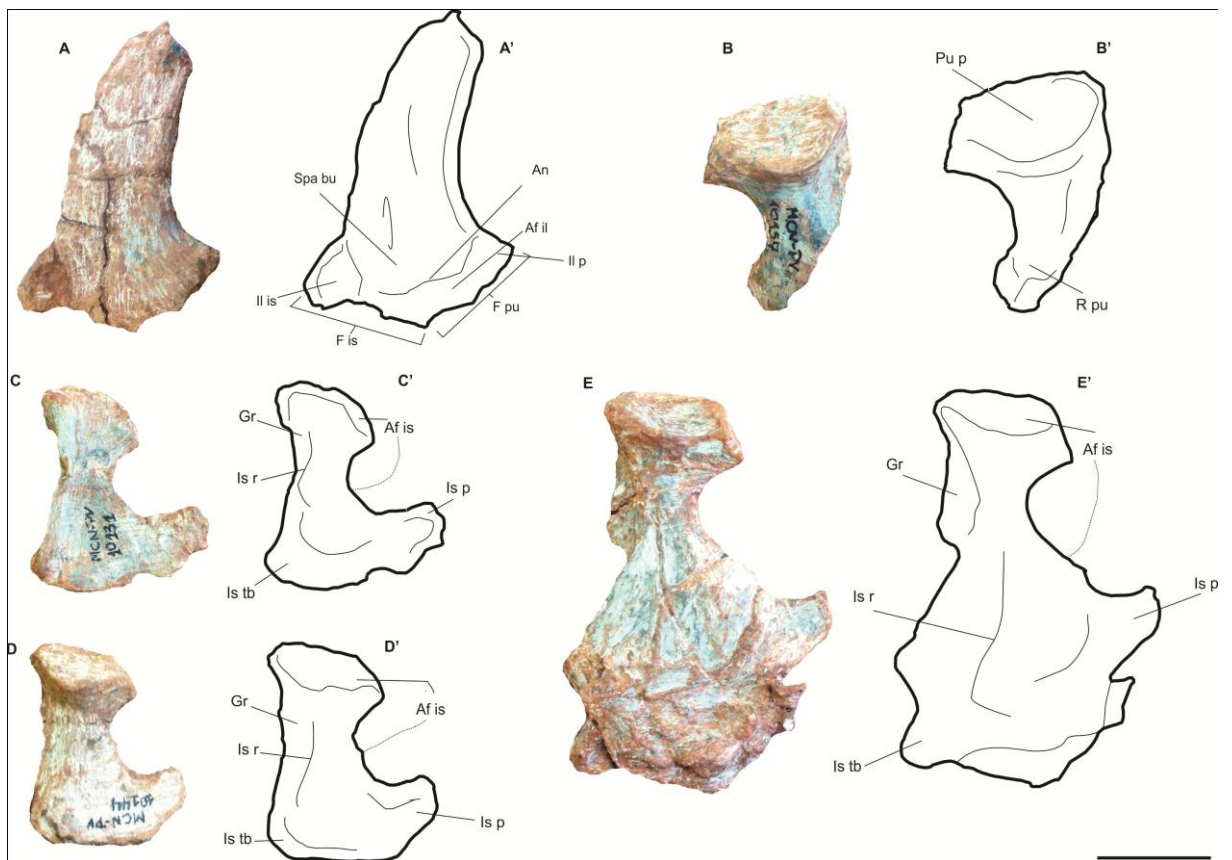


Figure 6.

