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

CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT

ORIENTADOR – Profª. Drª. Marina Bento Soares
CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli

Porto Alegre, 2024

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

CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT

ORIENTADOR – Profª. Drª. Marina Bento Soares
CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli

BANCA EXAMINADORA
Drª. Ana Maria Ribeiro - Museu de Ciências Naturais, Secretaria de Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil;
Dr. Felipe Lima Pinheiro – Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Brasil.
Drª. Lilian Pagliarelli Bergqvist – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.

Tese de Doutorado apresentada como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre, 2024

CIP - Catalogação na Publicação

Schmitt, Maurício Rodrigo
CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL / Maurício Rodrigo Schmitt. -- 2024.
319 f.
Orientadora: Marina Bento Soares.

Coorientador: Agustín Guillermo Martinelli.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS, 2024.

1. Cynodontia. 2. Gomphodontosuchinae. 3. Triássico. 4. Sistemática Filogenética. 5. Taxonomia. I. Bento Soares, Marina, orient. II. Martinelli, Agustín Guillermo, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).



Dedico esta tese à Olga Schäfer (in memorian) e a todos os meus avôs e avós, por todo o apoio e incentivo ao longo da minha formação, que por muitas vezes superou até mesmo minha própria motivação.

AGRADECIMENTOS

Ao longo de cinco anos, uma pandemia, um governo negacionista e diversas dificuldades, muitas pessoas cruzaram meu caminho e contribuíram para a realização deste doutorado, talvez não agradeça todas nominalmente, mas todas sabem quem são e que sou grato a todos pela ajuda ao longo desses anos, seja diretamente para a realização deste trabalho, seja pela amizade ao longo do tempo, que com certeza, contribuiu muito ao longo do doutorado.

Nominalmente, gostaria de começar agradecendo meus orientadores, Profa. Marina e Agustín, que nestes anos me orientaram e contribuíram para a minha formação, o que reconheço que não foi nem um pouco simples. Ao Prof. Schultz, que por vezes fez um papel de orientador e contribuiu enormemente para a realização destes trabalhos e para a minha formação. A todos os integrantes do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, sejam eles do passado ou do presente, em especial todos que conviveram comigo ao longo do tempo, Francesco, Dória, Caio, Murilo, Lucca, André, Thiago, Murilo, Brodsky, Paulo, Voltaire, Tomaz, Morgan, Felipe Pinheiro, Elver, Fábio Veiga, Marcel Lacerda, Flavio Pretto, dentre dezenas de outros.

Aos curadores e pesquisadores das coleções que visitei neste período, Marco Brandalise, Ana Maria Ribeiro, Leonardo Kerber, Flávio Pretto, Rodrigo Muller, Carlos Rodrigues, Átila da Rosa, Rodrigo Horodisky, Carol Hoffman, Heitor Francischini, Belarmino, Silvia Taschetto e Jéferson Saurin.

Aos revisores e editores que contribuíram muito para a publicação do primeiro artigo da tese. Ao Felipe Pinheiro, Leonardo Kerber e Flávio Pretto pela edição do volume especial sobre o Triássico da revista The Anatomical Record, e pelo convite para a submissão do trabalho. Aos membros da banca, por terem aceito participar de mais essa etapa da minha formação, Lilian Bergqvist, Felipe Pinheiro e Ana Maria

André Luis de Gasper, por me receber novamente em Blumenau e no Herbário FURB. Todos os bolsistas e equipe do Herbário, pelos últimos meses de convívio e pelo apoio na finalização desta tese, em especial à Giesta, Natália e Gabriel.

A toda a minha família, que entre idas e vindas contribuiu para a construção e realização deste trabalho, seja desde a graduação com ajuda em campos, ou apenas com o apoio, tão necessário ao longo destes anos.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Geociências pela oportunidade de realizar meus trabalhos e por ter me recebido na instituição, e em nome deste, a todos da secretaria do PPG e do IGEO. À CAPES pela bolsa de doutorado que me

permitiu dedicar todos esses anos à minha formação e pesquisa. Ao CNPq, que por meio de bolsas de auxílio, sejam diretamente em meu nome ou aos orientadores, permitiu a realização de muitas atividades de campo e o financiamento de diversas etapas das pesquisas.

Por último, mas a mais importante, agradeço à Cris, que desde o início do mestrado me apoia e sempre contribuiu para todos os trabalhos, seja cuidando das coisas durante as viagens de campo, seja me obrigando a focar no trabalho, principalmente nos últimos meses de escrita.

RESUMO

Cynodontia é um clado de Synapsida cuja história evolutiva se estende desde o final do Permiano até o presente, englobando todos os mamíferos e inúmeros de seus precursores extintos. Durante o Triássico, os cinodontes não-mammaliaformes, um agrupamento parafilético menos relacionados à Mammalia, tiveram seu apogeu de diversidade. Um dos mais especiosos clados de Cynodontia é Traversodontidae, grupo de formas herbívoras e onívoras de médio a grande porte, com dentes pós-caninos alargados lábio-lingualmente (gonfodontes). Dentre os traversodontídeos, o clado mais derivado é Gomphodontosuchinae, que inclui formas historicamente importantes, como o primeiro traversodontídeo descrito, *Gomphodontosuchus brasiliensis*; o único cinodonte não-mammaliaforme com dentição hipsodonte, *Menadon besairiei*; e formas bioestratigraficamente importantes, como *Exaeretodon* spp. Esta tese tem como objetivo contribuir para o conhecimento sobre os Gomphodontosuchinae da Supersequência Santa Maria (Triássico Médio a Superior do Brasil), uma das unidades mais importantes para o estudo do grupo no mundo. A tese é apresentada na forma de integração de artigos científicos, acompanhada de um Texto Integrador contendo um estado da arte sobre cinodontes, com ênfase em Gomphodontosuchinae. Os dois artigos científicos que compõem a parte principal desta tese trazem novas informações anatômicas e filogenéticas sobre os integrantes do clado. O primeiro artigo descreve uma nova espécie de Gomphodontosuchinae, *Santagnathus mariensis*, da Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*, além de reavaliar e defender a validade da espécie *Proexaeretodon vincei*, um Gomphodontosuchinae descrito nos anos 1960 e historicamente tido como sinônimo de *Exaeretodon argentinus*. O segundo artigo revisa características anatômicas cranianas de *Protuberum cabralense*, um Gomphodontosuchinae com estruturas únicas entre os Cynodontia. Concluímos que a espécie não corresponde a um Gomphodontosuchinae, mas a um táxon mais basal dentro de Traversodontidae, o que é reforçado pela série de caracteres plesiomórficos da espécie. Adicionalmente, descrevemos as cavidades internas de *Protuberum* e *Santagnathus*, contribuindo para o entendimento da evolução do encéfalo dos Traversodontidae. Os resultados desta tese trazem novas informações significativas sobre as relações internas dos traversodontídeos Gomphodontosuchinae, assim como uma nova interpretação dos caracteres morfológicos do clado.

Palavras-chave: Cynodontia, Traversodontidae, Gomphodontosuchinae, Supersequência Santa Maria, Bacia do Paraná

ABSTRACT

Cynodontia is a clade of Synapsida whose evolutionary history extends from the end of the Permian to the present, encompassing all mammals and numerous of their extinct forerunners. During the Triassic, non-mammaliaform cynodonts, a paraphyletic grouping less closely related to Mammalia, reached their peak in diversity. One of the most specious clades of Cynodontia is Traversodontidae, a group of medium- to large-sized herbivorous and omnivorous species with post-canine teeth that are expanded labio-lingually (gomphodonts). Among the traversodontids, the most derived clade is Gomphodontosuchinae, which includes historically significant forms, such as the first described traversodontid, *Gomphodontosuchus brasiliensis*; the only non-mammaliaform cynodont with hypsodont dentition, *Menadon besairiei*; and biochronologically important forms such as *Exaeretodon* spp. This thesis aims to contribute to the knowledge of Gomphodontosuchinae from the Santa Maria Supersequence (Middle to Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil), one of the most important units for the study of the group worldwide. The thesis is presented in the form of integrated scientific articles, accompanied by an Integrative Text that provides a state of the art on cynodonts, with an emphasis on Gomphodontosuchinae. The two scientific articles that constitute the main part of this thesis provide new anatomical and phylogenetic information about the members of the clade. The first article describes a new species of Gomphodontosuchinae, *Santagnathus mariensis*, from the *Hyperodapedon* Assemblage Zone, and re-evaluates and defends the validity of *Proexaeretodon vincei*, a Gomphodontosuchinae described in the 1960s and historically considered a synonym of *Exaeretodon argentinus*. The second article reviews cranial anatomical features of *Protuberum cabralense*, a Gomphodontosuchinae with unique structures among Cynodontia. We conclude that this species does not correspond to a Gomphodontosuchinae but rather to a more basal taxon within Traversodontidae, which is supported by the series of plesiomorphic characters of the species. Additionally, we describe the internal cavities of *Protuberum* and *Santagnathus*, contributing to the understanding of the brain evolution of Traversodontidae. The results of this thesis provide significant new information about the internal relationships of Gomphodontosuchinae traversodontids, as well as a new interpretation of the morphological characters of the clade.

Key words: Cynodontia, Traversodontidae, Gomphodontosuchinae, Santa Maria Supersequence, Paraná Basin

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico brasileiro. Modificado de Soares, Abdala & Bertoni (2011). Abreviações: JUR, Jurássico; PER, Permiano; Fm, Formação; Mb, Membro; s.s., sensu strictu. 26
Figura 2. Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria. Modificado de Melo (2014). 27
Figura 3. Esquema geológico e bioestratigráfico do Triássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Schultz et al. (2020). 28
Figura 4. Espécies de cinodontes registrados na ZA de Dinodontosaurus. Modificado de Schultz et al. 2020. 30
Figura 5. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de *Dinodontosaurus*. **A.** *Protuberum cabralense,* holótipo MGB-368/100; **B.** *Massetognathus ochagaviae*, neótipo MCP 3871; **C.** *Massetognathus pascuali*, MCP 3284; **D.** *Luangwa sudamericana*, holótipo MCP-3167-PV; **E.** *Scalenodon ribeiroae*, holótipo UFRGS-PV-0239-T; **F.** *Traversodon stahleckeri*, holótipo GPIT RE 17170; **G.** *Paratraversodon franciscaensis*, holótipo ULBRA PVT-049. **A**, **B**, **D**, **E** e **F**, vista ventral; **C**, vista dorsal; **G,** vista lateral. As escalas equivalem a 30mm. Fotos **A-E** do autor; **F**, Voltaire Paes-Neto; **G**, modificado de Kerber *et al.* (2024). 32
Figura 6. Espécies de cinodontes registrados na ZA de Santacruzodon. Modificado de Schultz et al. 2020. 34
Figura 7. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de Santacruzodon. **A**. Santacruzodon hopsoni, holótipo MCN 2768-PV; **B**. Massetognathus ochagaviae, UFRGS-PV-0712-T; **C**. Menadon besairiei, UFRGS-PV-1164-T. As escalas equivalem a 30mm. **A** e **B**, em vista ventral; **C**, em vista lateral. Fotos do autor. 35
Figura 8. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Hyperodapedon.* Modificado de Schultz *et al.* (2020). 38
Figura 9. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de Hyperodapedon. **A**. Exaeretodon riograndensis, holótipo MCP-1522-PV; **B**. Santagnathus mariensis, UFRGS-PV-1419-T; **C**. Siriusgnathus niemeyerorum, holótipo CAPPA/UFSM-0032; **D**. Gomphodontosuchus brasiliensis, holótipo GPIT sem número. **A**, **B**, **C** em vista dorsal; **D**, em vista ventral. As escalas equivalem a 30mm. **A**-**C**. fotos do autor; **D**. foto de Voltaire Paes-Neto. 40
Figura 10. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Riograndia.* Modificado de Schultz *et al.* (2020). 41

Figura 11. Relações filogenéticas dos grupos de Synapsida. Os números nos nós indicam **1.** Eutherapsida; **2.** Neotherapsida; **3.** Theriodontia; **4.** Eutheriodontia Modificado de Angielczyk (2009).....44
Figura 12. Desenho esquemático dos crânios dos principais grupos de sinápsidos. **A**, o "pelicossauro" Dimetrodon; **B**, o biarmosúquio Biarmosuchus; **C**, o dinocefálio Tapinocaninus; **D**, o dicinodonte anomodonte Kannemeyeria; **E**, o gorgonópsio Leontocephalus; **F**, o terocefálio Ictidosuchoides; **G**, o cinodonte basal Thrinaxodon; **H**, o mamaliaforme Morganucodon. Abreviações: **al**, lâmina anterior do petrosal; **ang**, angular; **art**, articular; **d**, dentário; **epi**, epipterigoide; **f**, frontal; **j**, jugal; **sp**, esplenial; **l**, lacrimal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **p**, parietal; **po**, pós-orbital, **pf**, pós-frontal; **prf**, pré-frontal; **par**, pré-articular; **pmx**, pré-maxilar; **q+qj**, quadrado mais quadrado-jugal; **smx**, septo-maxilar; **sur**, supra-angular; **t**, tabular; **sq,** esquamosal; **st**, supratemporal. Modificado de Martinelli, 2017.....45
Figura 13. Cinodontes do Permiano. **A**. Vista lateral direita de Charassognathus gracilis, da África do Sul; **B**. Vista lateral da mandíbula de Dvinia prima, com destaque para a sínfise bem projetada anteriormente; **C**. Vista lateral do crânio de Nanictosaurus kitchingi, da África do Sul; **D.** esqueleto de um adulto e **E**. um juvenil de Procynosuchus delaharpeae da África do Sul. O juvenil e o adulto estão na mesma escala para comparação e o juvenil aumentado em **E**. Abreviações: **at**. Abertura temporal; **az**. Arco zigomático; **ed**. Entalhe do dentário; **fa**. Fossa adutora; **fe**. Fêmur; **il**. Ílio; **is**. Ísquio; **lra**. Lâmina refletida do angular; **ma**. Membro anterior; **mp**. Membro posterior; **or**. Órbita; **pco**. Processo coronóide; **r-u**. rádio – ulna; **sc**. Escápula; **um**. Úmero; **vc**. Vértebra cervical; **vd**. Vértebra dorsal; **vs**. Vértebra sacral. Imagem modificada de Abdala (2019).....48
Figura 14. Filogenia simplificada de Cynodontia, com destaque para os grupos Epicynodontia e Eucynodontia (Cynognathia e Probainognathia). Abreviações: **Per.** Permiano; **Lopin.** Lopingiano; **Inici.** Inicial; **Ma.** Milhões de anos. Modificado de Abdala (2019).....49
Figura 15. Filogenia do cinodontes Cynognathia, com destaque para os Gomphodontia incluindo Traversodontidae. Os números representam: **1.** Cynognathia; **2.** Gomphodontia; **3.** Diademodontidae; **4.** Trirachodontidae. Modificado de Hendrickx et al. (2020). 50
Figura 16. Crânios de cinodontes gonfodontes, em vista ventral. **A**. holótipo de Exaeretodon riograndensis (MCP 1522 PV), **B**. holótipo de Siriusgnathus niemeyerorum (CAPPA/UFSM 0032), **C.** neótipo de Massetognathus ochagaviae

(MCP 3871 PV), **D**. holótipo de Protuberum cabralense (MGB 368/100), **E.** Andescynodon mendozensis (PVL 3833) **F.** Diademodon tetragonus (BSP 1934 VIII 17). As escalas equivalem a 20 mm. A-D, fotos do autor; E, F, de Abdala et al. (2020). 51

Figura 17. Cladograma apresentado por Hopson (1985) para a relação de Gomphodontosuchus com outros traversodontídeos, sendo esta, a primeira abordagem cladística para o grupo. 53

Figura 18. Análises filogenéticas de Cynognathia de. **A.** Abdala & Ribeiro, 2003; **B.** Abdala, Neveling & Welman 2006; **C.** Kammerer *et al*., 2008; **D.** Liu & Abdala, 2014; **E.** Pavanatto *et al.* 2019; **F.** Schmitt *et al*., 2019. 54

Figura 19. Árvore filogenética de Cynognathia de Hendrickx *et al*. 2020. Abreviações: PERM. Permiano; Loping. Lopingiano; Infer. Inferior; JURAS. Jurássico. 55

Figura 20. Detalhe da região anterior do crânio de algumas espécies de Traversodontidae selecionadas. **A**. Gomphodontosuchus brasiliensis, holótipo GPIT não numerado; **B.** Traversodon stahleckeri, UFRGS-PV-0224-T**; C.** Luangwa sudamericana, holótipo MCP 3167PV**; D.** Protuberum cabralense, holótipo MGB 368/100**; E.** Scalenodon ribeiroae, holótipo UFRGS-PV-0239-T**; F.** Massetognathus pascuali, UFRGS-PV-0968-T; **G**. Siriusgnathus niemeyerorum, holótipo CAPPA/UFSM 0032; **H**. Exaeretodon riograndensis, holótipo MCP-1522PV; **I**. Menadon besairiei, UFRGS-PV-1164-T. Abreviações: C. canino; pcf. fossa paracanina. As escalas equivalem a 30 mm. Fotografia **A**. de Voltaire Paes-Neto; **B**-**I**. do autor. 59

Figura 21. Comparação entre as fileiras de dentes pós-caninos superiores de cinodontes traversodontídeos selecionados, e desenho esquemático. **A**. Traversodon stahleckeri (holótipo, GPIT/RE/7170); **B**. Massetognathus pascuali (holótipo de “Massetognathus major”; PULR 011); **C**. Massetognathus chagaviae (neotype, MCP 3871); **D**. Protuberum cabralense (holótipo, MPDC 368/100); **E**. Menadon besairiei (UFRGS-PV-1164-T); **F**. Siriusgnathus niemeyerorum (CAPPA-0125-T); **G**. Exaeretodon argentinus (MACN-PV 18125); **H**. Exaeretodon riograndensis (holótipo, MCP1522-PV). As escalas equivalem a 30 mm. Fotografias **A**. de Voltaire Paes-Neto; **B**, **G**. de Agustín G. Martinelli; **C**-**F**, **H**. do autor. 62

Figura 22. Processo suborbital do jugal em cinodontes Gomphodontosuchinae. **A**. Santagnathus mariensis, holótipo UFRGS-PV-1419-T, 169.6 mm de comprimento basal do crânio (BL), imagem espelhada; **B**. Siriusgnathus niemeyerorum, holótipo CAPPA-UFSM 0032, 222 mm de BL; **C**. Proexaeretodon vincei, holótipo PVL 2565,

260 mm de BL; **D**. Exaeretodon riograndensis UFRGS-PV-0715-T, 251 mm de BL; **E**. E. riograndensis holótipo MCP-1522-PV, 225 mm de BL; **F**. E. riograndensis CAPPA-UFSM 0227, 176 mm de BL; **G**. E. riograndensis UFRGS-PV-1160-T, 143 mm de BL, imagem espelhada; **H**. E. riograndensis CAPPA-UFSM 0030, 222 mm de BL; **I**. E. riograndensis UFRGS-PV-1161-T, crânio parcialmente preservado. As escalas equivalem a 20 mm. Modificado de Schmitt et al. (2024). 63

Figura 23. Mandíbulas de cinodontes Traversodontidae selecionados. **A-B.** Exaeretodon riograndensis (UFRGS-PV-1177-T) em vista **A**. lateral e **B**. medial; **C.** Luangwa Sudamericana (holótipo MCP 3167PV); **D.** Exaeretodon riograndensis (UFRGS-PV-0715-T); **E.** Massetoganthus pascuali (holótipo PULR 10); **F.** Etjoia dentitransitus (holótipo GSN F1591); **G-H.** Siriusgnathus niemeyerorum (holótipo CAPPA/UFSM 0032). As escalas equivalem a 30 mm. Fotografias do autor, com exceção de **F.** modificado de Hendrickx et al. (2020). 65

Figura 24. Detalhe da árvore filogenética de Kerber *et al*. (2024), demonstrando as relações filogenéticas de Gomphodontosuchinae. 68

Figura 25. *Gomphodontosuchus brasiliensis*, holótipo, espécime GPIT não numerado. Porção anterior do crânio em **A.** vista dorsal e **B.** ventral; e parte anterior da mandíbula em **C.** vista lateral esquerda e **D.** oclusal. As escalas equivalem a 10 mm. Fotografias de Voltaire D. P. Neto. 71

Figura 26. *Exaeretodon argentinus,* espécime MLP 43-VII-14-2, holótipo (holótipo de *Belesodon argentinus*). hemimandíbula esquerda em **A**. vista oclusal, **B**. lateral e **C**. detalhe dos dentes pós caninos. As escalas equivalem a 10 cm. Fotografias de Agustín Martinelli. 73

Figura 27. *Scalenodontoides macrodontes*, holótipo, espécime MNHN 1957-23, **A**, **B.** estereopar em vista dorsal e **C.** em vista lateral esquerda. As escalas equivalem a 60 mm em **A**, **B** e 50 mm em **C**. Modificado de Battail, (2005). 75

Figura 28. Crânio de *Proexaeretodon vincei* (holótipo, PVL 2565) em **A.** vista dorsal, **B.** ventral, e **C**. lateral esquerda. A escala equivale a 30 mm. Fotografias de Agustín Martinelli. 77

Figura 29. *Menadon besairiei*. **A**. holótipo, espécime UA-10601 em vista lateral direita; **B**-**C**. espécime UFRGS-PV-1164-T em **B**. vista lateral direita e **C**. ventral. As escalas equivalem a 30 mm em **A** e 10 mm em **B**, **C**. Fotografia **A** de Fernando Abdala **B** modificada de Melo *et al*. (2015). 80

Figura 30. *Exaeretodon riograndensis*, holótipo, espécime MCP-1522-PV em **A**. vista dorsal, **B**. ventral e **C**. lateral direita. As escalas correspondem a 30 mm. 82

Figura 31. *Siriusgnathus niemeyerorum*, holótipo, espécime CAPPA-UFSM-0032, crânio em vista **A**. ventral e **B**. dorsal, e mandíbula direita em vista **C**. labial e **D**. lingual. As escalas equivalem a 30 mm. 85
Figura 32. Crânio e mandíbula de Santagnathus mariensis (holótipo, UFRGS-PV-1419-T). Crânio em **A**. vista dorsal e **B**. ventral; mandíbula em **C**. vista lateral e **D**. dorsal. A escala equivale a 20 mm. 88
Figura 33. Mandibulas de Santagnathus mariensis, parátipos UFRGS-PV-1416-T, em **A**. vista lateral e **B**. dorsal; UFRGS-PV-1417-T, em **C**. vista lateral e **D**. dorsal; UFRGS-PV-1418-T, em **E**. vista lateral e **F**. dorsal. A Escala equivale a 10 mm. 89
Figura 34. *Protuberum cabralense*, holótipo, espécime MGB 368-100, crânio em **A.** vista dorsal, **B.** ventral e **C.** lateral esquerda. As escalas correspondem a 30 mm. ..92
Figura 35. Pós-crânio de *Protuberum cabralense*, holótipo, espécime MGB 368-100, **A**. vista dorsal, **B**. detalhe das costelas, **C**. detalhe das protuberâncias hemisféricas em costela isolada e **D**. detalhe das vértebras anteriores. As escalas equivalem a 30 mm. 93

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies de cinodontes traversodontideos registradas na Supersequência Santa Maria, subdivididas em suas respectivas ZA de ocorrência.....29
Tabela 2. Lista das espécies válidas de cinodontes traversodontídeos, e sua distribuição geográfica. 56

SUMÁRIO

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO/TESE....14
1. INTRODUÇÃO....16
2.OBJETIVOS....19
Objetivo Geral....19
Objetivos Específicos....19
3. MATERIAIS, MÉTODOS E TERMINOLOGIA....20
3.1 Materiais....20
3.1.1. Abreviações institucionais....20
3.1.2. Espécimes....21
3.2 Métodos....21
3.2.1. Preparação....21
3.2.2. Fotografia e imagens....22
3.2.3. Medidas....22
3.2.4. Tomografia computadorizada....22
3.2.5. Análises filogenéticas....23
3.2.6. Nomenclatura anatômica....23
4. ESTADO DA ARTE....24
4.1 Contexto geológico e bioestratigráfico....24
3.1.1 Zona de Assembleia de *Dinodontosaurus*....29
4.1.2 Zona de Assembleia de *Santacruzodon*....33
4.1.3 Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*....36
4.1.4 Zona de Assembleia de *Riograndia*....41
4.2 Synapsida, Cynodontia e Traversodontidae....44
4.2.1 Synapsida....44
4.2.2 Cynodontia....46
4.2.3 Traversodontidae....51
4.2.4 Gomphodontosuchinae....57

4.2.4.1. Características anatômicas de Gomphodontosuchinae 57
4.2.4.2. Filogenia de Gomphodontosuchinae 65
4.2.4.3. Espécies de Gomphodontosuchinae válidas, com comentários: 70
Gomphodontosuchus brasiliensis von Huene, 1928 70
Exaeretodon argentinus (Cabrera, 1943) 71
Scalenodontoides macrodontes Crompton & Ellenberger, 1957 74
Proexaeretodon vincei Bonaparte, 1963 76
Menadon besairiei Flynn, Parrish, Rakotosamimanana, Ranivoharimanana, Simpson & Wyss, 2000 78
Exaeretodon riograndensis Abdala, Barberena & Dornelles, 2002 81
Siriusgnathus niemeyerorum Pavanatto, Pretto, Kerber, Müller, Da-Rosa & Dias-da-Silva 2019 83
Santagnathus mariensis Schmitt, Martinelli, Kaiuca, Schultz & Soares, 2024 86
Protuberum cabralense Reichel, Schultz & Soares, 2009 90
5. TEXTO INTEGRADOR DOS ARTIGOS DA TESE 94
Artigo 1 94
Artigo 2 95
6. CONCLUSÕES 97
7. REFERÊNCIAS 99
8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE 117
Artigo 1 (Publicado) 117
Artigo 2 (Submetido) 245
9. ANEXOS 308
Anexo 1. Publicação de *dataset* relacionado ao Artigo 1 desta tese. 308
Anexo 2: Participação em publicação relacionada ao tema da tese. 309
Anexo 3. Resumos de trabalhos relacionados ao tema da tese. 310
Anexo 4. Resumos e participações em trabalhos não diretamente relacionados ao tema. 313

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO/TESE

Esta tese de doutorado está estruturada conforme a Norma 118 do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGeo-UFRGS), na modalidade “Tese de Doutorado na Forma de Artigos”, a qual deve conter um artigo publicado ou aceito e mais um artigo submetido. Os temas dos artigos devem estar relacionados diretamente ao tema central da tese. O doutorando deverá ser o primeiro autor em todos os artigos.

Os artigos que compõem a tese de doutorado, na data de entrega, deverão estar submetidos, aceitos ou publicados em periódicos classificados nos estratos Qualis-CAPES A1, A2, A3 ou A4. Cada artigo não poderá ser apresentado no formato em que foi publicado na revista, devendo ser apresentado na forma em que foi submetido. Esta recomendação visa a não violação dos direitos autorais de cada revista.

A organização da Tese compreende as seguintes partes principais:

TEXTO INTEGRADOR:

Texto Integrador composto pelos seguintes capítulos: a) introdução com a formulação do problema de investigação e a hipótese; b) objetivos da pesquisa; c) os materiais e métodos utilizados; d) o contexto geológico da área ou do objeto de estudo e) o estado da arte do tema da pesquisa; f) resumo dos principais resultados obtidos, interpretações desenvolvidas nos artigos e discussão integradora dos resultados; g) conclusões; h) referências bibliográficas.

ARTIGOS:

Corpo Principal da Dissertação/Tese, constituído do(s) artigo(s) conforme os itens 1.1; 1.2 e/ou 1.3 da norma 118, sendo um publicado (Extrato Qualis A4) e o outro, um submetido (Extrato Qualis A2).

O primeiro, intitulado “Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)”, já está publicado na edição especial The Dawn of an Era: Comparative and Functional Anatomy of Triassic Tetrapods, da revista *The Anatomical Record*, com Qualis CAPES A4.

O segundo artigo “*Protuberum cabralense* (Cynodontia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil”, foi submetido à revista “*Journal of South American Earth Sciences*”, com Qualis CAPES A2.

COMPLEMENTOS:

Anexos, compreendendo: tabelas, cálculos, gráficos (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotografias, os quais devem ser referidos no Texto Integrador, identificados por letras maiúsculas, consecutivas, e pelos respectivos títulos. Também poderão ser inseridos nos Anexos resumos, artigos publicados em eventos e outros artigos em que o mestrando/ doutorando seja primeiro autor ou coautor, produzidos durante o Curso de Mestrado/Doutorado.

1. INTRODUÇÃO

Com mais de 320 milhões de anos de história evolutiva (Reisz, 1972, 1986; Kemp, 2005), o clado Synapsida tem como grupo coroa os mamíferos (Mammalia; *e.g.*, Rowe, 1988; Luo, 1994; Hopson & Bargushen, 1986; Hopson & Kitching, 2001), no entanto, engloba um registro fóssil muito rico formado por uma série de formas extintas que dominaram os ecossistemas terrestres por várias oportunidades, o que nos permite reescrever a história deste clado tão importante para a biodiversidade atual. Um dos clados de sinápsidos, Cynodontia, tem sido muito estudado desde o final do século XIX (*e.g.*, Owen, 1871; Seeley, 1894, 1894) devido à grande quantidade de fósseis encontrados principalmente em países da África e América do Sul, e ao fato de ser o grupo que deu origem a nós, os mamíferos.

Os cinodontes surgiram no final do Permiano, mas foi no Triássico, depois da maior extinção em massa da Terra, em um mundo devastado e cheio de mudanças na biota, que eles irradiaram e alcançaram uma diversidade enorme, sendo encontrados em todos os continentes, com exceção da Austrália, até o momento (Abdala & Ribeiro, 2010; Kemp, 2012; Abdala, 2019; Abdala *et al.,* 2020). No registro fóssil do Gondwana, os cinodontes não-mamaliaformes são bastante diversos, com 67 gêneros e 75 espécies descritas até o momento, sendo destas, 35 espécies africanas e 44 sul-americanas (Abdala *et al.,* 2020; Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al.,* 2024).

Traversodontidae von Huene, 1936, um dos grupos de cinodontes não-mamaliaformes dentro do clado Cynognathia, reúne uma série de espécies com tamanhos variando de animais pequenos, com crânios cerca de 5 cm (*e.g.*, *Andescynodon*) a formas de grande porte, com crânios maiores que 35 cm (*e.g.*, *Scalenodontoides; Exaeretodon*). As principais características do grupo são os seus dentes pós-caninos com coroas complexas, alargados lábio-lingualmente, com uma profunda bacia de oclusão, denominados dentes gonfodontes, característicos de uma alimentação herbívora/omnívora (Liu & Abdala, 2014; Hendrickx *et al.,* 2020, 2024). Os Traversodontidae tiveram origem no Olenekiano (Triássico Inferior), alcançando grande diversidade e abundância durante o Ladiniano (Triássico Médio) e o Carniano (Triássico Superior). Nesse intervalo, o registro de traversodontídeos representa 32% das espécies de Cynodontia (24 de 75) e 29,85% dos gêneros descritos (20 de 67) (Abdala, 2019; Abdala *et al*., 2020). O grupo sofreu um declínio a partir de então, sendo completamente extinto no Triássico tardio (Noriano).

Durante a sua breve existência de cerca de 50 milhões de anos, os traversodontídeos chegaram a ser os elementos faunísticos dominantes em algumas unidades da Argentina (Formações Los Chañares e Ischigualasto) e do Brasil (Sequências Pinheiros-Chiniquá e Santa Cruz), onde chegam a representar até 80% dos espécimes coletados (Schmitt *et al*., 2019; Battista *et al*., 2024). O registro sul-americano dos Traversodontidae conta com 17 espécies e 15 gêneros descritos, distribuídos na Argentina (5 gêneros, 5 espécies) e no Brasil (12 gêneros, 13 espécies).

O expressivo e abundante registro de traversodontídeos no Brasil (confinado ao Triássico do Rio Grande do Sul), assim como a sua importância histórica, uma vez que a família Traversodontidae foi erigida com base em fósseis brasileiros (*Traversodon stahleckeri* e *Gomphodontosuchus brasiliensis*; von Huene, 1936), atestam a relevância do seu estudo para o conhecimento do grupo.

Nos últimos anos, os cinodontes traversodontídeos têm sido objeto de um crescente número de estudos, que têm ampliado o conhecimento da sua morfologia, diversidade, distribuição geográfica e temporal, relações filogenéticas e paleobiologia (*e.g.*, Melo *et al.,* 2017; Crompton *et al.,* 2017; Liu *et al.,* 2017; Kubo *et al.,* 2017; Veiga *et al.,* 2018; Pavanatto *et al*., 2018; Melo *et al*., 2019; Pavanatto *et al.,* 2019; Hoffmann *et al*., 2019; Schmitt *et al*., 2019; Miron *et al*., 2020; Hendrickx *et al*., 2020, Franco *et al*., 2021; Hendrickx *et al.,* 2024; Kerber *et al*., 2024). Entretanto, vários aspectos ainda permanecem pouco conhecidos ou problemáticos, devido ao fato de algumas espécies serem representadas por materiais fragmentários ou mal preservados (*e.g.*, *Traversodon stahleckeri, Gomphodontosuchus brasiliensis*) e de espécies com problemas de definição taxonômica (*e.g.*, *Massetognathus ochagaviae*), necessitando revisão, o que leva a relações filogenéticas ainda não tão bem elucidadas, com vários grupamentos polifiléticos e táxons que variam de posição nas análises cladísticas (*e.g.*, Liu *et al.,* 2008; Liu & Abdala, 2014; Melo *et al.,* 2017; Schmitt *et al*., 2019; Hendrickx *et al*., 2020; Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024).

O clado Gomphodontosuchinae Watson & Romer, 1956 é o mais derivado filogeneticamente dentre os traversodontídeos, com um amplo registro fóssil no Triássico da América do Sul (Pavanatto *et al*., 2018; Schultz *et al*., 2020; Schmitt *et al*., 2024), Desde sua definição filogenetica, por Kammerer *et al*. (2008), o clado se mantêm composto pelos mesmos táxons: *Gomphodontosuchus brasiliensis, Menadon besairiei, Scalenodontoides macrodontes, Proexaeretodon vincei, Exaeretodon argentinus, Exaeretodon riograndensis, Siriusgnathus niemeyerorum, Santagnathus*

mariensis (*e.g.* Watson & Romer, 1957; Kammerer *et al.,* 2008; Liu & Abdala, 2014; Schmitt *et al.,* 2019; Hendrickx *et al.,* 2020; Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al.,* 2024). Porém, comparando-se as diferentes hipóteses filogenéticas envolvendo Gomphodontosuchinae, observa-se que as relações internas entre as espécies do clado não são ainda bem resolvidas, e politomias são frequentes.

O grande número de fósseis e a diversidade de Gomphodontosuchinae do Triássico do Rio Grande do Sul, onde são encontradas seis das suas nove espécies, incluindo a mais basal e a mais derivada destas (*Gomphodontosuchus* e *Siriusgnathus*, respectivamente), demonstra o grande potencial do registro sul-brasileiro, o que pode contribuir para a resolução de várias das problemáticas do grupo, com a descrição novas espécies e com a reavaliação de espécies já descritas, a partir do achado de novos e mais completos espécimes e, também estudos anatômicos mais detalhados de espécimes já depositadas em coleções paleontológicas não só brasileiras, como da Argentina.

Neste sentido, esta tese agrega informações anatômicas e contribui para o contexto filogenético do clado Gomphodontosuchinae, com a descrição de uma nova espécie, *Santagnathus mariensis*, com a revisão e validamento de *Proexaeretodon vincei*, historicamente sinonimizada com *Exaeretodon,* e com a revisão de um dos táxons mais problemáticos do clado, *Protuberum cabralense*, por suas características plesiomórficas e autapomórficas

2.OBJETIVOS

Objetivo Geral

O objetivo geral desta tese é contribuir com novos conhecimentos acerca da anatomia e filogenia dos cinodontes traversodontídeos Gomphodontosuchinae, com a descrição de novos materiais e com a reavaliação de táxons já descritos do Triássico sul-americano.

Objetivos Específicos

1) Descrever um novo cinodonte Gomphodontosuchinae, baseado em uma série de elementos, representando quatro indivíduos (UFRGS-PV-1416-T a UFRGS-PV-1487-T);
2) Discutir as relações filogenéticas do novo táxon dentro de Gomphodontosuchinae;
3) Revisar a anatomia craniana de *Proexaeretodon vincei* (PVL 2565) e discutir a validade da espécie.
4) Discutir a posição filogenética de *Proexaeretodon vincei*.
5) Revisar a anatomia craniana de *Protuberum cabralense* (MGB 368/100) e aportar novos dados anatômicos;
6) Descrever novos materiais de *Protuberum cabralense* e suas implicações na distribuição geográfica de *Protuberum cabralense;*
7) Reconstruir e descrever as cavidades endocranianas de *Protuberum cabralense* (MGB 368/100) e do novo táxon (UFRGS-PV-1419-T) com uso de tomografias computadorizadas.
8) Discutir a posição filogenética de *Protuberum cabralense,* com base nas novas informações anatômicas obtidas.

3. MATERIAIS, MÉTODOS E TERMINOLOGIA

Nesta seção serão apresentados em linhas gerais os materiais, métodos e terminologia que serão utilizadas ao longo do texto e dos dois artigos. Para materiais e métodos mais detalhados de cada artigo, consultar o texto dos manuscritos na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE.

3.1 Materiais

3.1.1. Abreviações institucionais

CAMZM – University Museum of Zoology, Cambridge, Reino Unido.

CAPPA/UFSM – Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia da Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil

FMNH PR – Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, E.U.A.

MACN-PV – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (PV, Colección Paleontología de Vertebrados), Buenos Aires, Argentina.

MCN – Museu de Ciências Naturais do Rio Grande do Sul, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil.

MCP – Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

MLP – Museo de La Plata (Colección Paleontología de Vertebrados), La Plata, Buenos Aires, Argentina.

MMACR PV-T – Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (PV-T, Coleção Paleovertebrados-Triássico), Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil.

MPDC – Museu Padre Daniel Cargnin (ex Museu Guido Borgomanero), Mata, Rio Grande do Sul, Brasil.

PULR – Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina

PVL – Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (Colección Paleontología de Vertebrados), San Miguel de Tucumán, Argentina.

UA – Université d’Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

ULBRA – antiga Coleção Paleontológica da Universidade Luterana do Brasil (atualmente integrada ao CAPPA/UFSM).

UFRGS-PV-T – Universidade Federal Rio Grande do Sul (PV, Paleontologia de Vertebrados; T, Triássico), Porto Alegre, Brasil.

3.1.2. Espécimes

Os seguintes espécimes foram diretamente utilizados e analisados nos artigos que integram esta tese. Para ver materiais adicionais utilizados em comparações ou análises secundárias consultar os manuscritos na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESETESE.

Novo táxon (*Santagnathus mariensis*)*:* UFRGS-PV-1416-T, UFRGS-PV-1417-T, UFRGS-PV-1418-T, UFRGS-PV-1419-T, UFRGS-PV-1420-T, UFRGS-PV-1421-T, UFRGS-PV-1422-T, UFRGS-PV-1423-T, UFRGS-PV-1424-T, UFRGS-PV-1425-T, UFRGS-PV-1426-T, UFRGS-PV-1427-T, UFRGS-PV-1428-T, UFRGS-PV-1429-T, UFRGS-PV-1430-T, UFRGS-PV-1431-T, UFRGS-PV-1432-T, UFRGSPV-1433-T, UFRGS-PV-1434-T, UFRGS-PV-1435-T, UFRGS-PV-1436-T, UFRGS-PV-1437-T, UFRGS-PV-1438-T, UFRGS-PV-1439-T, UFRGS-PV-1440-T, UFRGS-PV-1441-T, UFRGS-PV-1442-T, UFRGS-PV-1443-T, UFRGS-PV-1444-T, UFRGSPV-1445-T, UFRGS-PV-1446-T, UFRGS-PV-1447-T, UFRGS-PV-1448-T, UFRGS-PV-1449-T, UFRGS-PV-1450-T, UFRGS-PV-1451-T, UFRGS-PV-1452-T, UFRGS-PV-1453-T, UFRGS-PV-1454-T, UFRGS-PV-1455-T, UFRGS-PV-1456-T, UFRGS-PV-1457-T, UFRGS-PV-1459-T, UFRGS-PV-1460-T, UFRGS-PV-1461-T, UFRGS-PV-1462-T, UFRGS-PV-1463-T, UFRGS-PV-1464-T, UFRGS-PV-1465-T, UFRGS-PV-1466-T, UFRGS-PV-1467-T, UFRGS-PV-1468-T, UFRGS-PV-1469-T, UFRGS-PV-1470-T, UFRGS-PV-1471-T, UFRGS-PV-1472-T, UFRGS-PV-1473-T, UFRGS-PV-1474-T, UFRGS-PV-1475-T, UFRGS-PV-1476-T, UFRGS-PV-1477-T, UFRGS-PV-1478-T, UFRGS-PV-1479-T, UFRGS-PV-1485-T, UFRGS-PV-1486-T, UFRGS-PV-1487-T.

Protuberum cabralense: MPDC-368/100*,* UFRGS-PV-1602-T, MMACR 058-T.

Proexaeretodon vincei: PVL 2565

3.2 Métodos

3.2.1. Preparação

Grande parte do material utilizado nesta tese já estava depositado em coleções e em sua maioria bem-preparados, porém, em alguns casos foi necessária uma preparação mecânica extra, para detalhar algum ponto específico da anatomia ou melhorar o estado geral de preparação dos espécimes. Estes materiais foram

preparados no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, do Instituto de Geociências-UFRGS, com técnicas que consistem na remoção mecânica dos sedimentos e concreções presentes nos espécimes. Para tal, utilizou-se os marteletes pneumáticos PaleoTools Micro-Jack 1, 2 e 5, e para maior detalhe de preparação, foram utilizados, sob estereomicroscópio, ponteiras metálicas, agulhas histológicas e pinceis. Para proteger e estabilizar os materiais quando necessário, foi utilizado o polímero Polietilenoglicol 6000 e a resina Paraloid B72.

3.2.2. Fotografia e imagens

Os materiais foram fotografados em diversos momentos com distintos equipamentos, com câmeras dos modelos Canon Rebel EOS T3i, Canon Rebel EOS T6 e Nikon D5300. As fotografias foram tratadas com o uso do software Adobe Photoshop CC versão 20.0.0. As ilustrações e edição das imagens finais foram realizadas com o software livre Inkscape 1.2.2 (732a01da63, 2022-12-09) e versões anteriores

3.2.3. Medidas

As medidas foram feitas majoritariamente com o uso de paquímetro analógico, com exceção dos espécimes que não foram analisados pessoalmente, que foram medidos através do software ImageJ. Todas as medidas de crânio foram baseadas nas propostas de Liu (2007) e Liu *et al*. (2008), e as dentárias seguiram a proposta de Hendrickx *et al*. (2020).

3.2.4. Tomografia computadorizada

Foram realizadas tomografias dos crânios de *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T) e *Protuberum cabralense* (MPDC-368/100) utilizando os aparelhos CT Scanner Phillips Brightspeed 16 canais, na clínica Nova Radicom e General Eletric Lightspeed 16 slice mode, na Serpal – Clínica de Diagnóstico, ambas em Porto Alegre. Os arquivos foram exportados no formato DICOM e tratados com os softwares Avizo 8.1, Avizo 2019.1 e 3D Slicer (Fedorov *et al.,* 2012).

Os arquivos 3D gerados pela tomografia computadorizada foram exportados no formato .stl e disponibilizados em repositório público (ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

3.2.5. Análises filogenéticas

As análises foram realizadas com o uso da matriz de dados mais recente, de Hendrickx *et al.* (2020), com modificações (ver seção8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE). A matriz foi editada com o software Mesquite 3.81 (Maddison & Maddison, 2023) e/ou versões anteriores, e analisadas com o software TNT 1.6 (Goloboff & Morales, 2022) e TNT 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016).

As modificações feitas e as matrizes de dados morfológicos finais podem ser vistas nos manuscritos e materiais suplementares destes, disponibilizados na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE.

3.2.6. Nomenclatura anatômica

A nomenclatura das estruturas anatômicas segue as propostas utilizadas em trabalhos mais recentes (*e.g.*, Pavanatto *et al*. 2018; Hendrickx *et al*. 2020, 2024; Melo *et al*. 2022; Kerber *et al*. 2024) e todas as abreviaturas utilizadas em figuras podem ser vistas nas próprias legendas. O mesmo segue para a nomenclatura de cavidades internas, em que a nomenclatura segue a mesma de trabalhos mais recentes (*e.g.* Pavanatto *et al*. 2020; Franco *et al*. 2021; Fonseca *et al*. 2024) A nomenclatura anatômica dentária, em específico, segue a proposta de Hendrickx *et al.* (2020).

4. ESTADO DA ARTE

4.1 Contexto geológico e bioestratigráfico

As rochas do Triássico sul-brasileiro são conhecidas desde o trabalho pioneiro de White (1908), que descreve ocorrências de *red beds* no Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, denominando-as de “camadas vermelhas de Rio do Rasto”. White (1908) estima a idade triássica para as rochas com base na descrição do rincossauro *Scaphonix fisheri,* por Woodward (1907). Algumas décadas depois, a pesquisa paleontológica teve um impulso inicial através dos trabalhos de von Huene e Stahlecker (*e.g.*, von Huene, 1928, 1936, 1939a, 1939b, 1942; von Huene & Stahlecker, 1931), que descreveram várias espécies fósseis nestas “camadas vermelhas do Rio do Rasto”, e estudaram a geologia do estado, indicando que existia uma diferença entre as camadas do RS e as demais camadas vermelhas do Rio do Rasto na região sul do Brasil.

Gordon Jr. (1947) foi o primeiro a diferenciar estratigraficamente o pacote gaúcho, denominando o mesmo de Formação Santa Maria. Nesta proposta a Fm. Santa Maria corresponderia à base da Série São Bento (localizada abaixo da Fm. Botucatu e da Serra Geral), já a Fm. Rio do Rasto estaria no topo da série Passa Dois e de idade Permiana.

Posteriormente, Gamermann (1973, Figura 1), não considerando a proposta de Gordon Jr. (1947), denominou as camadas entre a Fm. Botucatu e a Fm. Estrada Nova como Fm. Rosário do Sul, subdividida em duas fácies, a inferior, composta por arenitos fluviais, denominada “fácies fluviais” e a superior, com fácies pelíticas supostamente lacustres, denominada “fácies Santa Maria”. Como a denominação Fm. Santa Maria (Gordon Jr., 1947) precedeu a denominação de Gamermann (1973), Bortoluzzi (1974, Figura 1) redefiniu estas camadas como Fm. Santa Maria, dividida nas fácies Passo das Tropas (inferior) e Alemoa (superior). A Fm. Rosário do Sul foi, então, redefinida como uma camada arenosa localizada entre o topo do Grupo Passa Dois e a Fm. Santa Maria. Já a Fm. Botucatu foi subdividida em dois membros, o Membro Caturrita e Membro Botucatu.

Andreis *et al*. (1980, Figura 1) elevaram o Membro Caturrita ao nível de formação – Fm. Caturrita -, separando esta da Fm. Botucatu; a Fm. Rosário do Sul (*sensu* Bortoluzzi, 1974) passou a ser chamada de Fm. Sanga do Cabral. A Fm. Santa Maria foi, então, dividida em Membro Passo das Tropas e Membro Alemoa. Andreis *et al*. (1980) reuniram também todas as rochas triássicas do Rio Grande do Sul dentro

do Grupo Rosário do Sul, composto, assim, pelas Formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita.

Faccini (1989, Figura 1) foi o primeiro a propor um esquema através da estratigrafia de sequências para o pacote continental paleozoico/mesozoico aflorante no Rio Grande do Sul, separando o Neopermiano até o Cretáceo em quatro sequências deposicionais, sendo estas:

Sequência I Rio do Rasto/Sanga do Cabral: Abrangendo a Fm. Rio do Rasto e a Fm. Sanga do Cabral, com idade Neopermiana a Eotriássica;

Sequência II Santa Maria: Correspondendo à Fm. Santa Maria e a base da Fm. Caturrita (*sensu* Andreis *et al*., 1980), de idade Meso a Neotriásica;

Sequência III Mata: Representando a porção superior da Fm. Caturrita (*sensu* Andreis *et al*., 1980), caracterizada por arenitos contendo troncos de gimnospermas, de idade Neotriássica;

Sequência IV Botucatu: Correspondendo à Fm. Botucatu, afossilífera com idade Eojurássica.

Zerfass *et al*. (2003, Figura 1) explicaram as deposições triássicas com base na orogenia Gondwanides (Veevers *et al*., 1994), o que causou o surgimento de uma série de bacias do tipo rift devido às forças tectônicas. Os autores dividiram as camadas em duas supersequências, a Sanga do Cabral e Santa Maria. A Supersequência Santa Maria (SSM), por sua vez, foi subdividida em três sequências de terceira ordem: Sequência Santa Maria 1, que corresponde à porção inferior da Fm. Santa Maria (*sensu* Andreis *et al*., 1980) ou à metade inferior da Sequência II Santa Maria (*sensu* Faccini, 1989); Sequência Santa Maria 2, que corresponde à porção superior da Fm. Santa Maria e à base da Formação Caturrita (*sensu* Andreis *et al*. 1980) ou à metade superior da Sequência II Santa Maria (*sensu* Faccini, 1989); e Sequência Santa Maria 3, que corresponde ao topo da Fm. Caturrita (*sensu* Andreis *et al*. 1980) ou à Sequência III Mata (*sensu* Faccini, 1989).

A divisão de Zerfass *et al*. (2003) é a utilizada atualmente, tendo sido ampliada por Horn *et al*. (2014, Figura 1) que com base em caracteres sedimentológicos, estruturais e paleontológicos, definiram uma nova sequência, localizada entre as sequências 1 e 2 de Zerfass *et al*. (2003), a Sequência Santa Cruz. Com esta nova sequência a ordem proposta por Zerfass *et al*. (2003) teve de ser alterada. Assim, Horn *et al*. (2014) propuseram uma nova nomenclatura para estas sequências, sendo estas, Sequência Pinheiros-Chiniquá, Sequência Santa Cruz, Sequência Candelária e Sequência Mata (Figura 1).

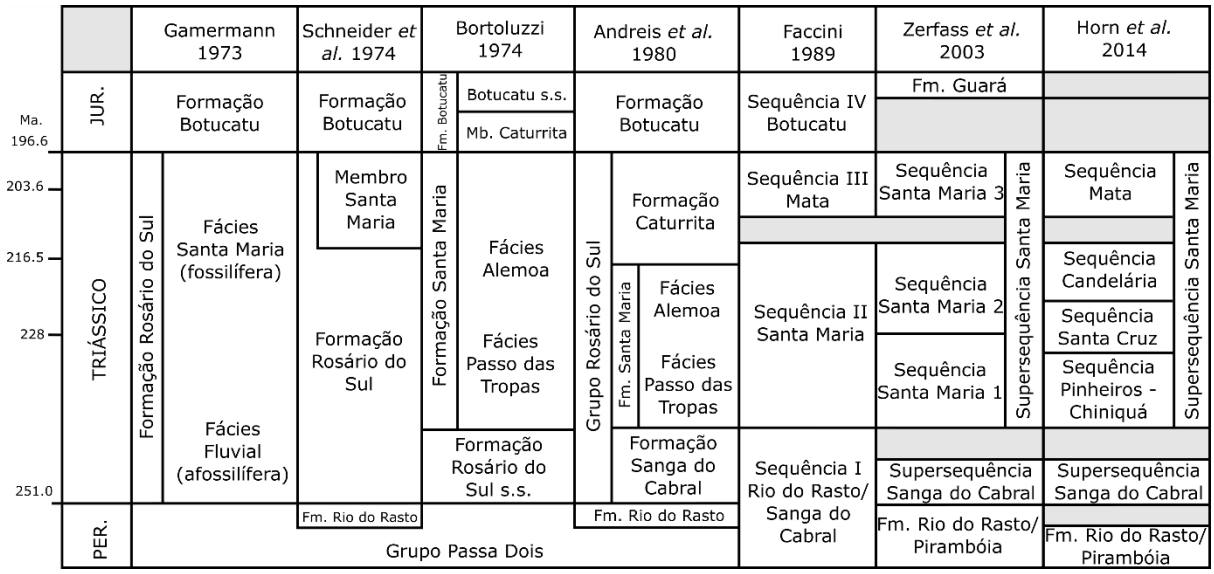


Figura 1. Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico brasileiro. Modificado de Soares, Abdala & Bertoni (2011). Abreviações: JUR, Jurássico; PER, Permiano; Fm, Formação; Mb, Membro; s.s., *sensu strictu*.

De maneira geral, todas as sequências da SSM possuem um sistema deposicional que se inicia com rios efêmeros com pouca sinuosidade, com os depósitos caracterizados pela ocorrência de arenitos conglomeráticos brancos a acinzentados, com estratificação planar e transversal (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2018a). Essas primeiras camadas, são sobrepostas por espessas camadas de argilito vermelho maciço, com algumas alterações pedogenéticas, como calcretes (Da Rosa *et al.*, 2005; Horn *et al.*, 2013). Essas camadas superiores (argilitos) são interpretadas como depósitos de grandes planícies de *loess* com retrabalhamento fluvial esporádicos (Horn *et al.,* 2018a).

Das três sequências que abrangem as camadas fósseis contendo cinodontes (Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária), as duas mais basais possuem a litologia muito similar, dominadas por argilitos com intercalações de calcretes, níveis de paleosolo e *slickensides* (superfícies de fratura que demonstram sinais de movimento relativo entre as rochas) (Zerfass *et al.*, 2003; Da Rosa *et al.*, 2005; Horn *et al.*, 2013, 2018a; Schultz *et al.,* 2020). A Sequência Candelária, por sua vez, é dividida em duas seções, com litologia distinta. A porção mais inferior da sequência é dominada por arenitos brancos a avermelhados, com algumas ocorrências de intraclastos de argilito, interpretados como depositados por rios efêmeros (Zerfass *et al.*, 2003), essas camadas são sobrepostas por camadas de argilitos laminados e arenitos muito finos (Schultz *et al.,* 2020). As planícies de *loess*, características das

duas sequencias anteriores, são substituídas por depósitos de deltas e lagos efêmeros, o que indica um aumento na umidade no ambiente (Horn *et al.,* 2018b).

A porção mais superior é dominada por arenitos finos, ao invés dos argilitos da base, sendo os arenitos com uma granulometria muito fina e majoritariamente maciços (Schultz *et al.,* 2020). Esses sedimentos são interpretados como resultantes de fluxos de massa, causados por precipitação intensa. Algumas estruturas sedimentares são observadas, como camadas centimétricas de argilitos e arenitos estratificados, estas, são interpretadas como um sistema fluvial efêmero, dominado por fluxos muito concentrados, formando inundações superficiais (Horn *et al.,* 2018; Schutz *et al.,* 2020).

Desde os anos 1970, é observado um padrão de distribuição de espécies e clados dentro das rochas da SSM, e diversos autores propuseram, ao longo dos anos, hipóteses de divisões bioestratigráficas da SSM (*e.g.*, Barberena *et al*., 1977, 1985; Scherer, 1994; Schultz, 1995; Abdala *et al*., 2001; Soares *et al*., 2011; Figura 2). Especialmente nas últimas duas décadas, o conhecimento atual sobre o conteúdo taxonômico de cada ZA da SSM foi bastante ampliado, com novos achados, e refinado, com estudos enfocando análises filogenéticas. Isso permitiu correlações bioestratigráficas mais consistentes com faunas de unidades argentinas, africanas e malgaxes. Além disso, datações absolutas feitas na Argentina e no Brasil vieram a reforçar tais correlações.