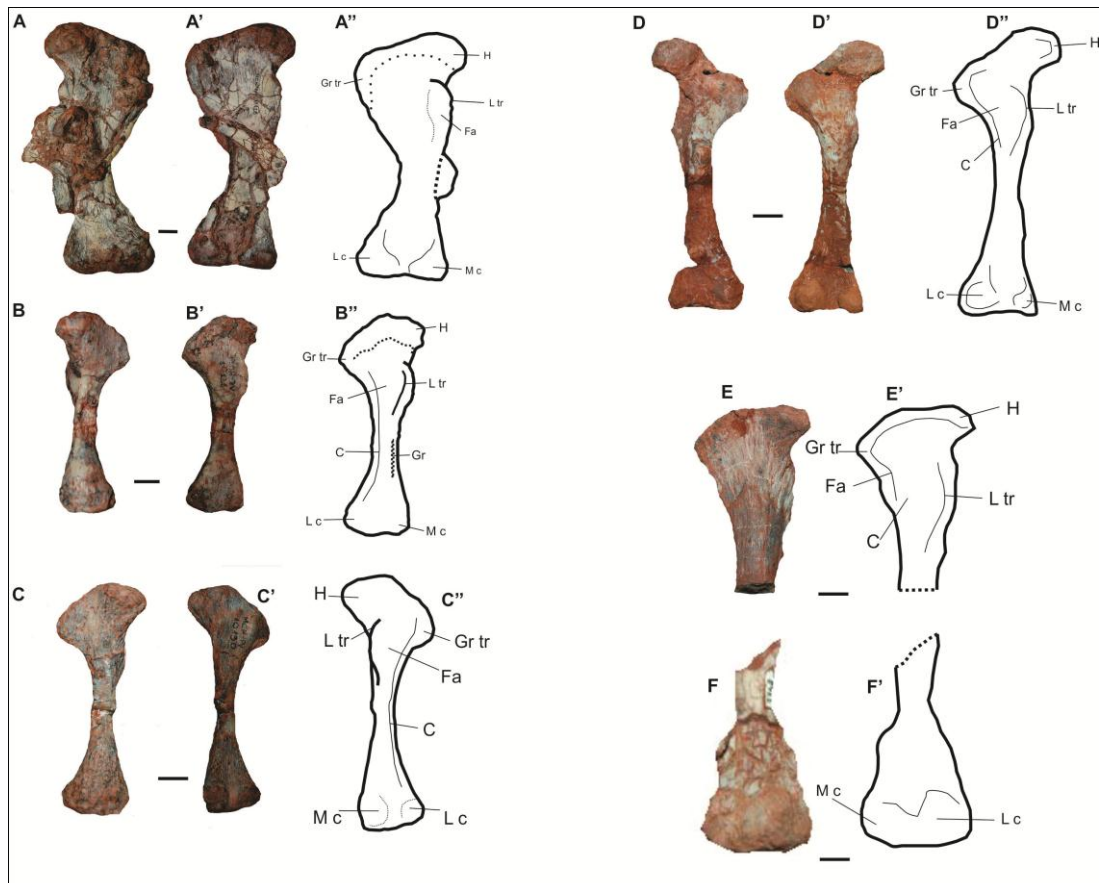


Figure 7.

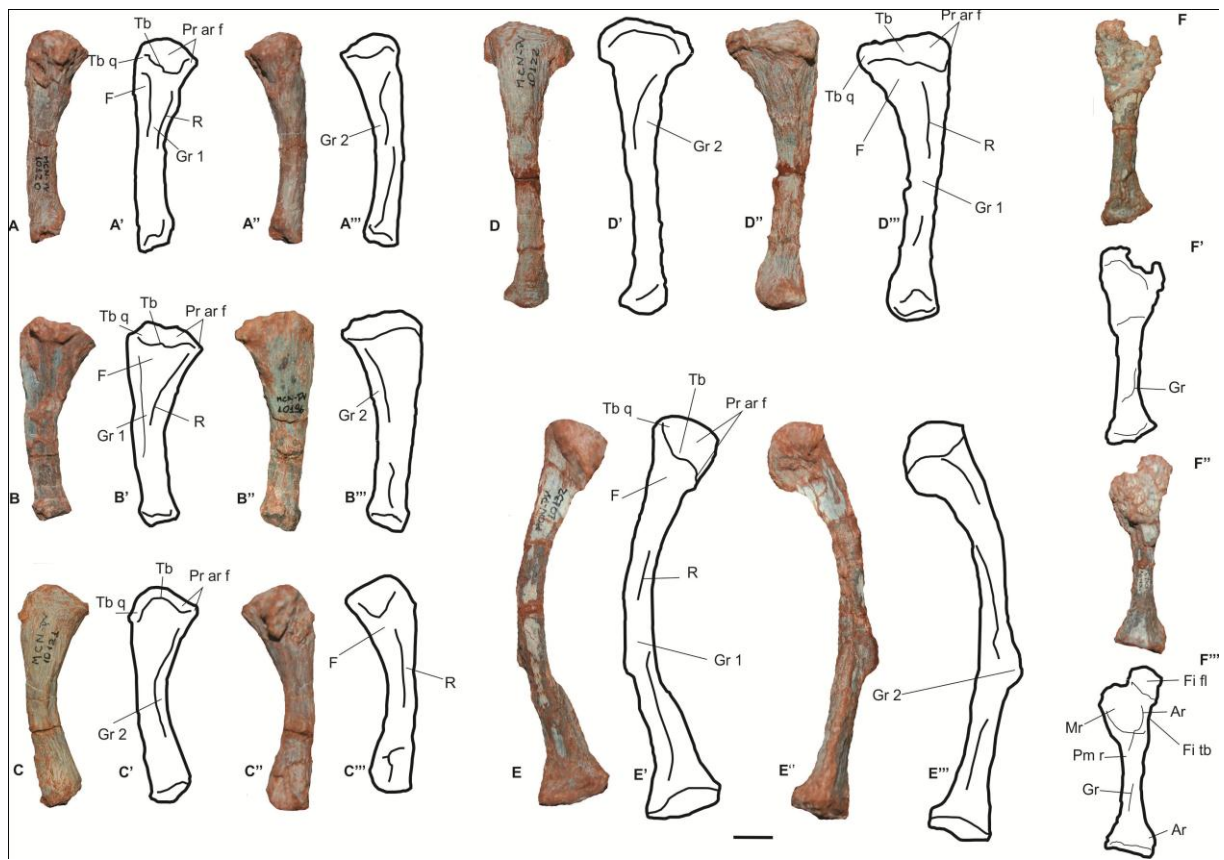


Figure 8.

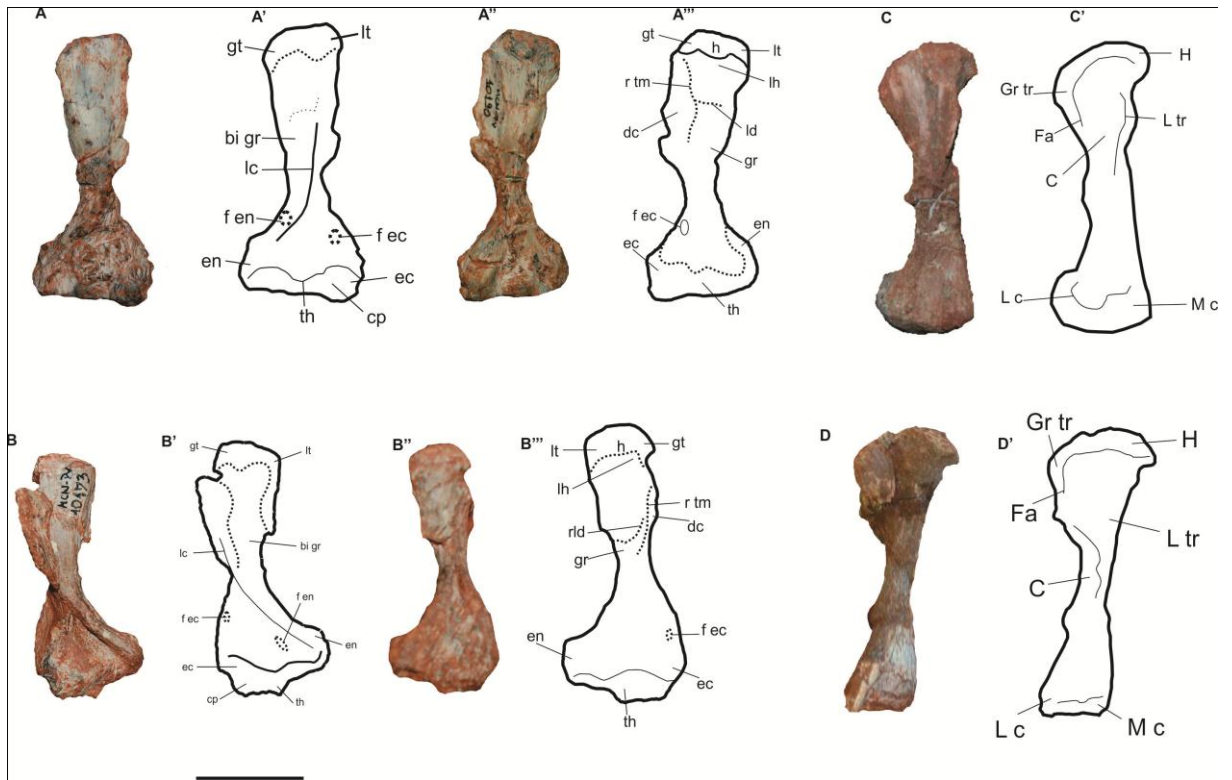


Figure 9.