<table>
<tr><th></th><th>Litoestratigrafia</th><th>Barberena
et al. 1977</th><th>Barberena
et al. 1985</th><th>Scherer,
1994</th><th>Schultz,
1995</th><th>Schultz
et al. 1995</th><th>Abdala
et al. 2001</th><th>Soares
et al. 2011</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Noriano</td><td rowspan="2">Formação
Caturrita</td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2">Zona de Associação
de Riograndia</td></tr>
<tr><td>Fauna Local de
Botucaraí</td><td>Nível de
Jachaleria</td><td>Associação 7</td><td>Intervalo de
Jachaleria</td><td>Intervalo de
Jachaleria</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Carniano</td><td rowspan="5">Formação
Santa
Maria</td><td rowspan="2">Zona de Associação
de Rhynchocephalia</td><td></td><td rowspan="2">Cenozona de
Rhynchosauria</td><td>Associação 6</td><td rowspan="2">Cenozona de
Rhynchosauria</td><td rowspan="2">Biozona de
Rhynchosauria</td><td rowspan="2">Zona de Associação
de Hyperodapedon</td></tr>
<tr><td>Fauna Local de
Alemoa</td><td>Associação 5</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Ladiniano</td><td>Zona de Associação
de Dicroidium</td><td></td><td rowspan="2"></td><td>Associação 4</td><td rowspan="2"></td><td>Biozona de
Traversodontídeos</td><td>Zona de Associação
de Santacruzodon</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Zona de Associação
de Therapsida</td><td>Fauna Local de
Chiniquá</td><td rowspan="2">Cenozona de
Therapsida</td><td>Associação 3</td><td rowspan="2">Cenozona de
Therapsida</td><td rowspan="2">Biozona de
Therapsida</td><td rowspan="2">Zona de Associação
de Dinodontosaurus</td></tr>
<tr><td>Anisiano</td><td>Fauna Local de
Pinheiros</td><td>Associação 2</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
</table>

Figura 2. Síntese das propostas bioestratigráficas para a Supersequência Santa Maria. Modificado de Melo (2014).

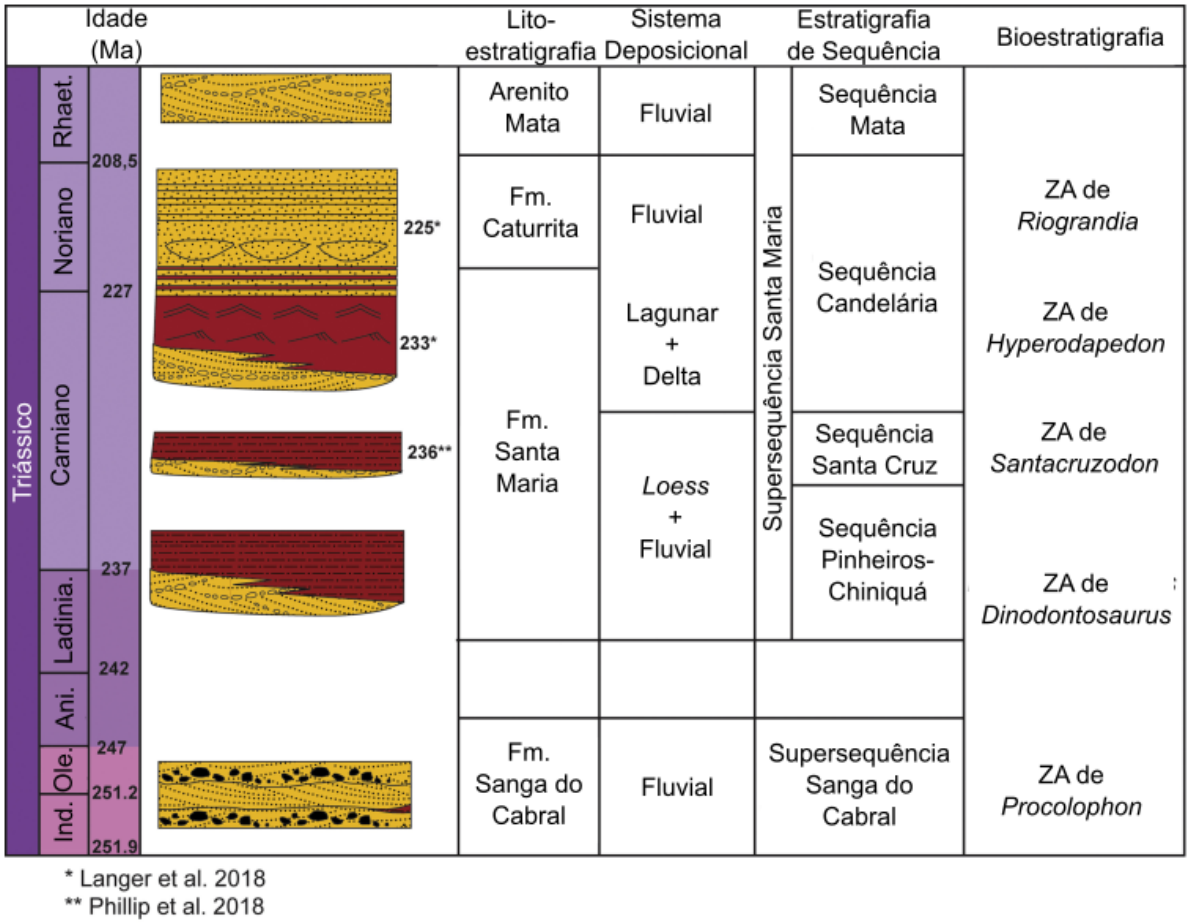


Figura 3. Esquema geológico e bioestratigráfico do Triássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Schultz *et al*. (2020).

No esquema mais atual, dentre as sequências que compõem a SSM, no âmbito da bioestratigrafia, são reconhecidas quatro Zonas de Assembleia (ZA; Figura *3*), a ZA de *Dinodontosaurus* (Sequência Pinheiros-Chiniquá), ZA de *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz), ZA de *Hyperodapedon* (base da Sequência Candelária) e ZA de *Riograndia* (topo da Sequência Candelária). Nestas quatro ZA, são registradas 13 espécies de cinodontes traversodontídeos (Tabela 1), sete na ZA de *Dinodontosaurus*, três na ZA de *Santacruzodon*, onde os cinodontes chegam a representar mais de 85% da fauna de tetrápodes (Schmitt *et al.,* 2019; Battista *et al.,* 2024) e quatro na ZA de *Hyperodapedon* (Abdala *et al.,* 2020; Schultz *et al.,* 2020; Schmitt *et al.,* 2024; Kerber *et al.,* 2024). Na ZA de *Riograndia,* possíveis ocorrências de traversodontídeos são relatadas, mas nenhuma destas pode ser inequivocadamente relacionada a esta ZA (ver 4.1.4 Zona de Assembleia de *Riograndia* para discussão). As Zonas de Assembleia e as ocorrências de cinodontes traversodontídeos serão detalhadas separadamente a seguir, com um contexto bioestratigráfico mais amplo.

Tabela 1. Espécies de cinodontes traversodontideos registradas na Supersequência Santa Maria, subdivididas em suas respectivas ZA de ocorrência.

Zona de Assembleia	Espécies	Referência
ZA de *Riograndia*	Dentes isolados de Gomphodontosuchinae	Ribeiro *et al.* 2011
	?*Siriusgnathus niemeyerorum*	Miron *et al.* 2020; Doering *et al.* 2024
ZA de *Hyperodapedon*	*Santagnathus mariensis*	Schmitt *et al.* 2024
	Siriusgnathus niemeyerorum	Pavanatto *et al.* 2018
	Gomphodontosuchus brasiliensis	von Huene, 1928
	Exaeretodon riograndensis	Abdala *et al.* 2002
ZA de *Santacruzodon*	*Menadon besairiei*	Melo *et al.* 2015
	Santacruzodon hopsoni	Abdala & Ribeiro, 2003
	Massetognathus ochagaviae	Schmitt *et al.* 2019
ZA de *Dinodontosaurus*	*Luangwa sudamericana*	Abdala & Sá-Teixeira, 2004
	Massetognathus pascuali	Sá-Teixeira, 1995
	Massetognathus ochagaviae	Barberena, 1981
	Protuberum cabralense	Reichel *et al.* 2009
	Traversodon stahleckeri	von Huene, 1936
	Scalenodon ribeiroae	Melo *et al.* 2017
	Paratraversodon franciscaensis	Kerber *et al.* 2024

3.1.1 Zona de Assembleia de *Dinodontosaurus*

A primeira e mais antiga ZA da SSM é a ZA de *Dinodontosaurus*, com idade Ladiniana final ao Carniano inicial (Schultz *et al.,* 2020; Abdala *et al.,* 2020). Afloramentos desta ZA são numerosos e encontrados em todo o Triássico do Rio Grande do Sul (Barberena *et al.,* 1985; Schultz, 2005; Langer *et al.,* 2007; Martinelli & Soares, 2016; Martinelli *et al.,* 2017; Schultz *et al.,* 2020; Paes-Neto *et al.,* 2024). A fauna encontrada nesta ZA é diversa, incluindo espécies de Procolophonoidea, Archosauromorpha não-Dinosauria, Dicynodontia e Cynodontia (Schultz *et al.,* 2020; Müller, 2024). A diversidade de Cynodontia representa uma grande parte dos espécimes coletados nesta ZA, com 12 espécies, sendo sete do clado Traversodontidae e cinco Probainognathia (Figura 4).

Em relação aos Traversodontidae, a ZA de *Dinodontosaurus* abrange o maior registro de espécies da SSM, com ocorrências de *Luangwa sudamericana*, *Massetognathus pascuali*, *Massetognathus ochagaviae, Traversodon stahleckeri, Scalenodon ribeiroae, Paratraversodon franciscaensis* e *Protuberum cabralense* (Figura 4, Figura 5) sendo este último, o único Traversodontidae Gomphodontosuchinae desta ZA, e consequentemente, do Ladiniano (Reichel *et al*.,

2009; Abdala *et al.,* 2020; Schultz *et al.,* 2020). Porém, ver Artigo 2 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE.

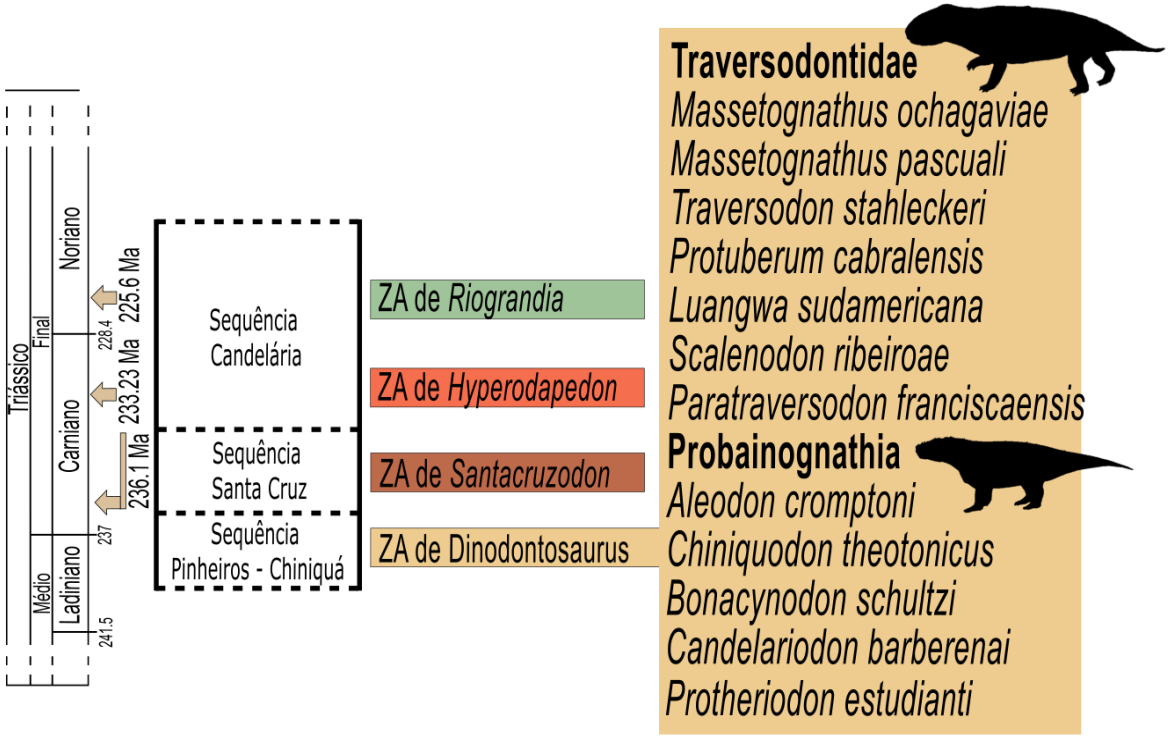


Figura 4. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Dinodontosaurus*. Modificado de Schultz *et al*. 2020.

Esta ZA é classicamente correlata à Formação Chañares, (Triássico da Argentina), devido à ocorrência compartilhada dos gêneros *Massetognathus* e *Dinodontosaurus*, além de táxons relacionados filogeneticamente, como cinodontes Chiniquodontidae, dicinodontes Kannemeyeriiformes, rincossauros Stenaulorhynchine, Proterochampsidae, Erpetosuchidae, Loricata não-crocodilomorpha e dinossauriformes Silesauridae (Martinelli *et al.,* 2017; Schultz *et al.,* 2020; Pretto *et al*., 2022; Paes-Neto *et al.,* 2024).

Nos últimos anos, foi reconhecida uma distinção em duas associações faunísticas na Fm. Chañares (Ezcurra *et al.,* 2017, 2020, 2021), uma inferior, a ZA de *Tarjadia* e a superior, ZA de *Massetognathus/Chanaresuchus*. Hipoteticamente, a ZA de *Dinodontosaurus* seria correlata com estas duas ZA argentinas, com base em ocorrências compartilhadas de táxons e táxons relacionados filogeneticamente. Porém, uma série de problemáticas surgem no registro da ZA de *Dinodontosaurus,* como a ocorrência compartilhada de táxons desta ZA sotoposta ZA de *Santacruzodon*, (*Massetognathus* e *Chiniquodon*) (Abdala *et al*., 2001; Raugust *et al*., 2013; Schmitt *et al*., 2019), somada às ocorrências pontuais de certos táxons, dificultando a

identificação de táxons diagnósticos, e a homogeneidade litológica dos afloramentos triássicos do Rio Grande do Sul (veja Martinelli *et al.,* 2017 e Paes-Neto *et al.,* 2024 para uma discussão mais detalhada). Por conta desta problemática, a ZA de *Dinodontosaurus* ainda precisa de maiores estudos e coletas controladas para tentar identificar o padrão de distribuição dos táxons, e se, a ZA de *Dinodontosaurus* é válida, se é correlata com as duas ZA argentinas ou com apenas uma destas, ou ainda, se poderia ser subdividida.

Nos últimos anos, foi reconhecida uma distinção em duas associações faunísticas na Fm. Chañares (Ezcurra *et al.,* 2017, 2020, 2021), uma inferior, a ZA de *Tarjadia* e a superior, ZA de *Massetognathus/Chanaresuchus*. Hipoteticamente, a ZA de *Dinodontosaurus* seria correlata com estas duas ZA argentinas, com base em ocorrências compartilhadas de táxons e táxons relacionados filogeneticamente. Porém, uma série de problemáticas surgem no registro da ZA de *Dinodontosaurus,* como a ocorrência compartilhada de táxons desta ZA sotoposta ZA de *Santacruzodon*, (*Massetognathus* e *Chiniquodon*) (Abdala *et al*., 2001; Raugust *et al*., 2013; Schmitt *et al*., 2019), somada às ocorrências pontuais de certos táxons, dificultando a identificação de táxons diagnósticos, e a homogeneidade litológica dos afloramentos triássicos do Rio Grande do Sul (veja Martinelli *et al.,* 2017 e Paes-Neto *et al.,* 2024 para uma discussão mais detalhada). Por conta desta problemática, a ZA de *Dinodontosaurus* ainda precisa de maiores estudos e coletas controladas para tentar identificar o padrão de distribuição dos táxons, e se, a ZA de *Dinodontosaurus* é válida, se é correlata com as duas ZA argentinas ou com apenas uma destas, ou ainda, se poderia ser subdividida.

Além da Fm, Chañares, a ZA de *Dinodontosaurus* é correlata também com camadas do Triássico da África, compartilhando a ocorrência de *Luangwa* com a Fm. Ntawere, na Zâmbia (Brink, 1963); correlaciona-se também com o topo da Fm. Omingonde Superior, na Namíbia s através dos registros dos cinodontes *Luangwa, Aleodon, Chiniquodon* e o dicinodonte *Stahleckeria* (Abdala & Smith, 2009; Abdala *et al.,* 2013; Martinelli *et al.,* 2017); compartilha os cinodontes *Aleodon* e *Scalenodon* com a Fm. Manda, da Tanzânia (Crompton, 1955; Brink, 1963; Melo *et al.,* 2017); com a Fm. Isalo II, de Madagascar; e, com a Fm. Ischigualasto, da Argentina, compartilha ocorrência de *Chiniquodon* (Bonaparte, 1966b, Kammerer *et al.,* 2010).

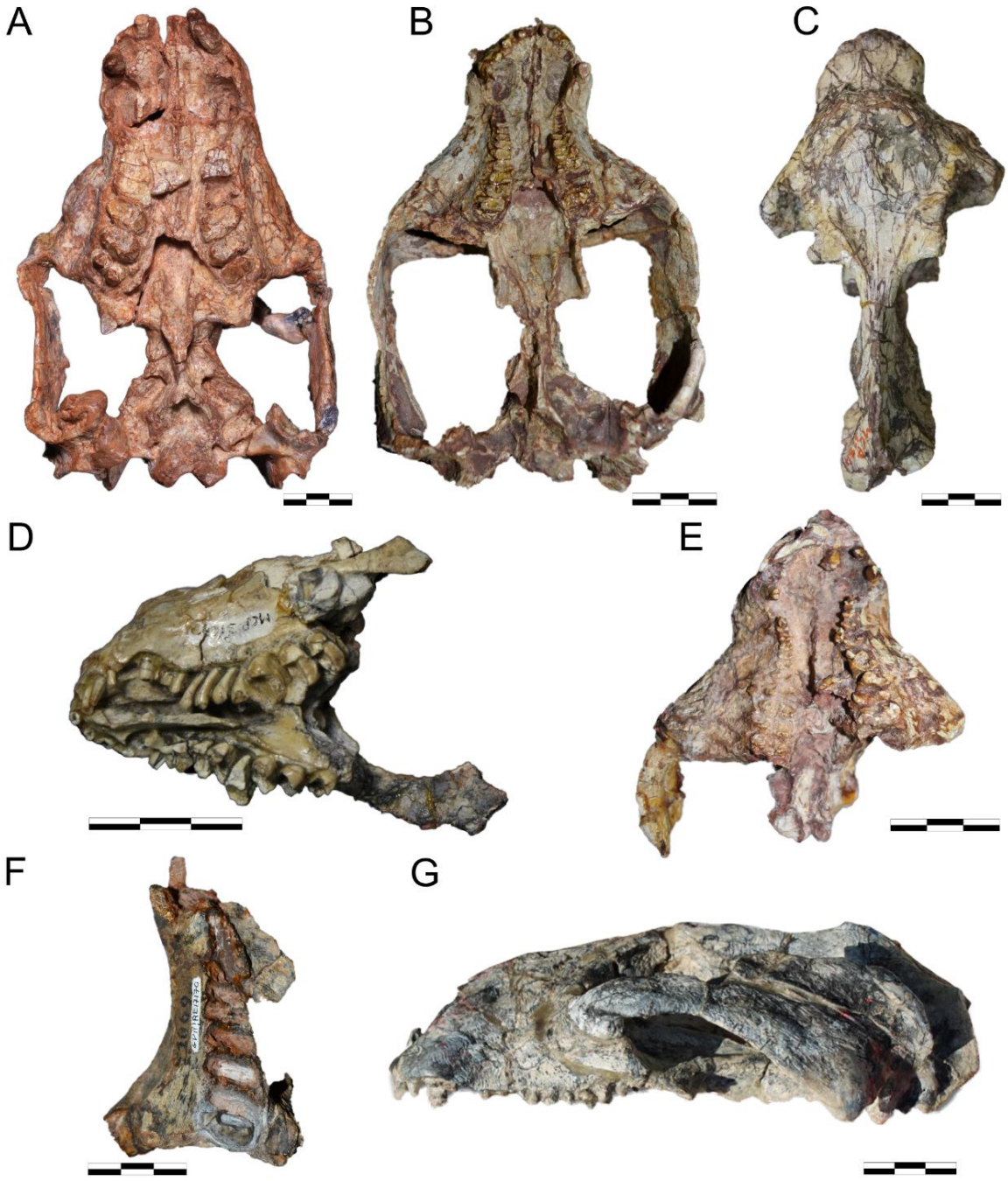


Figura 5. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de *Dinodontosaurus*. **A.** *Protuberum cabralense,* holótipo MGB-368/100; **B.** *Massetognathus ochagaviae*, neótipo MCP 3871; **C.** *Massetognathus pascuali*, MCP 3284; **D.** *Luangwa sudamericana*, holótipo MCP-3167-PV; **E.** *Scalenodon ribeiroae*, holótipo UFRGS-PV-0239-T; **F.** *Traversodon stahleckeri*, holótipo GPIT RE 17170; **G.** *Paratraversodon franciscaensis*, holótipo ULBRA PVT-049. **A**, **B**, **D**, **E** e **F**, vista ventral; **C**, vista dorsal; **G,** vista lateral. As escalas equivalem a 30mm. Fotos **A-E** do autor; **F**, Voltaire Paes-Neto; **G**, modificado de Kerber *et al.* (2024).

Historicamente, a Fm. Chañares e a ZA de *Dinodontosaurus* eram consideradas de idade Ladiniana, com base na bioestratigrafia (Bonaparte, 1966a; Barberena, 1977; Langer *et al*., 2007), mas datações absolutas mais recentes

(Marsicano *et al*., 2016; Ezcurra *et al*., 2017) posicionam a Fm. Chañares, e consequentemente a ZA de *Dinodontosaurus* no Carniano inicial.

Os primeiros dados obtidos por datação radioisotópica (Marsicano *et al*., 2016) baseada em zircões detríticos, indicam duas idades de deposição máxima dentro da Fm. Chañares, uma camada mais abaixo, com 236,1 ± 0,6 Ma e a mais acima com 233,7 ± 0,4 Ma, dentro do Carniano inicial. As datações radioisotópicas de Ezcurra *et al*. (2017), também com zircões detriticos, indicam uma idade de 234,2 ± 1,1 Ma para a porção inferior e 233,6 ± 1,1 Ma para a porção superior da Fm. Chañares, corroborando a idade carniana inicial. Em contraste a isso, a similaridade faunística com as bacias da África sugere uma idade mais antiga, talvez anisiana (Abdala & Smith, 2009).

Recentemente Philipp *et al*. (2023) realizaram datações através de zircões detríticos na SSM, obtendo uma idade de 239,40 ± 3,8 Ma para a Sequência Pinheiros-Chiniquá, indicando uma idade ladiniana, inicialmente proposta para a ZA, c.a. de 5 Ma mais antiga que a Fm. Chañares, da Argentina. Embora mais antiga, esta datação corrobora a idade Ladiniano-Carniano para a ZA de *Dinodontosaurus*. Devido às problemáticas de correlação entre diversas subzonas, outras bacias e a análise de zircões detríticos, a idade da ZA de *Dinodontosaurus* ainda é um tópico em discussão, necessitando de mais dados e análises para uma correlação com maior confiança das camadas.

4.1.2 Zona de Assembleia de *Santacruzodon*

A ZA de *Santacruzodon* é a mais recentemente descrita das quatro ZAs da SSM, sendo ainda pouco amostrada e com afloramentos muito restritos, com ocorrências apenas nos municípios de Santa Cruz do Sul, Venâncio Aires e Vera Cruz (Schmitt *et al*., 2019; Melo *et al.,* 2022; Battista *et al.,* 2024). A fauna da ZA é composta por Cynodontia, Dicynodontia, Loricata não-Crocodylomorpha, Proterochampsidae, Rhynchosauria e Procolophonidae indet. (Schultz *et al.,* 2020, Melo *et al.,* 2022; Battista *et al.,* 2024). Entre os cinodontes, ocorrem cinco espécies, sendo três Traversodontidae e dois Probainognathia (Figura 6).

Dentre os traversodontídeos, a ZA de *Santacruzodon* é uma das ZA com o maior registro de espécimes, respondendo pela maioria dos fósseis coletados, mas correspondendo a apenas a três espécies, *Menadon besairiei, Santacruzodon hopsoni* e *Massetognathus ochagaviae* (Melo *et al.,* 2015; Schmitt *et al*., 2019; Schultz *et al*.,

2020; Melo *et al*., 2022; Figura 7), sendo que este último é representado apenas por um crânio. Dentre estas espécies, *Menadon* representa o único Gomphodontotosuchinae com ocorrência nesta ZA (Melo *et al*., 2015).

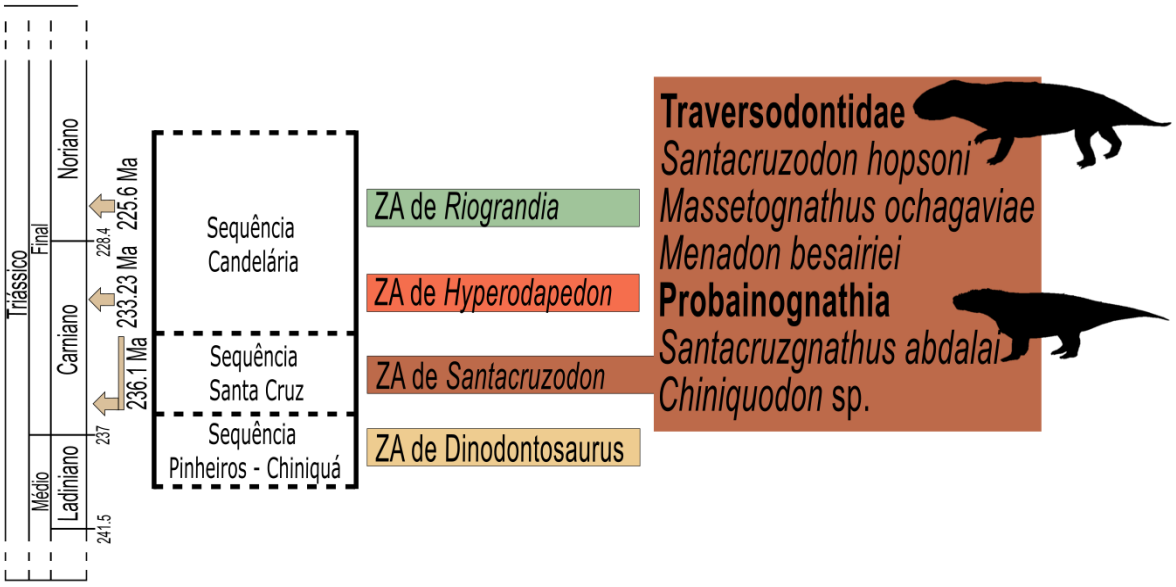


Figura 6. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Santacruzodon.* Modificado de Schultz *et al.* 2020.

Recentemente, Battista *et al.* (2024) em um estudo tafonômico do afloramento Schoenstatt, localidade-tipo da ZA de *Santacruzodon*, em Santa Cruz do Sul, reconheceram um padrão de distribuição bioestratigráfico dentro da ZA, representando três subzonas de concorrência, sendo a mais inferior com ocorrência de *Massetognathus* (e possivelmente *Menadon*), uma intermediária, com ocorrência de *Menadon* e a mais superior com ocorrência de *Santacruzodon.* A confirmação destas subzonas e um maior refinamento bioestratigráfico necessita ainda de mais materiais e atividades de coletas controladas estratigraficamente e tafonomicamente, mas, assim como a ZA de *Dinodontosaurus,* a ZA de *Santacruzodon* pode abrigar subzonas com faunas distintas.

A ZA de *Santacruzodon* é correlata com a Fm. Isalo II, de Madagascar, pela ocorrência de *Menadon besairiei* e *Chiniquodon* sp. (Melo *et al.,* 2017). É correlata também com a Fm. Chañares, devido a ocorrência de *Massetognathus* e *Chiniquodon,* que compartilha também com a ZA inferior (ZA de *Dinodontosaurus*; Schmitt *et al*., 2019), compartilha também a ocorrência de *Chiniquodon* com as Formações Ischigualasto, da Argentina, e com a Fm. Omingonde, na Namíbia (Martínez & Forster, 1996; Abdala *et al.,* 2001; Abdala & Smith, 2009; Raugust *et al.,* 2013; Schmitt *et al.*,

2019). Assim como a ZA de *Dinodontosaurus,* discutida anteriormente, a ZA de *Santacruzodon* possui uma série de problemáticas que dificultam as correlações e o correto posicionamento dos estratos.

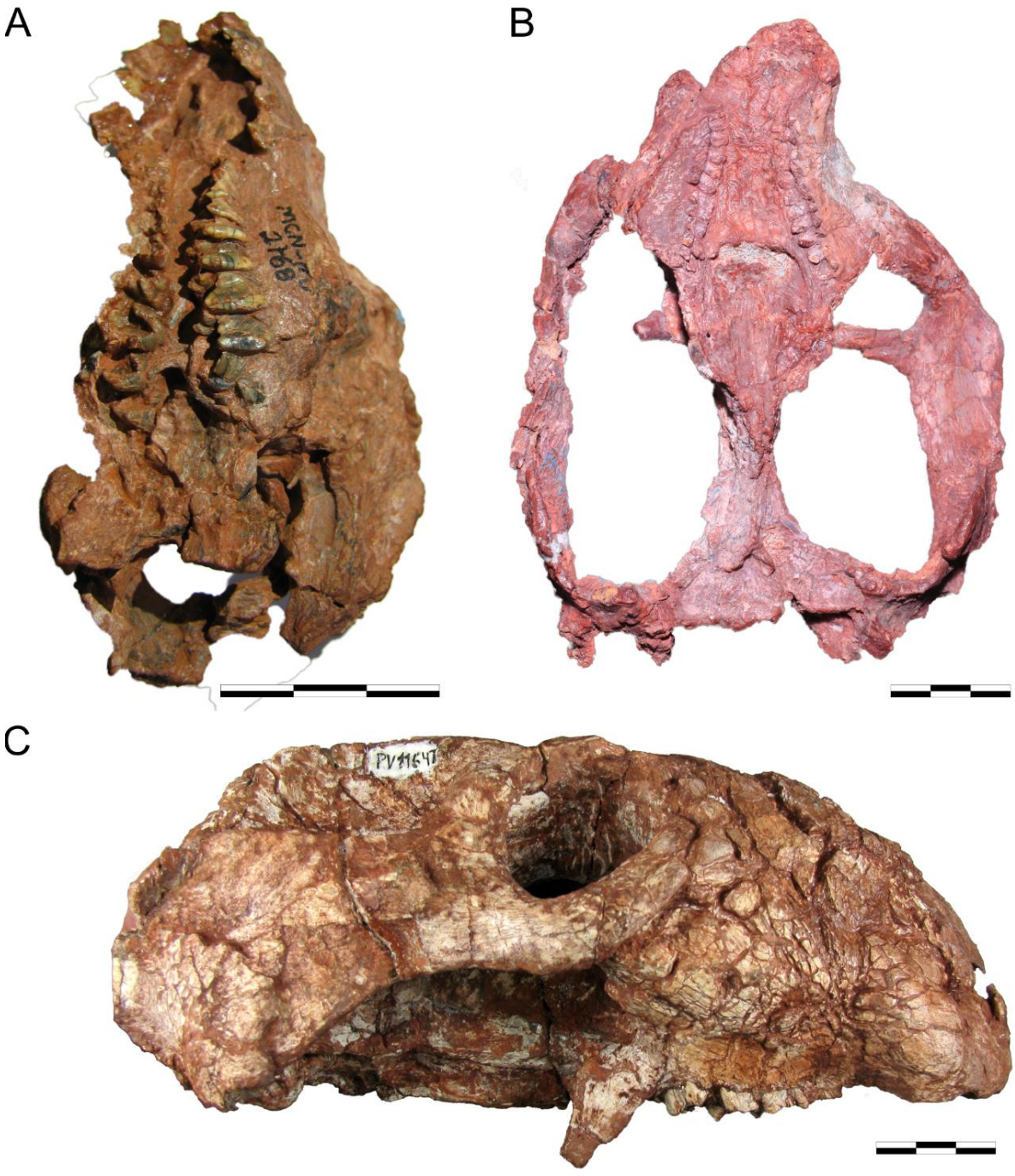


Figura 7. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de *Santacruzodon.* **A**. *Santacruzodon hopsoni,* holótipo MCN 2768-PV; **B**. *Massetognathus ochagaviae*, UFRGS-PV-0712-T; **C**. *Menadon besairiei*, UFRGS-PV-1164-T. As escalas equivalem a 30mm. **A** e **B**, em vista ventral; **C**, em vista lateral. Fotos do autor.

As descrições recentes da ocorrência do Loricata não-Crocodylomorpha *Dagasuchus santacruzensis* (Lacerda *et al.,* 2015), do Traversodontidae *Massetognathus ochagaviae* (Schmitt *et al*., 2019), novos materiais dos cinodontes *Santacruzodon hopsoni* e de *Chiniquodon* sp. (Melo *et al.,* 2022), de materiais de rincossauros e procolofonídeos (Battista *et al.,* 2024), além do Proterochampsidae Rhadinosuchinae *Pinheirochampsa rodriguesi* (Paes-Neto *et al.,* 2024), demonstram que a ZA de *Santacruzodon* possui uma fauna muito mais diversa que a inicialmente conhecida, e que novos trabalhos tendem a acrescentar mais informações e contribuir para um melhor refinamento bioestratigráfico e correlações da ZA.

Recentemente, a Sequência Santa Cruz foi datada através de radioisótopos U-Pb obtidos de zircões detríticos por Philipp *et al*. (2018), a idade máxima de deposição obtida foi 237 ± 1,5 Ma, situando-a no Carniano inicial, e próxima à idade obtida para o Membro Inferior da Fm. Chañares (236,2 ± 1,1 Ma; Ezcurra *et al*., 2017).

4.1.3 Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*

A ZA de *Hyperodapedon* é a mais abundante e diversa dentre todas as ZA do Triássico brasileiro, principalmente devido ao grande número de afloramentos conhecidos e sistematicamente prospectados (*e.g.*, Alemoa, Faixa Nova, Linha Facão, Janner, Vale do Sol, Buriol, Marchezan), tendo uma série de registros de Archosauromorpha (Rhynchosauria, Protherochampsidae, Aetosauria, Loricata não-Crocodylomorpha, Ornithosuchidae, Lagerpetidae, Silesauridae e Dinosauria), Cynodontia (Traversodontidae e Probainognathia), Rhynchocephalia e Temnospondyli (Horn *et al*., 2014, Schultz *et al*., 2020, Müller & Garcia, 2023; Figura 9). Assim como as ZA anteriores, a ZA de *Hyperodapedon* possui um padrão de distribuição de espécies que sugere uma separação em duas subzonas, a mais inferior, com maior abundância de rincossauros *Hyperodapedon*, e a parte superior, em que o cinodonte *Exaeretodon* se torna o tetrápode mais abundante nas camadas (Langer *et al*., 2007; Schultz *et al*., 2020).

Bioestratigraficamente, a ZA de *Hyperodapedon* é correlata com a Fm. Ischigualasto da Argentina, devido à similaridade faunística, como a ocorrência de *Hyperodapedon, Exaeretodon* e *Proterochampsa* nas duas unidades, assim como a ocorrência de espécies proximamente relacionadas filogeneticamente, como cinodontes Ecteniidae, lagerpetídeos, e dinossauros saurísquios Herrerasauridae (Schultz *et al*., 2000; Martínez *et al*., 2012) e Sauropodomorpha. É correlata também

com as Fm. Maleri e Tiki, da Índia, onde também são encontrados *Hyperodapedon* e *Exaeretodon* (Chaterjee, 1982; Mukherjee & Ray, 2014; Ray, 2015), embora o registro de *Exaeretodon* na Índia seja ainda discutido, podendo representar um Traversodontidae indeterminado.

A Fm. Ischigualasto, no oeste da Argentina é datada como sendo depositada no final do Carniano, com idades variando entre 230,3 Ma e 231,4 Ma (Rogers *et al*., 1993; Furin *et al*., 2006), e 231,4 ± 0,3 a 225,9 ± 0,9 Ma, para o topo da formação (Marsicano *et al*., 2016). Isso posiciona o limite superior da Fm. Ischigualasto no Carniano final-Noriano inicial. Recentemente, Desojo *et al*. (2020) revisitaram a Fm. Ischigualasto na região do Cerro de Las Lajas, com cerca de 1.100 metros de exposição, realizando também datações radioisotócias em três pontos distintos, obtendo idades de 229,25 ± 0,10 Ma para a porção mais inferior (cerca de 100 m acima da base), 228,97 ± 0,22 Ma para a porção fossilífera (cerca de 150 m da base) e 221,82 ± 0,10 Ma no topo da exposição (cerca de 1000 m da base). De acordo com as datações, a Fm. Ischigualasto teria sido depositada no intervalo entre cerca de 231 e 221 Ma, confirmando uma abrangência temporal da porção final do Carniano até o início do Noriano.

A Fm. Ischigualasto representa uma das camadas mais bem estudadas do Triássico argentino, com centenas de espécimes fósseis já coletados, abrangendo mais de 26 táxons, com destaque para alguns dos mais antigos registros de Dinosauria (*e.g. Pisanosaurus, Eoraptor, Herrerasaurus*), fósseis de Cynodontia abundantes, além de ocorrências de Temnospondyli, Archosauromorpha, Archosauriformes e Dicynodontia (Bonaparte, 1997; Martinez *et al*., 2011; Martinez *et al*., 2013; Desojo *et al*., 2020). As camadas de Ischigualasto são de grande importância para o registro de Gomphodontosuchinae, especialmente na localidade Hoyada de Ischigualasto, localidade tipo de *Exaeretodon argentinus* e *Proexaeretodon vincei* (Cabrera, 1943, Bonaparte, 1963), sendo o primeiro um dos táxons mais abundantes da formação, e o último, encontrado apenas nesta localidade e representado apenas pelo holótipo (Bonaparte, 1963; Martinez *et al.*, 2013).

No Brasil, a ZA de *Hyperodapedon* foi datada no sítio Cerro da Alemoa, localidade-tipo do sauropodomorfo *Saturnalia tupiniquim*, através de zircões detríticos (Langer *et al*., 2018), resultando em uma idade máxima para a deposição de 233,23 ± 0,61 Ma. O número é similar às datações obtidas na porção inferior da Fm. Ischigualasto, o que sustenta a correlação da ZA de *Hyperodapedon* com a Biozona

de *Scaphonyx – Exaeretodon – Herrerasaurus*, reconhecida nas camadas argentinas (Martinez *et al*., 2012; Desojo *et al*., 2020).

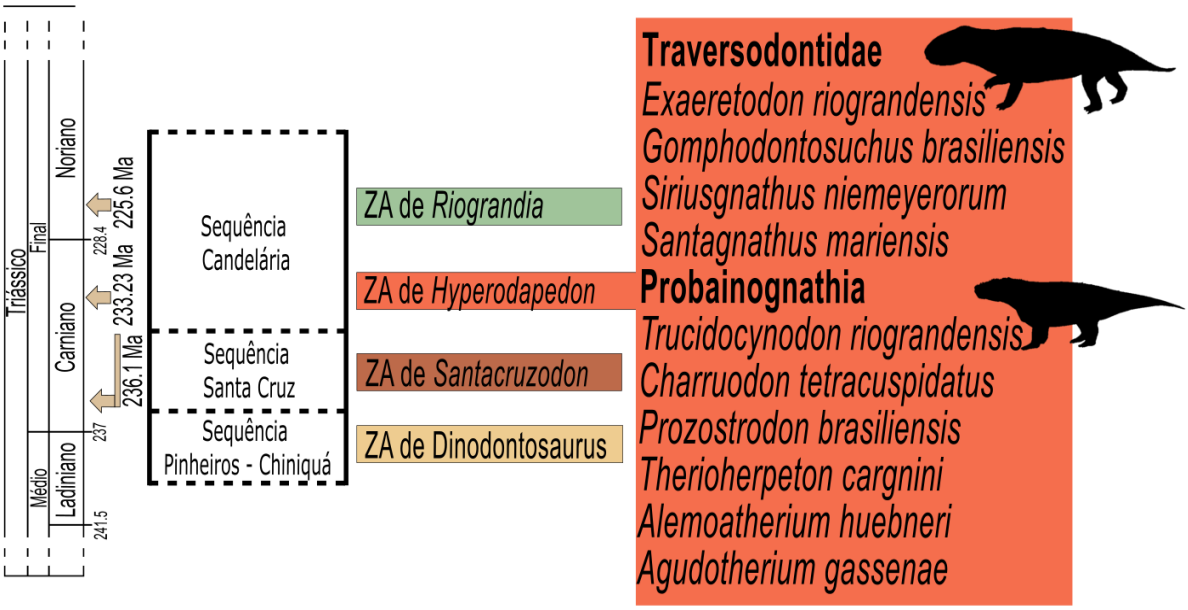


Figura 8. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Hyperodapedon.* Modificado de Schultz *et al.* (2020).

Desojo *et al*. (2020) observaram novos dados bioestratigráficos com base nos fósseis encontrados em Cerro de Las Lajas, Argentina. Lá, os rincossauros *Hyperodapedon* e *Teyumbaita* não ocorrem em nenhum momento juntos, sendo o primeiro substituído estratigraficamente pelo segundo. Esses dados são consistentes, em parte, com a bioestratigrafia brasileira, onde, aparentemente, *Hyperodapedon* e *Teyumbaita* também ocorrem em níveis distintos, sendo o segundo, mais jovem. Porém, na Argentina a ocorrência do traversodontídeo *Exaeretodon* é contínua, sendo encontrado tanto com *Hyperodapedon* quanto com *Teyumbaita*, o que não ocorre no Brasil até o momento, já que *Exaeretodon* só foi recuperado nos mesmos níveis que *Hyperodapedon*. Essa nova descoberta na Argentina, embora ainda que baseada em poucos exemplares, pode colocar *Exaeretodon* como um táxon com maior amplitude temporal.

A idade e as correlações entre a ZA de *Hyperodapedon* e as demais formações do Gondwana ainda são debatidas, e novos trabalhos são necessários para o melhor entendimento das mesmas (veja Schultz *et al*., 2020 para mais detalhes).

Em relação ao conteúdo fóssil de cinodontes, a ZA de *Hyperodapedon* é uma das mais ricas da SSM, com 10 espécies, sendo seis Probainognathia, que começam a ficar mais comuns no registro fóssil a partir desta ZA e quatro espécies de

Traversodontidae, sendo estas, *Gomphodontosuchus brasiliensis*, *Siriusgnathus niemeyerorum*, *Santagnathus mariensis* e a mais abundante de todas, *Exaeretodon riograndensis* (Figura 8), todas integrantes do clado Gomphodontosuchinae (Hendrickx *et al*., 2020; Kerber *et al*., 2024; Schmitt *et al*., 2024).

Embora *Exaeretodon riograndensis* seja o cinodonte mais abundante desta ZA, sendo encontrado na grande maioria dos afloramentos, descobertas recentes aumentaram o registro de traversodontídeos nestas camadas, com a descrição de *Siriusgnathus niemeyerorum* (Pavanatto *et al*., 2018) e *Santagnathus marieneis* (Schmitt *et al*., 2024, Artigo 1 desta tese – ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), ambos recuperados em novos afloramentos, o que demonstra a possibilidade de que novas espécies sejam encontradas nesta ZA, com novas atividades de campo e descoberta de novos afloramentos. O cinodonte *Siriusgnathus* é tratado aqui como pertencente à ZA de *Hyperodapedon*, conforme Schultz *et al*. (2020) embora possa estar associado à ZA de *Riograndia* (veja Pavanatto *et al*., 2018; Miron *et al*., 2020; Doering *et al*., 2024). Esta discussão se dá devido à ausência de fósseis-guia de uma ou outra ZA nos afloramentos em que este traversodontídeo é encontrado, discussão que será detalhada a seguir, no tópico ZA de *Riograndia*.

A ZA de *Hyperodapedon* é a mais importante para o registro de Gomphodontosuchinae, tendo em vista que, das cinco espécies brasileiras do clado, quatro são encontradas nesta ZA, quais sejam: (*Exaeretodon riograndensis, Santagnathus mariensis, Siriusgnathus niemeyerorum* e *Gomphodontosuchus brasiliensis;* Figura 9). De acordo com a reinterpretação de *Protuberum cabralense* (Artigo 2 desta tese – ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), a espécie não é recuperada filogeneticamente como um traversodontídeo Gomphodontosuchinae, e, portanto, todos os Gomphodontosuchinae do Triássico brasileiro seriam restritos à ZA de *Hyperodapedon*.

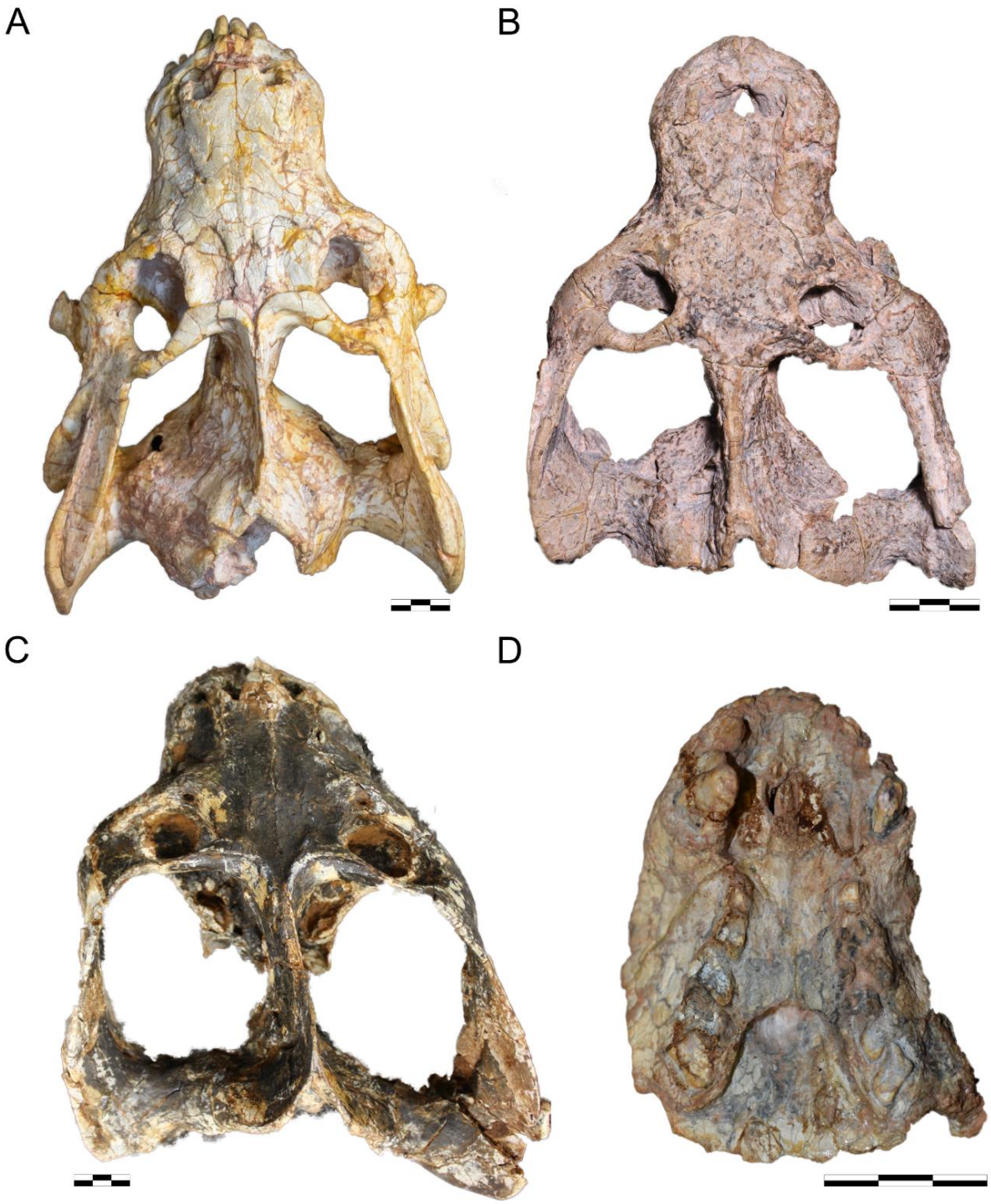


Figura 9. Cinodontes traversodontídeos da Zona de Assembleia de *Hyperodapedon.* **A**. *Exaeretodon riograndensis,* holótipo MCP-1522-PV; **B**. *Santagnathus mariensis*, UFRGS-PV-1419-T; **C**. *Siriusgnathus niemeyerorum*, holótipo CAPPA/UFSM-0032; **D**. *Gomphodontosuchus brasiliensis*, holótipo GPIT sem número. **A**, **B**, **C** em vista dorsal; **D**, em vista ventral. As escalas equivalem a 30mm. **A**-**C**. fotos do autor; **D**. foto de Voltaire Paes-Neto.

4.1.4 Zona de Assembleia de *Riograndia*

A última e mais nova das ZA da SSM, a ZA de *Riograndia* possui um grande registro de cinodontes Probainognathia, mas nenhum registro de inequívoco Traversodontidae (Figura 10). É nesta ZA que é encontrado o cinodonte considerado táxon-irmão de Mammaliaformes, *Brasilodon quadrangularis*, além de outros Probainognathia como *Riograndia, Irajatherium* (Ictidosauria) e *Botucaraitherium* (Bonaparte *et al*., 2001; 2003, 2005; Martinelli *et al*., 2005; Soares *et al*., 2014). São encontrados também espécimes de Temnospondyli, Dicynodontia, Procolophonidae, Rhynchocephalia, Lepidosauromorpha não-Rhynchocephalia, Gracilisuchidae, Lagerpetidae e Dinosauria Sauropodomorpha (Schultz *et al*., 2020; Kellner *et al*., 2022; Müller, 2024). É notável a grande predominância de fósseis de microvertebrados, sendo os vertebrados de grande porte bastante raros (*e.g. Jachaleria candelariensis*, *Guaibasaurus candelariensis*).

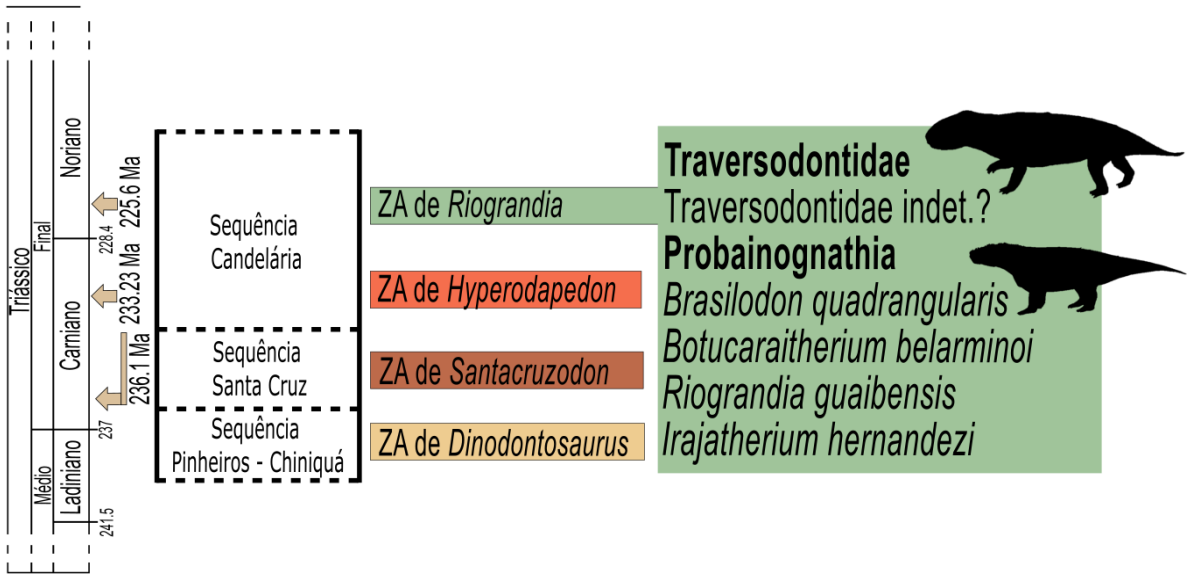


Figura 10. Espécies de cinodontes registrados na ZA de *Riograndia.* Modificado de Schultz *et al.* (2020).

A ZA de *Riograndia* é correlata com a fauna de La Chilca, topo da Fm. Ischigualasto e base da Fm. Los Colorados, pela ocorrência compartilhada de *Jachaleria colorata* na Argentina e *J. candelariensis*, no Brasi (Fonseca & Scherer, 1998; Martinez *et al*., 2013). O rincocefálio *Clevosaurus* spp. ocorre em uma série de depósitos do Triássico e Jurássico (Hsiou *et al*., 2015), com a espécie *C. brasiliensis* representada na ZA de *Riograndia,* onde outras duas outras espécies de rincocefálios são também registradas. Os cinodontes probainognátios e dinossauros

“Prosauropoda” são similares aos da fauna de La Esquina, topo da Fm Los Colorados e da base da Fm Elliot, da África do Sul (Langer *et al*., 2007; Soares *et al*., 2011).

Dados obtidos por magnetoestratigrafia (Kent *et al*., 2014) indicam uma idade totalmente noriana para a Fm. Los Colorados, o que restringiria a Fm. Ischigualasto ao Carniano. Recentemente, a localidade Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno, onde é encontrado *Guaibasaurus candelariensis*, cinodontes não-mamaliaformes probainognátios (*e.g.*, *Riograndia guaibensis*, *Irajatherium hernandezi*, *Brasilodon quadrangularis*), procolofonídeos, rincocefálios (*e.g.*, *Clevosaurus brasiliensis*), lagerpetídeos e gracilissuquídeos foi datada por meio de zircões detríticos (Langer *et al*., 2018), obtendo idades de ~225,5 Ma. Esta datação corresponde ao limite inferior da Fm. Los Colorados, onde ocorre a Fauna de La Chilca, e corrobora a correlação da ZA de *Riograndia* com a base da Fm. Los Colorados e o topo da Fm. Ischigualasto.

Em relação aos traversodontídeos, a ZA de *Riograndia* é a única ZA da SSM que não conta com registro formal do grupo. São conhecidas até o momento, ocorrências de um incisivo inferior identificado como um Gomphodontosuchinae (aff. *Exaeretodon*) na localidade-tipo de *Sacisaurus agudoensis* (Ribeiro *et al*., 2011; Marsola *et al*., 2018; Miron *et al.,* 2020) e alguns dentes e um fragmento de maxila que lembram *Exaeretodon* na localidade de Sesmaria do Pinhal 3 (Ribeiro *et al*., 2011; Schultz *et al*., 2020). São também registrados nesta localidade um dente pós-canino supostamente associado à *Riograndia* e dentes pós-caninos tentativamente associados à *Brasilodon* sp. (*Brasilitherium* em Ribeiro *et al*., 2011), o que sugere a associação da localidade com a ZA de *Riograndia*. Porém, Marsola *et al*. (2018) consideram que o dente identificado como de *Riograndia* possivelmente pertença a outro Probainognathia não-mamaliaforme, tratando este fragmento como *Riograndia*-like, e os pós-caninos identificados como de *Brasilodon* sp. também seriam possivelmente pertencentes a algum outro probainognátio, podendo mesmo representar alguma espécie nova. A localidade de *Sacisaurus* é problemática devido à falta de dados bioestratigráficos não dúbios e, sendo assim, não é possível correlacionar com confiabilidade o sítio do *Sacisaurus* à ZA de *Riograndia*. Os materiais similares à *Exaeretodon* encontrados na localidade de Sesmaria do Pinhal 3 são fragmentários e estavam rolados e podem ter sido transportadas da ZA de *Hyperodapedon*, ou até mesmo terem sido coletados em um nível inferior ao nível onde ocorrem as espécies-guia da ZA de *Riograndia* (Ribeiro *et al*., 2011; Schultz *et al*., 2020).