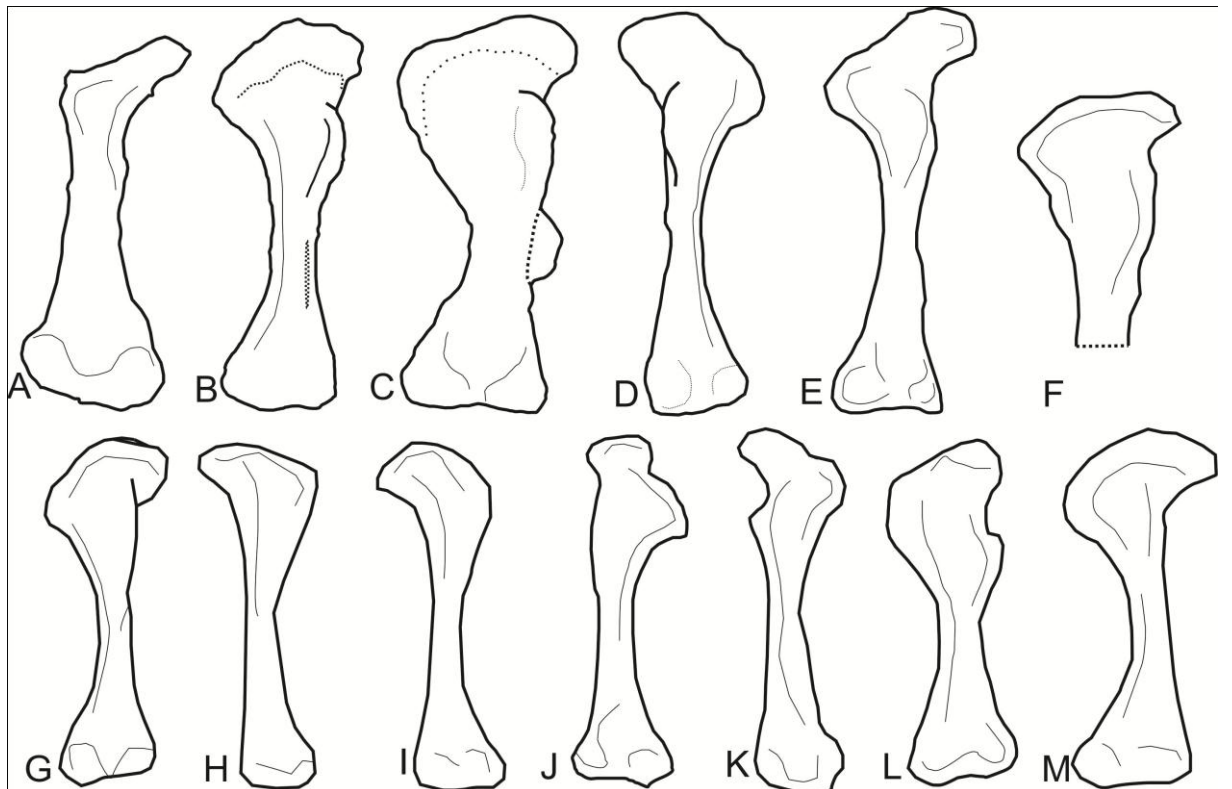


Figure 10

ANEXOS



ISSN 1516-1811

Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia
Edição Especial - Outubro/2013



**XXIII
CONGRESSO
BRASILEIRO DE
PALEONTOLOGIA**
15 a 18/10/2013 - Gramado, RS
I Simpósio de Paleontologia Brasil-Portugal

**Fósseis Brasileiros: Testemunhos da Deriva Continental
*Homenageando Wegener***

Boletim de Resumos

Editores
Ana Maria Ribeiro
Cecília Cunha Lana
Fernando Abdala
João Carlos Coimbra
Juliana Leme
Maria Judite Garcia

ASPECTOS MORFOLÓGICOS DO ESQUELETO PÓS-CRANIANO DE *MENADON* DO TRIÁSSICO-MÉDIO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

RICARDO SABOIA BERTONI^{1,2*}, ANA MARIA RIBEIRO¹ & FERNANDO ABDALA³

¹MCN, FZBRS, Porto Alegre, RS; ²Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil; ³Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa. ricardo.sbertoni@gmail.com, ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br, nester.abdala@wits.ac.za

O traversodontídeo *Menadon basairei* foi descrito a partir de crânio e mandíbula, provenientes de Isalo II, Madagascar, tendo sido descrito posteriormente alguns elementos pós-cranianos para a espécie. Na localidade de Schoenstädt, município de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul (Zona Assembleia de *Santacruzodon*) o táxon também foi registrado recentemente com base em material craniano e dentário. Materiais pós-cranianos estão sendo estudados e neste trabalho pela primeira vez são descritos para o Brasil, estando os mesmos depositados na Coleção Científica de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN/FZBRS). Trata-se de uma escápula direita, dois fêmures esquerdos, cinco vértebras cervicais, um complexo atlas-âxis e dois arcos do atlas, um direito e outro esquerdo. O intercentro do complexo atlas-âxis é transversalmente amplo e anteroposteriormente curto. A escápula apresenta o processo acromial projetado anteriormente e ligeiramente distalmente, o procoracóide projeta-se anterior e ligeiramente dorsalmente; sendo a fossa supracoracóide bastante profunda. O fêmur apresenta a cabeça bastante desenvolvida e individualizada; o trocânter maior bem desenvolvido, projetando-se lateralmente atingindo quase ao mesmo nível da cabeça; o trocânter menor apresenta a fossa de inserção da musculatura adutora bastante profunda situando-se lateralmente ao trocânter menor; sendo a fossa para inserção do músculo *puboischiofemoralis* bem demarcado. Os espécimes aqui descritos foram comparados com o espécime FMNH PR 2444 de *M. basairei*, mostrando-se morfologicamente similares e diferindo de *Massetognathus*, *Exaeretodon*, *Pascualgnathus* e *Chiniquodon*. O estudo mais detalhado do pós-crânio de *Menadon* contribuirá para a diagnose da espécie para o Brasil e posteriores comparações anatômicas com outros cinodontes. [*Mestrado/CAPES]

SOBRE O FÊMUR DE *SANTACRUZODON HOPSONI* ABDALA & RIBEIRO, 2003RICARDO SABOIA BERTONI^{1,2*}, ANA MARIA RIBEIRO¹ & FERNANDO ABDALA¹

¹MCN, FZBR, Porto Alegre, RS, ²Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil.
³Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa. ricardo.sbertoni@gmail.com,
 ana.ribeiro@fzbr.rs.gov.br, fester.abdala@wits.ac.za

Na localidade de Schoenstatt, município de Santa Cruz do Sul, estado do Rio Grande do Sul (Zona Assembleia de *Santacruzodon*), encontra-se uma fauna meso-triássica com expressiva predominância

213



de cinodontes não mamalianos. Com base em material craniano e dentário coletados, já foram reportados os cinodontes *Santacruzodon hopsoni*, cf. *Massetognathus*, cf. *Probatognathus*, *Chimiquodon* e *Menadon*, enquanto que o abundante material pós-craniano coletado dessa localidade ainda não foi estudado. Diante disto, o presente trabalho tem por objetivo iniciar a descrição dos restos pós-cranianos do cinodonte *Santacruzodon hopsoni*. O material estudado corresponde a três fêmures (dois direitos e um esquerdo) e está depositado na Coleção Científica de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Um dos espécimes se encontra associado a crânios de *S. hopsoni*, sendo que no bloco apenas restos de *S. hopsoni* estão presentes, enquanto os outros mostram-se idênticos a este, o que permite uma prévia identificação taxonômica como *S. hopsoni*. O fêmur apresenta, em aspecto geral, um alargamento nas duas extremidades, estreitando-se gradualmente na sua porção mais medial, diferenciando-se de *Menadon*, *Massetognathus*, *Pascualgnathus* e *Chimiquodon*, onde o corpo do osso se apresenta bem mais estreito nas suas extremidades e *Exaeretodon* que mantém uma largura padrão, sem nítido estreitamento medial. Proximalmente há uma superfície descontínua entre a cabeça e o trocânter maior, sendo este mais delgado em relação aos fêmures de *Menadon*, *Massetognathus* e *Chimiquodon*. A cabeça é bastante desenvolvida e incipiente, porém, pouco individualizada em relação ao corpo do osso, enquanto o trocânter maior forma uma protuberância dirigida distalmente, diferenciando-se de *Massetognathus*, *Exaeretodon* e *Chimiquodon*, onde a cabeça femoral apresenta-se com maior individualização em relação ao corpo do fêmur. O trocânter menor, é bastante pronunciado, estendendo-se próximo-ventro-medialmente, alcançando quase 40% da largura do osso, o que o diferencia de *Exaeretodon* e *Menadon*. A fossa intertrocântica mostra-se marcadamente profunda em relação ao tamanho geral do fêmur, diferentemente de *Exaeretodon*. A fossa para inserção do músculo *puboischiofemorais* é pouco desenvolvido, diferentemente de *Menadon*. Outros materiais pós-cranianos ainda serão descritos em futuros trabalhos, o que contribuirá para melhor diagnosticar a espécie, além de proporcionar dados para futuros estudos biomecânicos e comportamentais. [*Mestrado/CAPES]



Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da SBP
Ano 28, no. 66
2013

NOVAS INFORMAÇÕES ACERCA DA ANATOMIA CRANIANA DE
SANTACRUZODON HOPSONI ABDALA & RIBEIRO, 2003.
New information about the cranial anatomy of Santacruzodon hopsoni.

RICARDO SABOIA BERTONI* & ANA MARIA RIBEIRO

Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBR5), Brasil.