Recentemente Miron *et al*. (2020) propuseram a idade noriana para o Gomphodontosuchinae *Siriusgnathus niemeyerorum* com base em novos registros da espécie em duas localidades supostamente correlatas com a localidade de *Sacisaurus* (Marsola *et al*., 2018). Além disso, anteriormente, Pavanatto *et al*. (2018) sugeriram que os dentes semelhantes a *Exaeretodon* sp. reportados por Ribeiro *et al*. (2011) e Marsola *et al*. (2018) possam pertencer a *S. niemeyerorum*. Em nenhum sítio *S. niemeyerorum* foi encontrado em associação com um táxon-guia da ZA de *Riograndia* (*e.g.*, *Jachaleria*, *Riograndia* ou *Guaibasaurus*). Adicionalmente, é importante frisar que a morfologia dentária de *S. niemeyerorum*, *Santaganthus mariensis* e *Exaeretodon riograndensis* é extremamente similar (veja Artigo 1 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), deixando aberta a possibilidade de que estes dentes isolados sejam retrabalhados da ZA de *Hyperodapedon*.

Em trabalhos recentes, uma nova espécie de Probainognathia não-mamaliaforme, *Agudotherium gassenae* (Stefanello *et al*., 2020, Kerber *et al*., 2023), somado às ocorrências de um úmero similar à *Trucidocynodon* (Pavanatto *et al*., 2018) do terópode *Erythrovenator jacuiensis* (Müller, 2021), do rincossauro *Teyumbaita sulcognathus* e de fragmentos atribuídos à Silesauridae (Doering *et al*., 2024) foram registrados no sítio Niemeyer, localidade-tipo de *Siriusgnathus* o que reforçaria a ideia de uma idade noriana para a localidade, devido às relações estreitas entre *Agudotherium* e outros probainognátios avançados (*i.e.* Prozostrodontia) da ZA de *Riograndia* e à presença de um terópode com caracteres derivados. Adicionalmente, Miron *et al*. (2024) descrevem o registro de *S. niemeyerorum* no afloramento Várzea do Agudo (ou Janner), onde são encontrados inúmeros fósseis de *E. riograndensis* (Oliveira *et al*., 2007; Müller *et al*., 2015). O espécime relacionado à *S. niemeyerorum* foi encontrado em níveis superiores do afloramento, enquanto *Exaeretodon* é restrito a camadas inferiores, o que poderia indicar uma superposição de faunas, confirmando que as ocorrências de *S. niemeyerorum* são mais recentes que às de *Exaeretodon*. Porém, este novo registro de *S. niemeyerorum* não atesta seu pertencimento à ZA de *Riograndia*, uma vez que, até o momento, todos os fósseis recuperados no afloramento Várzea do Agudo são vinculados à ZA de *Hyperodapedon*.

Em face de toda essa problemática, o que se pode dizer até o presente momento é que a vinculação de *S. niemeyerorum*, assim como a sua localidade-tipo, sítio Niemeyer, à ZA de *Riograndia* deve ser feita com cautela, até que novas descobertas indiquem a presença de um táxon-guia nos sítios que contêm este traversodontídeo.

4.2 Synapsida, Cynodontia e Traversodontidae

4.2.1 Synapsida

O clado Synapsida, com origem no final do Carbonífero, compreende uma enorme diversidade de amniotas, dispostos em dois grupos principais, Pelycosauria, parafilético, e Therapsida, um grupo monofilético (Figura 11**;** Angielczyk, 2009). Therapsida, por sua vez, abrange os clados Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e o mais derivado deles, Cynodontia (Kemp, 2005). Filogeneticamente, o clado Synapsida é definido como o agrupamento mais inclusivo abrangendo *Cynognathus crateronotus* Seeley 1895, mas não *Testudo graeca*, *Iguana iguana* e *Crocodilus niloticus* (Laurin & Reisz, 2020). Dentre as características anatômicas, a presença de uma única fenestra temporal, delimitada pelos ossos pós-orbital, jugal e esquamosal é diagnóstica de Synapsida (Figura 12; Sidor, 2001; Kemp, 2012).

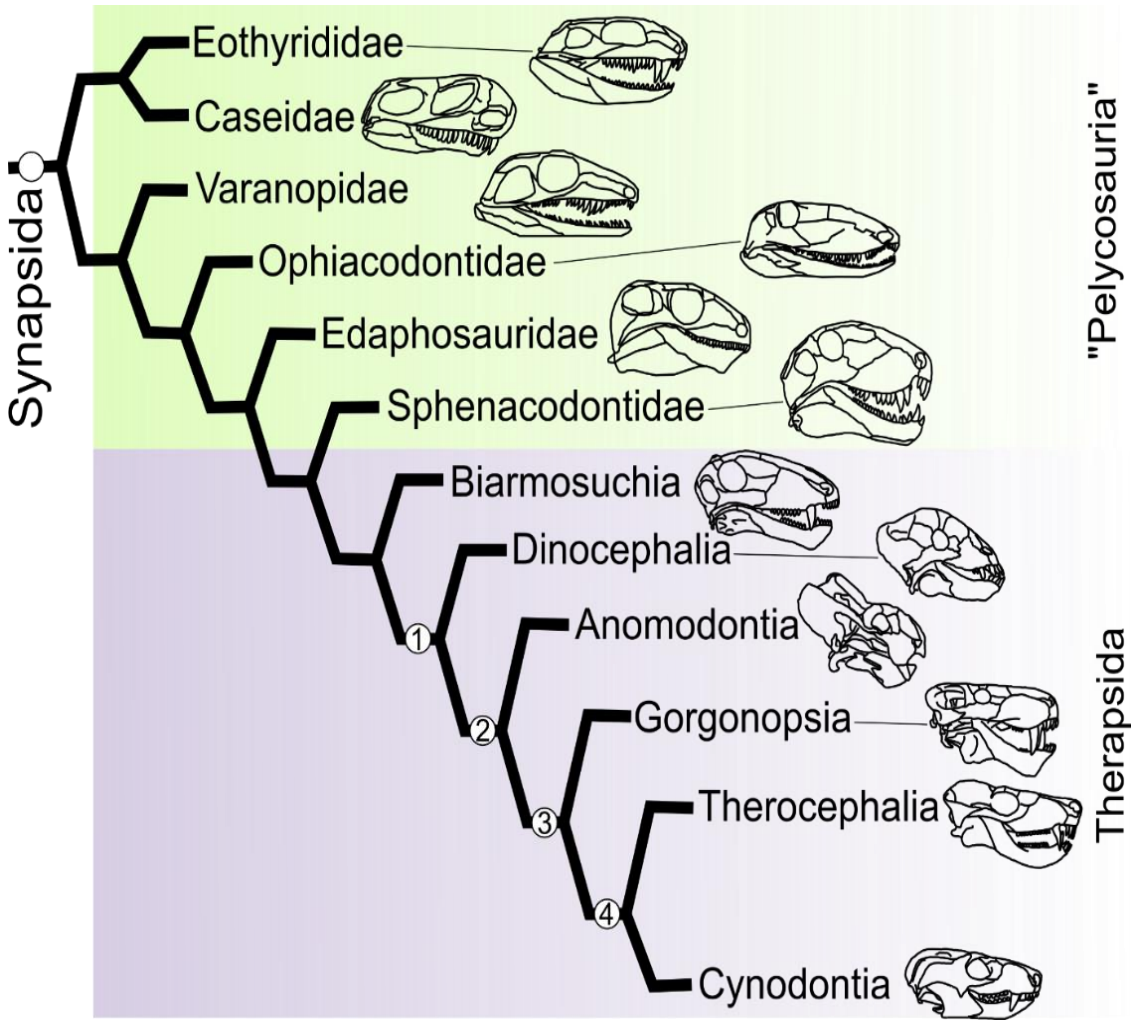


Figura 11. Relações filogenéticas dos grupos de Synapsida. Os números nos nós indicam **1.** Eutherapsida; **2.** Neotherapsida; **3.** Theriodontia; **4.** Eutheriodontia Modificado de Angielczyk (2009).

Morfologicamente, ao longo da filogenia de Synapsida, várias mudanças ocorreram, partindo de um crânio mais primitivo, padrão “Pelycosauria “, para uma anatomia cada vez mais próxima à de Mammalia (Benson, 2012, Figura 12), principalmente dentre os Cynodontia. Algumas destas mudanças anatômicas são o aumento da fenestra temporal, morfologia dentária complexa (heterodontia), redução dos ossos cranianos e um aumento da taxa metabólica (Sidor, 2001, 2003; Kemp, 2005, 2012; Benson, 2012).

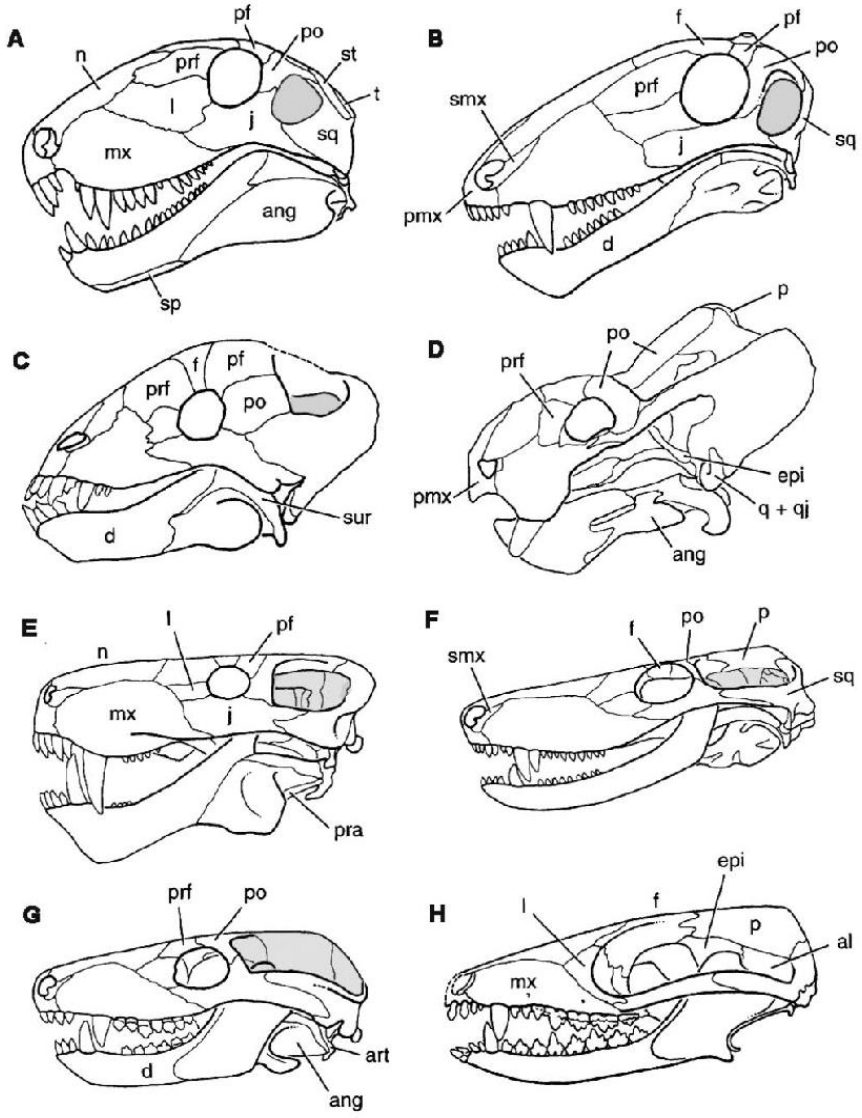


Figura 12. Desenho esquemático dos crânios dos principais grupos de sinápsidos. **A**, o “pelicossauro” *Dimetrodon*; **B**, o biarmosúquio *Biarmosuchus*; **C**, o dinocefálio *Tapinocaninus*; **D**, o dicinodonte anomodonte *Kannemeyeria*; **E**, o gorgonópsio *Leontocephalus*; **F**, o terocefálio *Ictidosuchoides*; **G**, o cinodonte basal *Thrinaxodon*; **H**, o mamaliaforme *Morganucodon*. Abreviações: **al**, lâmina anterior do petrosal; **ang**, angular; **art**, articular; **d**, dentário; **epi**, epipterigoide; **f**, frontal; **j**, jugal; **sp**, esplenial; **l**, lacrimal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **p**, parietal; **po**, pós-orbital, **pf**, pós-frontal; **prf**, pré-frontal; **par**, pré-articular; **pmx**, pré-maxilar; **q+qj**, quadrado mais quadrado-jugal; **smx**, septo-maxilar; **sur**, supra-angular; **t**, tabular; **sq,** esquamosal; **st**, supratemporal. Modificado de Martinelli, 2017.

Ao final do Permiano, os grupos de Synapsida foram muito afetados pela extinção Permo-Triássica, culminando na extinção de grande parte destes. No Triássico continuam sendo registrados apenas Dicynodontia (Anomodontia), e Eutheriodontia (Therecephalia + Cynodontia). Dentre estes, o clado Therocephalia é restrito ao Triássico inicial e Dicynodontia é extinto ao final do Triássico (Hopson & Barghusen, 1986; Tatarinov & Matchenko, 1999; Matsuoka *et al*., 2016; Sulej & Niedzwiedzki, 2018). Apenas Cynodontia é registrado após o Triássico, com dois clados de probainognátios persistindo no Jurássico, Tritheledontidae e Triytylodontidae, e somente o último sendo registrado até o Cretáceo (Abdala & Gaetano, 2018; Abdala *et al*., 2020; Abdala, 2021).

4.2.2 Cynodontia

O clado Cynodontia foi o último grupo de Synapsida a surgir no registro fóssil, no final do Permiano (Figura 13, Figura 14). Os primeiros cinodontes apresentavam um padrão anatômico de crânio caracterizado por um palato secundário ainda aberto com vacuidades interpterigoides, dentição heterodonte e sectorial e a mandíbula ainda com uma grande participação dos ossos pós-dentários (esplenial, coronoide, angular, pré-articular, articular, supra-angular, Kemp, 2005). Já possuíam a fenestra temporal maior que a dos demais terápsidos, e apresentavam o côndilo occipital duplo, caráter único de Cynodontia.

De acordo com Botha *et al.* (2007), o clado Cynodontia é caracterizado pelas seguintes sinapomorfias: contato entre nasal e lacrimal; ausência de pós-frontal; frontal excluído da borda orbital; côndilo occipital duplo; ângulo da borda ventral do dentário posterior ou no mesmo nível da barra pós-orbital; lâmina refletida do angular lisa ou com depressões superficiais; e entalhe na base do processo coronoide. No entanto, Hopson & Kitching (2001) em revisão publicada antes da descrição de *Charassognathus* e *Abdalodon,* listam uma série de 27 sinaporfias para o clado, sendo estas:

- Contato do lacrimal com o nasal;
- Ausência do pós-frontal;
- Contato com pré-frontal com pós-orbital;
- Ectopterigoide não contata a maxila;
- Exposição palatal da maxila posterior ao canino maior que 20% da distância da borda posterior do canino até o final do palatino;

- Placa palatal secundária na maxila;
- Placa palatal secundária no palatino;
- Ausência de dentes no pterigoide;
- Tabular se estende ao redor do forame pós-temporal;
- Sulco no proótico que se estende do forame pterigoparaoccipital até o forame do trigêmeo;
- Nervo trigêmeo sai por um forame entre o proótico e epipterigoide;
- Processo póstero-ventral no quadrado no entalhe posterior do esquamosal;
- Processo ascendente do epipterigoide expandido;
- Sobreposição do epipterigoide e prootico;
- Borda lateral do proótico;
- Contato entre epipterigoide e frontal;
- Côndilos occipitais duplos;
- Forame estapedial com orientação dorso-ventral;
- Fossa massetérica no dentário presente na região do coronoide;
- Sobreposição do dentário com o supra-angular;
- Lâmina refletida do angular em forma de placa;
- Margens dos incisivos levemente serreadas;
- Margens dos caninos não serreadas;
- Pós-caninos com duas ou mais cúspides em linha;
- Cíngulo ou cúspide anterior presente nos pós-caninos inferiores;
- Comprimento do processo anterior do ílio cerca de 1 a 1,5x maior que o diâmetro do acetábulo;
- Comprimento do púbis cerca de 1 a 1,5x o diâmetro do acetábulo.

Na revisão mais recente, de Pusch *et al.* (2024), os autores reconhecem 21 sinapomorfias inequívocas, além de 15 outros caracteres presentes em grande parte dos cinodontes analisados (veja a lista completa em 4.3 Character evolution in eutheriodonts, Pusch *et al.*, 2024).

Filogeneticamente, Cynodontia é um agrupamento de sinápsidos que inclui Mammalia e táxons proximamente relacionados, definido como o clado mais inclusivo de Synapsida, incluindo Mammalia e excluindo *Bauria* (Hospson & Kitching, 2001; Rougier *et al.,* 2021)

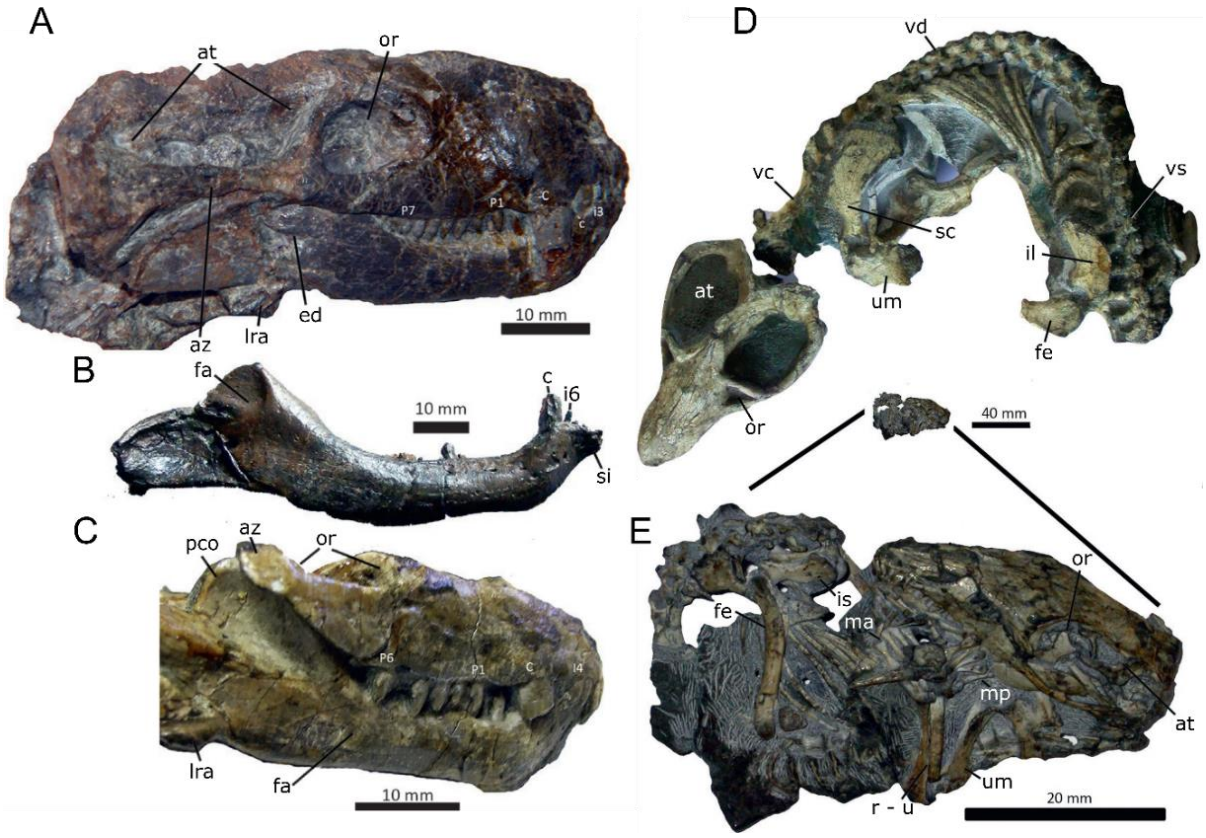


Figura 13. Cinodontes do Permiano. **A**. Vista lateral direita de *Charassognathus gracilis*, da África do Sul; **B**. Vista lateral da mandíbula de *Dvinia prima*, com destaque para a sínfise bem projetada anteriormente; **C**. Vista lateral do crânio de *Nanictosaurus kitchingi*, da África do Sul; **D.** esqueleto de um adulto e **E**. um juvenil de *Procynosuchus delaharpeae* da África do Sul. O juvenil e o adulto estão na mesma escala para comparação e o juvenil aumentado em **E**. Abreviações: **at**. Abertura temporal; **az**. Arco zigomático; **ed**. Entalhe do dentário; **fa**. Fossa adutora; **fe**. Fêmur; **il**. Ílio; **is**. Ísquio; **lra**. Lâmina refletida do angular; **ma**. Membro anterior; **mp**. Membro posterior; **or**. Órbita; **pco**. Processo coronóide; **r-u**. rádio – ulna; **sc**. Escápula; **um**. Úmero; **vc**. Vértebra cervical; **vd**. Vértebra dorsal; **vs**. Vértebra sacral. Imagem modificada de Abdala (2019).

Ainda durante o Permiano, os cinodontes se diversificam e se expandem, originando os cinodontes Epicynodontia (Figura 14), clado este proposto por Hopson & Kitching (2001) para abranger os cinodontes basais, acima do nível de *Dvinia* e *Procynosuchus*. O evento de extinção Permo-Triássica, responsável pela extinção de cerca de 75% de toda a biodiversidade terrestre (Maxwell & Benton, 1990; Macleod *et al*., 2000; Smith & Botha, 2005), impactou diretamente os cinodontes, extinguindo todas as formas não-Epicynodontia, como *Charassognathus, Abdalodon* e *Dvinia*.

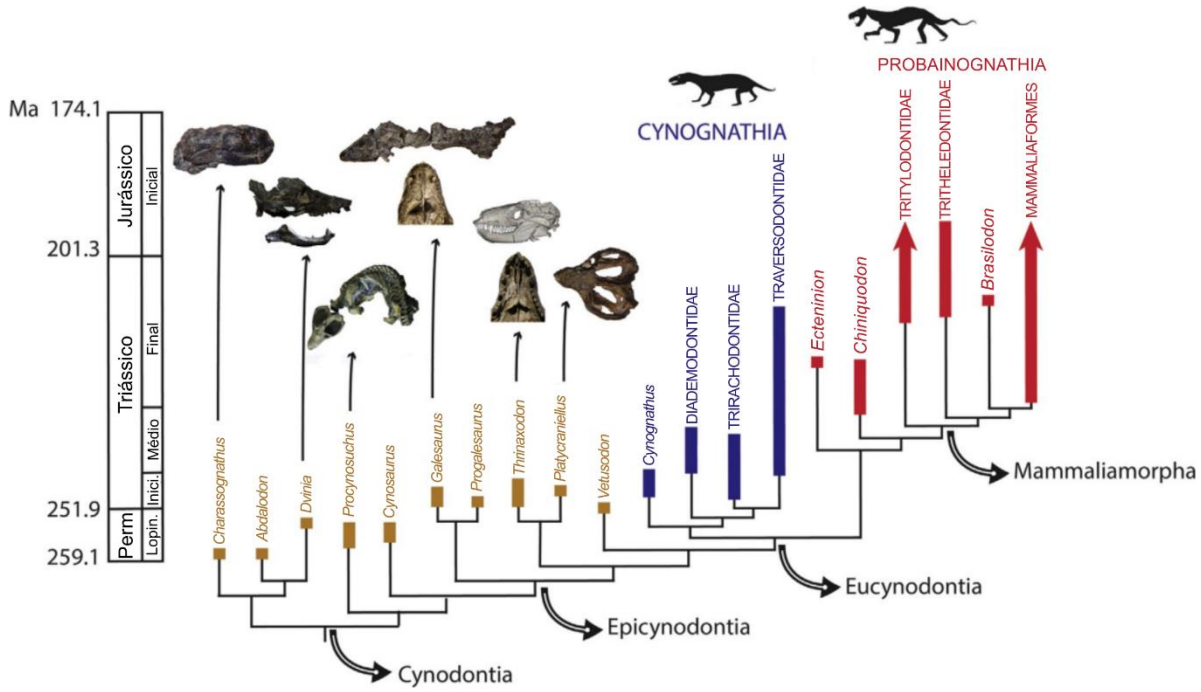


Figura 14. Filogenia simplificada de Cynodontia, com destaque para os grupos Epicynodontia e Eucynodontia (Cynognathia e Probainognathia). Abreviações: **Per.** Permiano; **Lopin.** Lopingiano; **Inici.** Inicial; **Ma.** Milhões de anos. Modificado de Abdala (2019).

Logo após o evento de extinção, no início do Triássico, se estabelecem os cinodontes mais derivados, do clado Eucynodontia (Kemp, 1982; Hopson & Kitching, 2001; Figura 14). Este é filogeneticamente subdividido em dois grandes clados, Cynognathia e Probainognathia (Figura 14; Hopson & Kitching, 2001; Liu & Olsen, 2010; Ruta *et al*., 2013; Martinelli *et al.*, 2016). Probainognathia abrange uma série de espécies características pela dentição sectorial, típica de hábito faunívoro (com exceção de *Aleodon* e do clado Tritylodontidae, considerados herbívoros/onívoros), e inclui, como o grupo mais derivado, o clado Mammalia (Kemp, 2005; Hopson & Kitching, 2001; Oliveira & Schultz, 2011; Martinelli *et al*., 2016; Crompton & Jenkins Jr, 1973; Luo, 1994, 2007; Bonaparte *et al*., 2003; Grossnickle *et al.,* 2019; Abdala *et al.,* 2006; Liu & Olsen, 2010; Martinelli *et al*., 2017; Kalthoff *et al*., 2019).

Já o clado Cynognathia (Figura 15), inclui uma grande diversidade de cinodontes, majoritariamente adaptados à herbivoria, com dentição labiolingualmente expandida, multicuspidada e com uma grande bacia de oclusão, denominada gonfodonte, com uma única espécie adaptada à faunivoria, *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895. Excluindo *Cynognathus*, que representa o Cynognathia mais basal nas análises filogenéticas, temos o clado Gomphodontia, definido filogeneticamente como

o grupo mais inclusivo contendo *Massetognathus pascuali* mas não *Cynognathus crateronotus* (Hendrickx *et al.,* 2020, Figura 15).

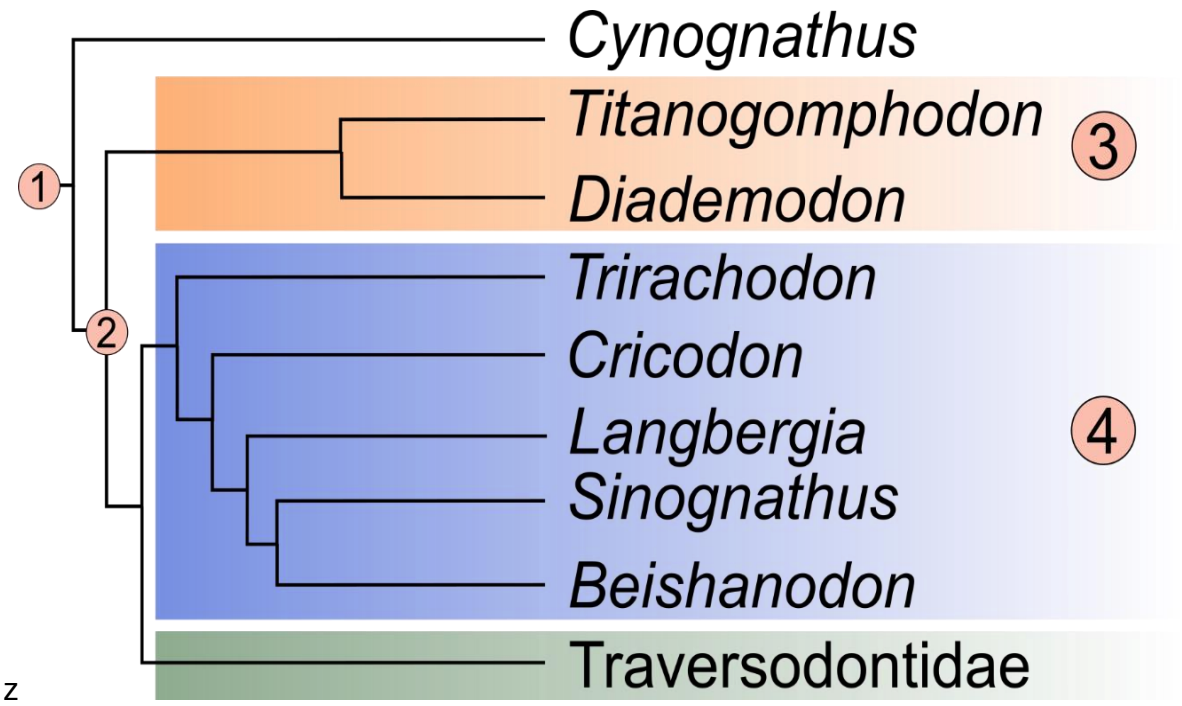


Figura 15. Filogenia do cinodontes Cynognathia, com destaque para os Gomphodontia incluindo Traversodontidae. Os números representam: **1.** Cynognathia; **2.** Gomphodontia; **3.** Diademodontidae; **4.** Trirachodontidae. Modificado de Hendrickx *et al.* (2020).

Dentre os Gomphodontia temos três agrupamentos principais, Diademodontidae, composto por *Titanogomphodon* e *Diademodon*, Trirachodontidae, composto por cinco gêneros (*Trirachodon, Cricodon, Langbergia, Sinognathus, Beishanodon*), e o mais derivado e diverso destes, o clado Traversodontidae (Hendrickx *et al.,* 2020; Figura 15, Figura 16). Diademodontidae ocorre na América do Sul, com registro de *Diademodon tetragonus* na Argentina (Martinelli *et al.*, 2009) e na África, com registro de *Diademodon* e *Titanogomphodon* (Seeley, 1894; Keyser, 1973; Martinelli *et al.,* 2009). Trirachodontidae não possui nenhum registro americano, sendo restritos ao continente africano, com ocorrências de *Trirachodon, Cricodon* e *Langbergia* (Seeley, 1895; Crompton, 1955; Abdala *et al.*, 2006), e à China, com ocorrências de *Sinognathus* e *Beishanodon* (Young, 1959; Gao *et al*., 2010). O clado Traversodontidae, será discutido com maior detalhe na seção a seguir.

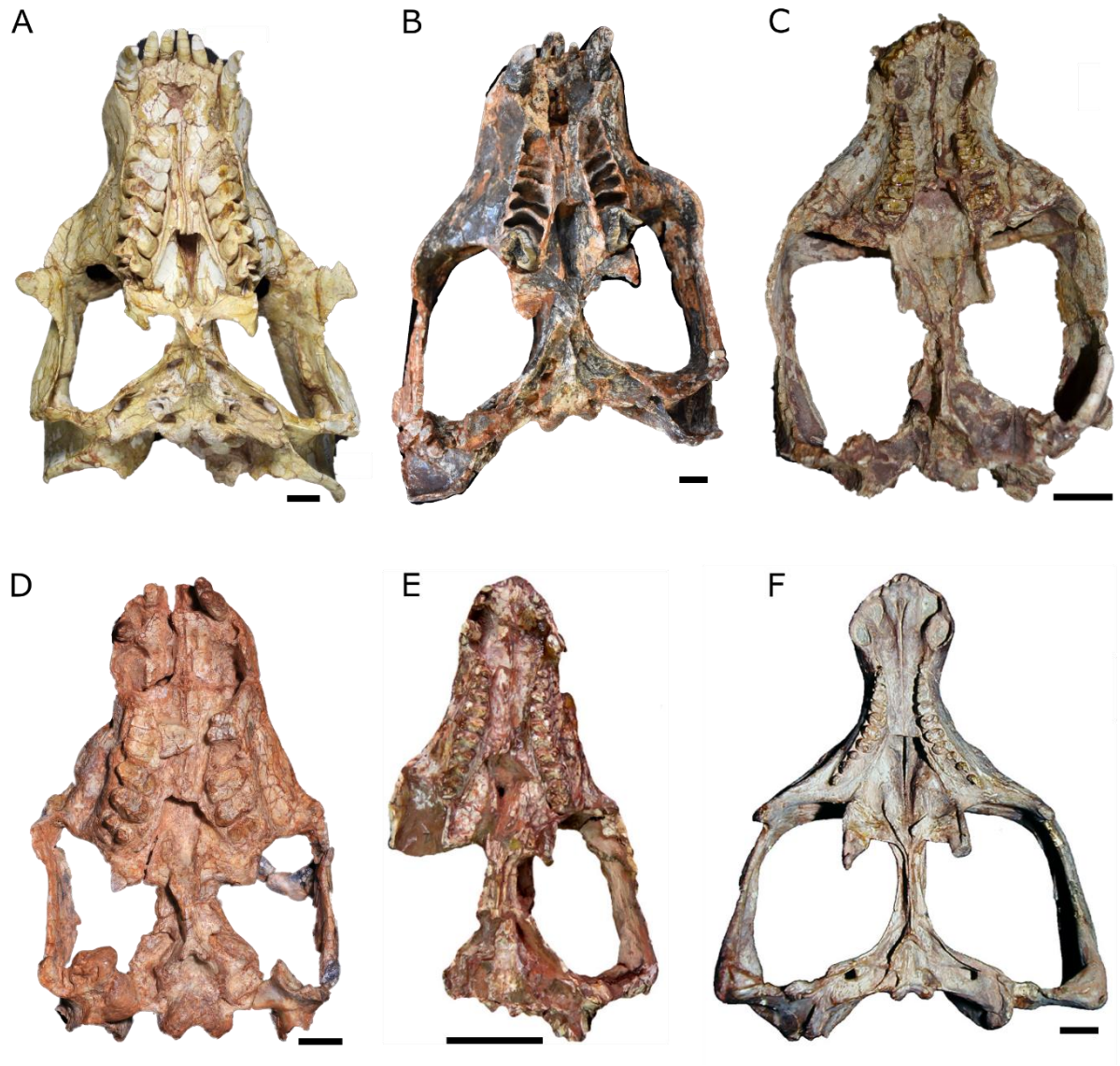


Figura 16. Crânios de cinodontes gonfodontes, em vista ventral. **A**. holótipo de *Exaeretodon riograndensis* (MCP 1522 PV), **B**. holótipo de *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA/UFSM 0032), **C.** neótipo de *Massetognathus ochagaviae* (MCP 3871 PV), **D**. holótipo de *Protuberum cabralense* (MGB 368/100), **E.** *Andescynodon mendozensis* (PVL 3833) **F.** *Diademodon tetragonus* (BSP 1934 VIII 17). As escalas equivalem a 20 mm. A-D, fotos do autor; E, F, de Abdala *et al*. (2020).

4.2.3 Traversodontidae

Traversodontidae é um clado originalmente descrito por von Huene (1936) como Família Traversodontidae, ainda dentro da proposta sistemática linneana, para abranger os então recém-descobertos cinodontes brasileiros *Traversodon stahleckeri* e *Gomphodontosuchus brasiliensis*, e posteriormente interpretado sob a ótica da sistemática filogenética.

Desde e proposição do clado, as relações entre os táxons e entre Traversodontidae e demais clados de Cynodontia passou por várias interpretações ao

longo dos anos, mudando de uma abordagem sob o ponto de vista linneano para uma abordagem filogenética. Watson & Romer (1957) incluíram *Traversodon* em Diademodontidae, *Exaeretodon* era considerado um táxon *incertae sedis* e *Gomphodontosuchus* era incluso na família Gomphodontosuchidae. A descoberta de novas espécies ao longo dos anos seguintes (*e.g.*, *Scalenodontoides, Luangwa, Andescynodon, Massetognathus, Pascualgnathus* e *"Ischignathus"*) contribuiu para um melhor entendimento das relações entre os táxons e das características anatômicas de Traversodontidae. Ainda utilizando uma abordagem linneana, Hopson & Kitching (1972) propuseram uma família Diademodontidae, abrangendo três subfamílias, Traversodontinae, Diademodontinae e Trirachodontinae.

Seguindo agora uma abordagem filogenética, Hopson (1985) após reestudar o holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis* apresenta um cladograma com as relações entre *Gomphodontosuchus, Scalenodon, Exaeretodon* e *Scalenodontoides*, excluindo os demais traversodontídeos conhecidos, limitando a acrescentar um ramo de "other Traversodonts" (Figura 17).

Após a primeira análise de Hopson (1985), demais autores foram propondo e complementando matrizes de dados, com novos caracteres, novos táxons e novas interpretações, resultando em uma série de hipóteses filogenéticas para os traversodontídeos (*e.g.*, Godefroit & Battail, 1997; Flynn *et al*., 2000; Hopson & Kitching, 2001; Abdala & Ribeiro, 2003; Abdala *et al*., 2006; Gao *et al*., 2010; Sues & Hopson, 2010; Ranivoharimanana *et al*., 2011; Kammerer *et al*., 2008, 2012; Liu & Abdala, 2014; Melo *et al.,* 2015, 2017; Pavanatto *et al.,* 2018; Schmitt *et al.,* 2019; Figura 18). Liu & Abdala (2014) ao fazerem uma revisão das relações entre os traversodontídeos construíram uma matriz com 77 caracteres dentários, cranianos e pós-cranianos, a matriz mais abrangente até então, utilizada em trabalhos subsequentes (*e.g.*, Melo *et al.,* 2015, 2017; Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2019) (Figura 18). Assim como Liu & Abdala (2014), estes trabalhos subsequentes tratam sempre das relações de parentesco dentro de Traversodontidae, não abordando a relação do clado com os demais Cynodontia, que se mantem estável.

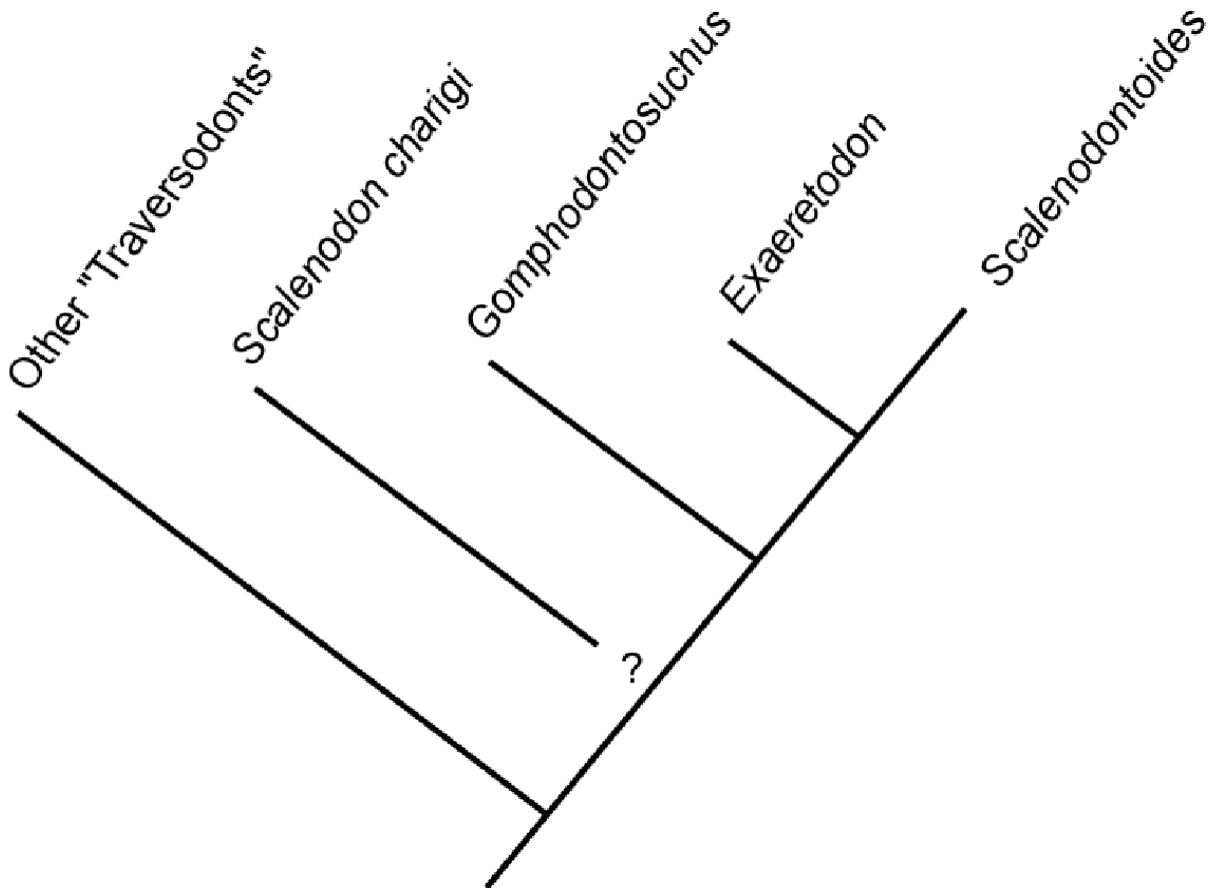


Figura 17. Cladograma apresentado por Hopson (1985) para a relação de *Gomphodontosuchus* com outros traversodontídeos, sendo esta, a primeira abordagem cladística para o grupo.

Na definição filogenética atual, o clado Traversodontidae é definido como o clado mais inclusivo contendo *Traversodon stahleckeri*, mas não *Trirachodon berryi*, *Sinognathus gracilis* ou *Diademodon tetragonus* (Kammerer *et al*., 2008; Liu & Abdala, 2014; Hendrickx *et al*., 2020).

A matiz mais recente, para Cynognathia, proposta por Hendrickx *et al.* (2020), inclui 171 caracteres, e vem sendo utilizada desde então, com modificações por Schmitt *et al.* (2024; ver Seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE) e Kerber *et al.* (2024) (Figura 19). Dentro do clado Traversodontidae, são recuperados outros quatro clados, o mais basal Traversodontinae, Massetognathinae, Arctotraversodontinae e o mais derivado destes, o clado Gomphodontosuchinae. Este último abrange os táxons integrantes desta tese, e será detalhado na seção a seguir (Figura 19; para as definições de cada clado e mais detalhes ver Tabela 2 em Hendrickx *et al*., 2020).

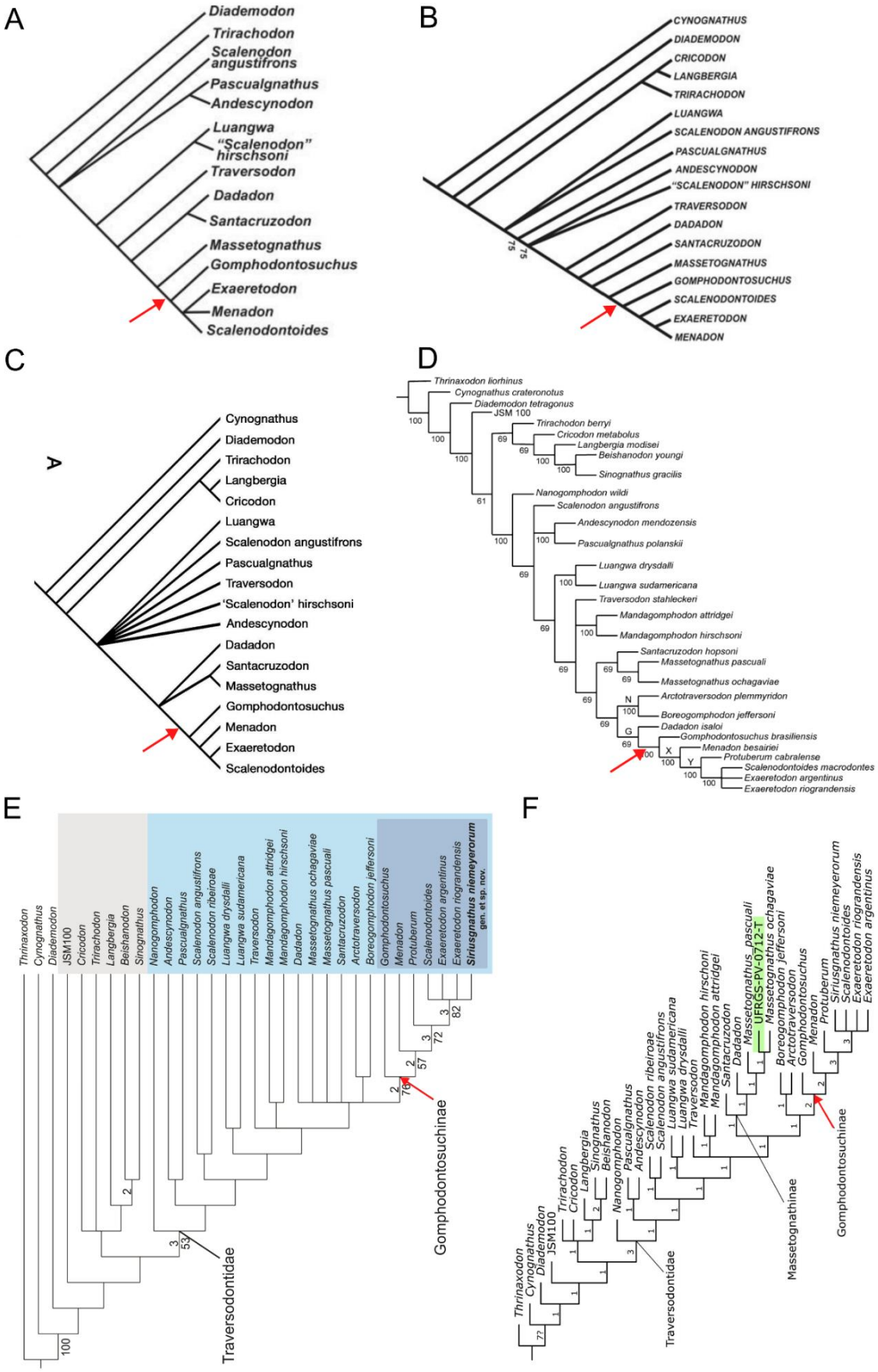


Figura 18. Análises filogenéticas de Cynognathia de. **A.** Abdala & Ribeiro, 2003; **B.** Abdala, Neveling & Welman 2006; **C.** Kammerer *et al*., 2008; **D.** Liu & Abdala, 2014; **E.** Pavanatto *et al.* 2019; **F.** Schmitt *et al*., 2019.

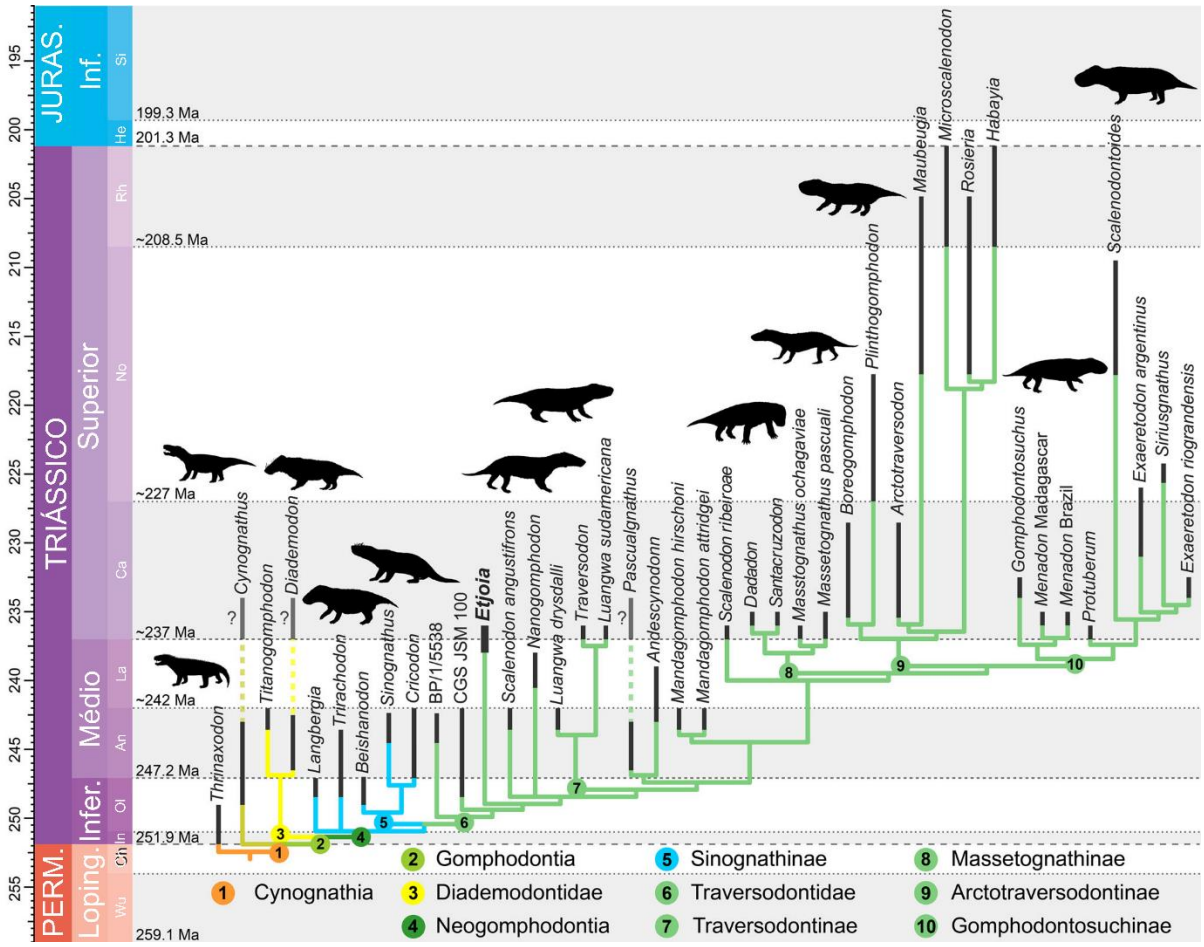


Figura 19. Árvore filogenética de Cynognathia de Hendrickx *et al*. 2020. Abreviações: PERM. Permiano; Loping. Lopingiano; Infer. Inferior; JURAS. Jurássico.

Atualmente, são conhecidas 31 espécies de Traversodontidae (Tabela 2), incluindo quatro espécies europeias em que a inclusão em Traversodontidae é questionada (*Microscalenodon nanus, Maubergia lotharingica, Rosieria delsatei* e *Habaya halbadierdi;* ver discussão em Liu & Abdala, 2014). Do total, 23 espécies são encontradas em estratos gonduânicos, sendo 16 delas na América do Sul, e 13 destas, ocorrem no Brasil, sendo que 11 são endêmicas do Triássico brasileiro, que constitui um dos principais registros fósseis mundiais de Traversodontidae (Tabela 2). Algumas das espécies brasileiras são de extrema importância histórica, para o entendimento da evolução do grupo e dos cinodontes de maneira geral, como *Traversodon,* que dá nome ao clado Traversodontidae (von Huene, 1936; Liu & Abdala, 2014); *Gomphodontosuchus brasiliensis,* a primeira espécie de traversodontídeo a ser descoberta, e que define o clado Gomphodontosuchinae (von Huene, 1928; Kammerer *et al*., 2008; Liu & Abdala, 2014) e *Protuberum cabralense,* o único tetrápode conhecido com protuberâncias semiesféricas nas costelas, ílio e vértebras (Reichel *et al*., 2009).

Tabela 2. Lista das espécies válidas de cinodontes traversodontídeos, e sua distribuição geográfica.

América do Sul		
Espécie	**País**	**Referência**
Andescynodon mendozensis	Argentina	Bonaparte, 1969b
Exaeretodon argentinus	Argentina	Cabrera, 1943
Pascualgnathus polanskii	Argentina	Bonaparte, 1966b
Proexaeretodon vincei	Argentina	Bonaparte, 1963
Exaeretodon riograndensis	Brasil	Abdala *et al.* 2002
Gomphodontosuchus brasiliensis	Brasil	von Huene, 1928
Luangwa sudamericana	Brasil	Abdala & Sá-Teixeira, 2004
Massetognathus ochagaviae	Brasil	Barberena, 1981
Protuberum cabralense	Brasil	Reichel *et al.* 2009
Santacruzodon hopsoni	Brasil	Abdala & Ribeiro, 2003
Scalenodon ribeiroae	Brasil	Melo *et al.* 2017
Siriusgnathus niemeyerorum	Brasil	Pavanatto *et al.* 2018
Traversodon stahleckeri	Brasil	von Huene, 1936
Santagnathus mariensis	Brasil	Schmitt *et al.*2024
Paratraversodon franciscaensis	Brasil	Kerber *et al.* 2024
Massetognathus pascuali	Brasil, Argentina	Romer, 1967
Menadon besairiei	Brasil, Madagascar	Flynn *et al.* 2000
África		
Espécie	**País**	**Referência**
Scalenodontoides macrodontes	África do Sul	Crompton & Ellenberger, 1957
Menadon besairiei	Brasil, Madagascar	Flynn *et al.* 2000
Dadadon isaloi	Madagascar	Flynn *et al.* 2000
Mandagomphodon attridgei	Tanzânia	Crompton, 1972
Mandagomphodon hirschoni	Tanzânia	Crompton, 1972
Scalenodon angustifrons	Tanzânia	Parrington, 1946
Luangwa drysdalli	Zâmbia, Tanzânia, Namíbia	Brink, 1963
Etjoia dentitransitus	Namíbia	Hendrickx *et al*., 2020
Europa		
Espécie	**País**	**Referência**
Nanogomphodon wildi	Alemanha	Hopson & Sues, 2006

Rosieria delsatei	França	Godefroit & Battail, 1997
Maubergia lotharingica	França	Godefroit & Battail, 1997
Habayia halbardieri	Bélgica	Godefroit, 1999
Microscalenodon nanus	Bélgica	Hahn *et al.* 1988

América do Norte		
Espécie	**País**	**Referência**
Arctotraversodon plemmyridon	Canadá	Hopson, 1984
Boreogomphodon jeffersoni	Estados Unidos	Sues & Olsen, 1990
Plintogomphodon herpetairus	Estados Unidos	Sues *et al.* 1999

4.2.4 Gomphodontosuchinae

O clado Gomphodontosuchinae, foi proposto iniclamente por Watson & Romer (1956) como uma família de Cynodontia, composto apenas por *Gomphodontosuchus*, enquanto *Exaeterodon* (*Belesodon*) era colocado como um provável integrante da família Cynognathidae. Lehman (1961) coloca o agrupamento como uma subfamília (Gomphodontosuchinae) da família Diademodontidae, composta também apenas por *Gomphodontosuchus*. Filogeneticamente, o clado é proposto por Kammerer *et al.* (2008) sendo definido como o grupo mais inclusivo contendo *Gomphodontosuchus brasiliensis*, mas não *Massetognathus pascuali* (Figura 19, Figura 24, Kammerer *et al*., 2008).

Nas análises mais recentes (*e.g.* Hendrickx *et al.,* 2020; Schmitt *et al.,* 2024; Kerber *et al.,* 2024) o clado é composto por *Gomphodontosuchus* + *Menadon* + *Protuberum* + *Scalenodontoides* + *Exaeretodon* + *Siriusgnathus* + *Santagnathus*, porém veja artigo 2 na seção 8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE, para discussão acerca da posição filogenética de *Protuberum.*

4.2.4.1. Características anatômicas de Gomphodontosuchinae

Inicialmente, a então subfamília Gomphodontosuchinae, foi definida por Watson & Romer (1956) com base na diagnose de *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene, 1928, o único táxon interpretado como integrante da subfamília, que inclui características como um rosto curto e maciço, caninos e incisivos reduzidos, pós-caninos geralmente triangulares, e primeiros pós-caninos superiores e inferiores ovais e alongados anteroposteriormente. No entanto, com a descrição de novas espécies que agora pertencem a esse clado (*e.g. Exaeretodon* spp. e *Menadon besairiei*), essas características diagnósticas já não se aplicam mais ao grupo, e não há uma definição

morfológica para ele. Nesta seção, serão apresentadas e discutidas brevemente algumas características anatômicas importantes de Gomphodontosuchinae, como o número de incisivos, o processo suborbital do jugal e a posição da fossa paracanina.