*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brasil

ricardo.sbertoni@gmail.com, ana-ribeiro@fzb.rs.gov.br

O traversodontídeo *Santacruzodon hopsoni* foi proposto a partir de uma porção anterior de crânio e mandíbula coletado na localidade Schoentätt, município de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil (Triássico Médio, Formação Santa Maria, Zona de Associação *Santacruzodon*). Material mais completo, coletado na mesma localidade e depositado na Coleção de Paleovertebrados do MCN da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul sob o número MCN-PV 10184, oferece novas informações acerca dessa espécie. O material consiste de dois crânios, duas mandíbulas e ossos pós-cranianos. Um dos crânios exibe os pós-caninos superiores com a crista anterior pequena

53

PALEONTOLOGIA EM DESTAQUE N° 66

e uma série de cúspides cingulares, três cúspides labiais e uma cúspide posterior desenvolvida representando mais que a metade do tamanho da crista labial, permitindo atribuir o espécime a *Santacruzodon*. A porção posterior do nasal é mais larga que a anterior, o frontal mostra sua largura máxima compreendendo o total da região inter-orbitária, o pós-orbital forma o ângulo ântero-medial da fenestra temporal, com boa exposição dorsal na barra intertemporal; a borda anterior da fossa sub-temporal é formada por uma extensão ventral do jugal, apresentando uma projeção ventral circular, bastante desenvolvida no processo suborbital; o esquamosal forma a porção posterior do arco zigomático, sendo que a grande extensão da borda superior desse sutura-se ao jugal. Os parietais estendem-se à altura dos pré-frontais, formando uma crista sagital bastante alta sem a presença de forame parietal. A próxima etapa do trabalho será o estudo do material pós-craniano, que proverá importantes informações sobre o táxon. [*Bolsista CAPES]

ATA Nº 679

A comissão abaixo assinada tendo examinado a Dissertação de Mestrado do aluno **RICARDO SABOIA BERTONI**, intitulada “**MORFOLOGIA PÓS-CRANIANA DE CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE SANTACRUZODON, TRIÁSSICO MÉDIO DO RIO GRANDE DO SUL, BACIA DO PARANÁ, BRASIL**”, atribui os seguintes conceitos:

Profa. Dra. Graciela Piñero (Universidad de La República – Facultad de Ciências - Uruguay)

CONCEITO: “A” (EXCELENTE)

Prof. Dr. Jorge Ferigolo (Museo de Ciências Naturais – Fundação de Zoobotânica do RGS)

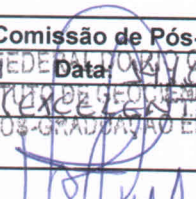
CONCEITO: “A” (EXCELENTE)


Profa. Dra. Marina Bento Soares (PPGGEO/UFRGS)

CONCEITO: “B” (BOM)

Porto Alegre, de de 2014.

Homologação pela Comissão de Pós-Graduação.	
Ata nº 679	Data: 14/07/2014
Conceito Final: A (EXCELENTE)	
Rubrica: PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS	


Roberto Martins Pereira
Secretário
Identificação Única 003356729

ANEXO I	
Título da Dissertação/Tese:	
Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil.	
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA	
Autor: RICARDO SABOIA BERTONI	
Orientador: DRA. ANA MARIA RIBEIRO	
Examinador: DR. JORGE FERIGOLO	
Data: 16/01/2014	
Conceito: A, excelente	
PARECER:	
<p>Excelente trabalho em um tema muito complexo, qual seja tentar correlacionar o material pós-craniano, ao craniano/dentários, nos cinodontes. O autor deve ter mais atenção com o português, e com a clareza das frases. As correções e sugestões estão anotadas no próprio texto.</p>	
Assinatura: 	Data: 22/01/2014
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	