O número de incisivos superiores em grande parte dos Traversodontidae é quatro, com exceção de *Pascualgnathus polanskii*, *Mandagomphodon* spp. e do agrupamento mais apical de Gomphodontosuchinae, composto por *Scalenodontoides macrodontes, Exaeretodon* spp*., Santagnathus mariensis* e *Siriusgnathus niemeyerorum* (Kerber *et al*., 2024; Schmitt *et al*., 2024; Hendrickx *et al*., 2024), onde se reduz a três incisivos, chegando a apenas dois no táxon mais apical (*i.e. Siriusgnathus niemeyerorum*; Figura 20). Embora algumas espécies de Gomphodontosuchinae possuam quatro incisivos superiores (*Menadon, Gomphodontosuchus*), a presença de quatro incisivos é um caráter plesiomórfico. O número de incisivos inferiores é mais conservativo, se mantendo em três em grande parte dos Traversodontidae, sendo dois apenas em *Sinognathus gracilis* e *Siriusgnathus niemeyerorum* (*Siriusgnathus* possui espécimes com dois e espécimes com três incisivos inferiores, Pavanatto *et al.,* 2018; Miron *et al.,* 2020). *Protuberum cabralense* (Figura 20d), considerado um Gomphodontosuchinae até então, era interpretado com três incisivos superiores, o que reforçava a sua inclusão em Gomphodontosuchinae, porém, no artigo desta tese (ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), o táxon foi revisado e o dente originalmente apontado como canino (Reichel *et al.,* 2008), é, de fato, o I4. Portanto, esta espécie possui quatro incisivos superiores, uma condição plesiomórfica para Traversodontidae.

Outro dos caracteres mais evidentes de Gomphodontosuchinae, é a presença de um diastema desenvolvido entre os incisivos e pós-caninos superiores, menor em formas mais basais de Traversodontidae (Liu & Abdala, 2014). Este diastema é bastante claro nas espécies mais apicais do clado, como *Exaeretodon* spp. e *Siriusgnathus niemeyerorum,* que possuem o diastema com cerca de 1,5 a 2x o tamanho do canino (mesiodistal; Figura 20). A observação de que o suposto canino de *Protuberum cabralense* corresponde ao I4, levou a constatação de que os caninos haviam sido destruídos durante a preparação do espécime, estando posicionados mais posteriormente do que se pensava. Assim, a reinterpretação dos caninos, implica na redução do espaço do diastema, o que aproxima *Protuberum cabralense* de táxons mais basais de Traversosontidae, fora de Gomphodontosuchinae (veja artigo 2 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

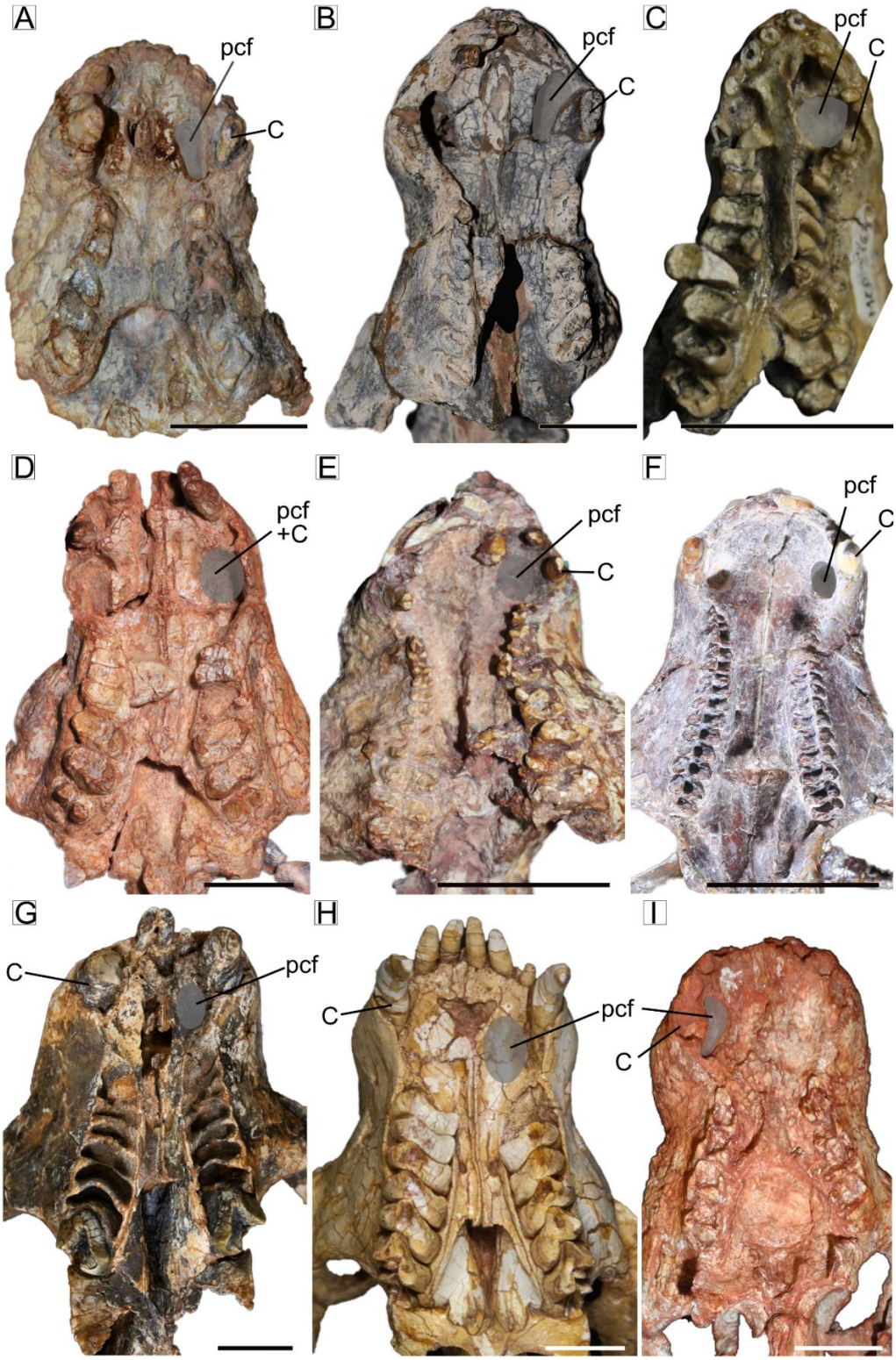


Figura 20. Detalhe da região anterior do crânio de algumas espécies de Traversodontidae selecionadas. **A**. *Gomphodontosuchus brasiliensis,* holótipo GPIT não numerado; **B.** *Traversodon stahleckeri,* UFRGS-PV-0224-T***;*** **C.** *Luangwa sudamericana,* holótipo MCP 3167PV***;*** **D.** *Protuberum cabralense,* holótipo MGB 368/100***;*** **E.** *Scalenodon ribeiroae,* holótipo UFRGS-PV-0239-T***;*** **F.** *Massetognathus pascuali,* UFRGS-PV-0968-T*;* **G**. *Siriusgnathus niemeyerorum,* holótipo CAPPA/UFSM 0032*;* **H**. *Exaeretodon riograndensis,* holótipo MCP-1522PV; **I**. *Menadon besairiei,* UFRGS-PV-1164-T. Abreviações: C. canino; pcf. fossa paracanina. As escalas equivalem a 30 mm. Fotografia **A**. de Voltaire Paes-Neto; **B**-**I**. do autor.

A dentição pós-canina dos Traversodontidae de modo geral, possui as maiores modificações e uma alta complexidade dentre os cinodontes Gomphodontia (Martinelli & Soares, 2016; Hendrickx *et al*., 2024). Os traversodontídeos mais basais possuem os pós-caninos superiores mais elipsoides em vista oclusal (Figura 21; embora mais retangulares quando comparados aos triracodontídeos); *shouldering* pouco desenvolvido e a crista transversa mais anterior (Figura 21), como em *Pascualgnathus polanskii*, *Andescynodon mendozensis* e *Traversodon stahleckeri* (Figura 21a), migrando para uma posição mais posterior nas espécies mais derivadas (*e.g. Exaeretodon* spp., *Siriusgnathus niemeyerorum*; Figura 21; Liu & Abdala, 2014). Nos Gomphodontosuchinae, o *shouldering* dos pós-caninos superiores é uma das características anatômicas mais notáveis, principalmente nas formas mais apicais do grupo (*Exaeretodon* spp.*, Proexaeretodon vincei, Santagnathus mariensis, Siriusgnathus niemeyerorum*; Figura 21), sendo muito desenvolvido nestes (Abdala *et al.,* 2002; Liu & Abdala, 2014; Pavanatto *et al.,* 2018; Schmitt *et al.,* 2024). Os dentes pós-caninos inferiores possuem uma morfologia mais conservativa, permanecendo com uma forma quadrangular em vista oclusal, e a crista transversa anterior possui duas cúspides, com exceção de *Boreogomphodon jeffersoni* e *Arctotraversodon plemmyridon*, que possuem três (Liu & Abdala, 2014).

A fossa paracanina, de maneira geral, é antero-medial em relação aos caninos superiores nos traversodontídeos basais e tende a mudar para uma posição póstero-medial nos mais apicais, como *Exaeretodon* spp., *Scalenodontoides macrodontes* e *Siriusgnathus niemeyerorum* (Liu & Abdala, 2014; Pavanatto *et al.*, 2018; Kerber *et al*., 2024; Figura 20), chegando quase totalmente posterior em *Protuberum cabralense* (Figura 20; sobre a posição filogenética de *Protuberum*, ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE). Porém, a fossa paracanina não parece representar um caráter filogenético, já que alguns táxons mais basais (fora de Gomphodontosuchinae) possuem o caráter mais derivado, como *Dadadon isaloi*, que possui a fossa em posição póstero-medial, estado que só ocorre em Gomphodontosuchinae, e táxons mais apicais do que *Dadadon isaloi*, como *Plintogomphodon herpetairus* + *Boreogomphodon jeffersoni*, apresentam a fossa paracanina posicionada ântero-medialmente, estado encontrado em traversodontídeos mais basais. Seguindo as implicações da reinterpretação de *Protuberum cabralense* (Artigo 2 desta tese, ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), com o posicionamento do canino mais posterior (ver discussão acima), a fossa paracanina seria medial em relação ao canino, e não posterior como interpretada inicialmente por Reichel *el al.,* (2008).

Além dos caracteres dentários, uma das características anatômicas mais claras das espécies de *Exaeretodon*, um dos táxons mais derivados e abundantes do clado Gomphodontosuchinae, é o bem desenvolvido processo suborbital do jugal, ventralmente bem projetado, característica essa, que não é observada em *Siriusgnathus niemeyerorum, Santagnathus mariensis* e *Proexaeretodon vincei* (Figura 22), os táxons mais proximamente relacionados. A princípio, essa estrutura poderia ser uma das principais diferenças entre estas espécies acima mencionadas, porém, este processo possui uma grande variabilidade dentre as diferentes espécies e espécimes. Em geral, os espécimes de *Exaeretodon riograndensis* possuem um processo bem desenvolvido com a mesma morfologia em juvenis e adultos, como visível em UFRGS-PV-1160-T (juvenil; Figura 22g), MCP-1522-PV (holótipo de *E. riograndensis*, adulto; Figura 22e) e em vários outros espécimes (MCP-2361-PV e 0227, UFRGS-PV-0808-T, CAPPA/UFSM 1161). Por outro lado, em alguns outros espécimes de *E. riograndensis* (*e.g.*, MCP-3843-PV juvenil e UFRGS-PV-0715-T, CAPPA/UFSM 0030, MACN-PV 18125 e MACN-PV 18.200, adultos; Figura 22), há diferenças nessa estrutura, variando de processos mais achatados a uma aparente ausência. Esta condição é mais visível nos espécimes da Argentina, variando de um processo ligeiramente desenvolvido a um processo arredondado bem desenvolvido, como nos holótipos de "*Ischignathus sudamericanus*" (PVL 2564) e "*Exaeretodon frenguellii*" (PVL 2109), todos considerados sinônimos júnior de *E. argentinus* (Liu, 2007; Liu & Abdala, 2014; veja Artigo 1 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).



Figura 21. Comparação entre as fileiras de dentes pós-caninos superiores de cinodontes traversodontídeos selecionados, e desenho esquemático. **A**. *Traversodon stahleckeri* (holótipo, GPIT/RE/7170); **B**. *Massetognathus pascuali* (holótipo de "*Massetognathus major*"; PULR 011); **C**. *Massetognathus chagaviae* (neotype, MCP 3871); **D**. *Protuberum cabralense* (holótipo, MPDC 368/100); **E**. *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T); **F**. *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA-0125-T); **G**. *Exaeretodon argentinus* (MACN-PV 18125); **H**. *Exaeretodon riograndensis* (holótipo, MCP1522-PV). As escalas equivalem a 30 mm. Fotografias **A**. de Voltaire Paes-Neto; **B**, **G**. de Agustín G. Martinelli; **C**-**F**, **H**. do autor.

Se aceitarmos a sinonímia desses táxons argentinos, a variação morfológica do processo descendente do jugal pode representar variação intraespecífica dentro do gênero *Exaeretodon* spp.. No entanto, uma das espécies previamente considerada sinônimo de *E. argentinus, Proexaeretodon vincei*, foi reavaliada e proposta como uma espécie válida com base em uma série de caracteres (ver artigo 1 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE). Isso também levanta a possibilidade de que os demais espécimes, tanto argentinos quando brasileiros que carecem do processo descendente bem desenvolvido do jugal e são atribuídos a *Exaeretodon riograndensis* possam representar outros táxons, uma hipótese que precisa ser testada em trabalhos futuros (ver discussão na seção *Exaeretodon argentinus* (Cabrera, 1943)).

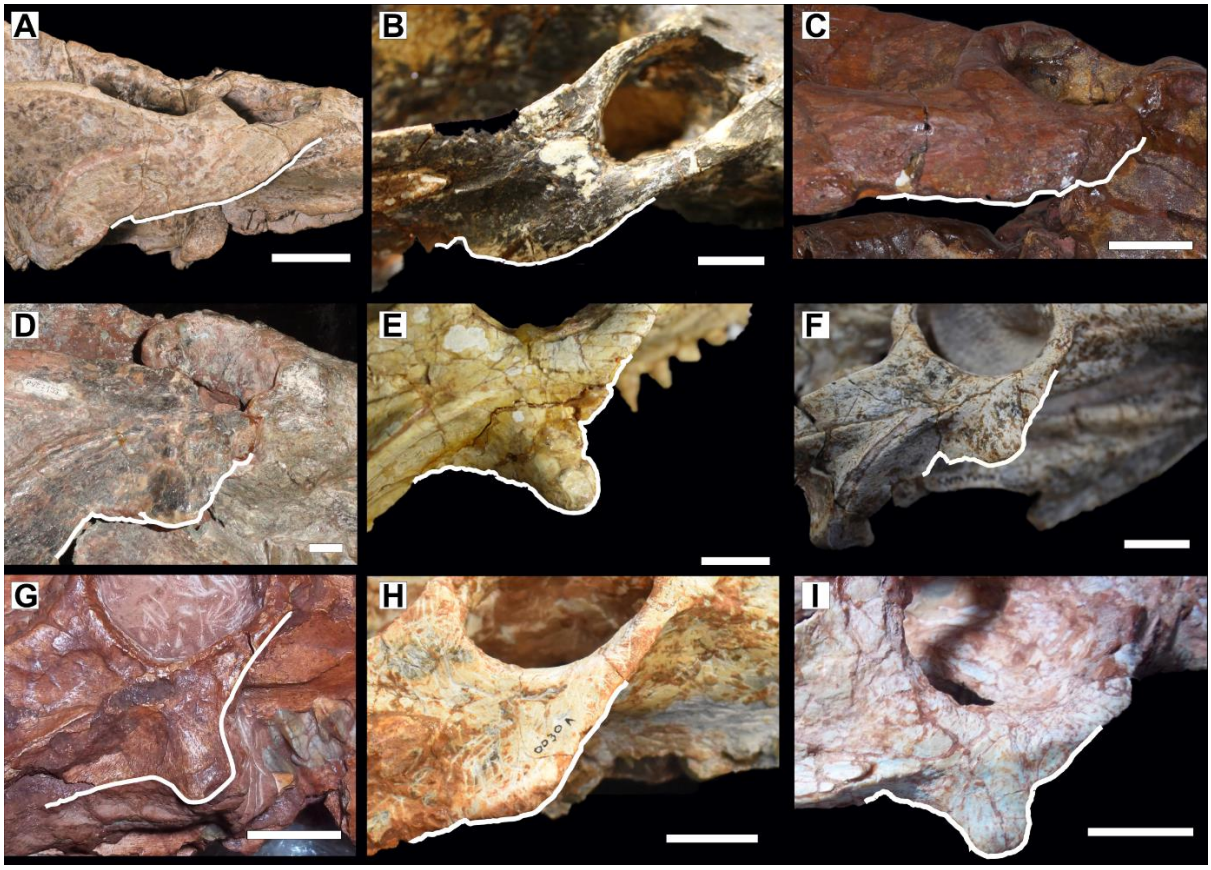


Figura 22. Processo suborbital do jugal em cinodontes Gomphodontosuchinae. **A**. *Santagnathus mariensis*, holótipo UFRGS-PV-1419-T, 169.6 mm de comprimento basal do crânio (BL), imagem espelhada; **B**. *Siriusgnathus niemeyerorum*, holótipo CAPPA-UFSM 0032, 222 mm de BL; **C**. *Proexaeretodon vincei*, holótipo PVL 2565, 260 mm de BL; **D**. *Exaeretodon riograndensis* UFRGS-PV-0715-T, 251 mm de BL; **E**. *E. riograndensis* holótipo MCP-1522-PV, 225 mm de BL; **F**. *E. riograndensis* CAPPA-UFSM 0227, 176 mm de BL; **G**. *E. riograndensis* UFRGS-PV-1160-T, 143 mm de BL, imagem espelhada; **H**. *E. riograndensis* CAPPA-UFSM 0030, 222 mm de BL; **I**. *E. riograndensis* UFRGS-PV-1161-T, crânio parcialmente preservado. As escalas equivalem a 20 mm. Modificado de Schmitt *et al.* (2024).

Nos táxons mais basais que Gomphodontosuchinae, a variação da morfologia do processo suborbital do jugal também é considerável (*e.g.*, Abdala & Damiani, 2004; Schmitt et al., 2019), como no caso de *Massetognathus ochagaviae*, que apresenta uma variedade anatômica indo de processos quase inexistentes até um processo pouco desenvolvido, com uma convexidade bastante visível (veja Schmitt *et al.,* 2019 para discussão), mostrando que essa estrutura pode ser morfologicamente variável. Além de os estados de caráter filogenéticos apresentarem problemas interpretativos (*e.g.* processo suborbital do jugal incipiente), portanto, o caráter deve ser recodificado em cada análise e precisa ser avaliado com cautela nos resultados de análises filogenéticas.

A mandíbula dos cinodontes Gomphodontosuchinae também é bastante característica do grupo, com o processo coronóide e processo angular bastante desenvolvidos, diferenciando-se dos Traversodontideos mais basais, os quais possuem o processo coronóide mais “baixo” e o angular pouco desenvolvido ou ausente (Figura 23; Bonaparte, 1962; Liparini *et al.,* 2013). A mandíbula é em grande parte formada pelo dentário, com os ossos pós-dentários relativamente reduzidos e organizados em uma “barra”, ainda realizando a função de articulação com o crânio (Figura 23a-b).

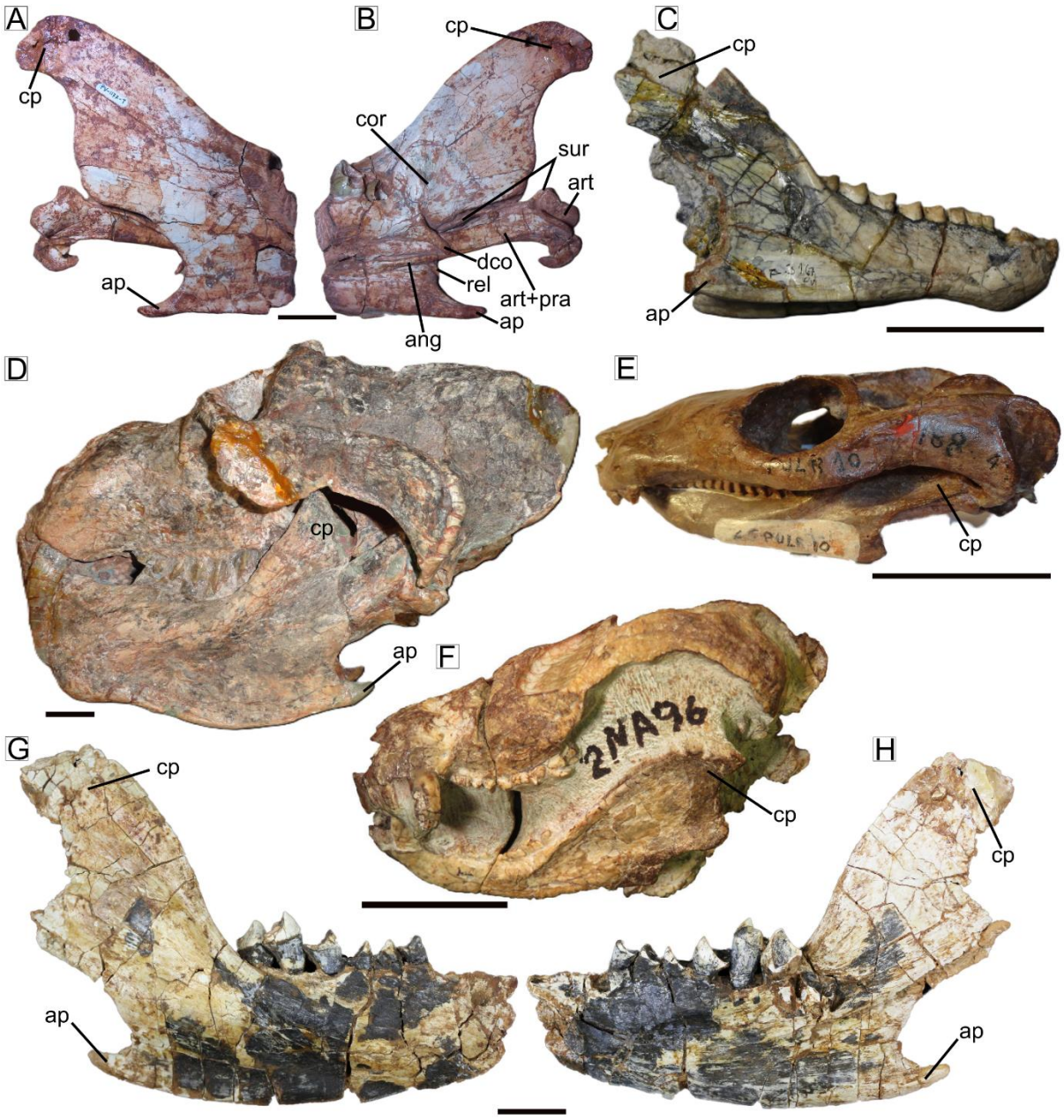


Figura 23. Mandíbulas de cinodontes Traversodontidae selecionados. **A-B.** *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T) em vista **A**. lateral e **B**. medial; **C.** *Luangwa sudamericana* (holótipo MCP 3167PV); **D.** *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-0715-T); **E.** *Massetognathus pascuali* (holótipo PULR 10); **F.** *Etjoia dentitransitus* (holótipo GSN F1591); **G-H.** *Siriusgnathus niemeyerorum* (holótipo CAPPA/UFSM 0032). As escalas equivalem a 30 mm. Fotografias do autor, com exceção de **F.** modificado de Hendrickx *et al.* (2020).

4.2.4.2. Filogenia de Gomphodontosuchinae

Filogeneticamente o clado tem se mantido estável, sendo recuperado em todas as análises com distintas matrizes de dados morfológicos (Hopson, 1985; Abdala *et*

al., 2006; Kammerer *et al.,* 2008; Melo *et al.,* 2017; Schmitt *et al.,* 2019; Hendrickx *et al.,* 2020; Kerber *et al.,* 2024; Schmitt *et al*., 2024).

Uma das primeiras análises filogenéticas de Traversodontidae, de Hopson (1985; Figura 17), apresenta como o grupamento mais derivado, o clado composto por *Gomphodontosuchus, Exaeretodon* e *Scalenodontoides*. Embora não seja nomeado, este clado é composto por espécies hoje incluídas em Gomphodontosuchinae. É importante notar, que na hipótese de Hopson (1985, Figura 17), o clado Tritylodontidae é interpretado como um clado de Cynognathia, hipótese que não é validada nas análises atuais, uma vez que este vem sendo recuperado como um clado de Probainognathia (*e.g.* Hoffman & Rowe, 2018; Lukic-Walther *et al.*, 2018; Kalthoff *et al.*, 2019).

Desde então, estes táxons são sempre recuperados em associação, adicionados de espécies descritas ao longo dos anos. Abdala & Ribeiro (2003) recuperam o clado composto por *Gomphodontosuchus brasiliensis* + (*Exaeretodon* spp. + *Menadon besairiei*) + *Scalenodontoides macrodontes* (Figura 18a)*;* Abdala *et al.* (2006) recuperam o clado composto pelas mesmas espécies, mas a politomia, previamente composta por *Exaeretodon* + *Menadon* não é encontrada, sendo o clado composto com a seguinte topologia, *Gomphodontosuchus* + *Scalenodontoides* + *Exaeretodon* + *Menadon* (Figura 18b). Em análises posteriores, a mais abrangente e utilizada foi a proposta por Liu & Abdala (2014), onde os Gomphodontosuchinae são recuperados como o clado mais derivado de Traversodontidae, porém, as espécies mais derivadas deste clado são recuperadas em uma politomia (Figura 18d) composta por *Scalenodontoides macrodontes* + *Exaeretodon argentinus* + *Exaeretodon riograndensis*. Trabalhos seguintes, com o uso da matriz de Liu & Abdala (2014) recuperam Gomphodontosuchinae com esta mesma topologia, apenas com acréscimo do novo táxon *Siriusgnathus niemeyerorum* (*e.g.* Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2019; Figura 18 e,f).

A matriz proposta por Hendrickx *et al*. (2020) acrescenta novos dados e a análise resultante traz interpretações acerca das relações dentre os Traversodontidae de modo geral. A árvore resultante da análise de Hendrickx *et al.* (2020; Figura 19) recupera o clado Traversodontidae com quatro agrupamentos monofiléticos, sendo o mais derivado destes, o clado Gomphodontosuchinae. Assim como todas as análises anteriores, Gomphodontosuchinae se mantem estável dentro de Traversodontidae, sendo composto pelas mesmas espécies descritas ao longo do tempo. Desde 2018, quanto *Siriusgnathus* foi acrescido ao clado (Pavanatto *et al*., 2018), nenhuma nova

espécie foi adicionada. Porém, uma das espécies de Gomphodontosuchinae, *Menadon besairei,* é subdividida por Hendrickx *et al*. (2020) em *Menadon* Brasil e *Menadon* Madagascar, por conta de diferenças anatômicas no crânio dos espécimes encontrados nos dois países. Embora estas diferenças anatômicas não sejam discutidas, a interpretação é seguida nesta tese e nos trabalhos subsequentes (*e.g.* Kerber *et al*., 2024; Schmitt *et al.,* 2024; Artigo 2 desta tese – ver Seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

Em 2024, uma nova espécie de Gomphodontosuchinae foi descrita por Schmitt *et al.* (2024, artigo 1 desta tese, ver seção 8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), *Santagnathus mariensis*. Além da descrição de uma nova espécie, os autores propõem também a validade da espécie argentina *Proexaeretodon vincei* com base em uma série de caracteres (ver seção **5.** TEXTO INTEGRADOR DOS ARTIGOS DA TESE; e seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE, Artigo 1).

Na análise mais recente (Kerber *et al*., 2024; Figura 24), com o uso da matriz proposta por Hendrickx *et al*. (2020), o clado Gomphodontosuchinae inclui as espécies *Gomphodontosuchus brasiliensis, Menadon besairiei, Protuberum cabralense, Scalenodontoides macrodontes, Exaeretodon argentinus, Exaeretodon riograndensis, Santagnathus mariensis* e *Siriusgnathus niemeyerorum* (Figura 24**Figura 24**). As análises resultantes desta tese recuperam a filogenia com a mesma topologia de Kerber *et al.* (2024), caso do Artigo 1 (Schmitt *et al*., 2024 – ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE) e posteriormente com mudanças significativas no segundo artigo (ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

No Artigo 2 desta tese o clado Traversodontidae, de modo geral é recuperado com uma topologia diferente das anteriores (Hendrickx *et al*., 2020; Kerber *et al*., 2024; Schmitt *et al*., 2024). A principal diferença, é a posição da espécie *Protuberum cabralense* fora de Gomphodontosuchinae, mais relacionada com as espécies laurásicas, condição esta recuperada pela primeira vez; *Proexaeretodon vincei* volta a ser interpretada como válida (de acordo com proposta do Artigo 1 desta tese, Schmitt *et al.,* 2024) e é recuperada como táxon irmão de *Siriusgnathus niemeyerorum*, dentro de Gomphodontosuchinae; *Menadon besairiei* e *Gomphodontosuchus brasiliensis* são recuperados em uma politomia com os demais Gomphodontosuchinae, entre outras mudanças (veja Artigo 2 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE, para mais detalhes).

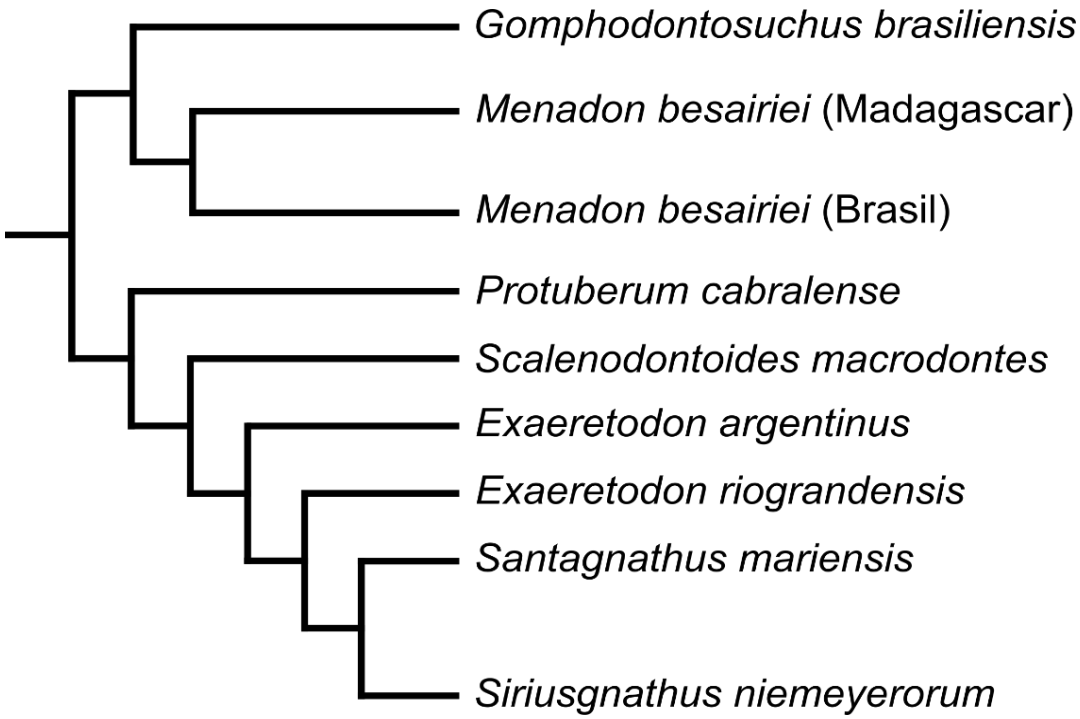


Figura 24. Detalhe da árvore filogenética de Kerber *et al*. (2024), demonstrando as relações filogenéticas de Gomphodontosuchinae.

Geograficamente, as espécies que integram o clado são exclusivamente gonduânicas, sendo estas: *Scalenodontoides macrodontes,* encontrado em camadas da África do Sul (Hopson, 1984); *Menadon besairiei,* registrado até o momento em camadas de Madagascar (Isalo II) e no Brasil (ZA de *Santacruzodon,* SSM) (Flynn *et al*., 2000; Kammerer *et al*., 2008; Melo *et al*., 2015), *Proexaeretodon vincei* e *Exaeretodon argentinus,* ambos encontrados na Argentina, na Fm. Ischigualasto (Cabrera, 1943; Bonaparte, 1963); *Protuberum cabralense, Gomphodontosuchus brasiliensis, Exaeretodon riograndensis, Siriusgnathus niemeyerorum* e *Santagnathus mariensis,* sendo estes últimos encontrados exclusivamente no Triássico brasileiro (von Huene, 1928; Abdala *et al.,* 2002; Reichel *et al.,* 2009; Pavanatto *et al.,* 2018; Schmitt *et al.,* 2024). Dentre as espécies brasileiras, apenas *Protuberum* ocorre na ZA mais antiga da SSM, a ZA de *Dinodontosaurus* (Reichel *et al*., 2009; Schultz *et al*., 2020), as demais espécies são registradas na ZA de *Hyperodapedon* (von Huene, 1928; Abdala *et al*., 2002; Pavanatto *et al*., 2018; Schultz *et al.,* 2020; Schmitt *et al*. ,2024), abrangendo, assim, camadas do Ladiniano ao final do Carniano (Schultz *et al*., 2020). A ZA de *Riograndia* é única do Triássico do Rio Grande do Sul, onde os Gomphodontosuchinae não são registrados (veja discussão no tópico 4.1.4 Zona de Assembleia de *Riograndia*).

Como explicitado acima, após a revisão de *P. cabralense* realizada no artigo 2 desta tese (ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), o táxon não é recuperado filogeneticamente como um Traversodontidae Gomphodontosuchinae, e sim como um táxon mais basal. Na seção a seguir, a espécie é tratada como válida, porém, com a proposta de que não seja mais uma espécie de Gomphodontosuchinae.

As espécies integrantes do clado serão aprofundadas e discutidas individualmente no tópico a seguir.

4.2.4.3. Espécies de Gomphodontosuchinae válidas, com comentários:

Gomphodontosuchus brasiliensis von Huene, 1928

Holótipo: GPIT não numerado, porção anterior do crânio e parte anterior do ramo mandibular (Figura 25)

Materiais referidos: n/a

Sinônimos: n/a – ver comentários

Localidade e Horizonte tipo: Supersequência Santa Maria, Sequência Candelária, cidade de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*.

Idade: Carniano inicial, Triássico Superior.

Diagnose: Traversodontídeo pequeno, com rostro curto e alto; palato secundário largo e curto, com a margem posterior anterior à órbita; cinco ou seis pós-caninos superiores e inferiores; fossa paracanina medial ao canino; sínfise dentária muito robusta com um processo ventral (*chin*-like); borda anterior do processo coronoide no nível do quarto pós-canino; pós-caninos superiores, em vista oclusal, com contorno triangular, anteriormente, a quadrangular, nos pós-caninos posteriores.

Referências: von Huene (1928); Hopson (1985)

Comentários: *G. brasiliensis* foi o primeiro traversodontideo descrito, mas até hoje, é representado apenas pelo holótipo descrito por von Huene. O holótipo é considerado um possível juvenil (Hopson, 1985), semelhante a juvenis de *Exaeretodon*. Também foi considerado como um possível sinônimo ou táxon-irmão de *Menadon besairiei* (Liu & Abdala, 2014), esta última hipótese, confirmada nas análises filogenéticas mais recentes (*e.g.* Hendrickx *et al.,* 2020; Kerber *et al.,* 2024; Schmitt *et al.,* 2024). O holótipo consiste em dois materiais cranianos não muito bem preservados e bastante fragmentários, podendo ter deformações tafonômicas que foram consideradas como características da espécie, como o crânio curto e robusto (Flynn *et al*., 2000).

A relação filogenética próxima à *Menadon besairiei* levanta a hipótese de que *Gomphodontosuchus brasiliensis* possa também apresentar um padrão de dentição hipsodonte, uma vez que em *Menadon,* a hipsodontia já está estabelecida, provavelmente tendo surgido em táxons mais basais a este. A redescrição do holótipo, até então nunca reestudado pode ajudar a elucidar a validade, características anatômicas e relações filogenéticas da espécie. O melhor entendimento dos caracteres de *Gomphodontosuchus* pode contribuir não apenas para o conhecimento da espécie, mas para todo o clado Gomphodontosuchinae, uma vez que representa a

espécie mais basal do clado e a partir da qual o clado foi proposto (ver 4.2.4 Gomphodontosuchinae).

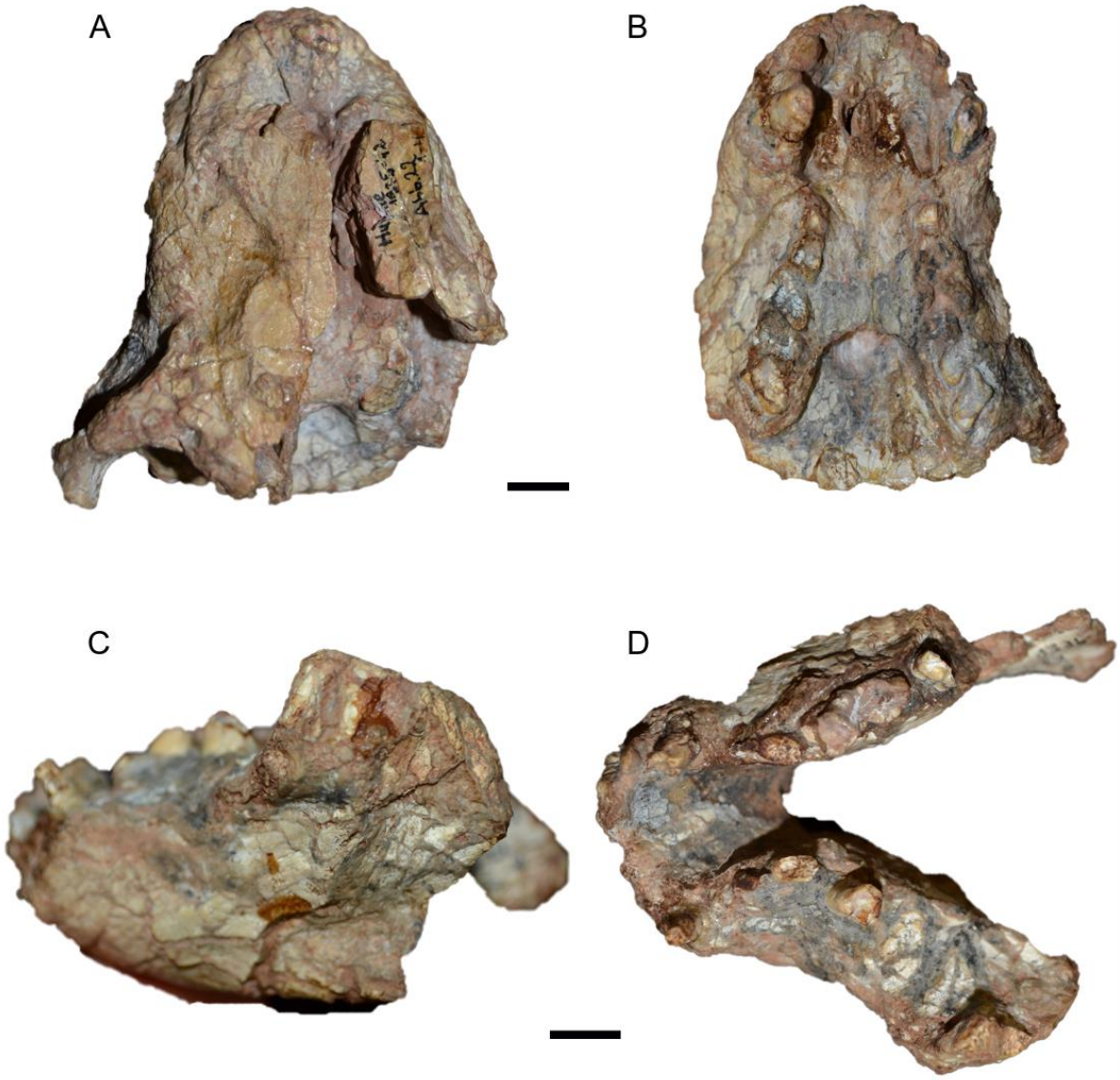


Figura 25. *Gomphodontosuchus brasiliensis*, holótipo, espécime GPIT não numerado. Porção anterior do crânio em **A.** vista dorsal e **B.** ventral; e parte anterior da mandíbula em **C.** vista lateral esquerda e **D.** oclusal. As escalas equivalem a 10 mm. Fotografias de Voltaire D. P. Neto.

Exaeretodon argentinus (Cabrera, 1943)

Holótipo: MLP 43-VII-14-2, hemimandibula esquerda incompleta (Figura 26)

Materiais referidos: MLP 43-VII-14-1; MLP 43-VII-14-3; MLP 43-VII-14-4; MACN 18063; MACN 18114, PVL 2564 (holótipo de *Ischignathus sudamericanus*), PVL 2565, MCZ 7047; MCZ 3779, MCZ 4493, MCZ 111-64A, MCZ 377-58 M; MACN 18114, MACN 18125; PVSJ 157.

Sinônimos: *Belesodon argentinus* Cabrera, 1943; *Exaeretodon frenguellii* Cabrera, 1943; *Theropsis robusta* Cabrera, 1943; *Ischignathus sudamericanus* Bonaparte, 1963a.

Localidade e Horizonte tipo: Formação Ischigualasto, Hoyada de Ischigualasto, San Juan, Argentina.

Idade: Carniano final, Triássico Superior.

Diagnose: Número de pós-caninos variando de 6 a 10; cúspide anterolabial mais larga que a anterolingual nos pós-caninos inferiores; ausência de uma crista na lâmina lateral do proótico.

Referências: Bonaparte (1962, 1963, 1966); Liu (2007); Liu & Abdala (2014); Wynd *et al*. (2022)

Comentários: A espécie é uma das mais antigas descrita e é muito abundante em toda a Formação Ischigualasto, sendo muito abundante na Biozona de *Scaphonyx*, *Exaeretodon*, *Herrerasaurus*, e a espécie dominante da Biozona de *Exaeretodon* (Martinez *et al*., 2013). Várias espécies são consideradas sinônimo, como *Belesodon argentinus, Exaeretodon frenguelli, Theropsis robusta* e a maior delas, *Ischignathus sudamericanus* (Liu, 2007; Liu & Abdala, 2014). Neste contexto, *Ischignathus* representaria o máximo da série ontogenética de *Exaeretodon* (Liu, 2007). Entretanto, alguns autores questionam a sinonímia ou não a reconhecem (*e.g.*, Abdala & Ribeiro, 2010; Martinez *et al*., 2013; Abdala *et al*., 2020). Uma outra espécie, considerada como sinônimo de *E. argentinus* até recentemente, *Proexaereodon vincei* (PVL 2565), foi brevemente estudada por Schmitt *et al*. (2024) que propuseram a validade da espécie, com base em um conjunto de caracteres (ver *Proexaeretodon vincei*). Mesmo sendo um traversodontídeo conhecido há mais de 80 anos (descrito por Cabrera, 1943), e com dezenas de espécimes coletados, as relações entre as espécies consideradas sinônimo ainda são bastante debatidas, e a recente proposta de validade de *Proexaeretodon* demonstra que esses cinodontes precisam de estudos mais aprofundados e que a Fm. Ischigualasto, embora bastante conhecida pela abundância de fósseis de *Exaeretodon*, pode conter uma diversidade maior de espécies de traversodontideos. Uma das problemáticas da espécie argentina são as sinonímias e os materiais tipo. O material tipo de *E. argentinus*, um fragmento de mandíbula (Figura 26) é relativamente mal preservada e não representa completamente a anatomia do táxon. Os materiais tipo que preservam partes cranianas, com algum grau de completude, são os tipos de *E. frenguelli* e *Theropsis robusta*, portanto, não há, ao certo, uma definição das características cranianas de *E.*

argentinus. Como discutido anteriormente, e no artigo 1 desta tese (ver 8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), a dentição, por si só, não representa um caráter confiável para a diferenciação de espécies dentre os Gomphodontosuchinae mais derivados, devido à grande similaridade dentre estes, especialmente no que tange os pós-caninos inferiores, assim, a mandíbula e os dentes pós-caninos (holótipo de *E. argentinus*) precisa ser reavaliada, podendo indicar que possua a mesma anatomia de outro táxon de Gomphdontosuchinae. Adicionalmente, um estudo prévio de Gaetano *et al.* (2018) que revisa as ocorrências de *Exaeretodon* na Fm. Ischigualasto, identifica dois morfotipos distintos, sugerindo que um destes, possa caracterizar um novo táxon. Todas as problemáticas explicitadas acima, indicam que o táxon *E. argentinus,* mesmo sendo um dos primeiros a ser descritos, e possuir dezenas (ou centenas) de espécimes, possui uma série de problemáticas conceituais, e uma revisão detalhada da espécie é necessária para um melhor entendimento da anatomia e sinapomorfias do táxon.

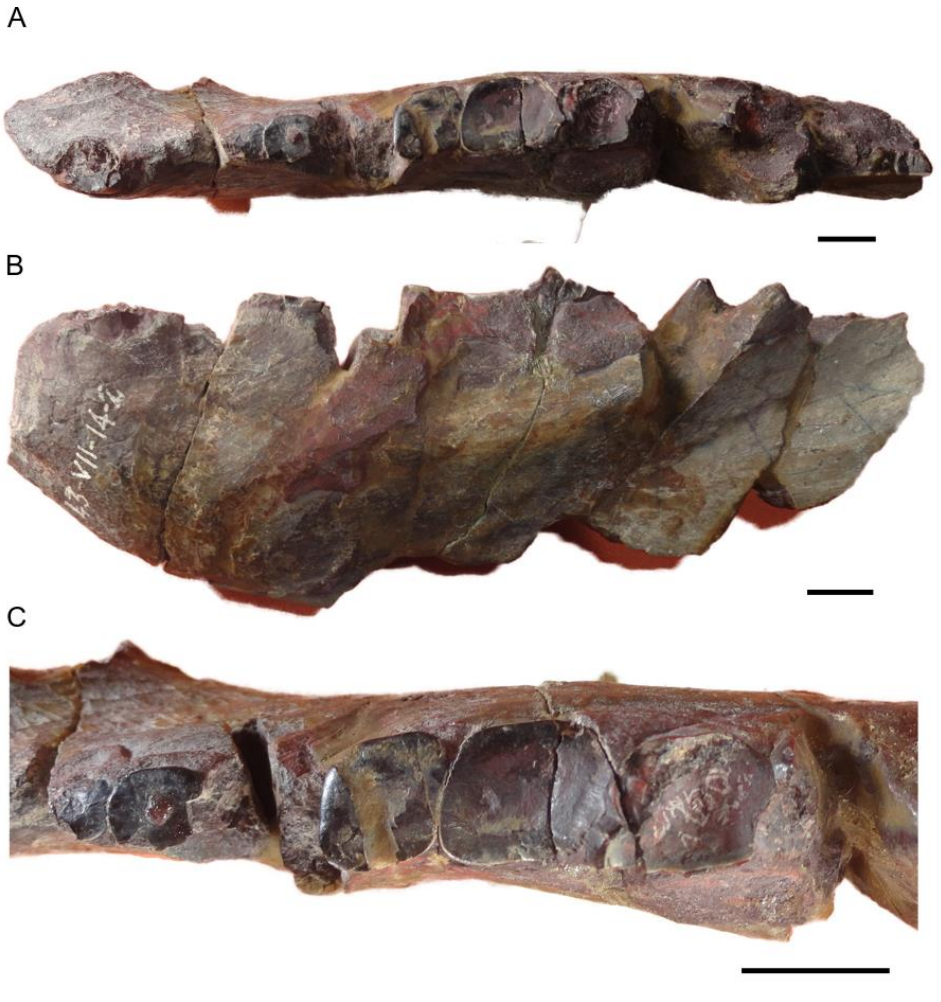


Figura 26. *Exaeretodon argentinus,* espécime MLP 43-VII-14-2, holótipo (holótipo de *Belesodon argentinus*). hemimandíbula esquerda em **A**. vista oclusal, **B**. lateral e **C**. detalhe dos dentes pós caninos. As escalas equivalem a 10 cm. Fotografias de Agustín Martinelli.

Scalenodontoides macrodontes Crompton & Ellenberger, 1957

Holótipo: MNHN 1957-23, porção anterior dos dentários (Figura 27)

Materiais referidos: BP\1\5395 B; MNHN 1955-25

Sinônimos: n/a

Localidade e Horizonte tipo: base da Formaçao Elliot Inferior, Sítio A de Crompton & Ellenberger (1957), colina Morobong, distrito de Mohale's Hoek, Lesotho.

Idade: Noriano final, Triássico Superior.

Diagnose: Traversodontídeo muito grande; crânio robusto, com largura e comprimento similares; rostro curto e largo; região temporal muito curta, com a abertura temporal mais larga que longa; plataforma nucal (nucal table) composta principalmente pelos parietais; porção inferior da sínfise mandibular estende-se ventralmente como uma projeção (*chin*-like); côndilos occipitais muito separados; último pós-canino superior com lobos distintos ligados por uma constrição; cúspide ântero-labial dos pós-caninos inferiores muito maior que a anterolingual em vista oclusal; crista lingual dos pós-caninos inferiores côncava.

Referências: Hopson (1984); Gow & Hancox (1993); Battail (2005); Liu & Abdala (2014).

Comentários: Este é o traversodontídeo mais recente no registro fóssil do Gondwana e provavelmente do mundo (Noriano final). São conhecidos alguns espécimes além do holótipo, sendo que um dos espécimes descrito por Battail (2005) não apresenta uma plataforma nucal como o holótipo, o que demonstra uma variação intraespecífica, que é interpretada como dimorfismo sexual. Assim como algumas outras espécies de Traversodontidae (*e.g. Gomphodontosuchus, Protuberum*), *Scalenodontoides*, é representado por apenas alguns poucos materiais, e até então pouco estudado. A reavaliação e descrição de novos materiais da espécie, pode contribuir para o melhor entendimento das sinapomorfias, variações intraespecíficas e outras características anatômico/sistemáticas do táxon.

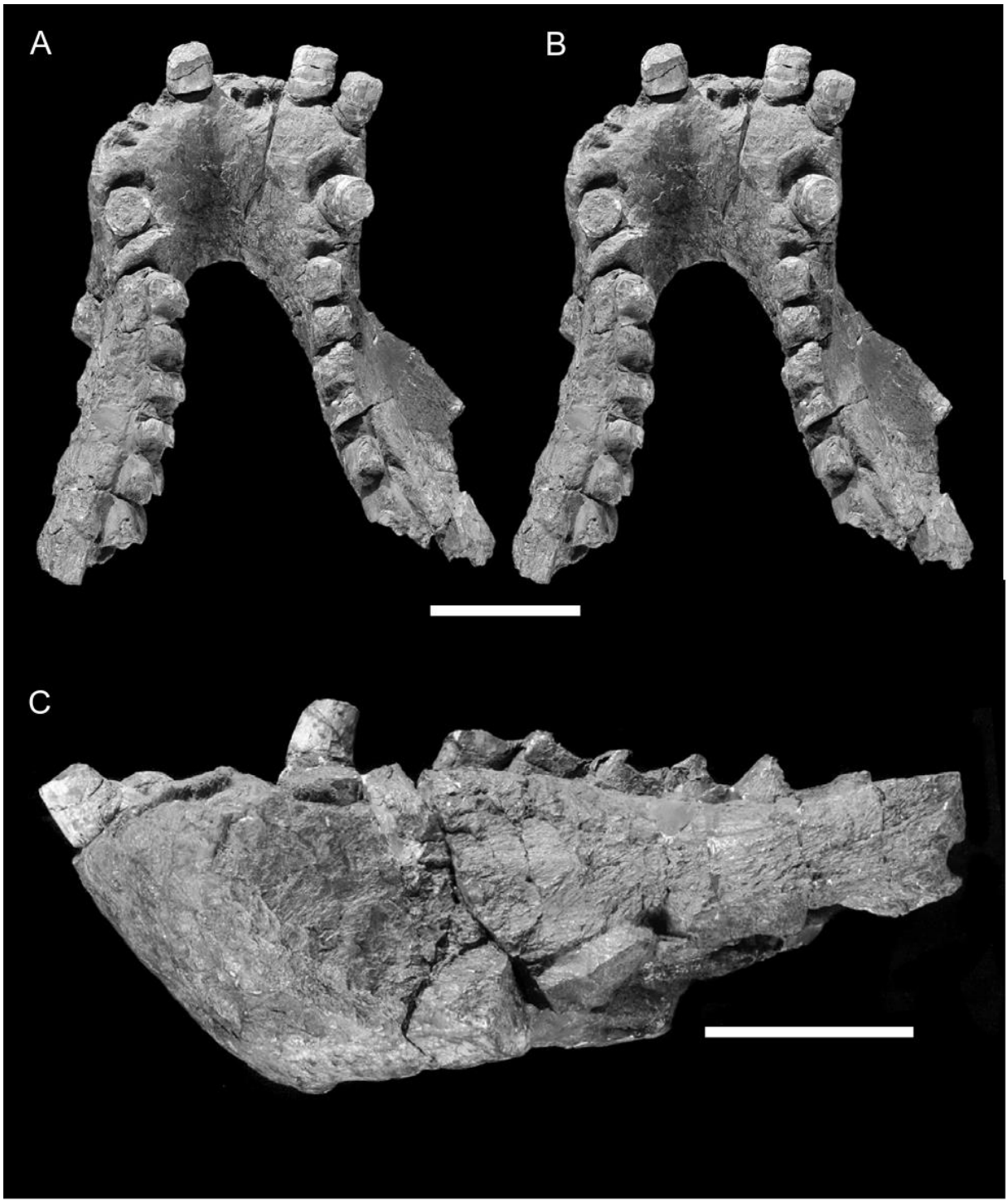


Figura 27. *Scalenodontoides macrodontes*, holótipo, espécime MNHN 1957-23, **A**, **B.** estereopar em vista dorsal e **C.** em vista lateral esquerda. As escalas equivalem a 60 mm em **A**, **B** e 50 mm em **C**. Modificado de Battail, (2005).

Proexaeretodon vincei Bonaparte, 1963

Holótipo: PVL 2565, crânio incompleto e fêmur direito (Figura 28)

Materiais referidos: n/a

Sinônimos: n/a

Localidade e Horizonte tipo: Formação Ischigualasto, Hoyada de Ischigualasto, San Juan, Argentina.

Idade: Carniano final, Triássico Superior.

Diagnose: Traversodontideo proximamente relacionado à *Exaeretodon*, proporcionalmente com palato secundário menor que *Exaeretodon*, sem pós-caninos localizados medialmente à abertura subtemporal, como visto em *Exaeretodon*, fileira de pós-caninos com aspecto sigmoide e diastema entre os caninos e pós-caninos muito reduzido.

Referências: Bonaparte (1963), Schmitt *et al*. (2024)

Comentários: A espécie foi descrita por Bonaparte (1963) com base em um crânio incompleto e um fêmur coletados na Fm. Ischigualasto, e até o momento, estes representam os únicos materiais atribuídos à espécie. Hopson & Kitching (1972), ao revisarem as relações entre os traversodontideos, elaboraram uma lista onde consideraram *P. vincei* (juntamente com *Exaeretodon frenguellii*) sinônimo de *Exaeretodon argentinus.* Posteriormente, Battail (1991) propôs uma nova combinação, considerando a espécie *Proexaeretodon vincei* como válida, mas transferindo-a para o gênero *Exaeretodon.* Na revisão de Liu & Abdala (2014), a proposta de Hopson & Kitching (1972) é seguida, e *Proexaeretodon vincei* é tratada como sinônimo de *E. argentinus*. Nenhum destes trabalhos realiza uma avaliação anatômica e comparações com os demais traversodontídeos, apenas incluindo *Proexaeretodon* como sinônimo de *Exaeretodon*. Recentemente, Schmitt *et al*. (2024, Artigo 1 desta tese – ver Seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE) propõem que a espécie *Proexaeretodon vincei* seja considerada válida, e distinta de *Exaeretodon*. A conclusão dos autores é baseada em um conjunto de caracteres que diferenciam a espécie dos demais Gomphodontosuchinae, o que é defendido nesta tese.



Figura 28. Crânio de *Proexaeretodon vincei* (holótipo, PVL 2565) em **A.** vista dorsal, **B.** ventral, e **C**. lateral esquerda. A escala equivale a 30 mm. Fotografias de Agustín Martinelli.

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

Holótipo: UA-10601, crânio com mandíbula articulada (Figura 29)

Sinônimos: n/a.

Materiais referidos: UFRGS-PV-0269-T; UFRGS-PV-0434-T; UFRGS-PV-0891-T; UFRGS-PV-0903-T; UFRGS-PV-0905-T; UFRGS-PV-1054-T; UFRGS-PV-1164-T; UFRGS-PV-1165-T; MCN-PV 0505; MCN-PV 2750; FMNH PR 2444; FMNH PR 2104.

Localidade e Horizonte tipo: Bacia Morondava, camadas basais de Isalo II (= Formação Makay), Leste de Sakahara, Madagascar.

Idade: Carniano inicial, Triássico Superior.

Diagnose: Traversodontideo de grande porte, caracterizado por quatro grandes incisivos superiores; incisivos inferiores procumbentes; terceiro e quarto incisivos superiores caniniformes, com o quarto incisivo superior fortemente recurvado, com margens serreadas; caninos superiores reduzidos, com o mesmo tamanho dos incisivos e distintamente inclinados para a frente; alvéolo do canino superior proporcionalmente mais estreito que os alvéolos dos incisivos, com comprimento mesio-distal maior que o lábio-lingual; número de pós-caninos reduzido (8 superiores e 6 a 7 inferiores); pós-caninos superiores e inferiores quadrangulares, aproximadamente trapezoidais; espinho neural do axis com o perfil dorsal côncavo e processo posterior alongado sobre o processo reduzido da vértebra posterior; costelas expandidas; espinhos neurais das vértebras caudais muito altos; borda anterior da lâmina ilíaca inclinada dorsalmente em um ângulo de 45º; borda acetabular dos três ossos pélvicos confluente; processo posterior da lâmina ilíaca curta e se afastando da borda dorsal do ísquio; ísquio e púbis extremamente constritos, resultando em um grande forame obturador.

Referências: Flynn *et al*., (2000); Melo *et al*. (2015); Melo *et al*. (2019).

Comentários: A espécie, descrita por Flynn *et al*. (2000) foi reconhecida no Triássico do Rio Grande do Sul por Melo *et al*. (2015), baseada em fósseis coletados no sítio Schoenstatt, Santa Cruz do Sul, que incluem um crânio completo e vários materiais associados. Com base nos espécimes brasileiros, Melo *et al*. (2019) reportaram evidências de hipsodontia em *Menadon besairiei*, tornando este o mais antigo registro de hipsodontia. Como comentado anteriormente, Hendrickx *et al*. (2020) consideram os espécimes brasileiros descritos como *M. besairiei* como um táxon distinto, mantendo separado na análise filogenética o *Menadon* do Brasil e *Menadon* da África. Entretanto, os dois são recuperados agrupados como táxons-irmãos, tanto na análise

filogenética de Hendrickx *et al*. (2020), quanto nas análises subsequentes que adotaram a mesma matriz de dados (Schmitt *et al.*, 2024; Kerber *et al*., 2024) formando um clado com *Gomphodontosuchus*, o que sugere a proximidade de parentesco destes dois gêneros. As hipóteses filogenéticas recuperadas não resolvem a questão de haver apenas uma espécie de *Menadon besairiei* ou se existiria de fato uma espécie africana e outra brasileira. Embora seja uma espécie mais recentemente descoberta e estudada, as relações de *Menadon* e o status taxonômico dos espécimens brasileiros continua alvo de discussão, sendo um táxon que ainda necessita de aprofundamento anatômico e sistemático para sua melhor compreensão.

Recentemente, o gênero *Menadon* foi reportado nas camadas superiores da F. Chañares, na Argentina (Martinelli *et al*., 2023), baseado em materiais cranianos e alguns materiais pós-cranianos. O material foi coletado imediatamente acima de uma camada onde foi realizada datação absoluta, resultante em ~233 Ma, o que pode alterar as idades supostas para a ZA de *Santacruzodon* e ZA correlatas. O material ainda está em estudo e ainda não publicado, por tanto, o registro não foi incluso nas discussões na seção 4.1.2 Zona de Assembleia de *Santacruzodon*, mas posteriormente, esta nova ocorrência pode lançar novos dados sobre a idade e correlações das ZA brasileiras e argentinas.

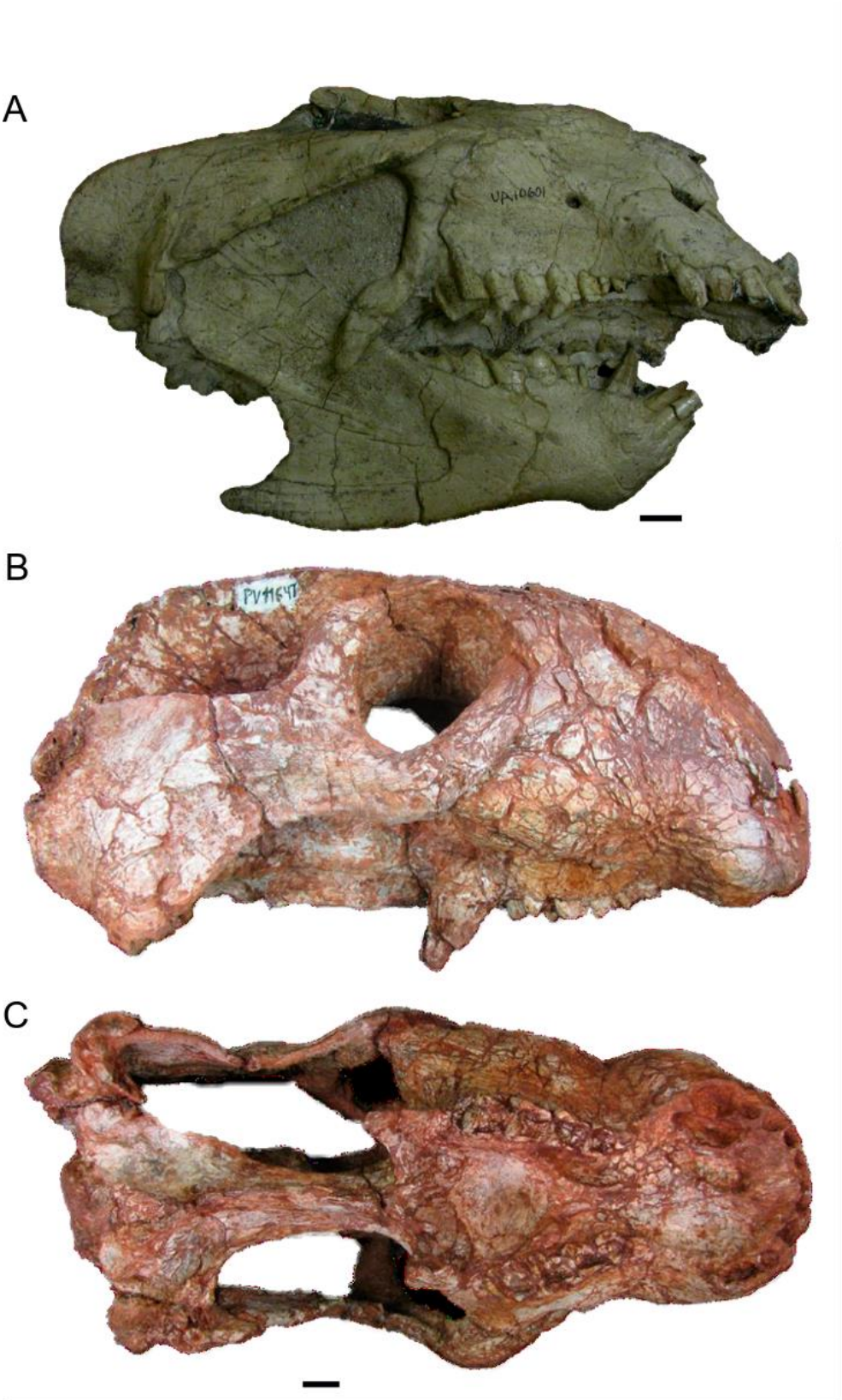


Figura 29. *Menadon besairiei*. **A**. holótipo, espécime UA-10601 em vista lateral direita; **B**-**C**. espécime UFRGS-PV-1164-T em **B**. vista lateral direita e **C**. ventral. As escalas equivalem a 30 mm em **A** e 10 mm em **B**, **C**. Fotografia **A** de Fernando Abdala **B** modificada de Melo *et al*. (2015).

Exaeretodon riograndensis Abdala, Barberena & Dornelles, 2002

Holótipo: MCP 1522PV, crânio completo com pró-atlas e arcos neurais do atlas (Figura 30).

Materiais referidos: CAPPA/UFSM 0030; CAPPA/UFSM 0227; MCP-0002-PV; MCP-2361-PV; MCP-3843-T; UFRGS-PV-1166-T; UFRGS-PV-0715-T; UFRGS-PV-0808-T; UFRGS-PV-1160-T; UFRGS-PV-1161-T; UFRGS-PV-1177-T; UFRGS-PV-1259-T; UFRGS-PV-1260-T; UFRGS-PV-1265-T

Sinônimos: n/a

Localidade e Horizonte tipo: Supersequência Santa Maria, Sequência Candelária, quilometro 136 da rodovia BR287, 6 km a oeste do Morro Botucaraí, município de Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil, Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*.

Idade: Carniano inicial, Triássico Superior

Diagnose: Presença de uma série de cristas na lâmina lateral do proótico, anterior à fenestra ovalis; número de pós-caninos menos variável na série ontogenética que *E. argentinus*.

Referências: Abdala *et al*. (2002)

Comentários: A espécie é muito recorrente em camadas da ZA de *Hyperodapedon*, sendo o cinodonte mais abundante nestes estratos. Existem registros de possíveis ocorrências de *Exaeretodon* em outras zonas de associação, como fragmentos de "*E. major*" na ZA de *Dinodontosaurus* (Barberena, 1981). Além deste, existe registro de dentes na localidade tipo de *Sacisaurus* (Ferigolo & Langer, 2007), supostamente da ZA de *Riograndia*, porém, os materiais encontrados (incisivos) não são diagnósticos da espécie e são restos ex-situ provenientes provavelmente da camada subjacente à dos fósseis típicos da ZA de *Riograndia* (Langer & Ferigolo, 2013). Recentemente, com a descrição de *Siriusgnathus niemeyerorum* estes dentes foram tratados como possivelmente pertencendo a esta espécie, que ainda não tem posição bioestratigráfica definida (Miron *et al*., 2020).

A espécie é uma das mais facilmente reconhecidas no registro fóssil, quando bem preservada e completa, devido a características únicas de Gomphodontosuchinae derivados, como *shouldering* bem desenvolvido, três incisivos grandes e o processo suborbital do jugal muito desenvolvido. Até recentemente, os pós-caninos de *E. riograndensis* eram tidos como diagnósticos da espécie, mas com a descrição de novos táxons proximamente relacionados e com a anatomia dentária muito similar (*i.e. Siriusgnathus* e *Santaganthus*), a identificação da espécie apenas

pela anatomia dentária se tornou complexa e não confiável (ver Artigo 1 na seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

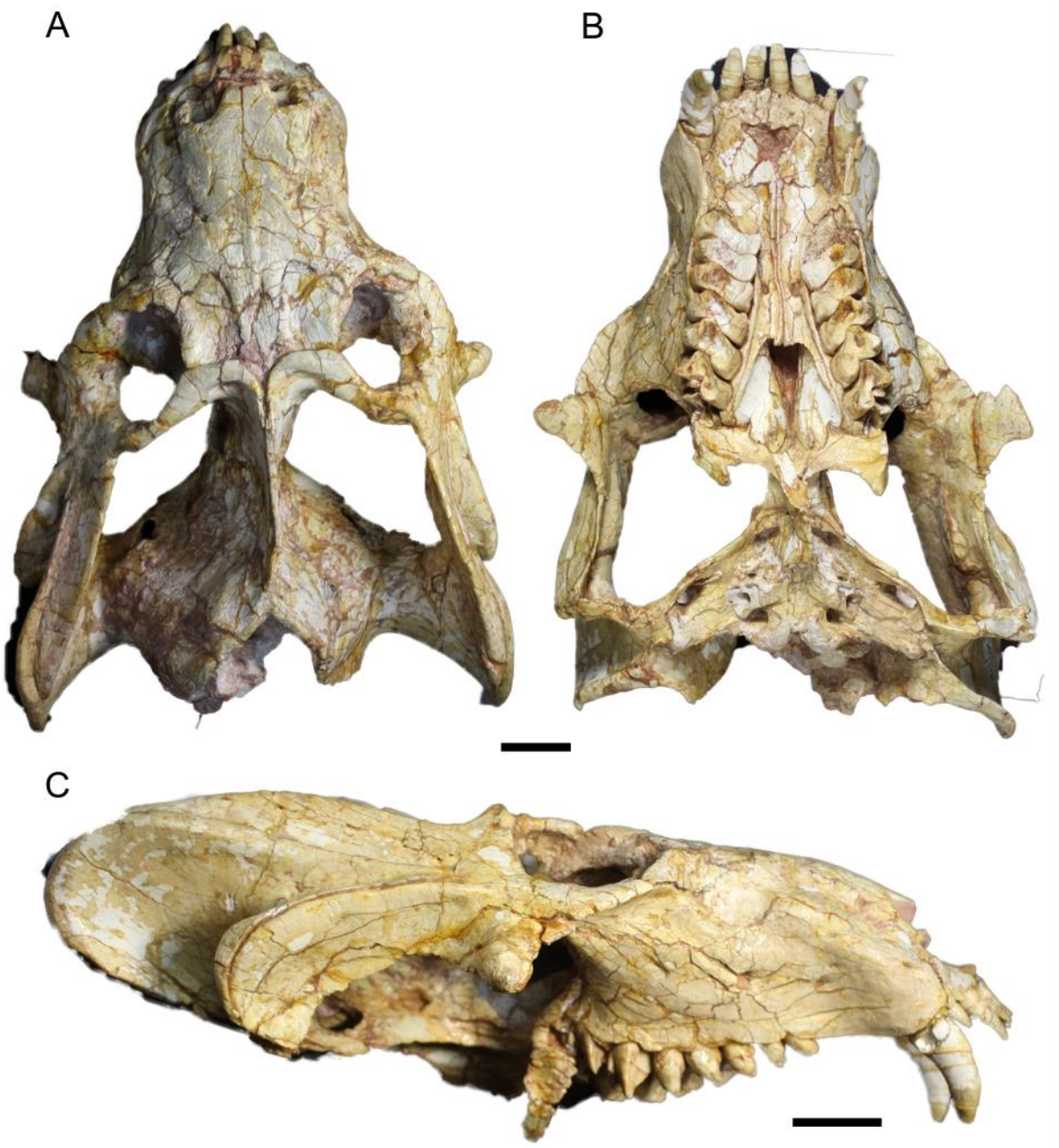


Figura 30. *Exaeretodon riograndensis*, holótipo, espécime MCP-1522-PV em **A**. vista dorsal, **B**. ventral e **C**. lateral direita. As escalas correspondem a 30 mm.

Siriusgnathus niemeyerorum Pavanatto, Pretto, Kerber, Müller, Da-Rosa & Dias-da-Silva 2019

Holótipo: CAPPA-UFSM-0032, crânio com mandíbula (Figura 31)

Materiais referidos: Parátipos: CAPPA/UFSM 0109; CAPPA/UFSM 0124; CAPPA/UFSM 0125. **Outros materiais**: CAPPA/UFSM 0260; CAPPA/UFSM 0261;

Sinônimos: n/a

Localidade e Horizonte tipo: Supersequência Santa Maria, Sequência Candelária, Complexo Niemeyer, município de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil, Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*

Idade: Carniano final? Noriano inicial?, Triássico Superior

Diagnose: Possui dois incisivos superiores; oito pós-caninos superiores; primeiros pós-caninos superiores triangulares em vista oclusal; cúspide labial acessória dos pós-caninos superiores mais labialmente posicionadas que em *Exaeretodon*; dois a três incisivos inferiores; rostro curto e amplo, com quase o mesmo comprimento que a região temporal; depressão interorbital pouco desenvolvida; barra pós-orbital mais anterior que em *Exaeretodon*; processo suborbital do jugal incipiente (menos desenvolvido que em *Exaeretodon*, mas não reduzido como em *Massetognathus*); parte ventral da região posterior do jugal dorsoventralmente curta; processo zigomático do esquamosal não alcança anteriormente o nível da barra pós-orbital; crista ventral no ponto médio do processo zigomático do jugal muito tênue; contato dos processos zigomáticos do jugal e esquamosal liso e suave (não formando uma depressão); borda posterior do processo zigomático do esquamosal curta e arredondada; crista lambdoidal não forma uma concavidade como a presente em *Exaeretodon*; basicrânio anteroposteriormente curto.

Referências: Pavanatto *et al.* (2018); Miron *et al.* (2019); Doering *et al.* (2024).

Comentários: Os primeiros materiais da espécie foram coletados no Sítio Niemeyer (atualmente descrito como Complexo Niemeyer, pela descoberta de novos afloramentos na mesma localidade) associados com outros cinodontes Probainognathia, Archosauriformes indet, Archosauromorpha indet e Archosauria (Pavanatto *et al*., 2018), porém, nenhum táxon encontrado com *S. niemeyerorum* pode ser usado como táxon-guia na bioestratigrafia. Assim, a posição bioestratigráfica da espécie é desconhecida. A morfologia dentária de *Exaeretodon* spp. e *Sirisgnathus niemeyerorum* é muito similar, sendo praticamente indistinguíveis os dentes pós-caninos de ambos, e essa similaridade é refletida na filogenia, onde *S. niemeyerorum*

é recuperado em uma politomia com *Exaeretodon* spp. e *Scalenodontoides macrodontes* (Pavanatto *et al*., 2018). Schmitt *et al*. (2024) propõem a presença de apenas dois incisivos superiores e a presença de uma crista no “piso” da órbita, como sinapomorfias da espécie (Veja seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

Nos últimos anos, novas descobertas no Complexo Niemeyer continuam gerando discussões acerca da idade dos estratos. Müller (2021) descreveu a ocorrência de um Dinosauria Theropoda, *Erythrovenator jacuiensis*, que, juntamente com novas ocorrências do rincossauro *Teyumbaita* sp.*,* um dinossauro saurísquio e um possível silessaurídeo, descritas por Doering *et al*. (2024), indicariam uma idade mais recente que a ZA de *Hyperodapedon* (Carniano final), para a localidade. Porém, o rincossauro *Teyumbaita* é um gênero encontrado até o momento apenas na ZA de *Hyperodapedon* (Schultz *et al.,* 2020)¸ dinossauros saurisquios também ocorrem na ZA de *Hyperodapedon* (*Staurikosaurus pricei*, *Gnathovorax cabreirai*, *Amanasaurus nesbitti;* Müller & Garcia, 2023), assim como dinossauros silessaurídeos (*e.g. Buriolestes*), adicionalmente, os dinossauros Theropoda são também encontrados em estratos do Carniano, e não exclusivamente Noriano, portanto, a associação do Complexo Niemeyer a idades mais recentes que a da ZA de *Hyperodapedon* deve ser levada com muito cuidado, uma vez que, até o momento, nenhum dos fósseis encontrados na localidade são indicadores da ZA de *Riograndia*.

Como discutido anteriormente, na seção 4.1.4 Zona de Assembleia de *Riograndia*, uma nova ocorrência de *S. niemeyerorum,* foi reportada por Miron *et al.* (2024), no afloramento Linha Várzea (Janner), pela primeira vez fora da localidade tipo da espécie. O sítio Janner, é uma das localidades do Triássico brasileiro com o maior número de registros de espécimes de *Exaeretodon riograndensis*, porém, Miron *et al.* (2024), descrevem o registro de *Siriusgnathus* em um nível acima do nível onde ocorrem *Exaeretodon*, o que suportaria uma idade mais recente para a camada, porém, ainda sem nenhum outro fóssil guia da ZA de *Riograndia*.

Sendo assim, o táxon *Siriusgnathus niemeyerorum,* juntamente com os demais táxons registrados no Complexo Niemeyer, é associado à ZA de *Hyperodapedon*, até que novos e melhores dados bioestratigráficos corroborem, ou não, a hipótese de uma idade mais recente para os estratos.

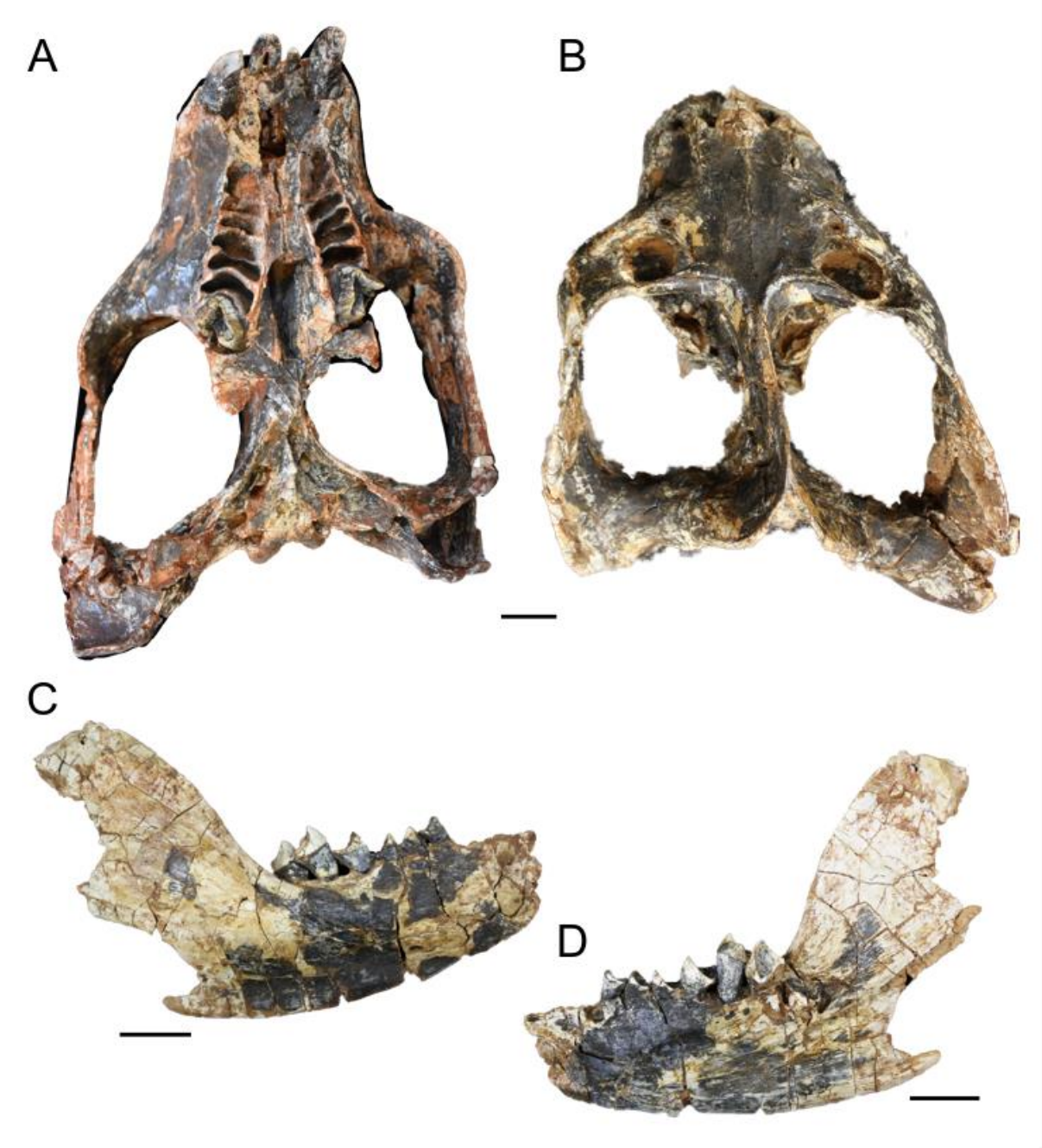


Figura 31. *Siriusgnathus niemeyerorum*, holótipo, espécime CAPPA-UFSM-0032, crânio em vista **A**. ventral e **B**. dorsal, e mandíbula direita em vista **C**. labial e **D**. lingual. As escalas equivalem a 30 mm.

Santagnathus mariensis Schmitt, Martinelli, Kaiuca, Schultz & Soares, 2024

Holótipo: UFRGS-PV-1419-T, crânio com mandíbula (Figura 32)

Materiais referidos: Parátipos: UFRGS-PV-1416-T, UFRGS-PV-1417-T; UFRGS-PV-1418-T (Figura 33); **Outros materiais:** UFRGS-PV-1420-T; UFRGS-PV-1421-T; UFRGS-PV-1422-T; UFRGS-PV-1423-T; UFRGS-PV-1424-T; UFRGS-PV-1425-T; UFRGS-PV-
1426-T; UFRGS-PV-1427-T; UFRGS-PV-1428-T; UFRGS-PV-1429-T; UFRGS-PV-1430-T; UFRGS-PV-1431-T; UFRGS-PV-1432-T; UFRGSPV-1433-T; UFRGS-PV-1434-T; UFRGS-PV-1435-T; UFRGS-PV-1436-T; UFRGS-PV-1437-T; UFRGS-PV-1438-T; UFRGS-PV-1439-T; UFRGS-PV-1440-T; UFRGS-PV-1441-T; UFRGS-PV-1442-T; UFRGS-PV-1443-T; UFRGS-PV-1444-T; UFRGSPV-1445-T; UFRGS-PV-1446-T; UFRGS-PV-1447-T; UFRGS-PV-1448-T; UFRGS-PV-1449-T; UFRGS-PV-1450-T; UFRGS-PV-1451-T; UFRGS-PV-1452-T; UFRGS-PV-1453-T; UFRGS-PV-1454-T; UFRGS-PV-1455-T; UFRGS-PV-1456-T; UFRGS-PV-1457-T; UFRGS-PV-1459-T; UFRGS-PV-1460-T; UFRGS-PV-1461-T; UFRGS-PV-1462-T; UFRGS-PV-1463-T; UFRGS-PV-1464-T; UFRGS-PV-1465-T; UFRGS-PV-1466-T; UFRGS-PV-1467-T; UFRGS-PV-1468-T; UFRGS-PV-1469-T; UFRGS-PV-1470-T; UFRGS-PV-1471-T; UFRGS-PV-1472-T; UFRGS-PV-1473-T; UFRGSPV-1474-T; UFRGS-PV-1475-T; UFRGS-PV-1476-T; UFRGS-PV-1477-T; UFRGS-PV-1478-T; UFRGS-PV-1479-T; UFRGS-PV-1485-T; UFRGS-PV-1486-T; UFRGS-PV-1487-T.

Sinônimos: n/a

Localidade e Horizonte tipo: Supersequência Santa Maria, Sequência Candelária, Sítio Arroio Cancela, município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*.

Idade: Carniano final, Triássico superior

Diagnose: Traversodontídeo Gomphodontosuchinae de tamanho médio com um comprimento basal do crânio de 169 mm, difere dos traversodontídeos Gomphodontosuchinae mais proximamente relacionados pelas seguintes combinações de características: difere de *Siriusgnathus niemeyerorum* por ter a região rostral mais longa que a região temporal. Possui uma barra pós-orbital posicionada posteriormente à margem ventral da fenestra suborbital, visível em vista ventral. A ponta anterior do processo zigomático do esquamosal localizada quase no mesmo nível da barra pós-orbital. Possui um assoalho orbital plano. A borda posterior do palato secundário está próxima à borda anterior da órbita. As abas do pterigoide

são menos projetadas posteriormente. O processo coronoide cobre lateralmente os dois últimos dentes pós-caninos em vista lateral. Possui uma fossa massetérica menos desenvolvida, estendendo-se anteriormente até o nível do oitavo dente pós-canino. Tem três incisivos superiores. Além disso, difere das espécies de *Exaeretodon* por ter uma barra pós-orbital posicionada mais anteriormente, depressão interorbital pouco desenvolvida no pós-orbital, e protuberâncias do pós-orbital que se sobrepõem ao pré-frontal baixas, processo jugal descendente incipiente, ausência de uma crista longitudinal no ponto de contato do processo zigomático do esquamosal com o jugal, um basicrânio mais curto anteroposteriormente, abas do pterigoide projetadas posteriormente e a ausência de uma crista dorsoventral na porção zigomática do esquamosal.

Referências: Schmitt *et al*. (2024)

Comentários: A espécie representa o mais recente Gomphodontosuchinae descrito (Schmitt *et al*., 2024, Artigo 1 desta tese, ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), representando um táxon proximamente relacionado à *Exaeretodon* e *Siriusgnathus,* diferenciando-se destes dois por um conjunto de caracteres. Um dos pontos importantes da espécie, é a anatomia dentária, muito similar às de *Exaeretodon riograndensis* e *Siriusgnathus niemeyerorum*, o que coloca em dúvida a confiabilidade do uso exclusivo de caracteres dentários para a separação e identificação de espécies de traversodontídeos. Embora seja conhecido em apenas uma localidade, e apenas um crânio completo, a espécie possui quase a totalidade do esqueleto preservada e descrita, representando um dos Gomphodontosuchinae mais completos do registro fóssil, o que contribui para o entendimento da anatomia pós-craniana e a evolução destes elementos dentro do clado.



Figura 32. Crânio e mandíbula de *Santagnathus mariensis* (holótipo, UFRGS-PV-1419-T). Crânio em **A**. vista dorsal e **B**. ventral; mandíbula em **C**. vista lateral e **D**. dorsal. A escala equivale a 20 mm.

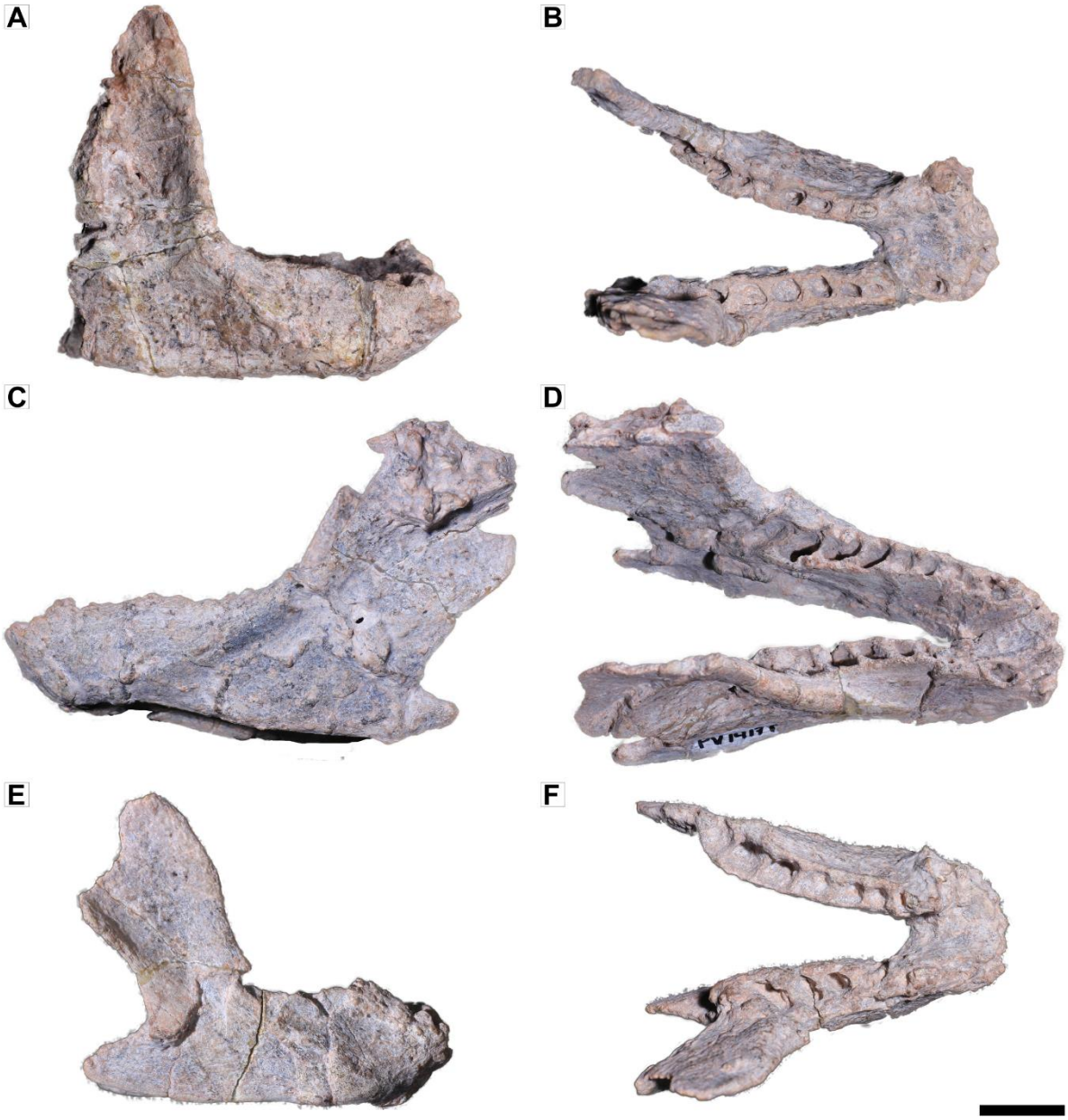


Figura 33. Mandibulas de *Santagnathus mariensis,* parátipos UFRGS-PV-1416-T, em **A**. vista lateral e **B**. dorsal; UFRGS-PV-1417-T, em **C**. vista lateral e **D**. dorsal; UFRGS-PV-1418-T, em **E**. vista lateral e **F**. dorsal. A Escala equivale a 10 mm.

Protuberum cabralense Reichel, Schultz & Soares, 2009

Holótipo: MGB 368/100, crânio e pós-crânio composto por 19 vértebras, 7 costelas torácicas, 10 lombares, 4 sacrais e fragmento do ílio esquerdo (Figura 34, Figura 35). **Materiais referidos: Parátipos:** UFRGS-PV-0981-T; UFRGS-PV-0983-T; UFRGS-PV-0985-T; UFRGS-PV-0986-T; UFRGS-PV-1009-T; UFRGS-PV-1010-T; UFRGS-PV-1011-T. **Outros materiais:** UFRGS-PV-1003-T; UFRGS-PV-1004-T; UFRGS-PV-1008-T; UFRGS-PV-1602-T; CAPPA/UFSM 0427; MMACR-058-T.

Sinônimos: n/a.

Localidade e Horizonte tipo: Supersequência Santa Maria, Sequência Pinheiros-Chiniquá, Sítio Cortado, Novo Cabrais, Rio Grande do Sul, Brasil, Zona de Associação de *Dinodontosaurus*.

Idade: Ladiniano final / Carniano inicial, Triássico Superior.

Diagnose: Traversodontídeo de grande porte; pós caninos superiores com duas cúspides principais (labial e lingual) interconectadas por uma crista transversa delgada; sem *shouldering*; fossas paracaninas alongadas anteroposteriormente e localizadas posteriormente aos caninos; crista parietal curta; processo suborbital do jugal bem desenvolvido; processo paraocciptal bifurcado; forames incisivos totalmente circundados pelas maxilas; espessamentos ósseos que formam cristas na superfície dorsal do crânio; canino superior pequeno e sem diastema entre os incisivos e caninos; costelas com uma série de protuberâncias na borda dorsal, a mais proximal geralmente maior e as demais diminuindo distalmente; rugosidades na borda dorsal da lâmina ilíaca.

Referências: Reichel *et al*. (2009); Botha-Brink *et al*. (2012); Veiga *et al*. (2018); Müller *et al*. (2024).

Comentários: O epíteto específico foi alterado de *cabralensis* para *cabralense* concordando com a nomenclatura neutra (Kammerer, 2014). O holótipo foi coletado nos anos 1970 e não existem anotações detalhadas de como os materiais estavam depositados no afloramento, assim como as relações entre as partes. Ossos adicionais isolados de pós-crânio possivelmente atribuídos à *P. cabralense* foram coletados em 1977 pelo padre Abrahão Cargnin, na localidade de Rincão dos Pinhais, em Agudo, e encontram-se depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS. Estes materiais foram encontrados em um grande bloco que continha vários espécimes de cinodontes, o holótipo de '*Probelesodon kitchingi*' (MCP 1600 PV), o neótipo de *Massetognathus ochagaviae*

(MCP 3871 PV) além de materiais de dicinodontes (Sá-Teixeira, 1982; Liu *et al*., 2008). Veiga *et al*. (2019), com base em compatibilidade de tamanho, identificaram nessa associação ossos (úmero, ulna e costela) pertencentes a *P. cabralense*, realizando análise histológica que indicou estágio ontogenético subadulto e que sugere que todos os ossos amostrados pertençam a um mesmo indivíduo. Uma vez que não é conhecido o esqueleto completo da espécie, esses espécimens relacionados como *P. cabralense* precisam ser interpretados com cuidado, já que podem pertencer a outra espécie, conhecida ou ainda não descrita. Anteriormente, uma costela de *Protuberum* dessa mesma associação de Rincão dos Pinhais já havia sido alvo de análise histológica por Botha-Brink *et al*. (2012).

A espécie é uma das mais chamativas do registro fóssil, pela presença de protuberâncias hemisféricas nas superfícies dorsais das costelas, lâmina ilíaca e nos espinhos neurais das vertebras. A função destas estruturas ainda não é completamente conhecida. A proposta de Reichel *et al*. (2009) é de que estas estruturas, juntamente com um crânio mais robusto, contribuiriam para um hábito escavador, o que é corroborado por Botha-Brink *et al*. (2012) em análise histológica das costelas.

Recentemente, Müller *et al.* (2024) descrevem a ocorrência de materiais de *Protuberum* em outra localidade, fora das áreas-tipo, porém na mesma região (Município de Agudo). Soares *et al*. (2023) reportam também a ocorrência da espécie na região da Sanga Pinheiro, município de Candelária, baseado em um esqueleto com crânio associado coletado nos anos 1940 e depositado no MCTer-CPRM-RJ. No Artigo 2 desta tese (ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE), são descritas duas novas ocorrências, caracterizadas por partes de costelas de *Protuberum*, coletadas em Dilermando de Aguiar e na região de Pinheiro, em Candelária. Estas descobertas demonstram que a espécie pode ser mais geograficamente distribuída que o conhecido até então, trazendo novas possibilidades de achados em outras localidades do Triássico. Também no Artigo 2 desta tese, o crânio do holótipo da espécie foi reestudado, com a reinterpretação de caracteres e estruturas anatômicas cranianas e dentárias, e, através de uma nova análise filogenética, a espécie foi recuperada fora do clado Gomphodontosuchinae, como um táxon mais basal, relacionado com espécies do hemisfério norte (*e.g.*, *Microscalenodon nanus, Rosieria delsatei, Maubergia lotharingica, Arctotraversodon plemmyridon*).

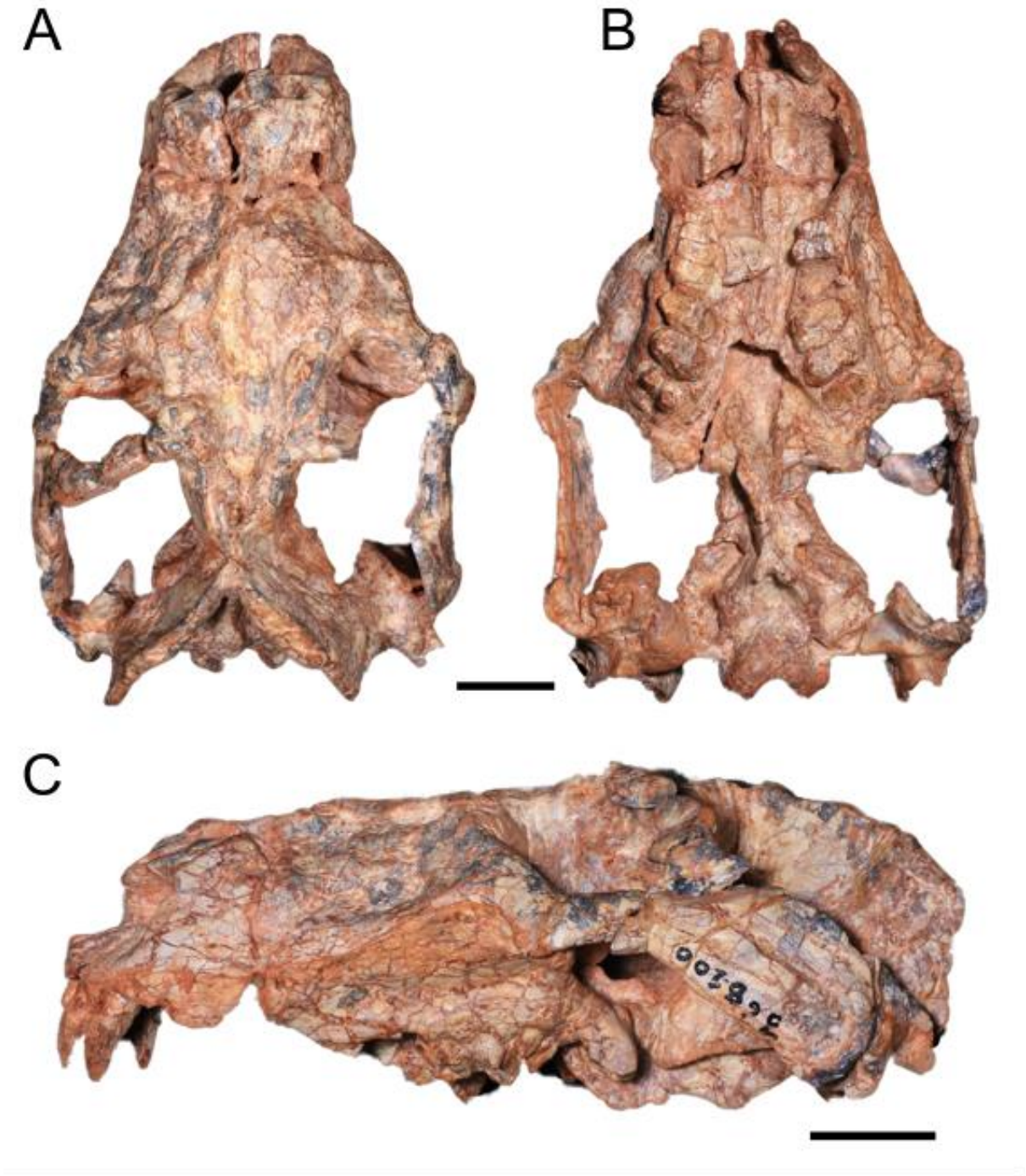


Figura 34. *Protuberum cabralense*, holótipo, espécime MGB 368-100, crânio em **A.** vista dorsal, **B.** ventral e **C.** lateral esquerda. As escalas correspondem a 30 mm.

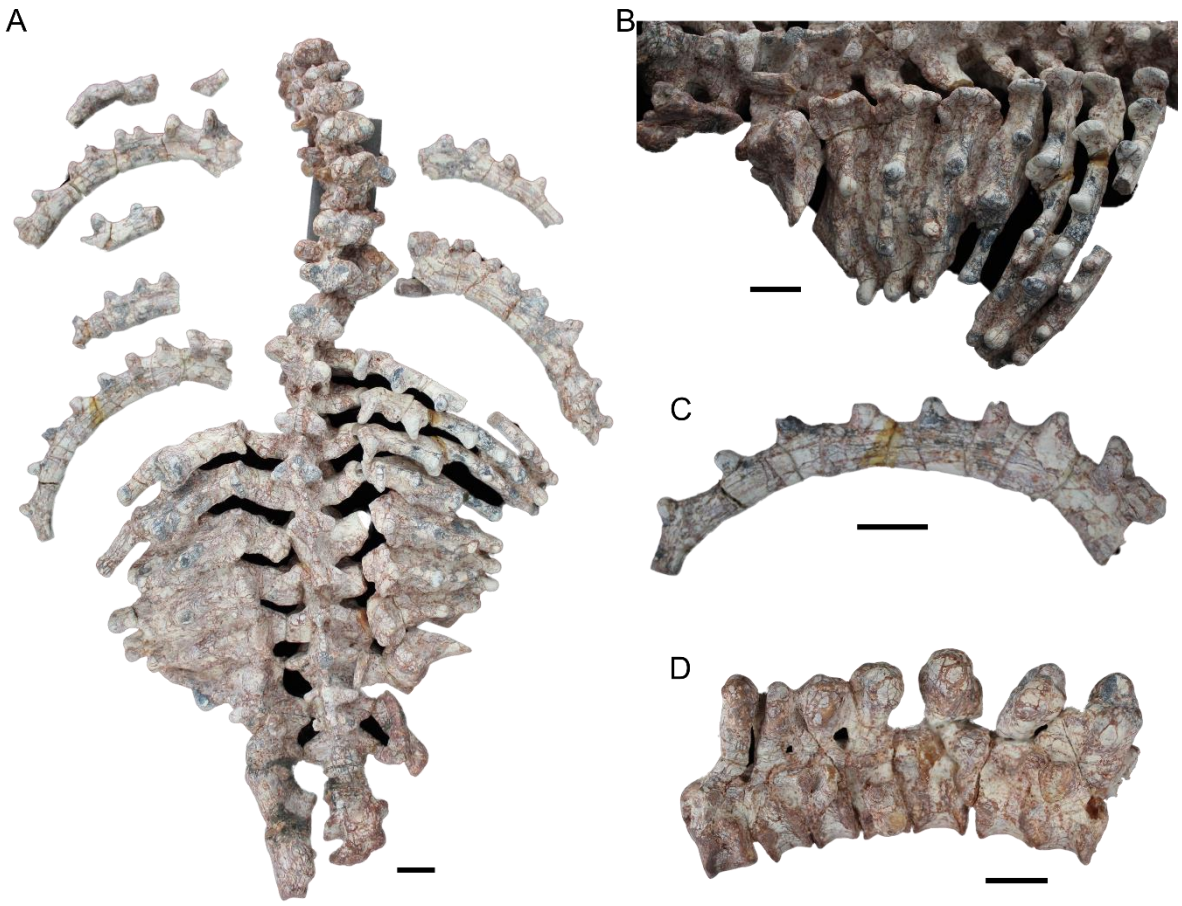


Figura 35. Pós-crânio de *Protuberum cabralense*, holótipo, espécime MGB 368-100, **A**. vista dorsal, **B**. detalhe das costelas, **C**. detalhe das protuberâncias hemisféricas em costela isolada e **D**. detalhe das vértebras anteriores. As escalas equivalem a 30 mm.

5. TEXTO INTEGRADOR DOS ARTIGOS DA TESE

Artigo 1: SCHMITT, M. R.; MARTINELLI, A.G.; KAIUCA, J.F.L.; SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B. 2023. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record, 307(4):1474-1514. DOI: 10.1002/ar.25244

O artigo apresenta a descrição de uma nova espécie de cinodonte Gomphodontosuchinae, da ZA de *Hyperodapedon* da Supersequência Santa Maria. A espécie foi descrita com base em materiais coletados há 20 anos em Santa Maria e depositados na coleção da UFRGS, incluindo um crânio, quatro mandíbulas e uma série de elementos pós-cranianos. A espécie é nomeada *Santagnathus mariensis* pela localização geográfica do afloramento, no município de Santa Maria.

Estes materiais foram coletados por um morador de Santa Maria, às margens de um arroio, o Arroio Cancela, muito próximo a outros materiais de rincossauro, parcialmente descritos no artigo e identificados como pertencentes à *Hyperodapedon* sp., o que confirma a correlação do afloramento com a ZA de *Hyperodapedon*.

O crânio está relativamente bem preservado, porém, sem nenhum dos dentes presentes. Alguns dentes isolados foram coletados com os materiais e puderam ser associados ao crânio pelo tamanho e formato da coroa/raiz. De maneira geral, o crânio e mandíbula se assemelham muito aos cinodontes Gomphodontosuchinae, pela anatomia geral; também o pós-crânio, assim como a anatomia dentária, quase indistinguível de *Exaeretodon riograndensis* e *Siriusgnathus niemeyerorum*. A anatomia dentária é uma das características que mais identifica o espécime como um Gomphodontosuchinae, com um *shouldering* bastante pronunciado e número reduzido de pós-caninos.

Em comparação com os Gomphodontosuchinae conhecidos mais derivados filogeneticamente (*Exaeretodon* e *Siriusgnathus*) o táxon compartilha uma série de características com cada um destes, sendo distinguível com base em um conjunto de caracteres, e não com uma sinapomorfia (alguns dos principais caracteres pode ser visto na Tabela 4 do Artigo 1, ver seção 8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

Adicionalmente, o táxon *Proexaeretodon vincei*, do Triássico argentino, tido como sinônimo de *Exaeretodon argentinus* até então, foi revisado e comparado com os Gomphodontosuchinae derivados, e constatou-se que o táxon deve ser considerado uma espécie válida, uma vez que é distinta das demais por um conjunto

de caracteres, como a proporção do rostro em relação à região temporal, a posição da barra pós-orbital, a projeção das abas do pterigóide, a anatomia do processo suborbital do jugal, grau de desenvolvimento de uma depressão interorbital e tamanho do basicrânio (para a lista completa e comparações ver Artigo 1 em **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

A descrição de uma nova espécie, *Santagnathus mariensis*, e a "validação" de uma segunda espécie de Gomphodontosuchinae, *Proexaeretodon vincei*, agregam novas informações sobre o clado e fornecem uma nova visão dos caracteres do clado, principalmente em relação à anatomia dentária, que se demonstrou ser muito similar entre os táxons mais derivados do grupo. Além de demonstrar que a diversidade de traversodontídeos é maior do que o previamente conhecido para a ZA de *Hyperodapedon*, e tornar conhecido um novo afloramento com grande potencial fossilífero desta ZA.

Artigo 2: SCHMITT, M. R.; MARTINELLI, A.G.; FONSECA, P.H.M.; SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B. *Protuberum cabralense* (Cynodontia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences. *submetido*

Neste trabalho, revisamos a anatomia dentária e craniana do holótipo de *Protuberum cabralense*, da ZA de *Dinodontosaurus* da Supersequência Santa Maria, além de descrever a anatomia do encéfalo, comparando-o ao de *Santagnathus mariensis,* também apresentado pela primeira vez neste artigo*.* Além disso, novos materiais atribuídos à espécie em novas localidades triássicas do RS foram reportados. Estes novos materiais, que correspondem a dois fragmentos de costelas, são provenientes de duas novas localidades. A primeira, corresponde ao sítio Porteirinha, em Dilermando de Aguiar e a segunda, está situada na clássica região de Pinheiros, em Candelária.

Na revisão anatômica do crânio do holótipo, identificamos que os dentes originalmente interpretados como caninos são na verdade os incisivos 4 (I4). Verificamos que os caninos foram perdidos durante a preparação mecânica do material, e o alvéolo do canino está aumentado artificialmente, formando uma única cavidade confluente à fossa paracanina. Em relação aos pós-caninos, dois dentes anteriores que não haviam sido descritos puderam ser vistos com o uso de

estereomicroscópio e através de tomografia. Isso ampliou a quantidade de pós-caninos do espécime de sete para nove.

O forame pterigoparaoccipital, descrito como aberto em *Protuberum* sofreu o mesmo processo do canino, sendo artificialmente preparado e a condição “aberta” se deve à perda da parede anterior pela preparação. Assumimos que originalmente, o forame seria fechado. Além destes, vários outros caracteres dentários foram revisados e reinterpretados (a lista completa pode ser vista no Artigo 2, ver seção **8.** ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

Através da tomografia computadorizada, foi possível descrever o encéfalo e a cavidade nasal de *Protuberum*, que possui uma anatomia única dentre os traversodontídeos, com a presença de um tubo pineal e ausência da zona não-ossificada, além de uma anatomia similar a traversodontídeos mais basais, com o encéfalo mais retilíneo. Adicionalmente, o encéfalo e cavidade nasal de *Santagnathus mariensis* é descrita e comparada com *Protuberum*.

Após a revisão dos caracteres, uma nova análise filogenética recuperou *P. cabralense* como um cinodonte não-Gomphodontosuchinae, e relacionado com táxons da Laurásia (*Arctotraversodon*, *Boreogomphodon*) e, estes, por sua vez, aparecem como grupo irmão de Massetognathinae + Gomphodontosuchinae. A posição filogenética como um traversodontideo basal é esperada, devido à grande quantidade de caracteres plesiomórficos da espécie (*e.g.* quatro incisivos superiores, ausência de *shouldering*, retenção de dentes pós-caninos anteriores reduzidos e a ausência de um diastema desenvolvido entre o canino e pós-caninos). Além disso, ele ocorre em estratos da ZA de *Dinodontosaurus* (mais antiga das ZA brasileiras), onde nenhum outro Gomphodontosuchinae foi registrado.

Adicionalmente, a espécie argentina *Proexaeretodon vincei*, proposta como válida no primeiro artigo desta tese, foi incluída na análise filogenética, sendo recuperada como integrante do clado Gomphodotosuchinae, como o táxon mais basal do grupo composto por *Proexaeretodon* + *Siriusgnathus* + *Santagnathus* + *Exaeretodon*. Esta topologia é consistente com as comparações anatômicas, que colocam a espécie como um táxon bastante similar à *Siriusgnathus* e *Santagnathus* (veja a discussão no artigo 1 na seção 8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE).

Além da revisão dos caracteres morfológicos e da filogenia, a descrição de duas novas ocorrências, em localidades que até então, a espécie não era conhecida, aumenta a distribuição geográfica da espécie e traz novas perspectivas para trabalhos futuros.

Ambos os trabalhos se propõem a contribuir com o conhecimento taxonômico e filogenético dos cinodontes Gomphodontosuchinae, trazendo avanços significativos para o clado. A descrição de uma nova espécie, *Santagnathus mariensis*, a proposta de tornar válida a espécie *Proexaeretodon vincei* (Artigo 1) e a revisão de uma espécie pouco conhecida (*Protuberum cabralense*) e com várias características plesiomórficas e autapomórficas, que por fim é recuperada como um cinodonte não-Gomphodontosuchinae (Artigo 2), mudam consideravelmente os integrantes do clado, assim como a história evolutiva de caracteres do clado, melhores compreendidos agora com a ausência do plesiomórfico *Protuberum* e a adição de duas espécies ao clado.

6. CONCLUSÕES

Como apresentado ao longo da tese, os cinodontes Gomphodontosuchinae são os traversodontídeos mais derivados, com especializações anatômicas comparáveis aos mamíferos atuais, e portando, um grupo muito importante para o entendimento da evolução destes caracteres, em paralelo ao Clado Probainognathia, na linhagem de Cynodontia.

Desde a proposição do clado Gomphodontosuchinae, as relações filogenéticas entre os seus integrantes têm sido discutidas. Em muitas análises filogenéticas, eles são recuperados como uma grande politomia, principalmente no que tange os táxons mais derivados (*e.g.*, *Exaeretodon riograndensis, E. argentinus, Siriusgnathus niemeyerorum* e *Scalenodontoides*), o que levanta questionamentos acerca das definições filogenéticas do clado e das características anatômicas das espécies.

A descrição de uma nova espécie de Gomphodontosuchinae, *Santagnathus mariensis,*Schmitt *et al.* 2024, e a reavaliação anatômica de *Proexaeretodon vincei* e de *Protuberum cabralense* são resultados desta tese. A partir das novas informações acessadas através dos dois artigos desenvolvidos na tese, foi possível obter uma nova topologia para a árvore filogenética dos Gomphodontosuchinae, através da adição de duas novas espécies (*Santagnathus mariensis e Proexaeretodon vincei*) e a exclusão de outra (*Protuberum cabralense*). Esta última, reinterpretada como um Traversodontidae mais basal.

Após o desenvolvimento desta tese, o clado Gomphodontosuchinae passa a temporalmente restritos ao Triássico superior, uma vez que, até o momento, não existem Gomphodontosuchinae mais antigos do que Carniano. Com a exclusão de

Protuberum cabralense, o registro mais antigo passa a ser de *Menadon besairiei*, na ZA de *Santacruzodon* e na Fm. Isalo II, em Madagascar.