ANEXO I
Título da Dissertação/Tese:
Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil.
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA
Autor: RICARDO SABOIA BERTONI
Orientador: DRA. ANA MARIA RIBEIRO
Examinador: DRA. GRACIELA PIÑEIRO
Data: 16/01/2014
Conceito: A (Excelente)
PARECER:
<p>El trabajo realizado para esta tesis por el estudiante Lic. Ricardo Bertoni es importante, no sólo porque constituye un estudio anatómico-comparativo y sistemático sumamente detallado de los cinodontes no mamalianos del Triásico de Brasil, sino porque a su vez pone en evidencia la valiosa contribución que significa el conocimiento del postcráneo en la búsqueda de relaciones entre los miembros de este grupo de sinápsidos en particular y de los tetrápodos en general.</p> <p>No obstante algunos errores mínimos que fueron marcados en el pdf adjunto y que pueden ser corregidos rápidamente por el estudiante, así como también algunos comentarios específicos que incluiré seguidamente (y que podrán ser tenidos en cuenta o no para la mejora del manuscrito enviado), el trabajo de Bertoni es ajustado a los requerimientos de una tesis de Maestría y debe ser aprobado. Quisiera destacar especialmente las siguientes consideraciones:</p> <p>1-Una mejor valoración de las conclusiones hubiera sido posible en el caso de que ellas estuvieran incluidas en el texto de la tesis, y no solamente en el manuscrito, el cual, al haber sido ya enviado a una revista, será evaluado por los revisores que los editores consideren convenientes y adecuados.</p> <p>2-El estudio realizado dejó en evidencia dos aspectos que considero, no fueron adecuadamente destacados en el trabajo:</p> <p>A) La presencia de elementos craneanos en los sitios donde fueron colectados los materiales postcraneanos estudiados fueron importantes para realizar una identificación taxonómica más certera de los mismos.</p> <p>B) No obstante, fue relevante la existencia de descripciones previas de elementos postcraneanos para realizar comparaciones más detalladas y así llegar a conclusiones mejor fundamentadas. En el caso donde no se contaba con información previa, fue fundamental la presencia de elementos craneanos que orientaron la investigación en cuanto al reconocimiento de los taxones y a su vez generaron una base de datos</p>

que podrá ser usada para futuros investigadores dentro del área temática.

Muy cordialmente,
Graciela Piñeiro



Assinatura:
Data: 19/01/2014

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I
Título da Dissertação/Tese:
Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i>, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil.
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA
Autor: RICARDO SABOIA BERTONI
Orientador: DRA. ANA MARIA RIBEIRO
Examinador: DRA. MARINA BENTO SOARES
Data: 16/01/2014
Conceito: B
PARECER:
<p>O trabalho apresentado reveste-se de importância, uma vez que apresenta a descrição de materiais pós-cranianos atribuídos a dois táxons de traversodontídeos – <i>Santacruzodon</i> e <i>Menadon</i> – reconhecidos para a Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i> apenas com base cranianos, mandibulares e dentários. O artigo apresentado tem bom nível para ser publicado na Revista Brasileira de Paleontologia.</p> <p>A seguir são feitas algumas considerações sobre o texto integrador e o artigo científico.</p> <p>Ao longo de todo o texto integrador são percebidos muitos erros de digitação e problemas no uso de vírgulas, o que prejudica a leitura. Outro problema detectado refere-se à falta de homogeneidade quanto ao uso de certos termos, que aparecem escritos de formas diferentes ao longo do texto. Como exemplo, pode-se citar: therápsidos, terápsidos, terápsidas e therápsidas; sinápsidas e sínápsidos; Schönstatt e Schoenstatt. Erros de grafia de nomes de táxons também aparecem, como por exemplo: Dycinodontia ao invés de Dicynodontia. Isso tudo denota certo descuido da parte do autor sobre a apresentação final do trabalho.</p> <p>No resumo, mesmo que “reptilianos” tenha sido escrito entre vírgulas, não é recomendável que ainda se use uma vinculação aos répteis para o clado sínápsida (o que remete ao termo ultrapassado e em desuso: “répteis mamaliaformes”), já que as duas linhagens divergiram há mais de 300 Ma. Na verdade, as características “reptilianas” dos sínápsidos são características de amniotas, conservativas nos dois clados.</p> <p>Na figura 3 e na página 17 é estabelecida a data de 170 Ma para o último registro de</p>

cinodonte não mammaliano, entretanto, dois achados do Cretáceo Inferior mostram que a amplitude estratigráfica do grupo é maior que isso (ver Watabe, M., Tsubamoto, T., & Tsogtbaatar, Kh. 2007. A new tritylodontid synapsid from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (2): 263–274; Musser A.M., Z.-X. Luo, A.G. Martinelli, M.C. Lamanna, V. Weisbecker, S. Wroe, & S.W. Salisbury. 2009. First Australian non-mammalian cynodont: New evidence for the unusual nature of Australia's Cretaceous Vertebrates. 12th Conference on Australasian Vertebrate Evolution, Paleontology and Systematics, Abstract: 38). Também na página 17, a afirmação de que cinodontes não-mamalianos não são encontrados na Austrália está desatualizada, conforme Musser *et al.*, 2009).

Na página 15, o autor esqueceu-se de incluir Anomodontia basal (*Tiarajudens*) dentre os terápsidos conhecidos para o Brasil.

A figura 5 está baseada na escala temporal de Gradstein e Ogg de 2004. Cartas estratigráficas mais recentes mostram modificações dentro do Triássico (ver ICS 2012; 2013), posicionando o início do Carniano para 237 Ma (antes este era a datação do início do Ladiniano). Assim, a figura 5 deveria ter sido atualizada, e as ZAs, reposicionadas. Esse comentário vale também para todas as menções feitas sobre a idade da Zona de Associação de *Santacruzodon*.