Além das mudanças dentro do clado Gomphodontosuchinae, o agrupamento de espécies de traversodontideos mais basais, sofreram mudanças nas suas relações filogenéticas, com a adição de *Protuberum*, abrindo possibilidades de novos estudos relacionados à evolução das características morfológicas dentro do clado Traversodontidae como um todo.

Novas atividades de campo e novas análises mais amplas, abrangendo todas as espécies de Gomphodontosuchinae são necessárias para desvendar como se deu a evolução dos caracteres de Gomphodontosuchinae e a real diversidade do grupo no Triássico médio/superior. De modo geral, o clado Gomphodontosuchinae, que aparentava uma certa estabilidade, sendo recuperado com a mesma topologia ao longo dos anos, se mostrou como um clado ainda com inconsistências e pouco conhecido, demonstrando que é grupo importante a ser estudado e com problemas filogenéticos ainda a serem elucidados.

7. REFERÊNCIAS

Abdala, F. & Gaetano, L.C. 2018. The Late Triassic Record of Cynodonts: Time of Innovations in the Mammalian Lineage. In: Tanner, L. (eds) The Late Triassic World. Topics in Geobiology, vol 46. Springer, Cham. DOI: 10.1007/978-3-319-68009-5_11

Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. Zoological Journal of the Linnean Society, 139(4):529-545 DOI 10.1111/j.1096-3642.2003.00096.x

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. & Sá-Teixeira, A.M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. Palaeontologia Africana, 40:11-22.

Abdala, F. & Smith, R.M.H.R. 2009. A Middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. Journal of Vertebrate Paleontology, 29(3):837–851.

Abdala, F. 2019. Permo-Jurassic Cynodonts: The Early Road for Mammalness. Encyclopedia of Geology, 2nd edition. DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.12020-2

Abdala, F. 2021. Permo-Jurassic Cynodonts: The Early Road to Mammalness; Encyclopedia of geology, 2:206-226. DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.12020-2

Abdala, F., Barberena, M.C. & Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 22(2):313-325.

Abdala, F., Gaetano, L.C., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Hancox, P. J. & Rubidge, B.S. 2020. Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the group. Journal of South American Earth Sciences, 104:102884. DOI: 10.1016/j.jsames.2020.102884

Abdala, F., Marsicano, C.A., Smith, R.M.H. & Swart, R. 2013. Strengthening Western Gondwanan correlations: A Brazilian Dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. Gondwana Research, 23(3):1151–1162 DOI: 10.1016/j.gr.2012.07.011

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.; Neveling, J.; Welman, 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, v. 147, n. 3, p. 383–413.

Angielczyk, K.D. 2009. *Dimetrodon* Is Not a Dinosaur: Using Tree Thinking to Understand the Ancient Relatives of Mammals and their Evolution. Evo Edu Outreach, 2:257–271. DOI: https://doi.org/10.1007/s12052-009-0117-4

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

Barberena, M.C., Araújo, D.C. & Lavina, E.L., 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. Natl. Geogr. Res. 1:5–20.

Battista, F., Ribeiro, A.M., Melo, T.P. & Schultz, C. L. 2024. A reinterpretation of taphonomy and palaeoecology of the early Carnian *Santacruzodon* Assemblage Zone type-locality from the Santa Maria Supersequence, Brazil. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 639, 112080.

Benson, R.B.J. 2012. Interrelationships of basal synapsids: cranial and postcranial morphological partitions suggest different topologies. Journal of Systematic Palaeontology, 10(4):601–624.

Bonaparte, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguellii*, Cabrera y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los Cinodontes sudamericanos. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata, 1(5):135-202.

Bonaparte, J.F. 1963.Un nuevo cinodonte del Triassico Medio Superior de San Juan, *Proexaeretodon vincei* n. gen., n. sp. Acta Geologica Lilloana, Tomo IV.

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

Bonaparte, J.F. 1997. El Triásico de San Juan—La Rioja Argentina y sus Dinosaurios (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.

Bonaparte, J.F., Ferigolo, J., & Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. Palaeontology, 44(4):623-635. DOI: 10.1111/1475-4983.00194

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(1):25-46.

Borsa, G.N.O., Mizusaki, A.M.P. & Menegat, R. 2017 The Triassic belt preserved in Arroio Moirão Graben, southernmost Brazil: Depositional system, sequence stratigraphy and tectonics. Journal of South American Earth Sciences, 77:123-140 DOI 10.1016/j.jsames.2017.05.002

Botha, J.; Abdala, F. & Smith, R. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. Zoological Journal of the Linnean Society, 149:477–492. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2007.00268.x

Brink, A.S. 1963. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. Palaeontologia Africana, 8:77–96.

Cabrera, A. 1943. El primer hallazgo de terápsidos em la Argentina. Notas del Museo de La Plata: Sección Paleontología, 8(55):317-331.

Carrol, R.L. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. W.H. Freeman & Co., 698 p.

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

Crompton, A.W. 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. British Museum (Natural History), 21(2):27-71.

Crompton, A.W. 1995. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals; In Thomason, J. (ed.), Functional Morphology in Vertebrate Paleontology. Cambridge University Press, New York, p. 55-75.

Crompton, A.W.; Jenkins JR, F. A. 1973 Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 1(1):131–155.

Crompton, A.W.; Owerkowicz, T.; Bhullar, B.-A.S.; Musinsky, C. 2017. Structure of the nasal region of non-mammalian cynodonts and mammaliaforms: Speculations on the evolution of mammalian endothermy, Journal of Vertebrate Paleontology, e1269116. DOI: 10.1080/02724634.2017.1269116

Crompton, S. 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. Proceedings of the Zoological Society of London, 125:617-669.

Da-Rosa, Á.A.S., Schwanke, C., Aurélio, P.L.P., Poitevin, M. & Neto, L.W., 2005. Sítio Linha Várzea - uma nova assembléia fossilífera do Triássico Médio do sul do Brasil. Geociencias, 24:115–129.

Desojo, J.B., Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Ramezani, J., Da-Rosa, A.A.S., Belén-von-Baczko, M., Trotteyn, M.J., Montefeltro, F.C., Ezpeleta, M. & Langer, M.C. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. Scientific Reports, 10(1):1-34.

Doering, M., Ezcurra, M.D., Schiefelbein, J.H., Garcia, M.S., & Müller, R.T. 2024. New archosauromorph remains provide data on the age of a unique Late Triassic assemblage from southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 145, 105046. DOI: 10.1016/j.jsames.2024.105046

Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Martinelli, A.G., Rocher, S., Belén-von-Baczko, M., Ezpeleta, M., Taborda, J.R.A., Hechenleitner, M., Trotteyn, M.J. & Desojo, J.B. 2017 Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. Nature Ecology & Evolution, 1:1477.

Ezcurra, M.D., Montefeltro, F.C., Pinheiro, F.L., Trotteyn, M.J., Gentil, A.R., Lehmann, O.E., & Pradelli, L.A. 2021. The stem-archosaur evolutionary radiation in South America. Journal of South American Earth Sciences, 105, 102935.

Ezcurra, M.D., Nesbitt, S.J., Fiorelli, L.E., & Desojo, J. B. 2020. New specimen sheds light on the anatomy and taxonomy of the early Late Triassic dinosauriforms from the Chañares Formation, NW Argentina. The Anatomical Record, 303(5):1393-1438.

Filippini, F.S., Abdala, F. & Cassini, G.H. 2022. Body mass estimation in Triassic cynodonts from Argentina based on limb variables. Acta Palaeontologica Polonica 67(2):543-557 DOI 10.4202/app.00919.2021

Flynn, J.J., Parrish, M., Rakotosamimanana, B., Ranivoharimanana, L., Simpson, W.F. & Wyss, A.R. 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 20(3):422-427.

Franco, A.S., Müller, R.T., Martinelli, A.G., Hoffmann, C.A. & Kerber, L. 2021. The nasal cavity of two traversodontid cynodonts (Eucynodontia, Gomphodontia) from the Upper Triassic of Brazil. Journal of Paleontology. 95(4):845-860. DOI 10.1017/jpa.2021.6

Furin, S., Preto, N., Rigo, M., Roghi, G., Gianolla, P., Crowley, J.L., & Bowring, S.A. 2006. High-precision U-Pb zircon age from the Triassic of Italy: Implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nannoplankton and dinosaurs. Geology, 34(12):1009–1012.

Gaetano, L.C., Martínez, R., & Abdala, N.F. 2019. New insights on the cranial anatomy of *Exaeretodon*: intraspecific variation and taxonomic implications. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina; Puerto Madryn; Argentina; 2018; 1-1

Gao, K.–Q., Fox, R.C., Zhou, C-F. & Li, D-Q. 2010. A new nonmammalian eucynodont (Synapsida, Therapsida) from the Triassic of northern Gansu Province, China, and its biostratigraphic and biogeographic implications. American Museum Novitates, 3685:1-25.

Godefroit, P. & Battail, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). Geodiversitas, 19(3):567-631.

Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. 2016. TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. Cladistics, 32(3):221-238. DOI 10.1111/cla12160

Goloboff, P.A. & Morales, M.E. 2022. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOs and Linux, including new routines in parallel. Cladistics, 39(2):144-153. DOI 10.1111/cla.12524

Goñi, R. & Goin, F. 1990. Morfologia dentaria y biomecanica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triassico Argentino: II. *Exaeretodon frenguellii* Cabrera (Traversodontidae). Ameghiniana, 27(3–4):327–336.

Grossnickle, D.M.; Smith, S.M. & Wilson, G.P. 2019. Untangling the Multiple Ecological Radiations of Early Mammals. Trends in Ecology & Evolution, 34(10):936–949.

Hendrickx, C., Abdala, F., Filippini, F.S., Wills, S., Benson, R., & Choiniere, J.N. 2024. Evolution of postcanine complexity in Gomphodontia (Therapsida: Cynodontia). The Anatomical Record, 307(4):1613-1633.

Hendrickx, C., Gaetano, L.C., Choiniere, J.N., Mocke, H. & Abdala, F. 2020. New traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts, Journal of Systematic Palaeontology, 18(20):1669-1706, DOI: 10.1080/14772019.2020.1804470

Hoffman, C.A., Rodrigues, P.G., Soares, M.B., Andrade, M.B. 2019. Brain endocast of two non-mammaliaform cynodonts from southern Brazil: an ontogenetic and evolutionary approach, Historical Biology. 33(8):1196–1207 DOI: 10.1080/08912963.2019.1685512

Hoffman, E.A., & Rowe, T.B. 2018. Jurassic stem-mammal perinates and the origin of mammalian reproduction and growth. Nature, 561(7721):104-108. DOI: 10.1038/s41586-018-0441-3

Hopson, J.A. & Barghusen, H. 1986. An analysis of therapsid relationships. In: Hotton, N. *et al*., (Ed.). The ecology and biology of mammal-like reptiles. Washington DC: Smithsonian Institution Press. p. 83–106.

Hopson, J.A. & Kitching, J. W. 1972. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). Palaeontologica Africana, 14:71–85.

Hopson, J.A. & Kitching, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 156:5-35.

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 Paläontoogie, Monatshefte, 1982(5):285-299.

Horn, B.L.D., Pereira, V., Schultz, C.L., 2013. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, middle Triassic, Rio Grande do sul, Brazil: classification, genesis and

paleoclimatic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 376:39–47. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.02.013.

Horn, B.L.D., Melo, T.P., Schultz, C.L., Philipp, R.P., Kloss, H.P. & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. Journal of South American Earth Sciences, 55:123–132. DOI 10.1016/j.jsames.2014.07.007

Horn, B.L.D., Schultz, C.L., Figueiredo, A.E.Q. & Motta, F.A. 2015. Recognition of the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Late Triassic) in a relictual occurrence over the Sul-rio-grandense Shield. Revista Brasileira de Paleontologia, 18(1):91–96 DOI 10.4072/rbp.2015.1.06

Horn, B.L.D., Goldberg, K. & Schultz, C.L., 2018a. Interpretation of massive sandstones in ephemeral fluvial settings: a case study from the upper Candelária sequence (upper Triassic, Paraná Basin, Brazil). Journal of South American Earth Sciences, 81:108–121. DOI: 10.1016/j.jsames.2017.10.009

Horn, B.L.D., Goldberg, K., Schultz, C.L., 2018b. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. Journal of South American Earth Sciences, 81:189–203. DOI: 10.1016/j.jsames.2017.11.017

Hsiou, A.S.; França, M.A.G. de & Ferigolo, J. 2015 New Data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. PLOS ONE. 10(9):e0137523.

Kalthoff, D.C., Schulz-Kornas, E., Corfe, I., Martin, T., McLoughlin, S., & Schultz, J.A. 2019. Complementary approaches to tooth wear analysis in Tritylodontidae (Synapsida, Mammaliamorpha) reveal a generalist diet. PLoS One, 14(7):e0220188. DOI: 10.1371/journal.pone.0220188

Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 28(2):445-462.

Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2010. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 30(6):1889-1894.

Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2012. Chapter 10: Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a Reconsideration of its Phylogenetic Relationships. Fieldiana: Life and Earth Sciences, 5:112-125.

Kellner, A.W.A., Holgado, B., Grillo, O., Pretto, F.A., Kerber, L., Pinheiro, F.L., Soares, M.B., Schultz, C.L., Lopes, R.T., Araújo, O., Müller, R.T. 2022. Reassessment of *Faxinalipterus minimus*, a purported Triassic pterosaur from southern Brazil with the description of a new taxon. PeerJ. 10:e13276 DOI: 10.7717/peerj.13276

Kemp, T.S. 1982. Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Londres: Academic Press Inc., 363 p.

Kemp, T.S. 2012. The origin and radiation of therapsids. In: Chinsamy-Turan, A. (Ed.). The Forerunners of Mammals: Radiation. Biology. Histology. Bloomington: Indiana University Press. p. 3–28.

Kemp, T.S., 2005. The origin and evolution of mammals. Oxford University Press on Demand, 342 p.

Kent, D.V., Malnis, P.S., Colombi, C.E., Alcober, O.A., & Martínez, R.N. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetochronology of the Los Colorados Formation (Argentina). PNAS, 111(22):7958–7963.

Kerber, L., Pretto, F.A., & Müller, R.T. 2024b. New information on the mandibular anatomy of *Agudotherium gassenae*, a Late Triassic non-mammaliaform probainognathian from Brazil. The Anatomical Record, 307(4):1515-1523.

Kerber, L.; Roese-Miron, L.; Medina, T.G.M.; Roberto-da-Silva, R. Cabreira, S.F. & Pretto, F.A. 2024. Skull anatomy and paleoneurology of a new traversodontid from the Middle-Late Triassic of Brazil. The Anatomical Record 307(4):791-817. DOI: 10.1002/ar.25385

Keyser, A.W. 1973. A new Triassic vertebrate fauna from South West Africa. Palaeontologia Africana, 16:1-15.

Kubo, T., Yamada, E. & Kubo, M.O. 2017. Masticatory jaw movement of *Exaeretodon argentinus* (Therapsida: Cynodontia) inferred from its dental microwear. PLOS ONE, 12(11):e0188023.

Lacerda, M.B., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C. 2015. First 'Rauisuchian' archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone

(Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. PLoS One, 10(2):e0118563. DOI: 10.1371/journal.pone.0118563

Lai, P.H.; Biewener, A.A. & Pierce, S.E. Three-dimensional mobility and muscle attachments in the pectoral limb of the Triassic cynodont *Massetognathus pascuali* (Romer, 1967). Journal of Anatomy, 232(3):383–406 DOI 10.1111/joa.12766

Langer, M.C., Ramezani, J. & Da-Rosa, A.A.S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from South Brazil. Gondwana Research, 57:133-140.

Langer, M.C., Ribeiro, A.A.M., Schultz, C.L. & Ferigolo, J., 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. New Mexico Museum of Natural History and Scence Bulletin 41:201–218

Laurin. M. & Reisz. R.R. 2020. Synapsida in De-Queiroz, K.; Cantino, P.D.; Gauthier, J.A. (eds.) Phylonyms: A companion to the PhyloCode. CRC Press: Boca Raton, Florida. Disponível em: https://www.phyloregnum.org/?term=synapsida

Lautenschlager, S., Gill, P., Luo, Z.-X., Fagan, M.J. & Rayfield, E.J. 2016. Morphological evolution of the mammalian jaw adductor complex. Biological Reviews, 92(4):1910-1940. DOI:10.1111/brv.12314.

Liu, J. & Abdala, F. 2014. Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae. In: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (Ed) Early evolutionary history of the Synapsida. Springer, Dordrecht, p. 255-279.

Liu, J. & Olsen, P.E. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota, Synapsida). Journal of Mammalian Evolution, 17:151-176.

Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. Revista Brasileira de Paleontologia, 10(2):133–136.

Liu, J., Schneider, V.P. & Olsen, P.E. 2017. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. PeerJ, 5:e3521.

Liu, J., Soares, M.B. & Reichel, M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia, 11(1):27-36.

Lukic-Walther, M., Brocklehurst, N., Kammerer, C.F., & Fröbisch, J. 2019. Diversity patterns of nonmammalian cynodonts (Synapsida, Therapsida) and the impact of

taxonomic practice and research history on diversity estimates. Paleobiology, 45(1):56-69. DOI: 10.1017/pab.2018.38

Luo, Z. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Ed.). In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods. Cambridge: Cambridge University Press, p. 98–128.

Luo, Z. 2007 Transformation and diversification in early mammal evolution. Nature, v. 450, n. 7172, p. 1011–1019.

Macleod, K.G., Smith, R.M.H., Koch, P.L. & Ward, P.D. 2000. Timing of mammal-like reptile extinctions across the Permian-Triassic boundary in South Africa. Geology; 28 (3): 227–230. DOI: https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<227:TOMREA>2.0.CO;2

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2023. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.81 http://www.mesquiteproject.org

Maier, W., Heever, J.V.D. & Durand, F. 1996. New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate. Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research, 34:9–19.

Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundile, R. & Chemale, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(3):509–513.

Marsola, J.C.A., Bittencourt, J.S., Butler, R.J., Da Rosa, Á.A., Sayão, J.M., & Langer, M.C. 2018. A new dinosaur with theropod affinities from the Late Triassic Santa Maria Formation, South Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 38(5):e1531878, 2018.

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(1):191-208.

Martinelli, A.G. & Soares, M.B., 2016. Evolution of south American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynodontia). In: Agnolin, F.L., Lio, G.L., Egli, F.B., Chimento, N.R., Novas, F.E. (Eds.), Contribuciones del MACN: Historia Evolutiva y Paleobiogeografica de los Vertebrados de América del Sur, Buenos Aires, pp. 183–196.

Martinelli, A.G. 2017. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes probainognátios (Therapsida, Cynodontia, Probainognathia) do Triássico da América do Sul e seu impacto na origem dos Mammaliaformes. Porto Alegre, Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Martinelli, A.G., De La Fuente, M. & Abdala, F. 2009. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. Journal of Vertebrate Paleontology, 29:852-862.

Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Escobar, J.A., von Baczko, M.B., Hechenleitner, E.M., Trotteyn, J., Desojo, J.A. 2023. First record of *Menadon* (Cynodontia: Traversodontidae) in the early late Triassic Chañares Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, NW Argentina: Gondwanan biostratigraphic implications. em Machado, A.F., Machado, E.F., Bulsing, K.P. (Eds.), XII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados – Boletim de Resumos. Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, p. 123.

Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Paes-Neto, V.D., Ribeiro, A.M., Da-Rosa, A.A.S., Schultz, C.L. & Soares, M.B., 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. PloS One 12 (6):e0177948 DOI 10.1371/journal.pone.0177948

Martinelli, A.G., Soares, M.B. & Schwanke, C. 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. PloS one, 11(10):e0162945.

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernández, E., Santi Malnis, P., Correa, G.A. & Abelín, D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 12, Journal of Vertebrate Paleontology, 32(6):10–30.

Martinez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P., & Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. Science, 331(6014):206-210. DOI: 10.1126/science.1198467

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(2), 271-284.

Matsuoka, H.; Kusuhashi, N. & Corfe, I.J. 2016. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. Journal of Vertebrate Paleontology, 369(4):e1112289.

Maxwell, W.D. & Benton, M.J. 1990. Historical Tests of the Absolute Completeness of the Fossil Record of Tetrapods. Paleobiology, 16(3):322–335.

Melo, T.P., Abdala, F. & Soares, M.B. 2015. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Upper Triassic of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 35(6):e1002562 DOI 10.1080/02724634.2014.1002562

Melo, T.P., Martinelli, A.G. & Soares, M.B. 2022. New occurrences of massetognathine traversodontids and chiniquodontids (Synapsida, Cynodontia) from the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Geographic and biostratigraphic implications. Journal of South American Earth Sciences 115:103757 DOI: 10.1016/j.jsames.2022.103757

Melo, T.P., Ribeiro, A.M., Martinelli, A.G. & Soares, M.B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem mammal. Nature Communications, 10(1):2841 DOI 10.1038/s41467-019-10719-7

Melo, T.P.; Martinelli, A.G.; Soares & M.B. 2017. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle-Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. Paleontology, p. 1-12. DOI: 10.1111/pala.12302

Miron, L.R., Dotto, P.H., de Menezes Medina, T.G., Da-Rosa, Á.A.S., Müller, R.T., & Kerber, L. 2024. Stranger in the nest: On the biostratigraphic relevance of a new record of a traversodontid cynodont in southern Brazil (Candelária Sequence, Upper Triassic). Palaeoworld. *In press*

Miron, L.R., Pavanatto, A.E.B., Pretto, F.A., Müller, R.T., Dias-da-Silva, S. & Kerber, L. 2020. *Siriusgnathus niemeyerorum* (Eucynodontia: Gomphodontia): The youngest South American traversodontid?. Journal of South American Earth Sciences, 97:102394. DOI: 10.1016/j.jsames.2019.102394

Mukherjee, D. & Ray, S. 2014. A new *Hyperodapedon* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) from the Upper Triassic of India: implications for rhynchosaur phylogeny. Palaeontology, 57(6):1241–1276. DOI: 10.1111/pala.12113

Müller, R.T. 2021. A new theropod dinosaur from a peculiar Late Triassic assemblage of southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 107, 103026.

Müller, R.T., de Araujo-Junior, H.I., Aires, A.S.S., Roberto-da-Silva, L., & Dias-da-Silva, S. 2015. Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. Geobios, 48(4):331-340.

Müller, R.T., Martinelli, A.G., Prestes-de-Bem, F., Schmitt, M.R. & Kerber, L. 2024. Biostratigraphic significance of a new record of *Protuberum cabralense*, a bizarre traversodontid cynodont from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil. Historical Biology. *In press*

Müller, R.T. 2024. A new small-sized predatory pseudosuchian archosaur from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil. Scientific Reports. 14(1):12706. DOI:10.1038/s41598-024-63313-3.

Müller, R.T., Garcia, M.S. 2023. A new silesaurid from Carnian beds of Brazil fills a gap in the radiation of avian line archosaurs. Scientific Reports 13:4981. DOI: 10.1038/s41598-023-32057-x

Oliveira, T.V. de, Schultz, C.L., & Soares, M.B. 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al*. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. Revista brasileira de paleontologia. 10(2):79-94.

Oliveira, T.V. de; Schultz, C.L. 2011 A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon barberenai* gen. et sp. nov. Zootaxa, 28(3027):19–28.

Owen, R. 1871. Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic formations. Monograph of the Palaeontological Society, 33:1–115.

Paes-Neto, V.D., Lacerda, M.B., Ezcurra, M.D., Raugust, T., Trotteyn, M.J., Soares, M.B., Schultz, C.L., Pretto, F.A., Francischini, F. & Martinelli, A.G., 2024. New rhadinosuchine proterochampsids from the late Middle-early Late Triassic of southern Brazil enhance the diversity of archosauriforms. The Anatomical Record 307(4):851-889 DOI: 10.1002/ar.25294

Pavanatto, A.E.B., Kerber, L. & Dias-da-Silva, S. 2019. Virtual reconstruction of cranial endocasts of traversodontid cynodonts (Eucynodontia: Gomphodontia) from the upper Triassic of Southern Brazil, Journal of Morphology, 280(9):1267-1281. DOI: 10.1002/jmor.21029

Pavanatto, A.E.B., Pretto, F.A., Kerber, L., Müller, R.T., Da-Rosa, A.A.S. & Dias-da-Silva, S. 2018. A new Upper Triassic cynodont-bearing fossiliferous site from southern Brazil, with taphonomic remarks and description of a new traversodontid taxon. Journal of South American Earth Sciences, 88:179–196. DOI: 10.1016/j.jsames.2018.08.016

Philipp, R.P.; Faccini, U.F.; Schultz, C.L.; Zvirtes, G.; Bruckmann, M.P.; Lavina, E.; Cagliari, J.; Jelinek, A.R.; Netto, R.G.; Viana, A.R. & Basei, M.A.S. 2023. U-Pb zircon geochronology of detrital and ash fall deposits of the southern Paraná Basin: a contribution for provenance, tectonic evolution, and the paleogeography of the SW Gondwana. Geosciences, 13:225. DOI: 10.3390/geosciences13080225

Pretto, F.A.; Müller, R.T.; Moro, D.; Garcia, M.S.; Paes Neto, V.D. & da Rosa, Á.A.S. 2022. The oldest South American silesaurid: New remains from the Middle Triassic (Pinheiros-Chiniquá Sequence, *Dinodontosaurus* Assemblage Zone) increase the time range of silesaurid fossil record in southern Brazil". Journal of South American Earth Sciences. 120:104039. DOI: 10.1016/j.jsames.2022.104039.

Pusch, L.C., Kammerer, C.F., & Fröbisch, J. 2024. The origin and evolution of Cynodontia (Synapsida, Therapsida): Reassessment of the phylogeny and systematics of the earliest members of this clade using 3D-imaging technologies. The Anatomical Record, 307(4):1634-1730. DOI: 10.1002/ar.25394

Ranivoharimanana, L., Kammerer, C.F., Flynn, J.B. & Wyss, A.R. 2011. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 31(6):1292–1302.

Raugust, T., Lacerda, M.B. & Schultz, C.L. 2013. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). Geological Society, London, Special Publications, 379(1):303–318. DOI 10.1144/SP379.2

Ray, S. 2015. A new Late Triassic Traversodontid Cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from India. Journal of Vertebrate Paleontology, 35(3):e930472. DOI: 10.1080/02724634.2014.930472

Reichel, M., Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2009. A new Traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynosdontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. Palaeontology, 52(1):229-250 DOI 10.1111/j.1475-4983.2008.00824.x

Reisz, R.R. 1972. Pelycosaurian reptiles from the Middle Pennsylvanian of North America. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 144:27–62.

Reisz, R.R. 1986. Pelycosauria. Encyclopedia of Paleoherpetology, 17A:1-102.

Ribeiro, A.M., Abdala, F., & Bertoni, R.S. 2011. Traversodontid cynodonts (Therapsida–Eucynodontia) from two Upper Triassic localities of the Paraná Basin, southern Brazil. Ameghiniana, 48(4):R111.

Rodrigues, I.C.; Mizusaki, A.M.P.; Lima, L.G. & Maraschin, A.J. 2019. Comparative evolution of clay minerals in southern Paraná Basin (Brazil): Implications for triassic paleoclimate. Journal of South American Earth Sciences 90:181-190. DOI 10.1016/j.jsames.2018.12.012

Rogers, R.R., Swisher III, C.C., Sereno, P.C., Monetta, A.M., Forster, C.A. & Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto Tetrapod Assemblage (Late Triassic, Argentina) and 40Ar/39Ar Dating of Dinosaur Origins. Science, 260(5109):794-797.

Rougier, G.W., Martinelli, A.G. & Forasiepi, A.M. 2021. The Fossil Record of South American Mesozoic Mammals and Their Close Relatives. in Rougier, G.W., Martinelli, A.G. & Forasiepi, A.M. Mesozoic Mammals from South America and Their Forerunners, Springer Nature, p. 127-161

Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. Journal of Vertebrate Paleontology, 8:241–264.

Rowe, T.B. 2020 Phylonyms: A Companion to the PhyloCode. de Queiroz, K., Cantino, P.D. & Gauthier, J.A. CRC Press, Boca Raton, FL. (pp. 829-841)

Rubidge, G.S. & Sidor, C. A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. Annual Reviews in Ecology and Systematics, 32:449–480.

Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A. & Benton, M.J. 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences, 280:20131865. DOI: http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1865

Sá-Teixeira, A.M. 1995. A família Traversodontidae (Therapsida, Cynodontia) no sul do Brasil e suas relações com formas afins no domínio gonduânico. Porto Alegre, 144p. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Schmitt, M.R.; Martinelli A.G.; Melo, T.P. & Soares, M.B. 2019. On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus ochagaviae* (Synapsida, Cynodontia) in the early late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Taxonomic and biostratigraphic implications. Journal of South American Earth Sciences, 93:36-50 DOI 10.1016/j.jsames.2019.04.011

Schmitt, M.R.; Martinelli, A.G.; Kaiuca, J.F.L.; Schultz, C.L. & Soares. 2024. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record 307(4): 1474–1514 DOI 10.1002/ar.25244

Schultz, C.L., 2005. Biostratigraphy of the non-marine Triassic: is a global correlation based on tetrapod faunas possible? In: Koutsoukos, E.A.M. (Ed.) Applied Stratigraphy. 1ed, pp. 123-145.

Schultz, C.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Pinheiro, F.L., Kerber, L., Horn, B.L.D., Pretto, F.A., Müller, R.T. & Melo, T.P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 104:102846 DOI 10.1016/j.jsames.2020.102846

Schultz, C.L.; Scherer, C.M.; Barberena, M.C. 2000 Bioestratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. Revista Brasileira de Geociências, 30(3):495–498.

Seeley, H.G. 1894. Research on the structure, organization, and classification of the Fossil Reptilia. Part IX, Section 3. On *Diademodon*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 185:1029–1041.

Seeley, H.G. 1895. Researches on the structure, organization, and classification of the Fossil Reptilia. Part IX., Section 4. On the Gomphodontia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, 186:1-57.

Sidor, C.A. 2001. Simplification as a trend in synapsid cranial evolution. Evolution, 55:1419-1442.

Sidor, C.A. 2003. Evolutionary trends and the origin of the mammalian lower jaw. Paleobiology, 29:605–640.

Simpson, G.G. 1928. A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geology Department of the British Museum. London: Trustees of the British Museum, 215 p.

Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, 85:1–350.

Smith, R. & Botha, J. The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the end-Permian extinction, Comptes Rendus Palevol, 4(6–7):623-636. DOI: 10.1016/j.crpv.2005.07.005

Soares, M.B., F. Abdala, F. & Bertoni, C.M. 2011. A sectorial toothed cynodont from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. Geodiversitas, 33:265-278.

Soares, M.B., Martinelli, A.G., & Oliveira, T.V. 2014. A new prozostrodontian cynodont (Therapsida) from the late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of southern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 86(04):1673-1691. DOI: 10.1590/0001-3765201420140455

Stefanello, M., Kerber, L., Martinelli, A.G. & Dias-da-Silva, S. 2020 A new prozostrodontian cynodont (Eucynodontia, Probainognathia) from the Upper Triassic of Southern Brazil, Journal of Vertebrate Paleontology, e1782415. DOI: 10.1080/02724634.2020.1782415

Sues, H.–D. & Hopson, J.A. 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. Journal of Vertebrate Paleontology, 30(4):1202–1220.

Sulej, T., Niedzwiedzki, G. 2018. An elephant-sized Late Triassic synapsid with erect limbs. Science, eaal4853. DOI: 10.1126/science.aal4853

Tatarinov, L.P. & Matchenko, E.N. 1999. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. Paleontological Journal, 33(4):422-428.

Veiga, F.H., Botha-Brink, J. & Soares, M. B. 2018 Osteohistology of the nonmammaliaform traversodontids *Protuberum cabralense* and *Exaeretodon riograndensis* from southern Brazil. Historical Biology, 31(9):1231-1241.

von Huene, F, 1939a Die Altersbezie-hungen der Sudamerikanischen Gondwana Fauna. Physis, Buenos Aires, 14:489-497

von Huene, F. 1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1928:251-270.

von Huene, F. 1936. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. Lieferung 2 (Cynodontia):93–159.

von Huene, F. 1942 Die Fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes. In: Ergebrisse der Sauriergrabringer in Suedbrasilien. 1928-1929, part 3/4, 180p. Munique

von Huene, F., Stahlecker, 1931. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do SUl. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie. Abhandlungen, Stuttgard, 65(1):1-82.

von Huene, F.,1939b Die Verwandtschaftschichte der Rhynchossauriden des Sudamerikanischen Gondwanalandes. Physis, Buenos Aires, 14:499-522

Watson, D. M. S. & Romer, A. S. 1956. A classification of therapsid reptiles. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 114(2):37-39.

Young, C.C. 1959. Note on the first cynodont from the Sinokannemeyeria faunas in Shansi, China. Vertebrata PalAsiatica, 3:124-132.

8. ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE

Artigo 1 (Publicado): SCHMITT, M. R.; MARTINELLI, A.G.; KAIUCA, J.F.L.; SCHULTZ, C.L. & SOARES, M.B. 2024. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record, 307(4):1474-1514; DOI: 10.1002/ar.25244

Disponível em: anatomypubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ar.25244

Received: 26 December 2022 | Revised: 3 May 2023 | Accepted: 5 May 2023
DOI: 10.1002/ar.25244

SPECIAL ISSUE ARTICLE

The Anatomical Record WILEY

Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)

Maurício Rodrigo Schmitt[1] | Agustín Guillermo Martinelli[2] | João Felipe Leal Kaiuca[3] | Cesar Leandro Schultz[4] | Marina Bento Soares[5]

[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

[2]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"-CONICET, Buenos Aires, Argentina

[3]Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

[4]Departamento de Paleontología e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

[5]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Correspondence
Maurício Rodrigo Schmitt, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.
Email: mauricio.schmitt@yahoo.com.br

Funding information
Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación; Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant/Award Numbers: 311251/2021-8, 307938/2019-0; Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior; Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro, Grant/Award Numbers: E-26/010/002540/2019, E-26/201.066/2021; Ginko Foundation; Paleontological Society; Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brasil, Grant/Award Numbers: PROEX 88887.815234/2023-00, PROEX 88882.345539/2019-01; Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica, Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación (AGENCIA I+D+i), from Argentina, Grant/Award Number: 2020-SERIEA-01498

Abstract

In this contribution we describe a new genus and species of gomphodontosuchine cynodont from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone (AZ) of the Santa Maria Supersequence of southern Brazil, based on material collected 20 years ago. The new taxon, *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov., is based on numerous cranial and postcranial remains, which altogether provide data on several parts of the skeleton. *Santagnathus mariensis* is closely related to *Siriusgnathus niemeyerorum* and *Exaeretodon* spp. and expands the knowledge about gomphodontosuchine cynodonts. Morphologically, the new species has a skull bauplan particularly similar to *S. niemeyerorum* and *E. riograndensis*, differing from them by a unique combination of traits such as three upper incisors, the absence of a descending process in the jugal, a more posterior position of the postorbital bar and a preorbital region larger than the temporal one. The new traversodontid was found associated with the rhynchosaur *Hyperodapedon* sp., corroborating the assignment of the cynodont fossils to the *Hyperodapedon* AZ. We also provide comments on the status of the Argentine traversodontid cynodont *Proexaeretodon vincei*, typically considered a junior synonym of *Exaeretodon argentinus*, and here accepted as a valid taxon.

KEYWORDS
Eucynodontia, Late Triassic, Santa Maria Supersequence, Traversodontidae

 © 2023 American Association for Anatomy.

Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)

Maurício Rodrigo Schmitt[1], Agustín Guillermo Martinelli[2], João Felipe Leal Kaiuca[3], Cesar Leandro Schultz[4], Marina Bento Soares[5]

[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

[2]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, CABA, Buenos Aires, Argentina

[3]Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Interbloco B/C, CCS, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

[4]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

[5]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristovão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Corresponding author: Maurício R. Schmitt (mauricio.schmitt@yahoo.com.br)

Abstract

In this contribution we describe a new genus and species of gomphodontosuchine cynodont from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence of southern Brazil, based on material collected 20 years ago. The new taxon, *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov., is based on numerous cranial and postcranial remains, which altogether provide data on several parts of the skeleton. *Santagnathus mariensis* is closely related to *Siriusgnathus niemeyerorum* and *Exaeretodon* spp. and expands the knowledge about gomphodontosuchine cynodonts. Morphologically, the new species has a skull bauplan particularly similar to *S. niemeyerorum* and *E. riograndensis*, differing from them by a unique combination of traits such as three upper incisors, the absence of a descending process in the jugal, a more posterior position of the postorbital bar, and a preorbital region larger than the temporal one. The new traversodontid was found associated to the rhynchosaur *Hyperodapedon* sp., corroborating the assignment of the cynodont fossils to the *Hyperodapedon* AZ. We also provide comments on the status of the Argentine traversodontid cynodont *Proexaeretodon vincei*, typically considered as a junior synonym of *Exaeretodon argentinus*, and here accepted as a valid taxon.

Keywords: Eucynodontia; Traversodontidae; Santa Maria Supersequence; Late Triassic

1. INTRODUCTION

After the Permo-Triassic extinction event, the terrestrial ecosystems witnessed a fast diversification of tetrapods that started to explore the ecospace more effectively (Benton, 1995; Kemp, 2005; Sahney and Benton, 2008; Ezcurra and Butler, 2018; Romano *et al.*2020). In that scenario, especially by the Middle to early Late Triassic, herbivorous taxa had a conspicuous diversification, which is the result of a peak of diversity of several groups of plants such as pteridosperms, lyginopterids and pteridophytes (Spalletti *et al.*2003; Roghi *et al.*2006). All major clades of tetrapods developed some degree of herbivory during the Triassic (*e.g.* Singh *et al.*2021), and this food strategy was particularly developted within therapsids, such as kannemeyeriform dicynodonts, bauriid therocephalians, and gomphodont cynodonts (Kemp, 2005; Abdala *et al.*2020).

Gomphodontia, the clade that comprises the last common ancestor of *Diademodon* and *Exaeretodon* and all of its descendants (Hopson and Kitching, 2001), appeared during the Early Triassic, in the Olenekian, with records in South Africa (*Trirachodon* and *Langbergia*) and in China (*Beishanodon*) (Abdala and Ribeiro, 2010; Abdala *et al.*2020). Most analyses recognized three main clades within Gomphodontia: Diademodontidae, Trirachodontidae and Traversodontidae (Hopson and Kitching, 2001; Kemp, 2005, Liu and Olsen, 2010; Sidor and Hopson, 2018; but see also Hendrickx *et al.*2020). Traversodontidae is the most diverse group of gomphodonts, with species distributed in almost all continents other than Australia during the Middle and Late Triassic (*e.g.*, Abdala and Ribeiro, 2010; Liu and Abdala, 2014; Tolchard *et al.*2021). Their members are characterized by labiolingually expanded upper

and lower postcanine teeth with an occlusal basin, which typically vary in morphology in different species (Crompton, 1972; Kemp, 2005; Martinelli, 2010; Liu and Abdala, 2014; Hendrickx *et al.*2019). Such dentition coupled with deep dentaries, and highly developed zygomatic arches and parietal crest (all highlighting broad areas for muscle attachment related to mastication), allowed researchers to infer a herbivorous/omnivorous diet to this group (*e.g.*, Crompton, 1972; Goñi and Goin, 1987; Goñi and Abdala, 1988; Goñi and Goin, 1988; Liu and Abdala, 2014; Martinelli and Soares, 2016; Kubo *et al.*2017; Hendrickx *et al.*2020).

In the past few years, the knowledge about traversodontids has significantly improved with the description of several new species, concomitantly with extensive phylogenetic and biostratigraphic investigations on the clade, as we as reevaluation of old traversodontid material (see summary in Abdala *et al.*2020). At this time, seven species of Gomphodontosuchinae (the most derived clade of Traversodontidae; see Hendrickx *et al.*2020) are known, with at least six species from South America (*Gomphodontosuchus brasiliensis, Menadon besairiei, Protuberum cabralense, Exaeretodon riograndensis* and *Siriusgnathus niemeyerorum* in Brazil, and *Exaeretodon argentinus* in Argentina; Abdala *et al.*2020). Some of these species are particularly abundant in the levels they are found, especially *E. riograndensis* and *E. argentinus* known from dozens specimens, among which several almost complete skeletons (Bonaparte, 1963; Oliveira *et al.*2007; Schultz *et al.*2020; Abdala *et al.*2020; Desojo *et al.*2020). Additionally, the study of cranial endocasts by means of Computed Tomography (CT) scanning and histological analyses of bones and teeth have brought news insights on the paleobiology of

traversodontids (*e.g.* Chinsamy and Abdala, 2008; Botha-Brink and Abdala, 2012; Pavanatto *et al.*2018, 2019; O'Meara *et al.*2018; Veiga *et al.*2018; Hofffman *et al.*2019; Melo *et al.*2019; Miron *et al.*2019; Franco *et al.*2021).

Here we describe a new traversodontid cynodont from the late Carnian *Hyperodapedon* Assemblage Zone (AZ) of Santa Maria Supersequence, southern Brazil, which represents a new genus and species. The study is based on several specimens collected 20 years ago in the city of Santa Maria, a hallmark region for the Brazilian Triassic (*e.g.*, von Huene and Stahlecker, 1931; Beltrão, 1965; Bortoluzzi, 1974; Schultz *et al.*2020). The sample is composed by at least four individuals, found in association and representing different size classes. Two of the specimens (a femur and a humerus) were sectioned for a histological study by Botha-Brink *et al.*(2012).

We additionally discuss the taxonomic implication of some cranial traits and the taxonomic status of the Argentinean *Proexaeretodon vincei* (Bonaparte, 1963a), which is considered as a junior synonym of *Exaeretodon argentinus* by Hopson and Kitching (1972) and shares many anatomical features with this new taxon.

2. GEOGRAPHIC LOCATION AND GEOLOGICAL SETTINGS

The specimens here studied were discovered by a local citizen in 2003 in the central area of Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Brazil (Fig. 1). He collected the fossils and partially prepared them, and later donated the material to the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) in Porto Alegre, organized in boxes. Some rhynchosaur bones, collected close to the traversodontid specimens (1.7 meter apart and 50 cm below), were mixed with

them. The material was collected in the “Arroio Cancela” stream, which crosses the city (Fig. 1b-d). A sketch of the collection point was done by the collector and attached to the material (Fig. 1c), allowing us to precisely pinpoint its location (*i.e.*, 29°41'43.21" S / 53°47'45.19" W). We visited the site in 2019, but the stream is mostly covered by dense vegetation, precluding access to the bonebed (Fig. 1d).

The outcrop is located along the bank of the stream with one to two meters of depth exposures (Fig. 1d). It is composed of the typical massive reddish mudstones intercalated with fine sandstones characteristic of the Alemoa Member of the Santa Maria Formation (Andreis *et al.*1980; Da-Rosa *et al.*2005; Da-Rosa, 2015). These rocks constitute most of the subsoil of the city of Santa Maria (Beltrão, 1965; Da-Rosa, 2004, 2015). All the fossils were unearthed from a single spot near the water level of the stream and display two types of preservation. The rhynchosaur and some cynodont fossils are badly preserved with several concretioned surfaces but most of the remaining fossils of cynodonts are better preserved, with less concretions and fractures. These two distinct patterns of preservation are common among the fossils collected in nearby outcrops, caused by variable degrees of carbonate (calcite) precipitation in the ground water during the early diagenesis in a context of fine-grained floodplain deposits (Horn *et al.*2013; Da-Rosa, 2015).

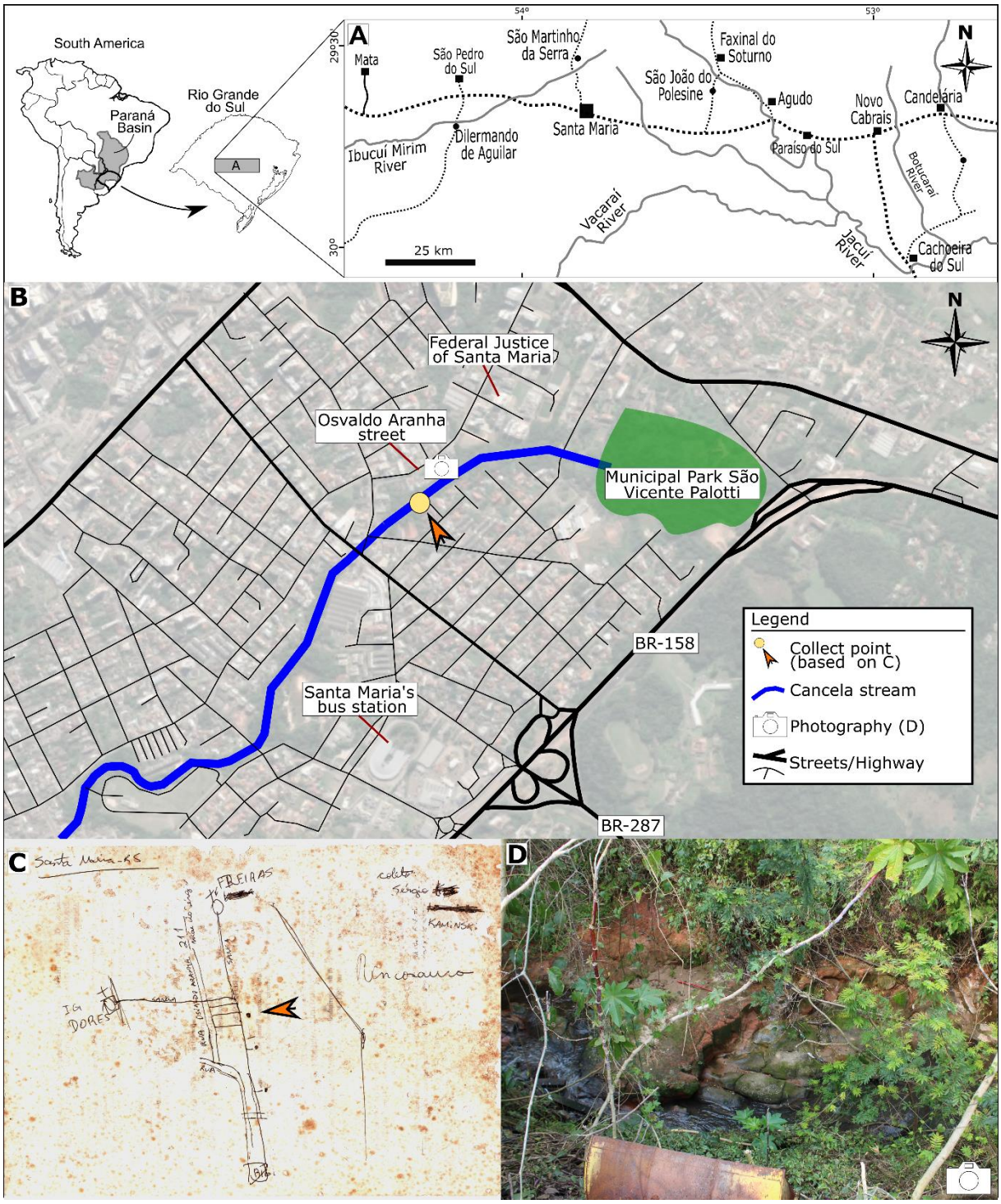


FIGURE 1 Location of the Arroio Cancela site, in Santa Maria city, Rio Grande do Sul state, Brazil. (a) Map of central region of the Rio Grande do Sul state highlighting the Santa Maria city (adapted from Martinelli, Kammerer *et al*., 2017); (b) location of the Arroio Cancela site (background image from Google Earth®); (c) sketch of the point of the fossil occurrences made by the collector,

with the point of collection assigned with an arrow; (d) view of the Arroio Cancela stream in 2019, covered by vegetation. The picture was taken in the region indicated in (b).

The Arroio Cancela site is located near several classic outcrops (*e.g.*, Cerro da Alemoa, Faixa Nova, Palotinos and *Therioherpeton* sites, Fig. 2) in the eastern/southeastern regions of Santa Maria, where dozens of vertebrate fossils have been discovered since the beginning of the twentieth century (*e.g.*, Oliveira, 2006; Da-Rosa, 2015; Marsola *et al.*2019). The Cerro da Alemoa (or Waldsanga) is the most important of these sites, as it yielded the holotypes of the sauropodomorph dinosaur *Saturnalia tupiniquim* (Langer *et al.*1999), the putative theropod dinosaur *Nhandumirim waldsangae* (Marsola *et al.*2018a), the loricatan rauisuchian *Rauisuchus tiradentes* (von Huene, 1936a, 1938a, 1942), the traversodontid cynodont *Gomphodontosuchus brasiliensis* (von Huene, 1928), the probainognathian cynodont *Alemoatherium huebneri* (Martinelli *et al.*2017b), as well as abundant specimens of the rhynchosaur *Hyperodapedon* sp. (Langer *et al.*2007; Da-Rosa, 2015), one of the index fossils for the *Hyperodapedon* AZ. In addition, the holotypes of the probainognathian cynodonts *Therioherpeton cargnini* (Bonaparte and Barberena, 1975) and *Prozostrodon brasiliensis* (Bonaparte and Barberena, 2001) were collected in the *Therioherpeton* site (or Padre Daniel Cargnin site), about 0.7 km southeast of the Arroio Cancela site, also associated with *Hyperodapedon* fossils (Langer *et al.*2007).

The Arroio Cancela site is located approximately 110 meters above sea level, a considerably lower altitude than nearby sites (*e.g.*, *Therioherpeton* site – 145 m; Palotinos – 165 m, Fig. 2). This topographic height difference is probably the result of vertical displacement of the layers along lineaments (*i.e.*, faults) caused by post-depositional tectonism in the Santa Maria block (*sensu* Da-Rosa and Faccini, 2005; Da-Rosa, 2015). The Arroio Cancela site is situated close to the Cerrito Lineament, near the limit of the Km 3 and Cidade sub-blocks (Fig. 2). The vertical fault displacements in Santa Maria (also in all Triassic rocks of Rio Grande do Sul state) makes the lateral correlation among outcrops difficult to ascertain, highlighting the importance of fossil tetrapods for regional biostratigraphy. The *Hyperodapedon* AZ in the Alemoa region (Cerro da Alemoa site) was dated with U-Pb detrital zircons, indicating a maximum depositional age of 233.23±0.73 Ma, corresponding to the late Carnian of the Late Triassic (Langer *et al.*2018).



FIGURE 2 Main outcrops of the Alemoa region in Santa Maria city (Rio Grande do Sul state, Brazil), highlighting the Arroio Cancela site (yellow star). The numbers (in meters) correspond to the altitudes relative to sea level. The red dashed lines indicate the lineaments (faults) identified by Da-Rosa and Faccini (2005). Image from Google Earth®.

3. MATERIAL AND METHODS

3.1. Specimens

The material collected at Arroio Cancela site consists of at least four individuals of traversodontid cynodont and some rhynchosaur specimens. The traversodontid specimens include one skull plus lower jaw, four isolated skull elements, three isolated lower jaws (with both hemi-mandibles), as well as several isolated teeth and postcranial bones (see details of specimens in the Systematic Paleontology section). Rhynchosaurs are represented by one isolated maxilla and associated cranial and postcranial bones collected near the cynodont remains, all referred to *Hyperodapedon* sp. (see details in Supplementary File 1).

Due to the lack of detailed information on the distribution of the specimens in the field and the occurrence of at least four individuals, we opted to label each specimen under distinct collection numbers, with the exception of the abundant elements, such as ribs, which are labeled as a group, under the same collection number. We indicate on the text whenever we could associate elements by sedimentary matrix or rearticulating bones.

The skull, isolated teeth and four lower jaws are the most taxonomically informative specimens. The skull is nearly complete except for the dentition.

Some upper postcanines were found close to the skull, with crowns having diameter compatible with the empty maxillary alveoli. Most of the lower postcanines are preserved in the jaws, but some were lost and others are covered by hard concretions. Some disarticulated cranial remains, including two jugal bones and a lacrimal, are smaller than those of the complete skull. The four lower jaws represent two distinct size classes (two large and two small). The postcranial material also suggest the presence of at least four individuals. Based on the available data, we assume that all cynodont specimens represent at least four individuals.

3.2. Comparisons

The new taxon here described was compared with four first-hand studied traversodontid species listed in Table 1 plus other cynodonts based on bibliographic sources. The taxon was not compared with the Indian *Exaeretodon* sp. due the incompleteness of that material and the lack of clear diagnostic characters to confidently assign it *Exaeretodon* (see Liu and Abdala, 2014).

3.3. CT scanning and 3D modeling

The holotype specimen was scanned at the Medical CT machine GE Brigthspeed 16 channels at the Serpal Clinica de Diagnóstico, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. It generated 335 slices 0.625 mm thick, using a voltage of 140 kV and amperage of 199 mA. The 3D reconstruction was done in 3D Slicer 4.10.2 (Fedorov *et al.*2012).

TABLE 1 List of specimens of Gomphodontosuchinae traversodontid studied first-hand for comparisons.

Collection number	Taxonomic identification	Main Reference
MCP 1522PV	*Exaeretodon riograndensis*	Abdala *et al.*2002
MCP 2361PV	*Exaeretodon riograndensis*	Abdala *et al.*2002
MCP 3843PV	*Exaeretodon riograndensis*	Abdala *et al.*2002
CAPPA/UFSM 0030	*Exaeretodon riograndensis*	Franco *et al.*2021
CAPPA/UFSM 0227	*Exaeretodon riograndensis*	Franco *et al.*2021
UFRGS-PV-1089-T	*Exaeretodon riograndensis*	Unpublished specimen
UFRGS-PV-1092-T	*Exaeretodon riograndensis*	Unpublished specimen
UFRGS-PV-1096-T	*Exaeretodon riograndensis*	Unpublished specimen
MACN PV 18197	*Exaeretodon argentinus*	Unpublished specimen
MACN PV 18125	*Exaeretodon argentinus*	Liu and Abdala, 2014
MACN PV 18201	*Exaeretodon argentinus*	Unpublished specimen
MACN PV 18114	*Exaeretodon argentinus*	Bonaparte, 1966a ; Liu and Abdala, 2014
CAPPA/UFSM 0032	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Pavanatto *et al.*2018
CAPPA/UFSM 0109	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Pavanatto *et al.*2018
CAPPA/UFSM 0124	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Pavanatto *et al.*2018
CAPPA/UFSM 0125	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Pavanatto *et al.*2018
CAPPA/UFSM 0260	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Miron *et al.*2019
CAPPA/UFSM 0261	*Siriusgnathus niemeyerorum*	Miron *et al.*2019
PVL 2565	*Proexaeretodon vincei*	Bonaparte, 1963

3.4. Phylogeny

The new taxon was coded and added to the data matrix of Hendrickx *et al.*(2020), which includes 171 characters scored in 43 operational taxon units (OTUs; see Supplementary File 1). All characters received the same weight and 21 were ordered. The data matrix was managed using Mesquite 3.70 (Maddison and Maddison 2017) and analyzed with TNT 1.5 (Goloboff and Catalano, 2016). A heuristic search of 5000 replicates of Wagner trees, followed by TBR (Tree Bisection Reconnection) holding 10 trees per replication was performed and Bremer support (Bremer, 1994) values were calculated.

3.5. Measurements and terminology

We took the following skull measurements based on Liu *et al.*(2007): Basal Length (BL; total length of the skull from the anterior tip of the snout to the occipital condyles; Muzzle Length (MUL; from the anterior tip of the snout to the anterior limit of the orbit); Temporal region Length (TEL; from the posterior limit of the orbit to the posterior limit of the sagittal crest). In the postcranial section we use the Total Length (TL), which is the maximum length of the referred bone.

Dental measurements and nomenclature follows those proposed by Hendrickx *et al.*(2020). The upper teeth are described with upper case letters (I, C, PC) and the lower ones with lower case letters (i, c, pc). The measurements taken are: Crown Base Width (CBW; labiolingual extent of the crown at the level of the cervix, perpendicular to CBL); Crown Base Length (CBL; the maximum mesiodistal extent of the crown at the level of the cervix); Crown Height (CH; maximum apicobasal extent of the distal margin of the crown); and Crown Base Ratio (CBR; ratio expressing the labiolingual elongation of teeth; CBR = CBW ÷ CBL).

In the phylogenetic analysis, we follow the phylogenetic definitions proposed by Hendrickx *et al.*(2020).

To estimate the body mass we took sixteen humerus and femur linear measurements. Following Filippini *et al*.' (2022) approach, measurements are based on Campione and Evans (2012) and Toledo *et al.*(2014): antero-posterior diameter (humerus and femur; at midshaft); transverse diameter (humerus and femur; at midshaft); circumference (humerus and femur); femoral maximum condylar width; femoral head length; femoral length (between head and medial

condyle); width across trochanters; patellar groove width; medial condyle length; humeral distal articular surface width; humeral entepicondyle medial protrusion length; humeral length (between head and trochlea); humeral trochlear valley length. Measurements were taken in mm using calipers and are available in the Supplementary File 2. We also calculated a composite variable from the sum of humeral and femoral circumferences.

3.6 Body mass estimations

We followed Filippini *et al.*(2022) to estimate body masses of the following specimens: UFRGS-PV-1420-T (humerus), PV-1421-T, PV-1426-T and PV-1427-T (femurs). Their approach uses 37 stylopodial interspecific regression equations (the complete list of equations is available in Filippini *et al.*2022), obtained from extant mammals and non-avian “reptiles”, to estimate masses in non-mammaliaform cynodonts. The equations’ broad taxonomic representation covers different limb proportions and postures, which is necessary, as non-mammaliaform cynodont anatomy lacks modern analogues. Weight factors are calculated as the ratio of the sum of the percentage prediction error of all equations (numerator) and each percentage prediction error (denominator), which ensures that equations with lower prediction errors contribute more to the weighted mean and weighted standard deviation than those with higher prediction errors. Weighted means, weighted standard deviations and coefficients of variation (CV = WSD / WM, where CV is the coefficient of variation, WSD is the weighted standard deviation, and WM is the weighted mean) are then calculated for each specimen and skeletal element

using the mass estimations and weight factors. Finally, a grand mean is obtained from the weighted means of each specimen.

Campione and Evans (2012) multivariate regression equations, used in Filippini *et al.*(2022), are based on measurements from both humerus and femur. As the aforementioned specimens represent isolated stylopodia, it was impossible to estimate their masses using these equations. However, instead of excluding these equations, we opted to create a “composite specimen” using UFRGS-PV-1420-T’s humeral measurements and the mean of UFRGS-PV-1421-T, UFRGS-PV-1426-T and UFRGS-PV-1427-T’s femoral measurements. We then estimated this composite specimen’s mass using these multivariate regressions.

All measurements were log (base-10) transformed before estimating the mass, and all calculations were done in R (R Core Team, 2012).

3.7. Institutional abbreviations

CAPPA/UFSM, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Brazil; **JSM**, South African Geological Survey Collection; **MACN-Pv,** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección de Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MCN-PV**, Museu de Ciências Naturais (Paleovertebrate Collection), Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura do Estado do Rio Grande do Sul (SEMA-RS), Porto Alegre, Brazil; **MCP-PV,** Museu de Ciências e Tecnologia (Paleovertebrate Collection), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **PVL**, Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (Paleovertebrate Collection),

San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina; **UFRGS-PV-T**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Paleovertebrate Collection), Porto Alegre, Brazil.

4. RESULTS

4.1 Systematic paleontology

THERAPSIDA Broom, 1905

CYNODONTIA Owen, 1861

EUCYNODONTIA Kemp, 1982

TRAVERSODONTIDAE von Huene, 1936b (*sensu* Liu and Abdala, 2014)

GOMPHODONTOSUCHINAE Watson and Romer, 1956 (*sensu* Kammerer *et al.*2008)

Santagnathus mariensis gen. et sp. nov.

Holotype: Cranium with associated lower jaw, UFRGS-PV-1419-T (Fig. 6, 7, 9, 12).

Paratypes: Paired lower jaws, UFRGS-PV-1416-T, UFRGS-PV-1417-T and UFRGS-PV-1418-T (Fig. 3).

Etymology: The genus and species were named to honor the city Santa Maria where it was found. The genus' suffix '*gnathus'*, derives from Greek meaning 'jaws', and is a common generic suffix for cynognathian cynodonts.

Referred specimens: Several specimens were collected in association with the holotype and paratypes and stored in the same box by the collector. The referred specimens are: UFRGS-PV-1420-T, left humerus with associated ribs, upper postcanine tooth and canine?; UFRGS-PV-1421-T, left femur (sectioned for histological analysis by Botha-Brink *et al.*2012); UFRGS-PV-1422-T, right

humerus (sectioned for histological analysis by Botha-Brink *et al.*2012); UFRGS-PV-1423-T, right femur with associated upper postcanine tooth and an unidentified bone; UFRGS-PV-1424-T, associated vertebrae and ribs; UFRGS-PV-1425-T, 77 isolated ribs; UFRGS-PV-1426-T, right femur; UFRGS-PV-1427-T, right femur; UFRGS-PV-1428-T, left ulna; UFRGS-PV-1429-T, right ulna; UFRGS-PV-1430-T, left ulna; UFRGS-PV-1431-T, 41 ribs fragments; UFRGS-PV-1432-T, left femur; UFRGS-PV-1433-T, right radius; UFRGS-PV-1434-T, right scapula; UFRGS-PV-1435-T, right tibia; UFRGS-PV-1436-T, left tibia; UFRGS-PV-1437-T, left ulna; UFRGS-PV-1438-T, left radius; UFRGS-PV-1439-T, right ulna; UFRGS-PV-1440-T, right scapula; UFRGS-PV-1441-T, left scapula; UFRGS-PV-1442-T, right clavicle, UFRGS-PV-1443-T, right ulna; UFRGS-PV-1444-T, left ulna; UFRGS-PV-1445-T, left radius; UFRGS-PV-1446-T, left radius; UFRGS-PV-1447-T, right radius; UFRGS-PV-1448-T, left radius; UFRGS-PV-1449-T, right tibia; UFRGS-PV-1450-T, right ischium; UFRGS-PV-1451-T, left ischium; UFRGS-PV-1452-T, right ischium; UFRGS-PV-1453-T, right ischium (associated with UFRGS-PV-1454-T); UFRGS-PV-1454-T, right ilium associated with rib and vertebral centrum; UFRGS-PV-1455-T, right/left? radius; UFRGS-PV-1456-T, right ilium; UFRGS-PV-1457-T, portion of right maxilla; UFRGS-PV-1459-T, fragment of left scapula; UFRGS-PV-1460-T, unidentified bone; UFRGS-PV-1461-T, proximal portion of left femur; UFRGS-PV-1462-T, skull fragment; UFRGS-PV-1463-T, skull fragment; UFRGS-PV-1464-T, unidentified bone; UFRGS-PV-1465-T, isolated right jugal; UFRGS-PV-1466-T, left ischium; UFRGS-PV-1467-T, fused distal portion of ischium; UFRGS-PV-1468-T, proximal portion of left femur and associated rib; UFRGS-PV-1469-T, right scapula and ribs; UFRGS-PV-1470-T, three

articulated vertebrae; UFRGS-PV-1471-T, 23 vertebral centra; UFRGS-PV-1472-T, 46 isolated vertebrae plus fragments; UFRGS-PV-1473-T, proximal half of right stapes; UFRGS-PV-1474-T, three isolated sacral ribs, UFRGS-PV-1475-T, three isolated claviculae; UFRGS-PV-1476-T, isolated lacrimal; UFRGS-PV-1477-T, several unidentified bones, fragments of ribs and vertebrae fragments; UFRGS-PV-1478-T, ten isolated and articulated phalanges; UFRGS-PV-1479-T, 18 isolated teeth; UFRGS-PV-1485-T, left jugal; UFRGS-PV-1486-T, angular; UFRGS-PV-1487-T, several unidentified fragments.

Geographic provenance and age: Arroio Cancela site, city of Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil; *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, late Carnian (Late Triassic; Langer *et al.*2018).

Diagnosis: Mid-sized gomphodontosuchine traversodontid (basal skull length of 169 mm) that differs from the most related gomphodontosuchine traversodontids by the following combination of features: *Santagnathus mariensis* differs from *Siriusgnathus niemeyerorum* by having the rostral region longer than the temporal one; a postorbital bar placed posteriorly to the ventral margin of the suborbital fenestra and being visible in ventral view; anterior tip of the zygomatic process of squamosal placed almost at the level of the postorbital bar; flat anterior orbital floor; posterior end of secondary palate placed near the anterior edge of the orbit; pterygoid wings less posteriorly projected; coronoid process covers laterally the last two postcanine teeth in lateral view; less developed masseteric fossa, anteriorly extended to the level of the eighth postcanine teeth; and three upper incisors. *Santagnathus mariensis* differs from *Exaeretodon* spp. by having a postorbital bar placed more anteriorly; poorly

developed interorbital depressions and protuberances on the postorbital overlapping prefrontal; incipient descending process of the jugal, lacking a well-projected suborbital process; lack of a longitudinal crest at the contact of the zygomatic process of the squamosal with the jugal; anteroposteriorly shorter basicranium; posteriorly projected pterygoid wings; and the absence of a dorsoventral crest at the midpoint of the zygomatic portion of the squamosal.

For the differential diagnosis with the other known Gomphodontosuchinae (*Protuberum*, *Menadon*, *Gomphodontosuchus* and *Scalenodontoides*) see Supplementary File 1.

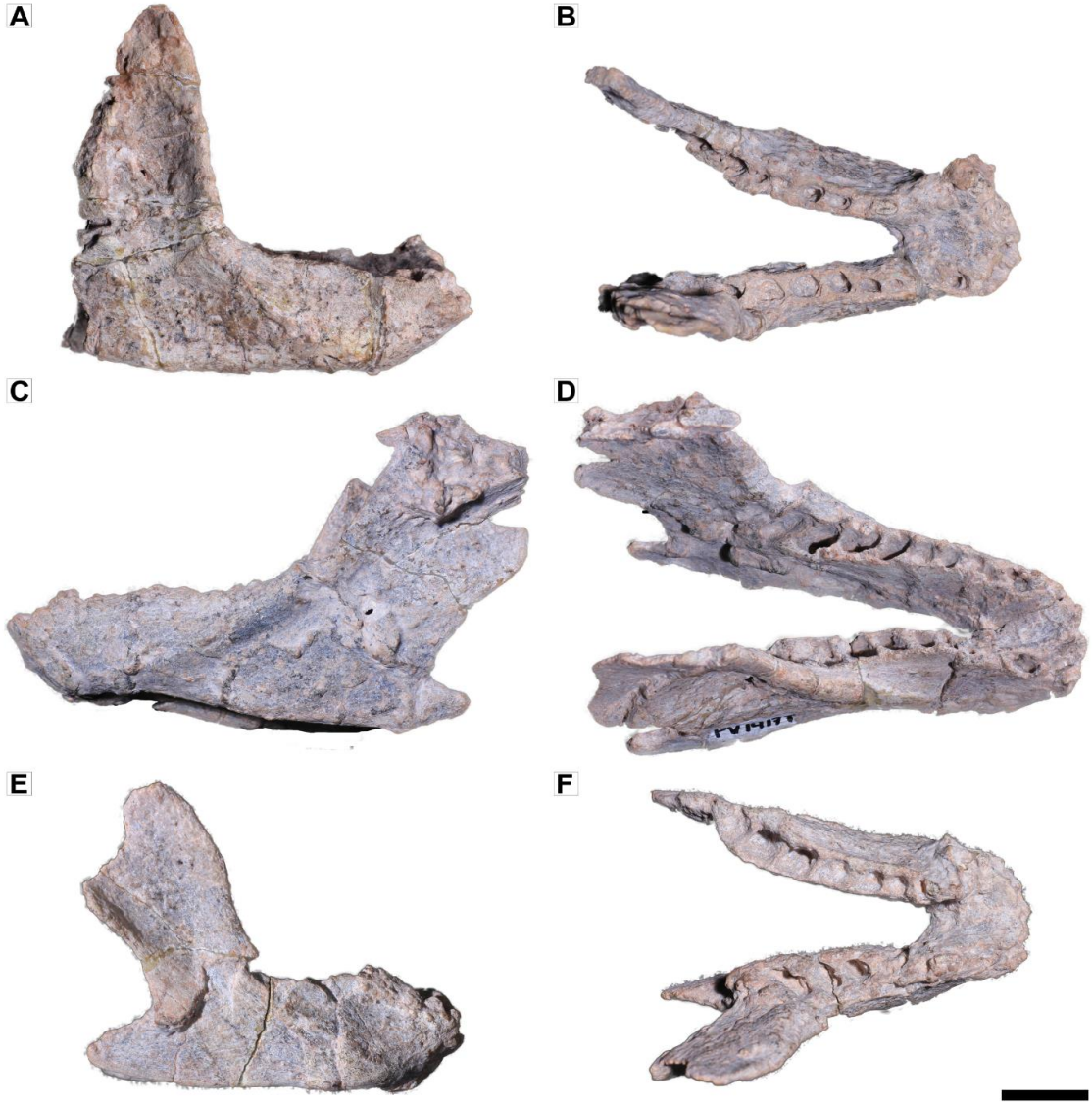


FIGURE 3 Lower jaws (paratypes) of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1416-T, in (a) right lateral and (b) dorsal views; UFRGS-PV-1417-T, in (c) left lateral and (d) dorsal views; UFRGS-PV-1418-T, in (e) right lateral and (f) dorsal views. Scale bar equals 10 mm.

4.2. Anatomical description and comparisons

The description of *Santagnathus mariensis* is based on the holotype, paratypes and referred specimens (see list above). Collection numbers are referenced when necessary. The skull preorbital region is dorsoventrally deformed, with the nasal bone collapsed to the nasal cavity making an unnatural concave surface at the dorsal profile of the snout. Most cranial sutures are hard to recognize due to the concretioned surface and the presence of several cracks. The postcranial material is also affected by taphonomic processes, such as cracks, concretions and deformation; thus, the description of the postcranial elements is based on the best-preserved specimens.

4.2.1. General morphology

Size

Santagnathus mariensis is a mediumsized traversodontid cynodont with only one known skull. The holotype's (UFRGS-PV-1419-T) basal (BL), muzzle (MUL) and temporal region (TEL) lengths are 169, 79 and 62.3 mm, respectively. *E. riograndensis* (MCP 1522 PV, holotype) also exhibits longer rostral lengths in comparison to temporal region lengths (MUL 96 mm; TEL 88 mm, Fig 4).

However, *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA/UFSM 0032) and *Proexaeretodon vincei* have MUL (79 and 96 mm, respectively) and TEL (80 and 96 mm, respectively) proportional to each other. MUL corresponds to 46% of BL in *Santagnathus mariensis*, 35% in *S. niemeyerorum*, 39% in *Proexaeretodon vincei* and 42% in *E. riograndensis* (Fig. 4).

Adult skulls of *E. riograndensis* can reach ~350 mm, *S. niemeyerorum* ~280 mm and *Scalenodontoides* more than 250 mm, indicating that *Santagnathus mariensis* possibly could get larger in adult stages, reaching more than the 200 mm in total skull length.

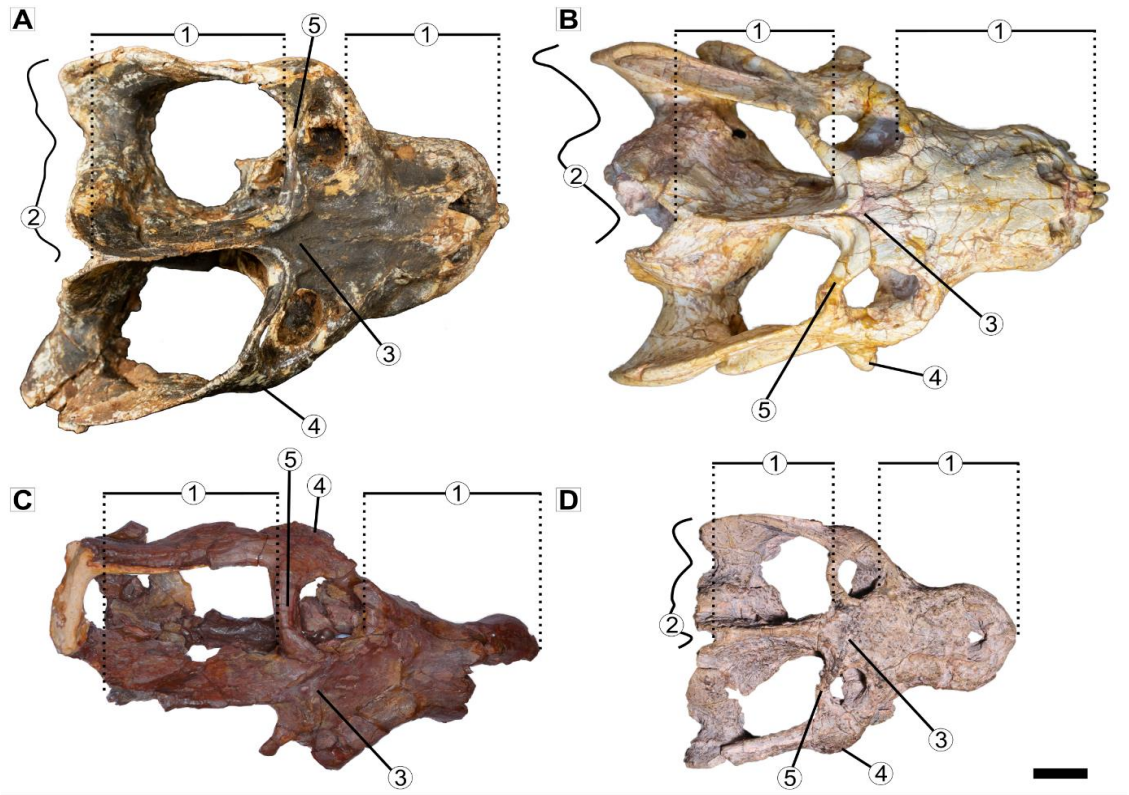


FIGURE 4 Skulls of holotypes of four species of gomphodontosuchine cynodonts in dorsal view showing the main differences among the species. (a) *Siriusgnathus niemeyerorum* holotype CAPPA/UFSM 0032; (b) *Exaeretodon riograndensis* holotype MCP 1522 PV; (c) *Proexaeretodon vincei* holotype PVL

2565; (d) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. holotype UFRGS-PV-1419-T. (1) Proportion between the rostrum and temporal region; (2) convexity of the lambdoidal crest in dorsal view; (3) interorbital depression formed by the overlapping of prefrontal and postorbital; (4) suborbital process of jugal; (5) convexity of the postorbital bar. Scale bar equals 30 mm.

The mass estimations for *Santagnathus mariensis* range from 9.79 kg (UFRGS-PV-1427-T) to 15.96 kg (UFRGS-PV-1421-T; Table 2). Estimations based on femoral measurements showed higher standard deviations and coefficients of variation in comparison to estimations based on humeral measurements. Multivariate mass estimations based on the composite specimen resulted in the lowest standard deviations and coefficients of variation, this was expected as there were only three multivariate regressions used in comparison to the 34 humeral and femoral equations.

Mean mass estimation for *Santagnathus mariensis* is 13.24 kg, based on the femur, and 14.01 kg based on the humerus. The mass of the composite specimen is almost the same as that estimated with the mean femoral value, and the grand mean based on the four specimens is 13.43 kg, which is in line with what is expected for a medium-sized traversodontid. If the skull of *Santagnathus mariensis* could indeed reach 200mm, the mass of the animal could be estimated to reach 21.94 kg (femoral estimates) or 23.22 kg (humeral estimates) in total body mass, based on geometric similarity (body mass scaled as: BMmax = (Lmax/Lx)3 * BMx, where BM is body mass, L is the skull length, x is the known specimen and max is the estimated maximum sized specimen).

This estimated maximum weight is similar to what Filippini *et al.*(2022) estimated for *Massetognathus* (17.7 kg, based on femoral estimates).

TABLE 2 Body mass estimation of *Santagnathus mariensis* in kg.

Specimen	Humerus			Femur			Multivariate		
	wmean	**wSD**	**wCV**	**wmean**	**wSD**	**wCV**	**wmean**	**wSD**	**wCV**
UFRGS-PV-1420-T	14.01	7.03	50.18	-	-	-	-	-	-
UFRGS-PV-1421-T	-	-	-	15.96	8.30	52.03	-	-	-
UFRGS-PV-1427-T	-	-	-	9.79	9.74	99.45	-	-	-
UFRGS-PV-1426-T	-	-	-	13.97	9.43	67.55	-	-	-
Composite	-	-	-	-	-	-	13.23	2.97	22.43
Mean by element	14.01 ± 7.03			13.24 ± 9.16			13.23 ± 2.97		
Grand Mean	13.43 ± 8.63						-	-	-

General comparisons

The zygomatic arch is dorsoventrally deep and the anterior roots are at high positions, both diagnostic features of the Gomphodontosuchinae clade (Liu and Abdala, 2014). The zygomatic process of the squamosal extends anteriorly almost at the postorbital bar level, and does not show a conspicuous dorsoventral crest as in *Proexaeretodon vincei*, which it is well and moderately developed in *E. riograndensis* and *S. niemeyerorum* respectively (Fig. 5). In dorsal view, the zygomatic arches are placed almost parallel to the middle line of the skull, but slightly diverging posteriorly. The descending process of the jugal is slightly ventrally projected and rounded (Fig. 4, 5, 6), similar to *S. niemeyerorum* and *Proexaeretodon vincei* but differing from *Exaeretodon* spp., which have a well-developed descending process (Fig. 4, 5). The sagittal crest is low at the postorbital bar level, and increases in height towards the occipital region, reaching maximum height on the contact with the lambdoidal crest (Fig.

6, 7). The lambdoidal crest is well developed with a smooth notch separating it from the zygomatic arch. In occipital view, the occipital region is triangular and deep, with the lambdoidal crest posterodorsally projected.

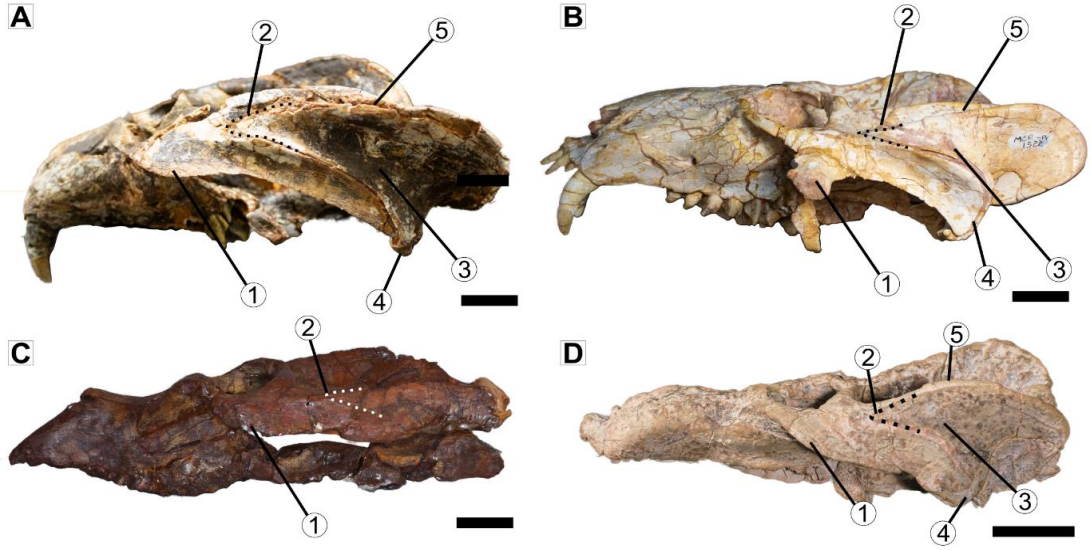


FIGURE 5 Skulls of holotypes of four species of gomphodontosuchine cynodonts in the left lateral view. (a) *Siriusgnathus niemeyerorum* holotype CAPPA/UFSM 0032; (b) *Exaeretodon riograndensis* holotype MCP 1522 PV; (c) *Proexaeretodon vincei* holotype PVL 2565; (d) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. holotype UFRGS-PV-1419-T. (1) descending process of jugal; (2) anterior extension of the squamosal in relation to the postorbital; (3) longitudinal crest in the squamosal; (4) shape of the posterior region of the jugal; (5) contact of the zygomatic process of squamosal with the jugal. Scale bar equals 30 mm.

The postorbital bar connects with the zygomatic arch laterally and with the frontal medially at the same level. This condition differs from what is observed in *E. riograndensis, S. niemeyerorum* and *Proexaeretodon vincei* where the contact between the postorbital bar and the zygomatic arch is

posterior in relation to the medial contact (postorbital bar with the frontal), and forms an posteromedially oriented postorbital bar and a more anteroposterior elongated orbital cavity (Fig. 6), and the postorbital bar is posteriorly curved at its midpoint, demarcating a circular orbital cavity, similar to *E. riograndensis* (Fig. 6).

Based on the diameter and placement of the alveoli, the skull has three procumbent upper incisors, reduced canines (cross-section of the root similar in size to that of the last incisor, see section *Upper teeth*), and nine gomphodont postcanine teeth (Fig 6c-d). There is no diastema between the incisors and the canine but a conspicuous diastema occurs between the canine and the postcanines (Fig. 6c-d). The upper postcanines show a well-developed shouldering (based on the alveoli and the isolated postcanine teeth), as found in derived Gomphodontosuchinae (*i.e. Exaeretodon* spp., *S. niemeyerorum* and *Proexaeretodon vincei*).

The lower jaw has a robust dentary, but it is not as deep as in *Exaeretodon* spp. and *S. niemeyerorum*. The coronoid process is not as developed as in *Exaeretodon* spp. and *S. niemeyerorum,* being less dorsally curved, with ~130º degrees in relation to the dentary, whereas *E. riograndensis* and *S. niemeyeroum* have ~115º, besides a better demarcated masseteric fossa. The angular process is acute and posteriorly projected.

There are three badly preserved procumbent lower incisors, one reduced canine and nine postcanine teeth (UFRGS-PV-1419-T).The last two teeth are labially covered by the coronoid process. There is no diastema between the incisors and the canines, or between the canines and the postcanines. The lower postcanines are mostly covered by concretions and badly preserved, but

some features are still visible. The postcanines have a near quadrate morphology in section, with the anterior crest well developed, as common in other traversodontid cynodonts. The morphology of the lower postcanines is better observed in the isolated postcanine found associated with the holotype. These have a well-developed anterior crest and an incipient crest in the labial and distal edges, forming a deep occlusal basin labio-lingually elongated at the center of teeth. The dental formula is 3I/3i, 1C/1c and 9PC/8-9pc.

4.2.2. Cranium

Rostrum

The snout is laterally expanded, with the greater expansion at the level of the canines (Fig. 6). However, this condition might have a little exaggerated due to the post-mortem dorso-ventral flattening of the snout. Besides the taphonomic deformation of the snout, there is no evidence of the internarial bar. The external nares are expanded laterally and exhibit a lower position due to deformation. There is a small bony lamina on the left side of the nasal cavity that might correspond to a displaced fragment of the vomer (Fig. 7b).

The premaxilla is badly preserved, with a convex external surface. The contact between the premaxilla and the maxilla occurs at the level of the anterior margin of the canine. The septomaxilla cannot be discerned properly. The maxillae have a very concave lateral surface forming a large maxillary platform lateral to the middle and posterior portions of the postcanine teeth rows. The right maxilla has two infraorbital foramina for the V_2, one placed near the bulge of the canine root and the other at mid-high at the level of the PC5-PC6. On the left side, there is an additional foramen placed near the posterior one (Fig. 7).

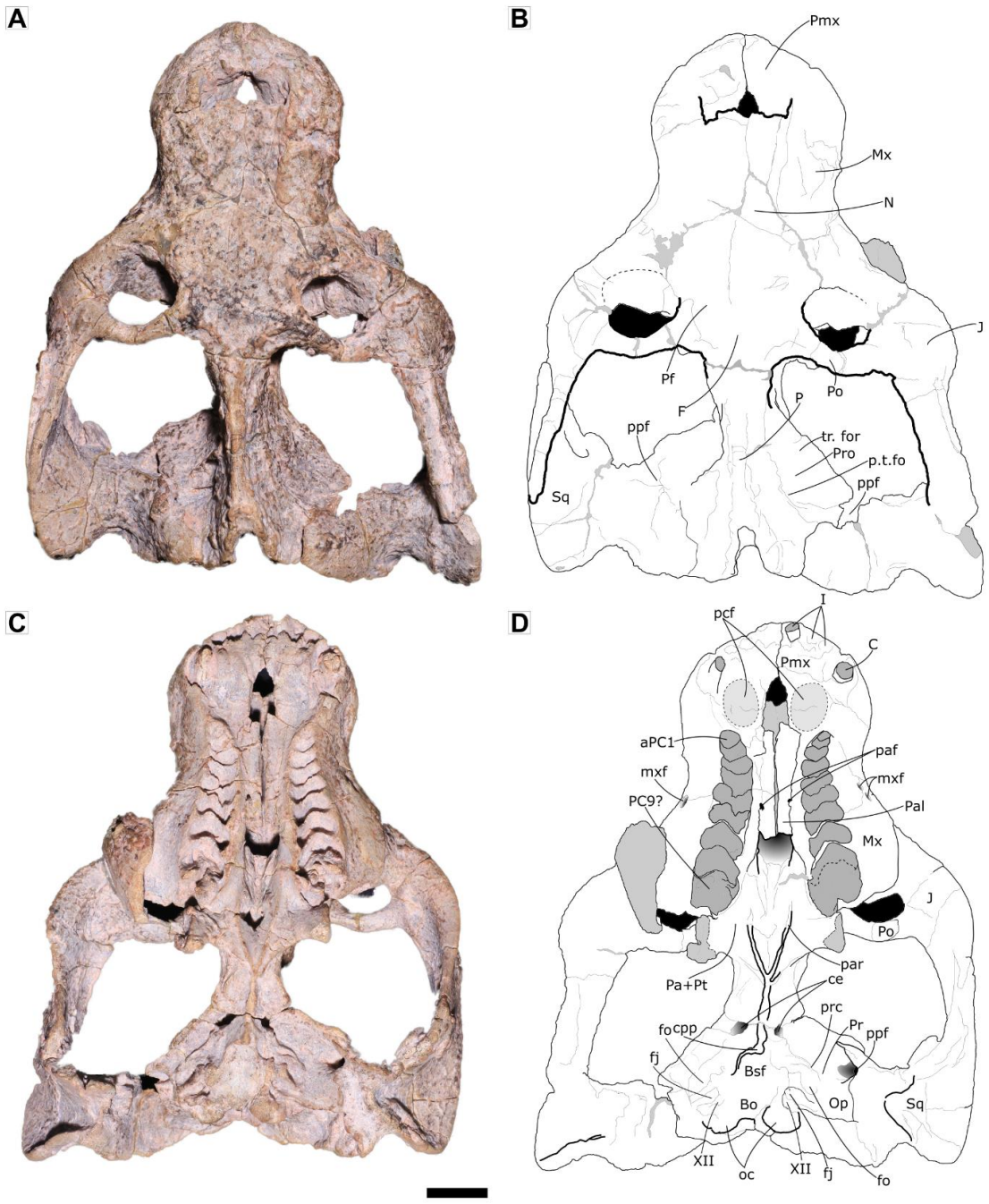


FIGURE 6 Skull of the holotype of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1419-T), (a) photo and (b) schematic drawing in dorsal view; (c) photo and (d) schematic drawing in ventral view. Abbreviations: aPC1, alveolus of first postcanine; Bo, basioccipital; Bsf, Basisphenoid; C, upper canine; ce, cavum epiptericum; cpp, cultriform process of parasphenoid; F, frontal; fj, jugular foramen; fo, fenestra ovalis; I, upper incisors; J, jugal; Mx, maxilla; mxf,

maxillary foramen; N, nasal; Op, opisthotic; P, parietal; p.t.fos, posttemporal fossa; Pa + Pt, palatine + pterygoid; paf, palatine foramen; Pal, palatine; par, palatine ridge; PC9?, upper postcanine 9?; pcf, paracanine fossae; Pf, prefrontal; Pmx, premaxilla; prc, prootic crests; Po, postorbital; ppf, pterygoparoccipital foramen; ptf, posttemporal fossa; Sq, squamosal; tr.for, trigeminal foramen; XII, foramina for the hypoglossal nerve (cranial nerve XII). Scale bar equals 20 mm.

Zygomatic Arch

In dorsal view, the zygomatic arches diverge posteriorly from the midline of the skull (Fig. 6). The left zygomatic arch is better preserved than the right. The postorbital bar is visible in ventral view (Fig. 6c-d). It is neither posteriorly positioned as in *E. riograndensis* nor as anteriorly as in *S. niemeyerorum*. The orbital floor is smooth, as in *E. riograndensis* and differing from *S. niemeyerorum* that has a crest in the posterior margin of this region. This crest is broken in the medial portion and is confluent with the lacrimal laterally. In lateral view, the zygomatic arches are dorsoventrally high. The ascending process of the jugal contributes to approximately half of the postorbital bar in dorsal view and a minor portion in ventral view. Therefore, the postorbital bone occupies the largest portion of the bar in ventral view.

In lateral view, the descending process of the jugal is little projected ventrally and slightly posterior to the orbit, resembling the condition of *S. niemeyerorum* and *Proexaeretodon vincei*, while differing from the one in *Exaeretodon* spp. that has a well-developed descending process (Figs. 4, 5). The posterior portion of the jugal is overlapped by the anterior process of the

squamosal, and the contact between these bones more visible in the left side. The zygomatic portion of the jugal is divided in dorsal and ventral rami. The lateral exposure of the dorsal rami is dorso-ventrally lower in comparison to the ventral one, with a relationship of about 1/5. Both projections extend posteriorly, the dorsal reaching the highest point of the parietal crest and the ventral ending anterior to the quadrate notch on the squamosal (Fig. 7). The zygomatic projection of the squamosal is triangular-shaped, with the dorsal border slightly convex and the ventral remarkably concave; it does not reach the level of the postorbital bar (Fig. 7). In *E. riograndensis* the anterior projection of the squamosal reaches the postorbital bar, which is not the case in *S. niemeyerorum* and *Proexaeretodon vincei* (Fig. 5). The zygomatic projection of the squamosal is smooth in *Santagnathus*, lacking the crest seen in *E. riograndensis* and *S. niemeyerorum* (Fig. 5).

Skull roof.

The sutural relations between the roof bones are poorly preserved and most of them are inferred. The frontal region is flat anteriorly and forms a barely developed depression posteriorly, due to the overlapping of the postorbital (Fig. 6a). This depression differs from the deep depression of *Exaeretodon*, and from *S. niemeyerorum* in which the depression is more developed than in *Santagnathus mariensis* (but not as much as in *Exaeretodon*, Fig. 4).

The prefrontal contributes to the medial portion of the anterior margin of the orbit. The postorbital is slightly posterolaterally oriented as in *S. niemeyerorum* and to a lesser degree in *Exaeretodon*, delimiting the posterior margin of the orbit with the ascending process of the jugal (Fig. 6). The sagittal crest is low in

its anterior portion, but it acends posteriorly, reaching its maximum height at the meeting point with the lambdoid crests (Fig. 7).

Palate

The palatal region is relatively well preserved, with only a few broken areas. The secondary palate is complete at the midline and is composed by the premaxillae, maxillae and palatines (Fig. 6c-d). The paracanine fossa is located posteromedially to the canine, as in *S. niemeyerorum* and *Exaeretodon* (Fig. 8). The suture between the premaxilla and the maxilla is not visible, but we inferred its position based on the incisor's alveoli. Medially, the border of each premaxilla is easy distinguishable and delimits the anterior border of the incisive foramen (Fig. 6c-d). The incisive foramen is anteroposteriorly elongated, and the posterior border appears to be formed by the maxilla. The incisive foramen of *Santagnathus mariensis* is similar to that of *S. niemeyerorum* in being antero-posteriorly elongated and transversely narrow, whereas in *E. riograndensis,* it is more transversely elongated, mainly in the anterior region, almost forming a triangle (Fig. 8).

The palatines are separated by a sulcus in the midline and extend posteriorly until the level of the PC7. Their posterior portion is broken, and its posterior limit is based on the corresponding suture marks in the maxilla, in the medial part of the maxilla. A pair of palatine foramina is preserved at the level of the PC6, but the size of the foramina is probably enlarged due to taphonomic processes or the mechanical preparation. The palatine shows a low ridge that runs towards the posterior portion of the inner choana region, without reaching the pterygoid (Fig. 6).

The pterygoids are present but the sutures are not visible, so that the relationships with the subjacent bones are not clear. The pterygoid wings are projected laterally and slightly posteriorly in the lateral margin (Fig. 6c, d), similar to *E. riograndensis* and differing from *S. niemeyerorum* whose lateral margin is well developed posteriorly. As in all traversodontids, the ectopterygoid is absent (Liu and Abdala, 2014).

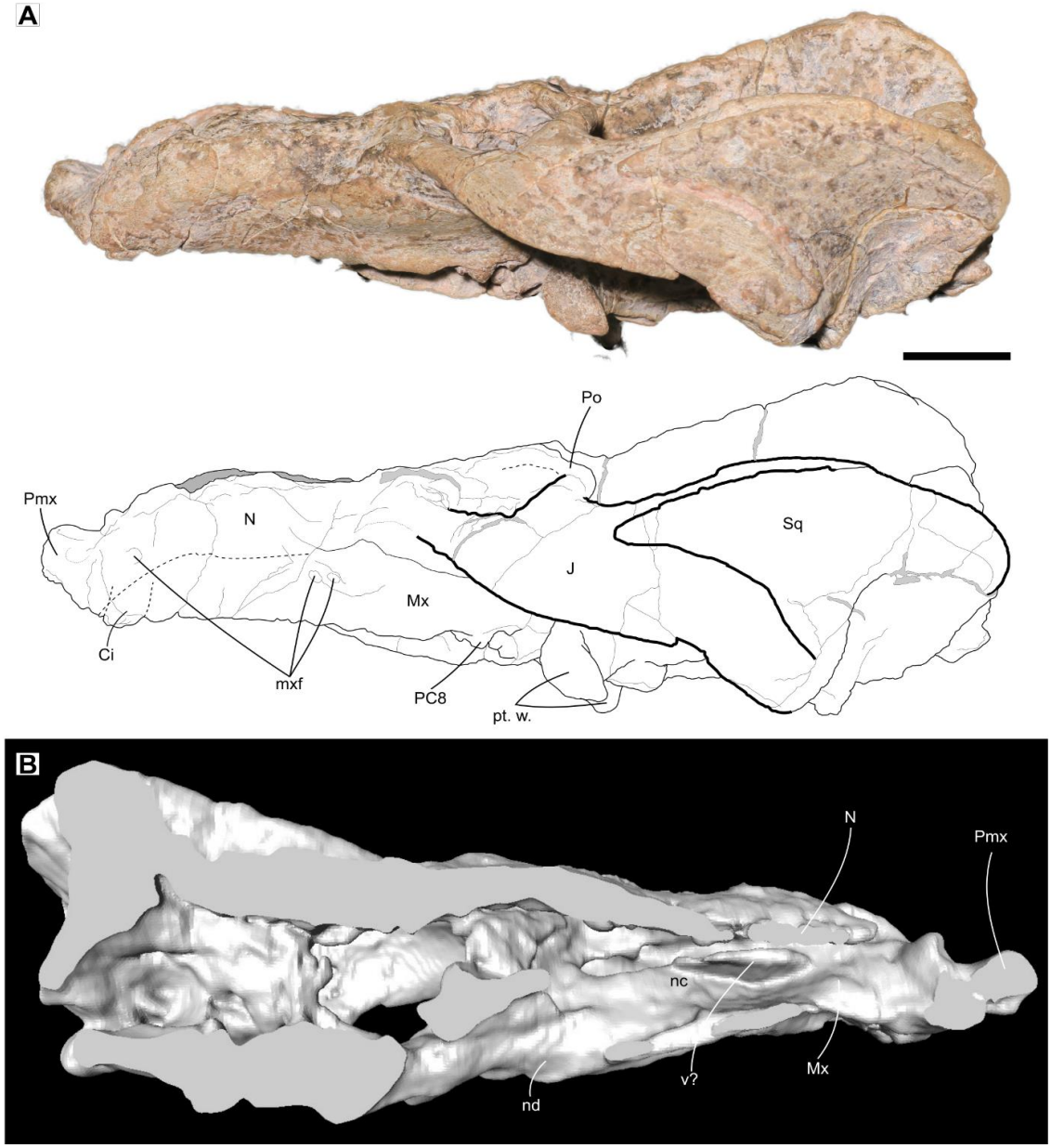


FIGURE 7 Skull of the holotype of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1419-T), (a) photo and schematic drawing in left lateral view and

(b) sagittal section of the 3D model in right lateral view. Abbreviations: Ci, upper canine insertion; J, jugal; Mx, maxilla; mxf, maxillary foramen; N, nasal; nc, nasal cavity; nd, nasal duct; PC8, upper postcanine 8; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; pt.w, pterygoid wing; Sq, squamosal; v?, fragment of the vomer?. Scale bar equals to 20 mm.

Lateral wall of the braincase.

This region is badly preserved. The orbital vacuity is large but the borders are incomplete, increasing its real size. Posterior to it, the epipterygoid and anterior lamina of the prootic constitute the lateral wall of the braincase. The trigeminal foramen is visible on the right side of the cranium and located between the epipterygoid and the prootic as in most traversodontids (Rougier *et al.*1992). Dorsally, the opened canal of the ramus superior and the anterior opening of the post-temporal canal for the arteria diploetica is visible between the anterior lamina of the prootic and the parietal. The pterygo-paraoccipital foramen is well preserved on the left side and can be seen in laterodorsal view.

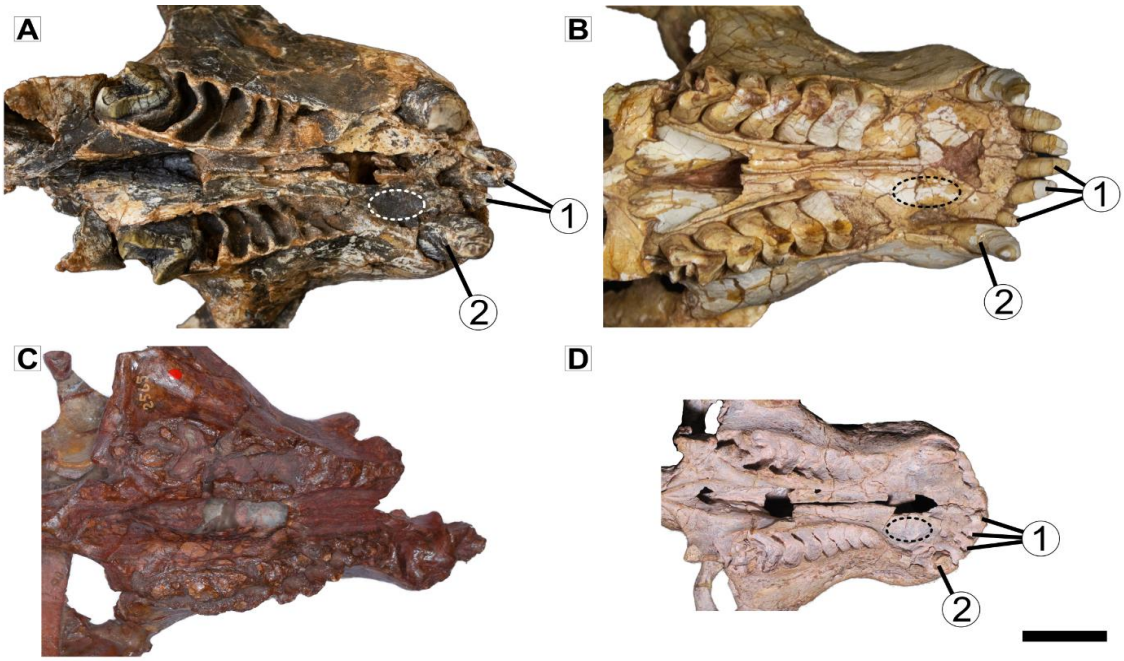


FIGURE 8 Palatal regions of holotypes of four species of gomphodontosuchine cynodonts. (a) *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA/UFSM 0032); (b) *Exaeretodon riograndensis* (MCP 1522 PV); (c) *Proexaeretodon vincei* (PVL 2565); (d) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1419-T). (1) number of upper incisors; (2) size of the canine in relation to incisors. Scale bar equals 30 mm.

Basicranium.

The basicranium is short and wide, with 51 mm of antero-posterior extension and 65 mm of width, including the paraoccipital process (Fig. 6). The sutures are not clear and the right side is broken in its lateral portion. The squamosal apparently contacts the paraoccipital crest, as in others Gomphodontosuchinae. The quadrate and quadratojugal were not preserved, but the squamosal preserves a notch where these bones were present, best preserved in the left side. The basisphenoid is “V” shaped with the cultriform

process well developed, and the basisphenoid wing is not discerned. In ventral view, the basioccipital is slightly concave and holds the two condyles. The suture between the prootic and opisthotic cannot be observed. The jugular fossa, which houses the foramen jugulare and a small foramen for the hypoglossal nerve (cranial nerve XII), is slightly larger than the fenestra ovalis. The latter lacks a rim on its outer border. In the lateral flange of the prootic, anterior to fenestra ovalis, is visible the prootic crest that runs in direction to the cavum epiptericum. The pterygo-paraoccipital foramen is large and closed laterally by the prootic and anteriorly by the prootic and portion of the squamosal, and posteriorly by the opisthotic. Also, there is an anteroventral process (finger-like projection) of the squamosal that extends ventral to the lateral edge of this foramen (Fig. 6d). The cavum epiptericum is small and floored partially by the prootic.

Occiput.

The general morphology of the occiput is similar to that of other traversodontids *i.e.*, it includes a triangular table and the dorso-laterally projections of the squamosal which defines a “W”-shape of the occipital view of the skull (Fig. 9, 10). The lambdoidal crest covers partially the occiput, being formed by the squamosal and the overlapping parietal. Partial sutures permit to identify the interparietal at the posterior junction of the sagittal crest with the lambdoidal ones.

The foramen magnum is bordered by the supraoccipital in the dorsal and lateral margins and by the basioccipital and the occipital condyle in the ventral margin (Fig. 9). Although partially broken in the left lateral border, the foramen

magnum appears to be more wide than deep. Below the foramen magnum the two occipital condyles are separated by a sulcus formed by the basioccipital. The left condyle is better preserved than the right one and shows an oval shape, dorso-ventrally compressed. The contact between the paraoccipital process of the opisthotic and the tabular is marked by a groove, with the opisthotic positioned more deep than the tabular, which is at the same level as the interparietal and the supraoccipital. The paraoccipital process of the opisthotic is not preserved in the right side and badly preserved in the left side, the sutures are not clear, but the ventral margin is concave, with the lateral portion contacting with the squamosal, being ventrally projected (Fig. 9). The small posterior opening of the posttemporal canal is preserved on both sides in the tabular bone, near the ventral margin where is placed the contact with the opisthotic.

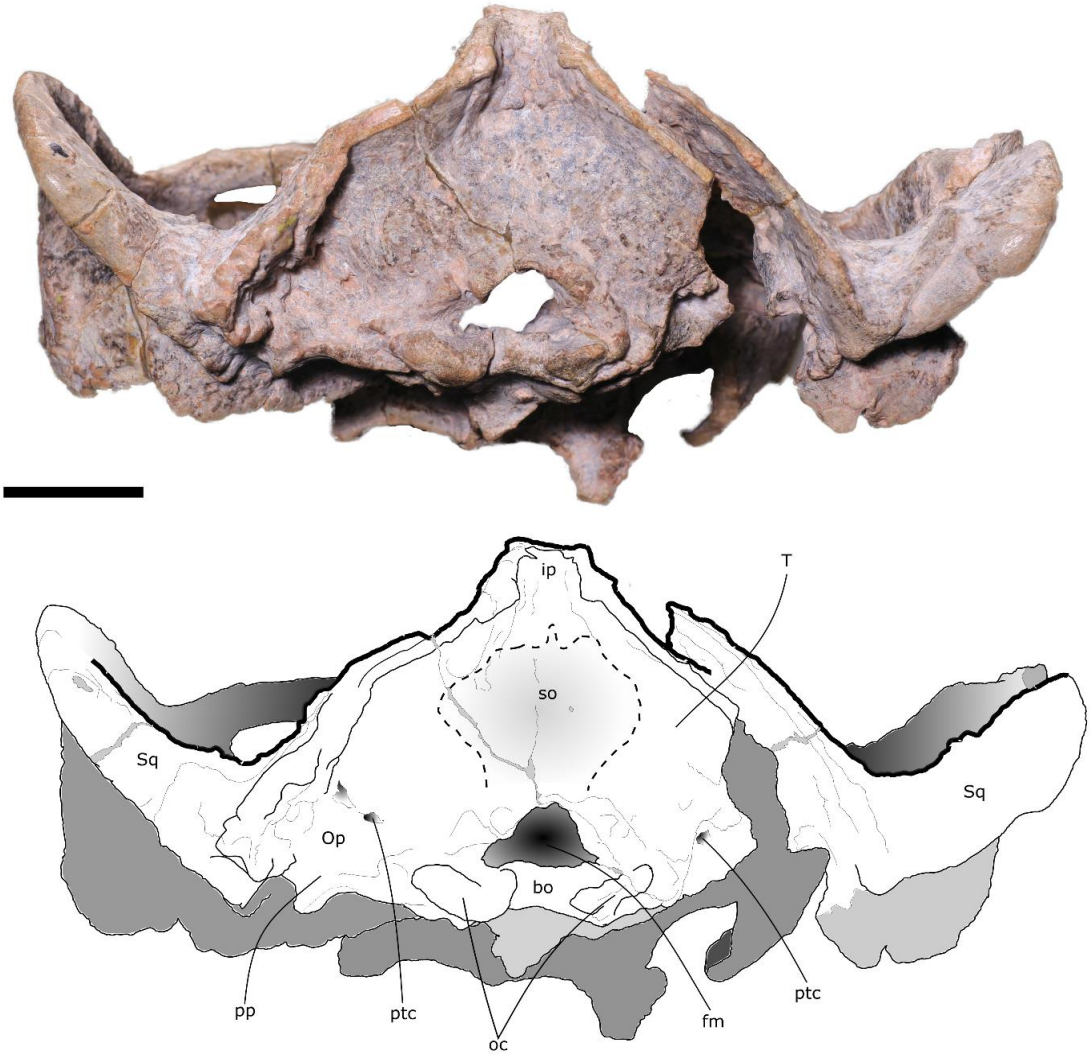


FIGURE 9 Skull of the holotype of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV-1419-T), (a) photo and (b) schematic drawing in occipital view. Abbreviations: fm, foramen magnum; ip, interparietal; oc, occipital condyles; Op, opisthotic; pp, paraoccipital process; pttf, post-temporal fossa; so, supraoccipital; Sq, squamosal; T, tabular. Scale bar equals 20 mm.

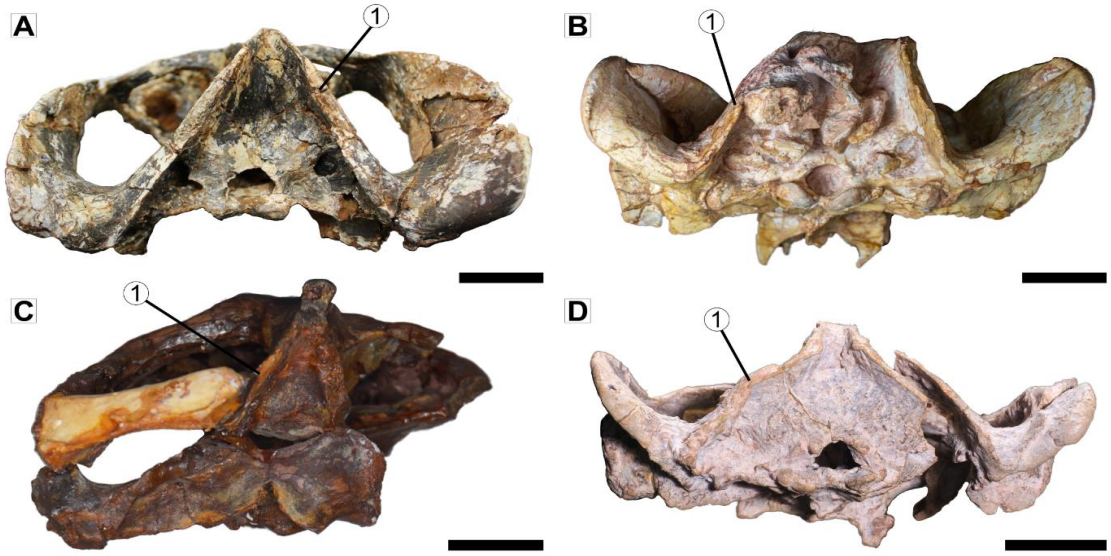


FIGURE 10 Skull of holotypes of four species of Gomphodontosuchinae cynodonts in occipital view. (a) *Siriusgnathus niemeyerorum* holotype CAPPA/UFSM 0032; (b) *Exaeretodon riograndensis* holotype MCP 1522 PV; (c) *Proexaeretodon vincei* holotype PVL 2565; (d) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. holotype UFRGS-PV-1419-T. 1. morphology of the lambdoidal crest. Scale bar equals 30 mm.

4.2.3 Other cranial remains

Two other isolated cranial elements are preserved within the fossil assemblage: a right jugal (UFRGS-PV-1465-T, Fig. 11a-b) and a left lacrimal (UFRGS-PV-1476-T, Fig. 11c-d). The right jugal has 107.4 mm of total length (TL), slightly larger than the size of the holotype, which is ~95 mm, probably being associated to the second larger jaw, due to its sizes, which represents the second subadult individual. The jugal has well preserved zygomatic processes and the dorsal and ventral ramifications form an open V-shaped angle where the zygomatic process of the squamosal should be attached. As in the holotype,

the anterior zygomatic process of the squamosal almost reaches the postorbital bar and it is possible to observe that the orbit is well rounded in its posterior border. The descending process of jugal is particularly incipient and has the same morphology as the holotype (UFRGS-PV-1419-T).

The lacrimal has a TL of 54.8 mm and does not preserve the lacrimal foramen. The lacrimal participates to the medial border of the orbit and as in the jugal, forms a well-rounded orbit. The size of this bone is similar to that of the holotype.

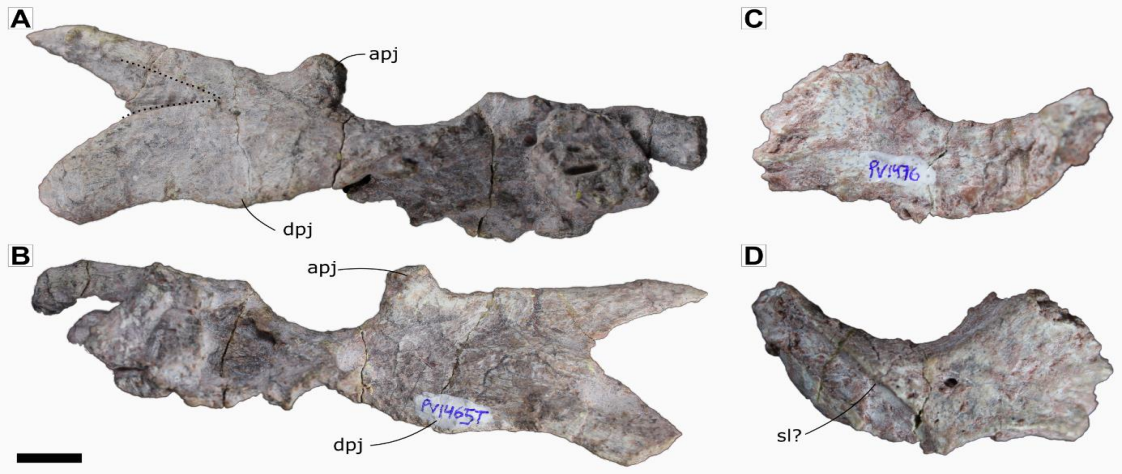


FIGURE 11 Isolated cranial remains of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. Right jugal (UFRGS-PV-1465-T) in (a) lateral and (b) medial view; left lacrimal (UFRGS-PV-1476-T). Abbreviations: apj, ascending process of jugal; dpj, descending process of jugal; sl?, suture line?. Scale bar equals 10 mm.

4.2.4 Lower jaw

The lower jaw of the holotype (Fig. 12) is taphonomically deformed, showing an inclination to the right side of approximately 35º of the all jaw, and has a length of 146 mm from the anteriormost to the posteriormost portion. The

dentary is robust and enlarged in the region of the postcanine teeth, likewise, the symphysis region is robust and no suture is visible. A large mental foramen is preserved at mid-height of the dentary. No postdentary bones were preserved on this specimen. The jaw preserves the alveolus of the three right incisors as well as the alveoli of the last two incisors in the left side, the root of the left canine, the alveolus of the right one, and nine postcanine alveoli on both sides of the jaw.

The coronoid process has 88 mm of maximum height on left side and an inclination of ~130º, which might have been exaggerated due to postmortem deformation. The masseteric fossa is strongly concave, ventrally limited by a conspicuous ridge and dorsally by the anterior edge of the coronoid process. It tapers anteriorly, reaching the level of the penultimate postcanine teeth (Fig. 12). The coronoid process covers the labial margin of the last two postcanines. The angular process is preserved on both sides and is posteriorly developed. The postdentary trough of the dentary is conspicuous, well preserved in the left side. It has a dorsal rounded crest that is limited to the area of the coronoid process, not well extended posteriorly.

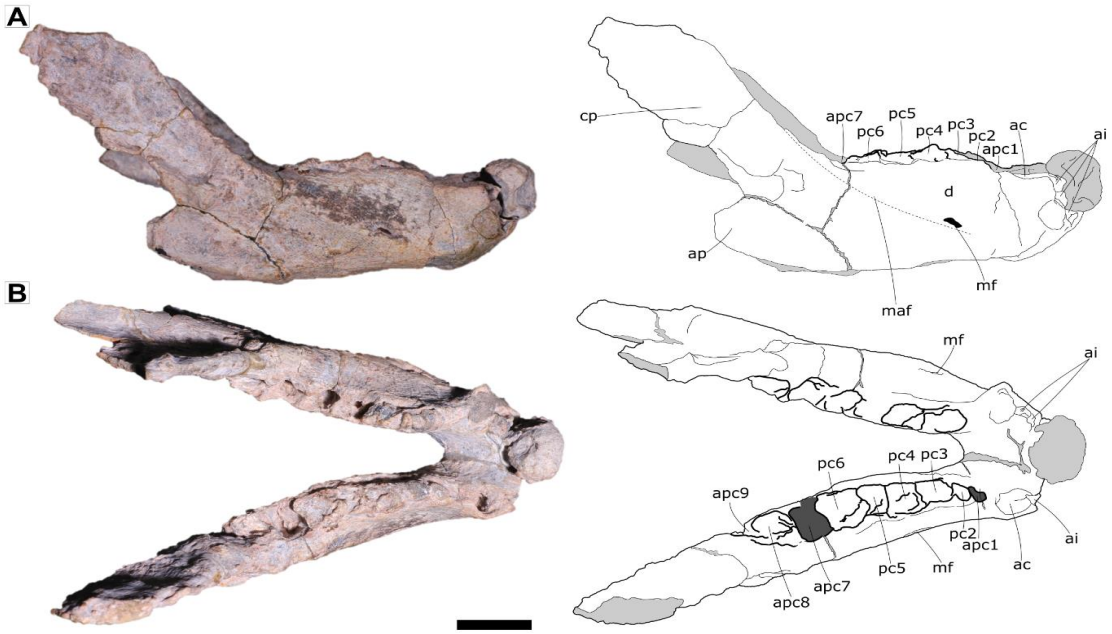


FIGURE 12 Lower jaw of the holotype of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1419-T, (a) photo and (b) schematic drawing in right lateral view, (c) photo and (d) schematic drawing in dorsal view. Abbreviations: ac, alveolus of the lower canine; ai, alveoli of lower incisors; ap, angular process of dentary; apc1, alveolus for first postcanine; cp, coronoid process; maf, masseteric fossa; mf, mental foramen; pc2-8, lower postcanines 2–8. Scale bars equal 20 mm.

4.2.5 Postdentary bones and stapes

Angular and articular

Two postdentary bones are identified among the specimens as a portion of an isolated right angular (UFRGS-PV-1486-T) and a left articular (UFRGS-PV-1560-T). The sizes of the angular and articular bones match with the recovered dentaries of *Santagnathus mariensis*, based on size comparisons with *E. riograndensis* (Liparini *et al.*2013).

The angular (Fig. 13 a,b) is a thin triangular laminar bone with its lateral surface concave posterior to the base of the reflected lamina and medially straight, with a scar for the articular/prearticular complex. The reflected lamina is placed anteriorly to the half-length of the preserved bone. It has a semicircular morphology, being convex in lateral and concave in medial view, similar to *E. riograndensis* (Liparini *et al.*2013) and projected postero-ventrally in almost 45º, differing from *E. riograndensis*, which is projected almost 60º.

The left articular is incomplete, preserving only its posterior (*i.e.*, articular) portion. The retroarticular process is well developed and turned anteriorly, with a medial crest that limits its posterodorsal articular surface. Laterally, the articular has a rugose surface corresponding to the area of contact with the surangular. Both limit a groove in which the quadrate articulates. The general aspect of this bone is similar to *E. riograndensis* (Liparini *et al.*2013), but the retroarticular process is relatively small in the new taxon.

Stapes.

An incomplete right stapes only represented by one third of its proximal portion is preserved among the sample (UFRGS-PV-1473-T, Fig. 13e-h). The stapedial footplate is oval with its major axis anteroposteriorly oriented and relatively short lateromedially. The proximal portion of the anterior crus is transversely oval in cross-section and slightly smaller than the posterior crus. The posterior crus is also oval, but less flattened than in the anterior crus. The anterodorsal portion of the anterior crus defines a triangular-shaped process. There is no evidence of a dorsal process on the posterior crus. The crura seem to be parallel and limit a large stapedial fenestra, as commonly seen in

gomphodonts (*e.g.*, Gaetano and Abdala, 2015). The stapedial fenestra extends well proximally, suggesting that it was extended all along its lateromedial length.

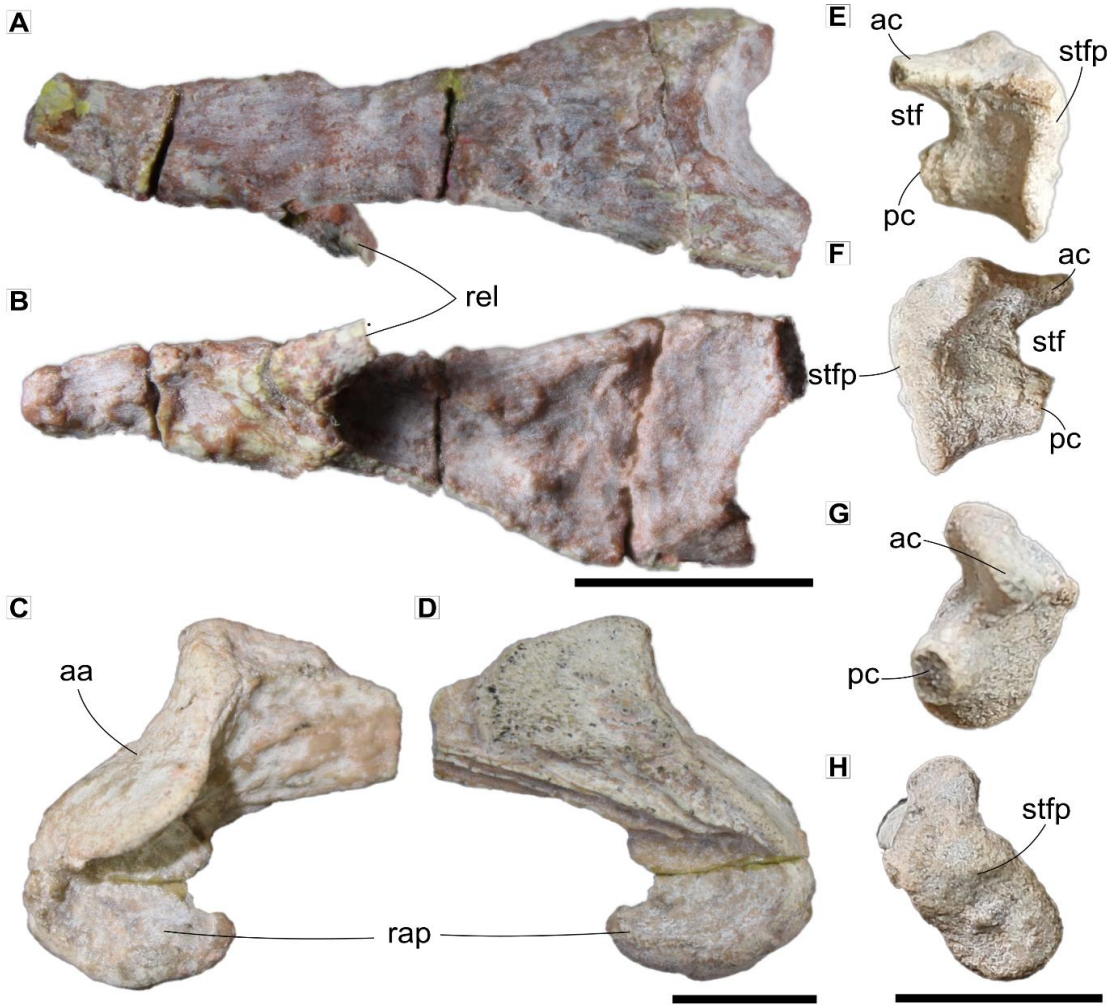


FIGURE 13 Postdentary bones and stapes of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov., (a, b) UFRGS-PV-1486-T, right angular in (a) lateral and (b) medial views; (c, d) UFRGS-PV-1560-T, left articular in (c) medial and (d) lateral views, and (e–h) UFRGS-PV-1473-T, proximal portion of right stapes in (e) dorsal, (f) ventral, (g) distal and (h) proximal views. Abbreviations: aa, articular area; ac, anterior crus; rap, retroarticular process of the articular; rel, reflected lamina of angular; stf, stapedial foramen; stfp, stapedial footplate; pc, posterior crus. Scale bars equal to 10 mm. [FIGURE 13 AROUND HERE]

4.2.6 Dentition

Upper dentition.

The specimen UFRGS-PV-1419-T lacks most of the upper teeth, which only include the root of the left and right I1 and the left canine, portion of the crown of the right canine with the broken apex, and root and crown fragments of the last postcanines of both sides (Fig. 6). The root of the I1 and the alveoli of the I2 and I3 show a circular morphology, similar to *Exaeretodon* spp. and *S. niemeyerorum* (Fig. 8). The angle of the roots and the alveoli suggests a well-developed procumbency of the incisors as in others gomphodontosuchine cynodonts. Based on the measurements (CBW and CBL) of the canines and incisors and the sizes of the alveoli, the upper canines are slightly bigger than the incisors, differing from *Exaeretodon* spp. and *S. niemeyerorum* that have the canines considerably larger than the incisors (see Table 3 in Discussion b. *Dentition* section).

No diastema is present between the upper incisors and canines, but a short one is well visible between the canines and first postcanine teeth, as in *Exaeretodon* spp. and *S. niemeyerorum*. In palatal view the canines are positioned antero-laterally to the paracanine fossa. The postcanine tooth rows are parallel in most of their length, diverging anteriorly and posteriorly, near the level of the palatine foramen. The greater proximity between the postcanine rows is near to the level of the PC4 (14.5 mm). Based on alveoli shape, the first PC is more triangular than the others, which are more rectangular, labio-lingually enlarged, and increase in size posteriorly (Fig. 6c,d). A well-developed shouldering, typical to that present in gomphodontosuchines, is present from PC3 to the last one. A detailed description of the upper postcanines is provided based on the isolated

postcanine UFRGS-PV-1556-T (Fig. 14a), and two others are also figured (Fig. 14b,c).

UFRGS-PV-1556-T is a left postcanine, rectangular in oclusal view, with a labio-lingually axis that is longer than the mesiodistal one, and with a well-developed shouldering. UFRGS-PV-1556-T represents a posterior tooth, probably the PC6 or PC7, based on its large size and the unworn surface of the crown. In occlusal view, it has a deep occlusal basin, surrounded by crests/ridges, three labial and two lingual cusps. The labiodistal accessory cusp (ladc), the main labial cusp (mlc) and the labiomesial accessory cusp (lamc) are interconnected by a labial ridge (lar). In labial view, the ladc and lamc are located at the same level and the mlc is a little taller. They are slightly labially projected. Between the cusps, the lar is concave, making the cusps clearly distinguishable, The region between the cusps also has a sulcus, on the labial side, that highlights the cusps.

The lingual ridge is made of two cusps, the mesiolingual cusp (mlc) and the distolabial cusp (dlc). The first is a little larger than the dlc, and, between these two there is a lingual ridge (lir) with the same height of the lar. The mlc and the lamc are interconnected by a concave transverse wall that has the same height of the cusps and descends to the same height of the occlusal basin. The same pattern occurs between the dlc and the lamc, but the concavity has a deep angle, forming a “v” shape.

Other relatively well preserved upper postcanines show the same morphology, that are, however, affected by diagenetic processes (UFRGS-PV-1558-T and UFRGS-PV-1559-T, Fig. 14b,c).

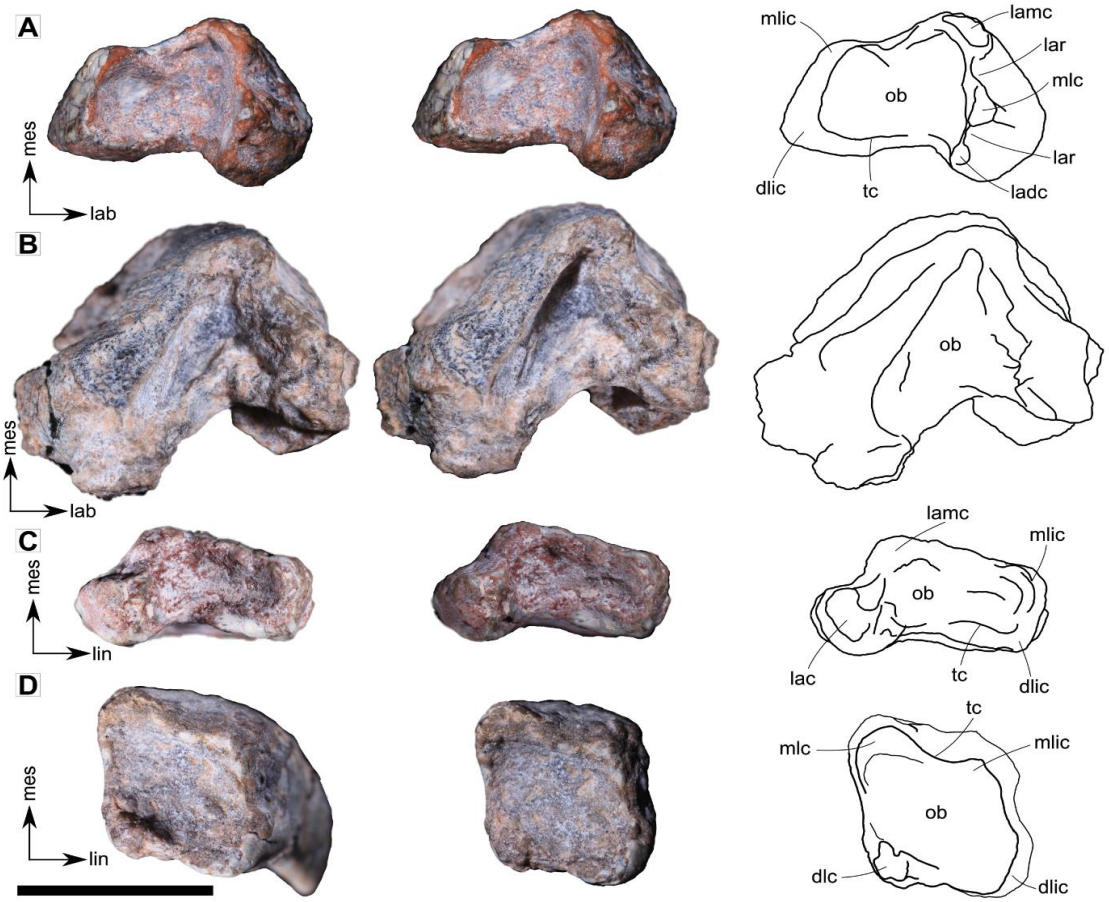


FIGURE 14 Photos and schematic drawings of some isolated upper and lower postcanine teeth of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a) UFRGS-PV-1556-T, left upper postcanine teeth; (b) UFRGS-PV-1559, left upper postcanine teeth; (c) UFRGS-PV-1558-T, right upper postcanine teeth; (d) UFRGS-PV-1557-T, left lower postcanine teeth. Abbreviations: dlc, distal labial cusp; dlic, distal lingual cusp; lac, labial cusp; ladc, labiodistal accessory cusp; lamc, labiomesial accessory cusp; lin, lingual; mes, mesial; mlc, main labial cusp; mlic, mesial lingual cusp; ob, occlusal basin; tc, transverse crest. Scale bar equals 10 mm.

Lower dentition.

The lower incisors are not preserved in any specimen, but three alveoli with a rounded morphology are present on each side of the mandible,

suggesting a conical shape of the root, as in most traversodontids. The incisors were most likely procumbent based on the inclination of the alveoli in relation to the horizontal ramus of the dentary. The canines are not fully preserved, represented only by the left root in UFRGS-PV-1419-T and UFRGS-PV-1416-T and left and right roots in UFRGS-PV-1418-T. The specimen UFRGS-PV-1417-T has only the alveoli preserved. Based on the roots and the size of the alveoli, the canines were not well developed, possibly being slightly larger than the incisors. There is no diastema between the alveoli of the incisor and the canine and between the canine and the first postcanine.

The holotype UFRGS-PV-1419-T preserves the left pc1-pc3, and the right pc2-pc6 plus fragments of the pc8. UFRGS-PV-1416-T preserves the root of left pc1 and fragments of right pc5, UFRGS-PV-1418-T fragments of the last right postcanines, and UFRGS-PV-1417-T lacks teeth. Other isolated lower postcanines have better preserved crowns (*e.g.*, UFRGS-PV-1557-T). UFRGS-PV-1557-T (Fig.14d) is a left lower postcanine, lacking only the ventral portion of the root. The crown has 9 mm of CBL, 8 mm of CBW, and 8 mm of CH, which results in a CBR of 0.88, corresponding to a near rectangular crown. The cusps do not exhibit wear facets, indicating that this tooth was positioned more distally in the dental series. It has a well-developed transverse crest (tc), composed by the main labial cusp (mlc) and the mesiolingual cusp (mlic), with the mlc being larger than the mlic. There is a relatively well-developed labial ridge between the mlc and the distolabial cusp (dlc) there is a labial ridge relatively well developed. The dlc and the distal lingual cusp (dlic) are interconnected by a distal ridge. The mlic and the dlic are in a lower level, in

relation to the labial cusps, with a concavity between them. The occlusal basin (ob) is well developed and labio-lingually elongated (Fig. 14d).

4.2.7 Postcranial skeleton

Vertebral column

In the fossil association there were 28 vertebral centra and 27 neural arches (UFRGS-PV-1471-T, UFRGS-PV-1472-T), but no one of these has both the centrum and the articulated neural arch. Also, the neurocentral sutures are poorly preserved and preclude to infer associations. The atlas-axis complex is not preserved. Here we describe the two best preserved vertebral centra and neural arches (UFRGS-PV-1471-T, UFRGS-PV-1472-T, Fig. 15), plus the series of centrum and neural arches preserved associated with ribs (UFRGS-PV-1424-T, Fig. 16).

Due the presence of four specimens in the association and the fragmentary preservation, the number of the cervical, dorsal, sacral and caudal vertebra cannot be estimated.

Specimen UFRGS-PV-1424-T (Fig. 16) is composed of two vertebral centra, four neural arches, nine ribs and what seems to be a fragment of ilium, which articulates with a fragment associated to the skull (UFRGS-PV-1419-T, see Fig. 16a). The vertebral centra are amphicoelous, with the anterior and posterior regions slightly concave. The three vertebral centra have the sizes of 18, 17 and 16 mm anteroposteriorly and 15, 15 and 13 mm dorsoventrally, respectively. In anterior and posterior views, the centra are almost rounded, with a flattened dorsal margin, where is the articulation surface for the neural arch. In lateral view, the vertebral centra are spool-shaped, with a depressed

central area and expanded in the anterior and posterior margins, which represents the regions to articulation of the ribs. The isolated centrum “a” (UFRGS-PV-1471-T, Fig. 15a-d) has 17.5 mm of length and 20 mm of height, and the same morphology of UFRGS-PV-1424-T, amphicoelous, with a flattened dorsal margin and spool-shaped. The isolated centrum “b” (UFRGS-PV-1471-T, Fig. 15 e-h) has 18 mm of length and 18 mm of height and is less rounded, forming almost a keel in its ventral margin, similar to the sacral vertebral centrum of *E. riograndensis* (Oliveira *et al.*2007), thus, it possibly represents a sacral centrum. The vertebral centrum is very similar to those of *E. riograndensis*.

As mentioned before, the neural arches are not articulated with the centra (Fig. 15 i-p). UFRGS-PV-1472-T includes more than 27 isolated neural arches and fragments; here we use the two best preserved ones, considered of the presacral series. Both are considered as belonging to the posterior portion of the column; the neural arch ‘a’ corresponds to around the 20th position and the ‘b’ to around the 25-26th, based on the vertebral sequence of *E. argentinus* (Bonaparte, 1963). The pedicles are robust and expand at their base, with an irregular surface for the contact with the centrum. This expanded base defines a marked neck just below the zygapophyses. The neural spine is robust in both arches, being short in (a) and tall in (b) (Fig. 15i,m). In (a) the spine is posteriorly recurved, placed posterior to the level of the pedicles, with a subtriangular shape at its top. In (b), the spine is vertically oriented and placed below the level of the pedicels. The top of the spines is oval, with its anterior margin slightly broader than the posterior one. The transverse processes are vertically oriented and relatively short in both neural arches, in (a) placed on its

anterior portion and in (b) at the middle. The transverse process is more rounded in (b) than in (a), which is slightly triangular. The articular facets of the pre- and postzygapophyses are oval and horizontally disposed, larger in (a) than in (b). The general morphology of the neural arches is similar to that described for the Argentinean species of *Exaeretodon*.

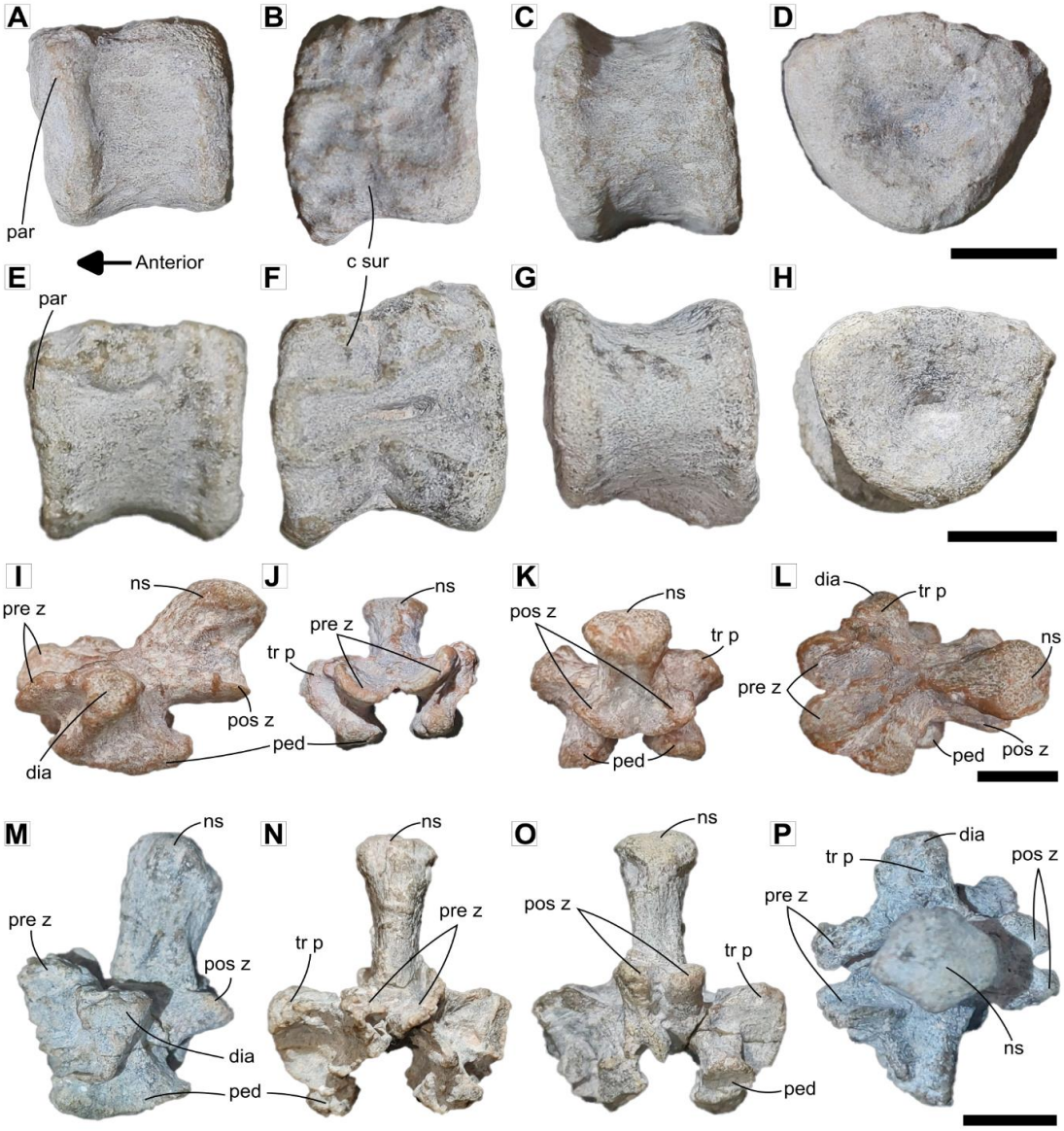


FIGURE 15 Vertebral centra and neural arches of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a–d) UFRGS-PV-1471-T(a), vertebral centrum in (a) lateral, (b) dorsal, (c) ventral and (d) posterior views; (e–h) UFRGS-PV-1471-T(b), vertebral centrum in (e) lateral, (f) dorsal, (g) ventral and (h) posterior views; (i–

m) UFRGS-PV-1472-T(a), neural arch in (i) lateral, (j) dorsal, (k) ventral, (l) anterior and (m) posterior views; (n–r) UFRGS-PV-1472-T(b), neural arch in (n) lateral, (o) dorsal, (p) ventral, (q) anterior and (r) posterior views. Abbreviations: c sur, contact surface; dia, diapophysis; ns, neural spine; par, parapophysis; ped, pedicles; pre z, prezygapophysis; pos z, postzygapophysis; tr p, transverse process. (i,m) are mirrored. Scale bars equal to 10 mm.

Ribs.

Several ribs and rib fragments are preserved (see Supplementary File 1 for illustration of all available ribs). The best preserved specimen is a series of ribs (UFRGS-PV-1424-T, Fig. 16) associated with a skull, some vertebral centra, neural arches and a fragment of a pelvic bone (UFRGS-PV-1419-T, Fig. 16a). As in *Exaeretodon* spp (Bonaparte, 1963b; Oliveira *et al.*2007), the ribs do not show any specialized structures, such as intercostal plates or protuberances. In the proximal portion the ribs are more posteroventrally expanded and thinner in the distal portion, being subcircular in cross-section.

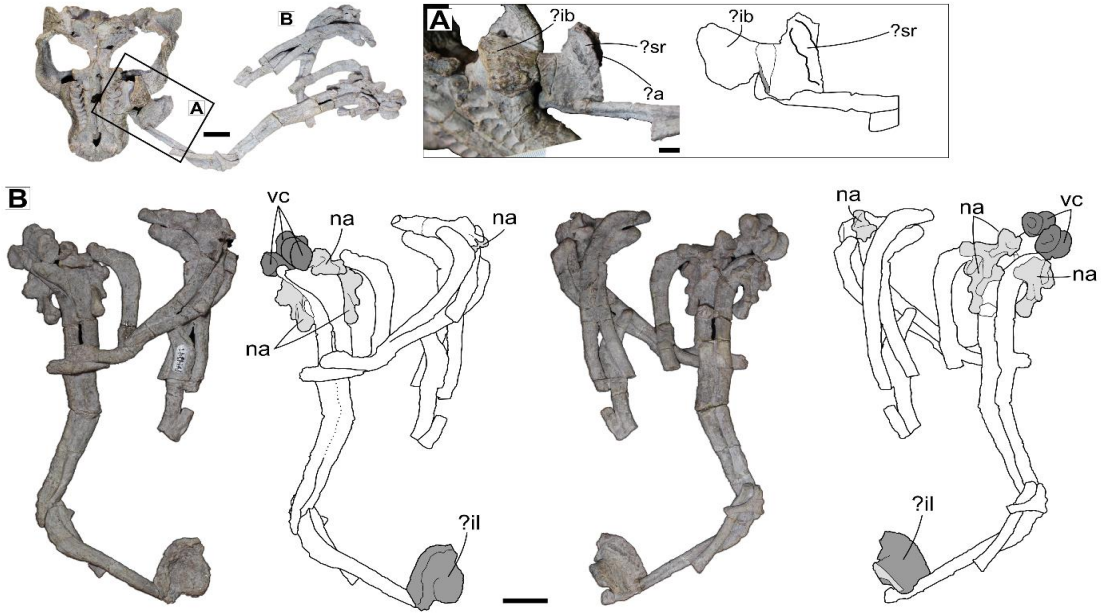


FIGURE 16 Ribs, vertebral centra, neural arches and ilium(?) of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1424-T associated to the skull (UFRGS-PV-1419-T, a) and interpretative drawings. Abbreviations: ?a, acetabulum?; ?ib, iliac blade?; na, neural arch; ?sr, suture region?; vc, vertebral centrum. Light gray areas indicate broken areas, and dark gray areas indicate associated bones. Scale bars equal to 10 mm.

This pattern of ribs, with no specialization, described as “Type I or normal” by Liu *et al.*(2017), is present in most traversodontids, and constitutes the only type present in *Santagnathus*, as occurs in *Exaeretodon* and *Boreogomphodon*. Other taxa have more diverse types of ribs, for example, with expanded blades (*e.g.*, *Pascualgnathus* and *Massetognathus*; Bonaparte 1966b; Liu *et al.*2017).

In the fossil association there are some sacral ribs, with two different morphologies (Fig. 17): long and almost straight (Fig. 17a-c) and short and strongly bent (Fig. 17d-f). Based on articulated specimens of *Exaeretodon*

riograndensis (*e.g.*, UFRGS-PV-715-T), we interpreted the rounded surface as the articulation with the vertebral body. The distal portion of these ribs is dorsoventrally flat and anteroposteriorly long, with a fan-shaped end, which articulates with the iliac blade.

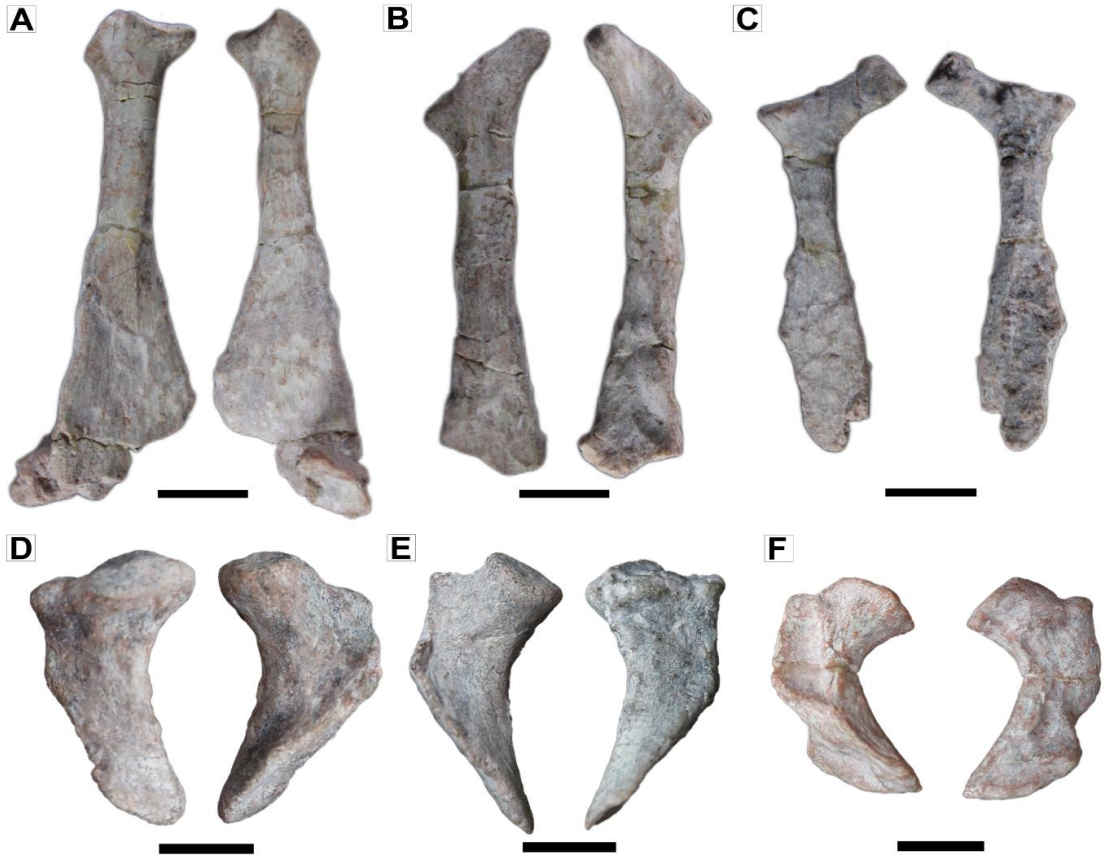


FIGURE 17 Isolated sacral ribs of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a) right sacral rib (UFRGS-PV-1474-T); (b,c) left sacral rib (UFRGS-PV-1474-T); (d,e) right sacral rib (UFRGS-PV-1425-T); (f) left sacral rib (UFRGS-PV-1425-T). Scale bars equal to 10 mm.

Scapula.

Five scapulae are preserved, three right (UFRGS-PV-1434-T, 1440-T and 1455-T) and two left (UFRGS-PV-1441-T and 1459-T). UFRGS-PV-1434-T and UFRGS-PV-1455-T are the best preserved and the description of the scapula

will be based on them (Fig. 18). UFRGS-PV-1434-T is the smallest scapula with 79.2 mm of dorsoventral height whereas UFRGS-PV-1455-T measures 118.5 mm, and has two associated ribs.

The scapulae are medially curved and have a long and slender scapular blade, anteroposteriorly expanded in the distal portion, being more conspicuous in UFRGS-PV-1434-T than in UFRGS-PV-1455-T, possibly as result of taphonomic processes. In lateral view, the posterior margin of the scapular blade is concave, and the anterior is almost straight in UFRGS-PV-1455-T and slightly concave in UFRGS-PV-1434-T (Fig. 18a,c). In medial view, the scapula is convex in the region of the neck and the glenoid facet and almost flat in the dorsal portion (Fig. 18b,d). The neck is slightly constricted, in comparison with the glenoid region and the ventral region of the scapular blade. The acromion process is located at the same level as in *E. argentinus*, but is not projected as in the Argentinean species, being small and dorsoventrally more expanded (Fig. 18d). In UFRGS-PV-1434-T the acromion process is not clearly distinguishable, due to preservation of the material.

The dorsal margin of the scapula is convex in both specimens but in UFRGS-PV-1434-T this area is posterior and anteriorly expanded, whereas in UFRGS-PV-1455-T solely the posterior area is expanded, forming an acute angle only with the posterior margin. The dorsal margin of UFRGS-PV-1434-T forms an acute angle with the anterior and posterior margins.

The infraspinatus fossa occupies the lateral surface of the scapula, being deeper in UFRGS-PV-1434-T than in UFRGS-PV-1455-T. In UFRGS-PV-1434-T the anterior and posterior margins of the infraspinatus fossa has almost the same height, whereas in UFRGS-PV-1455-T the anterior is slightly higher than

the posterior margin. The anterior margin is higher in the dorsal region and continues ventrally until the articular facet. The posterior margin is higher at the midpoint of the scapular blade and becomes lower dorsally and ventrally (Fig, 18a,c). The ventral region bears a convex semicircular glenoid facet in UFRGS-PV-1434-T and more posteriorly expanded in UFRGS-PV-1455-T, giving an aspect of an open V to the glenoid facet. Some rugosities are visible in the articular facet, which can indicate the presence of a cartilaginous tissue covering this area in life.

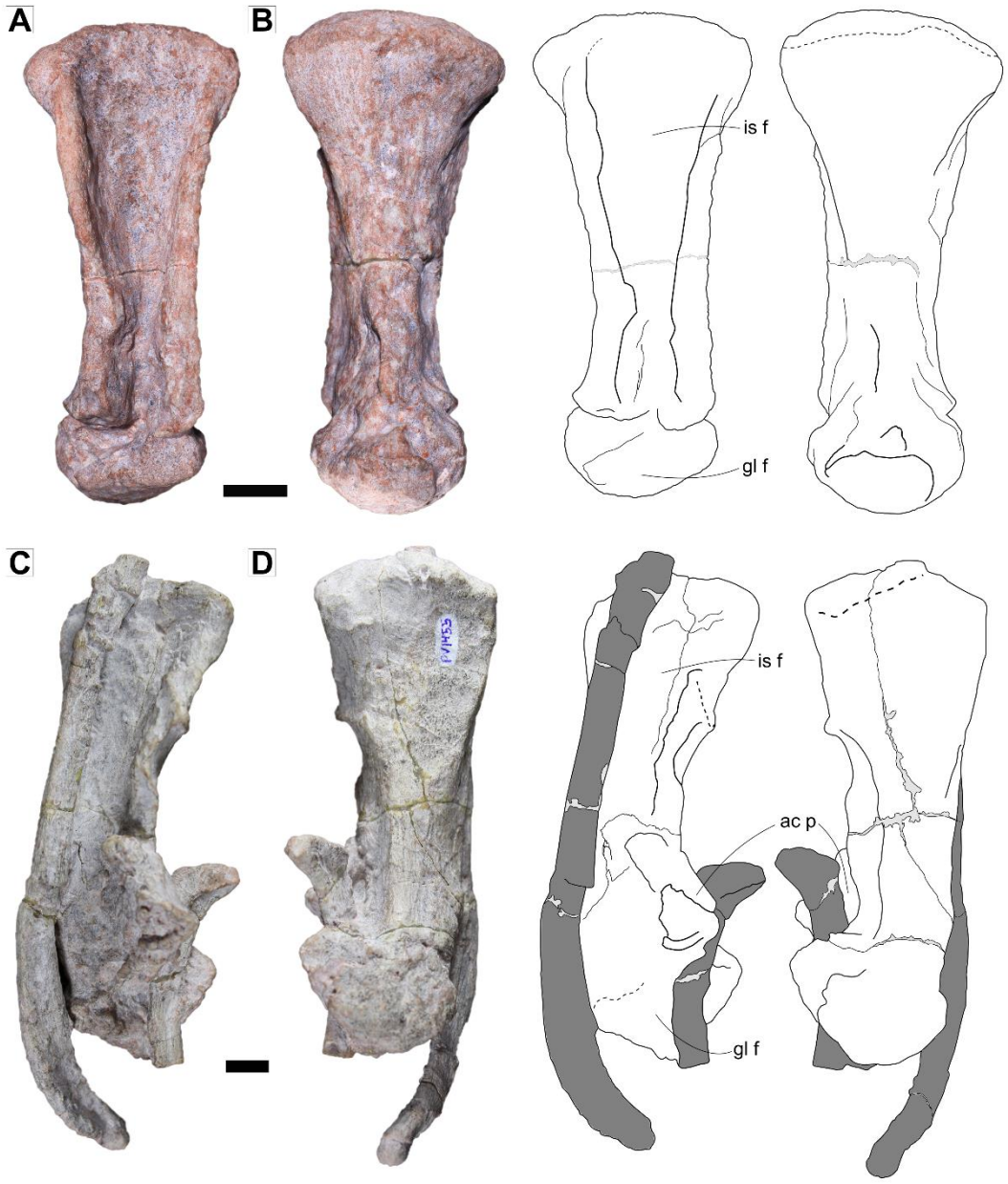


FIGURE 18 Scapulae of Santagnathus mariensis gen. et sp. nov. and interpretative drawings. (a,b) UFRGS-PV-1434-T in (a) lateral and (b) medial view; and (c,d) UFRGS-PV-1455-T in (c) lateral and (d) medial view. Abbreviations: ac p, acromion process; glf, glenoid facet; is f, infraspinatus fossa. Light gray areas indicate broken areas, and dark gray areas indicate associated bones. Scale bars equal to 10 mm.

Clavicle.

Six clavicles, two right (UFRGS-PV-1442-T) and four left (UFRGS-PV-1475-T), are preserved. The best preserved, UFRGS-PV-1442-T and UFRGS-PV-1475-T (Fig. 19), and are partially deformed and broken in some regions, but the general morphology is clearly visible.

The clavicle UFRGS-PV-1475-T is smaller and apparently less robust than UFRGS-PV-1442-T. The medial half is expanded in a spatulate form, nearly circular in UFRGS-PV-1475-T, whereas in UFRGS-PV-1442-T this region is also expanded but not rounded, probable the result of taphonomic processes. The lateral half of both specimens is slender and dorsolaterally directed, best preserved in UFRGS-PV-1475-T. The clavicular shaft is slender and quite circular, with the thinner portion near the middle point of the shaft. The axes of the lateral and medial halves intersect with an angle of ~140º, similar to *Boreogomphodon* (150º, Liu *et al.*2017) and *Exaeretodon argentinus* (~145º, PVL 2467). In the medial end, some rugose striations are noted, mainly in UFRGS-PV-1475-T. The clavicular facet for the acromion is not well preserved in any specimen.



FIGURE 19 Right clavicles of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. and interpretative drawings. (a,b) UFRGS-PV-1475-T and (c,d) UFRGS-PV-1442-T. The light gray areas indicate broken areas. Abbreviation: st, striations. Scale bars equal to 10 mm.

Humerus.

Two humerus are preserved, one left (UFRGS-PV-1420-T) and one right (UFRGS-PV-1422-T). UFRGS-PV-1420 (Fig. 20) is relatively well preserved and complete, with remains of ribs and one upper postcanine tooth associated, covering most of the dorsal portion. The humerus has 115 mm of length, is robust and the general morphology is very similar to that of *Exaeretodon* spp. (Bonaparte, 1963b). In the proximal view, the humerus has 42.5 mm of width, from the greater to the lesser tuberosity. In distal view, the maximum width is 54 mm, which corresponds to 46.5% of the length.

The proximal region is continuous and almost flat, with a small notch that delimits the lesser tuberosity and the humeral head (Fig. 20). The great tuberosity is confluent with the humeral head, being difficult to differentiate. The deltopectoral crest forms an angle of ~65º with the axis of the humeral head to the lesser tuberosity. The deltopectoral crest is particularly pronounced, robust and almost flat, extending until the midpoint of the humerus, where it ends in an acute angle of almost 90º, as in *E. argentinus* (Bonaparte, 1963b). The shaft is short, robust and broader dorsoventrally, with a triangular cross-section.
The distal portion is expanded (Fig. 20), being almost triangular in dorsal view. The entepicondylar foramen is well developed, but probably enlarged by taphonomy.

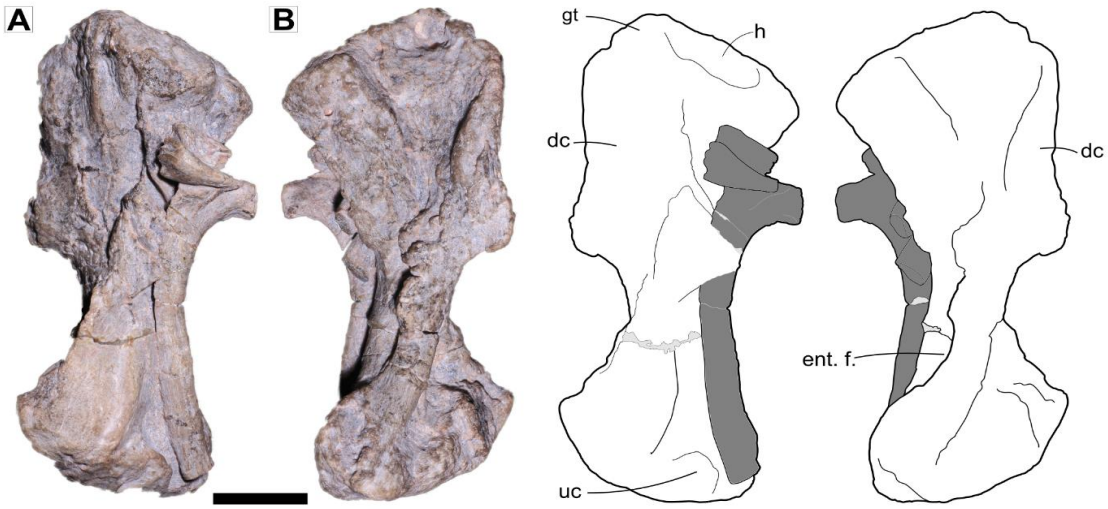


FIGURE 20 Left humerus of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1420-T in (a) dorsal and (b) ventral views and interpretative drawings. Abbreviations: dc, deltopectoral crest; ent.f, entepicondylar foramen; gt, great tuberosity; h, humeral head; uc, ulnar condyle. Light gray areas indicate broken areas, and dark gray areas indicate associated bones. Scale bar equals 10 mm.

Ulna.

Seven ulnae, three right (UFRGS-PV-1429-T; UFRGS-PV-1439-T; UFRGS-PV-1443-T) and four left (UFRGS-PV-1428-T; UFRGS-PV-1430-T; UFRGS-PV-1437-T; UFRGS-PV-1444-T), are preserved. UFRGS-PV-1430-T is one of the biggest and most robust ulnae, with 89.1 mm in length, whereas UFRGS-PV-1444-T is one of the smaller and slender, with 67.8 mm of total length. The ulnae are sigmoid in medial view, the shaft is medio-laterally compressed, with expanded proximal and distal ends (Fig. 21a-f). The proximal end of the ulna is robust in UFRGS-PV-1430-T and slender in UFRGS-PV-1444-T (Fig. 21e). The trochlear notch is almost flat in both, being slightly concave (Fig. 21). A well-defined ulnar crest is present. In the distal end of UFRGS-PV-1430-T there is a little anterior projection that probably corresponds to the styloid process (Fig. 21b). The posterior margin is smooth. The proximal and distal areas are smooth and there is no evidence of striations in the proximal one, for the connection of a non-ossified olecranon process, but the region of the olecranon process is more developed in UFRGS-PV-1430-T, indicating that this region used to ossify and develop during the grow of the individual (Fig. 21a-d).

The general morphology of the ulna is very similar to that of *Exaeretodon* spp. (Bonaparte, 1963b, Oliveira *et al.*2007, UFRGS-PV-1259-T), but is more sigmoid in *Santagnathus*. However, it is notable that the smaller specimen (UFRGS-PV-1444-T) has a more sigmoid shape than the bigger one (UFRGS-PV-1430-T), and this difference might be caused by the younger ontogenetic stage of the specimen. Besides that, the ulnae of *Exaeretodon* spp. seem to be more robust than in *Santagnathus.* In a particular specimen of *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1259-T) the proximal region is almost rounded, with

no clear distinction of the coronoid and olecranon processes, but other specimens are similar to *Santagnathus* and *E. argentinus* (Oliveira *et al.*2007).



FIGURE 21 Ulnae and radii of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a,b) UFRGS-PV-1430-T, left ulna in (a) lateral and (b) medial views; (c–f) UFRGS-PV-1444-T, left ulna in (c) medial, (d) lateral, (e) proximal and (f) distal views; (g) left articulated ulna (UFRGS-PV-1430-T) and radius (UFRGS-PV-1448-T) in (e) medial view; (h,i) UFRGS-PV-1445-T, left radius in (h) lateral and (i) medial views; (j–m) UFRGSPV-1448-T, left radius in (j) lateral, (k) medial, (l) proximal

and (m) distal views. Abbreviations: cpu, coronoid process of ulna; ol, olecranon; r, ridge; sp?, styloid process; tn, trochlear notch; uc, ulnar crest. Scale bars equal to 10 mm.

Radius.

Six radius are preserved, three left (UFRGS-PV-1438-T; UFRGS-PV-1445-T; UFRGS-PV-1448-T) two right (UFRGS-PV-1446-T; UFRGS-PV-1447-T) and a possible right, which is particularly deformed (UFRGS-PV-1469-T). The radius is a robust bone with the proximal end being less expanded than the distal one (Fig. 21h-m). The proximal surface is oval to sub-triangular in shape and slightly concave whereas the distal one is square. The proximal facet for contact with the ulna is slightly convex and can be observed clearly in a material that was articulated before preparation (Fig. 21g, j-m). The specimens UFRGS-PV-1147-T and UFRGS-PV-1148-T have a sharp oblique ridge, the insertion of the *biceps brachii*, on its proximal third that defines a sulcus. The distal end shows two points of contact with the ulna, as evidenced in the articulated example (Fig. 21g).

Ilium.

Two right ilia are preserved (UFRGS-PV-1454-T and UFRGS-PV-1456-T, Fig. 22a-d), and show taphonomical deformation. The ilium UFRGS-PV-1456-T (Fig. 22a-b) is poorly preserved and quite deformed. However, the general aspect of the iliac blade can be discerned. The dorsal margin of the blade seems to be convex, with the anterior blade very large, rounded and ax-shaped whereas the posterior process is extremely short (Fig. 22a-d), having both a shape similar to

that reported for the Argentine *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963b, Liu *et al.*2017). Laterally, the blade is slightly concave. The angle between the ventral margin of the anterior and posterior processes of the iliac blade is near 180°, almost straight, similar to *Exaeretodon argentinus*. The neck between the iliac blade and the acetabulum is not constricted. The acetabulum is robust, facing mostly ventrally.

Ischium

Five ischia are preserved, three right (UFRGS-PV-1450-T, UFRGS-PV-1452-T, UFRGS-PV-1453-T) and two left (UFRGS-PV-1451-T, UFRGS-PV-1466-T). UFRGS-PV-1450-T and UFRGS-PV-1451-T are the best preserved ones. It is a stout bone with its acetabular portion transversely broad, bordered posteriorly by a crest that defines the posterior limit of the acetabulum. Its dorsal border is slightly concave and the edge that forms the posterior border of the obturator foramen is strongly concave (Fig. 22e-h). The bone at the surface for the contact with the pubis shows a slight widening. The preserved ischia are considerably smaller than the preserved ilia.

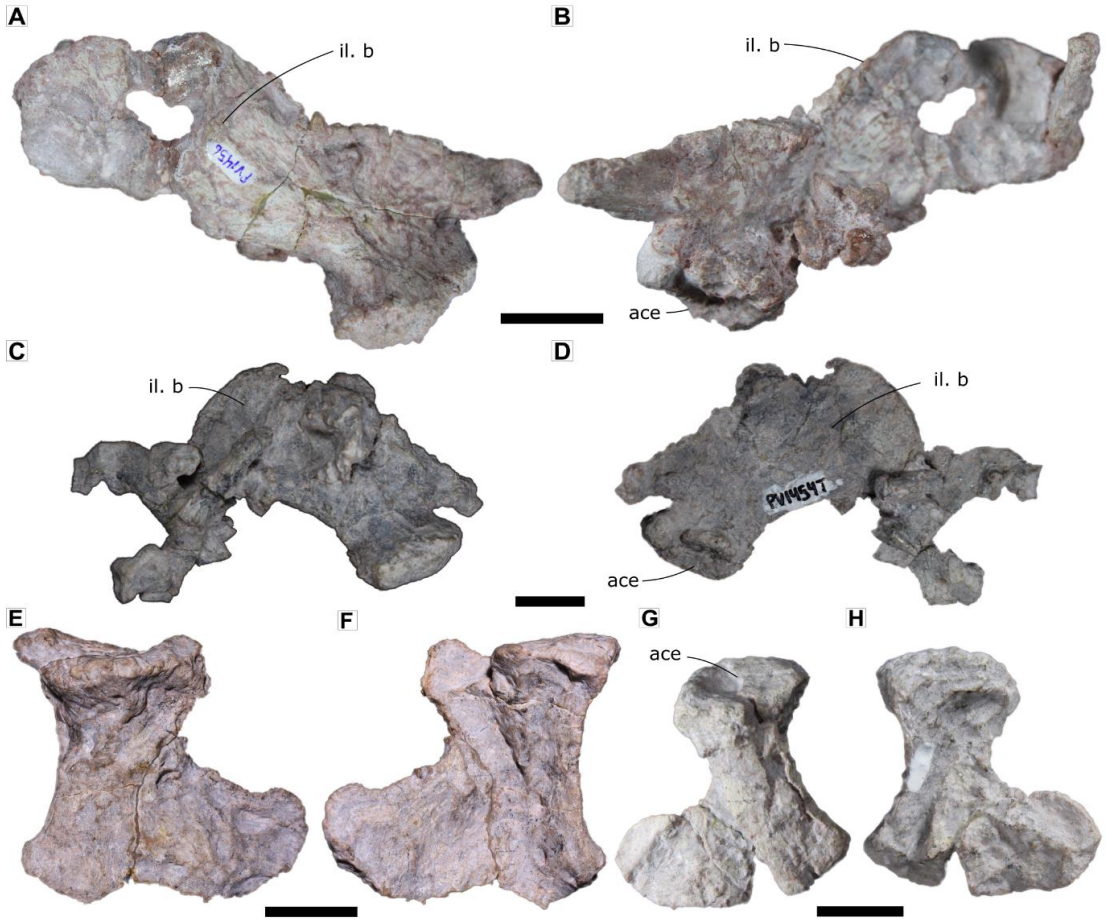


FIGURE 22 Ilia and ischia of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a,b) UFRGS-PV-1456-T right ilium in (a) lateral and (b) medial views; UFRGS-PV-1454-T right ilium in (c) lateral and (d) medial views; (e,f) UFRGS-PV-1450-T, right ischium in (e) lateral and (f) medial views; (g,h) UFRGS-PV-1451-T, left ischium in (g) lateral and (h) medial views. Abbreviations: ace, acetabulum; il.b, iliac blade; ob, obturador foramen. Scale bars equal to 20 mm.

Femur

Five femura are preserved, two left (UFRGS-PV-1421-T, TL = 106.4 mm, UFRGS-PV-1432-T, TL = 95.8 mm) and three right (UFRGS-PV-1423-T, TL = 84.6 mm; UFRGS-PV-1426-T, TL = 95.5 mm, UFRGS-PV-1427-T, TL = 96.9 mm). The specimen UFRGS-PV-1421-T is the largest specimen and was

sectioned for histological analysis by Botha-Brink *et al.*(2012, Fig. 23g-j). UFRGS-PV-1423-T is the smaller femur, with 84.6 mm of length and is associated with a fragment of a ?parietal and a conical teeth (canine or incisor).

The femur is a robust element with expanded proximal and distal ends (Fig. 23). It is mostly straight with an inflection at the level of the femoral head in most specimens; UFRGS-PV-1432-T is more curved than the other specimens. The head is rounded, oval but without a distinctive neck. The articular surface of the head has an irregular surface indicative of a cartilage cap. The major trochanter is continuous with the head by means of a ridge and forms a rounded edge (Fig. 23a,b,h). The intertrochanteric fossa is relatively broad and becomes deeper at the level of the femoral head. The lesser trochanter forms a small crest, slightly lower than the position of the major trochanter, and projects medioventrally. The shaft is oval in cross-section, being slightly flattened dorsoventrally. The distal portion of the femur is slightly transversely broad than the proximal end, with the tibial condyle more prominent that the fibular one. The intercondylar groove is deep and displaced to the lateral side of the distal end.