No item 1.1 CYNODONTIA, sente-se a falta de um cladograma mostrando as relações dentro do Clado. O cladograma apresentado na página 15 é um cladograma mais geral de Synapsida e não fornece informações suficientes. A falta do cladograma é sentida quando o autor começa a falar das diversas famílias, e utiliza termos como Eucynodontia, Cynognathia e Probainognathia, sem contextualizá-los filogeneticamente.

Na página 22, o autor afirma que “nos tritylodontídeos são bem conhecidos apenas caracteres crânio-mandibulares e dentários que os aproximam dos mamíferos”. Isso não é correto, visto que o que se conhece do pós-crânio desta família também atesta uma condição “mammaliana”. Sobre este ponto, o autor se contradiz quando apresenta (na página 31) a lista de cinodontes com restos pós-cranianos já estudados, a qual inclui *Oligokyphus* e *Kayentatherium*.

Ainda sobre o item 1.1, as feições pós-cranianas mais detalhadas sobre os traversodontídeos deveriam ter sido incluídas no item 1.2. Da forma com as características da família estão apresentadas, parece que nada de esqueleto pós-craniano é conhecido.

No item 1.2.2. deveria aparecer a menção do trabalho de Liu que propõe a sinonímia entre *Exaeretodon argentinus* e *Ischignathus sudamericanus* (ver Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. *Revista*

Brasileira de Paleontologia 10 (2): 133–136).

No item 1.3. Faltou mencionar *Brasilitherium riograndensis* (ver Bonaparte, J.F., Bento Soares, M., & A.G. Martinelli. 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2012(2): 5-30).

As legendas das figuras 9 e 10 deveriam especificar as vistas dos fêmures e úmeros apresentados.

No item 1.5.1 MATERIAL é apresentada uma lista com os materiais estudados. Cada espécime tem um número de coleção distinto e em nenhum momento fica claro quais espécimes estavam em associação originalmente. Nenhuma fotografia dos materiais, ainda em associação, é apresentada e nenhum comentário tafonômico é desenvolvido. Também não fica claro como foi feita a identificação dos espécimes e sua relação com *Santacruzodon* e *Menadon*. Além disso, aparecem mais de 20 espécimes ditos estudados, relacionados a restos de crânio, mandíbula e dentes que jamais são mencionados no trabalho (incluindo o artigo).

Especificamente sobre o artigo, este vai passar por um corpo de revisores que irão contribuir no seu formato final. Todavia cabem algumas considerações.

Middle Triassic no título deveria ser alterado para Upper Triassic, assim como as menções sobre idade ladiniana, alteradas para Carniana.

Cuidado no emprego de certos termos com forte significado filogenético: nunca foram reportados Mammaliaformes na ZA de *Riograndia* (p. 67)! Mammaliaformes *sensu* Rowe (e outros) inclui o último ancestral comum de *Sinoconodon*, *Morganucodon* e Mammalia e todos os seus descendentes. Além disso, novamente aparece o descuido na não homogeneidade da terminologia empregada. Na mesma página 67, está escrito non-mammaliaform cynodonts e non-mammalian cynodonts. Não são sinônimos! Na página 69: non-mammals cynodonts ...

Na página 66 é dito que três diferentes traversodontídeos são conhecidos para a *Santacruzodon* AZ, incluindo *Menadon* sp. Logo adiante na página 69 é mencionado *Menadon besairei*. Novamente problema de uniformização de

terminologia.


Na página 68, incluir *Brasilitherium* como tendo materiais pós-cranianos conhecidos.

Pág. 69, é dito que materiais cranianos de *Menadon besairei* e de *Santacruzodon hopsoni* foram coletados juntos com elementos pós-cranianos, em áreas restritas do afloramento. Assim como no texto integrador, não fica claro no artigo quais elementos estavam em associação, tampouco como estes encontravam-se dispostos nestas áreas restritas onde foram encontrados. Além disso, nenhuma menção aos critérios de identificação dos materiais cranianos, mandibulares e dentários, que balizaram a vinculação taxonômica dos elementos pós-cranianos é feita.

À parte essas observações, e outras menores que não foram mencionadas, a descrição anatômica está bem desenvolvida, assim como as comparações. E o artigo está bem ilustrado. Assim como no texto integrador fica a sugestão para a atualização das datações e reposicionamento das ZAs na figura 2 do artigo.

Com base em todas as considerações acima apresentadas, atribuo conceito B à esta Dissertação de Mestrado.

Assinatura:



Data: 07/02/2014

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: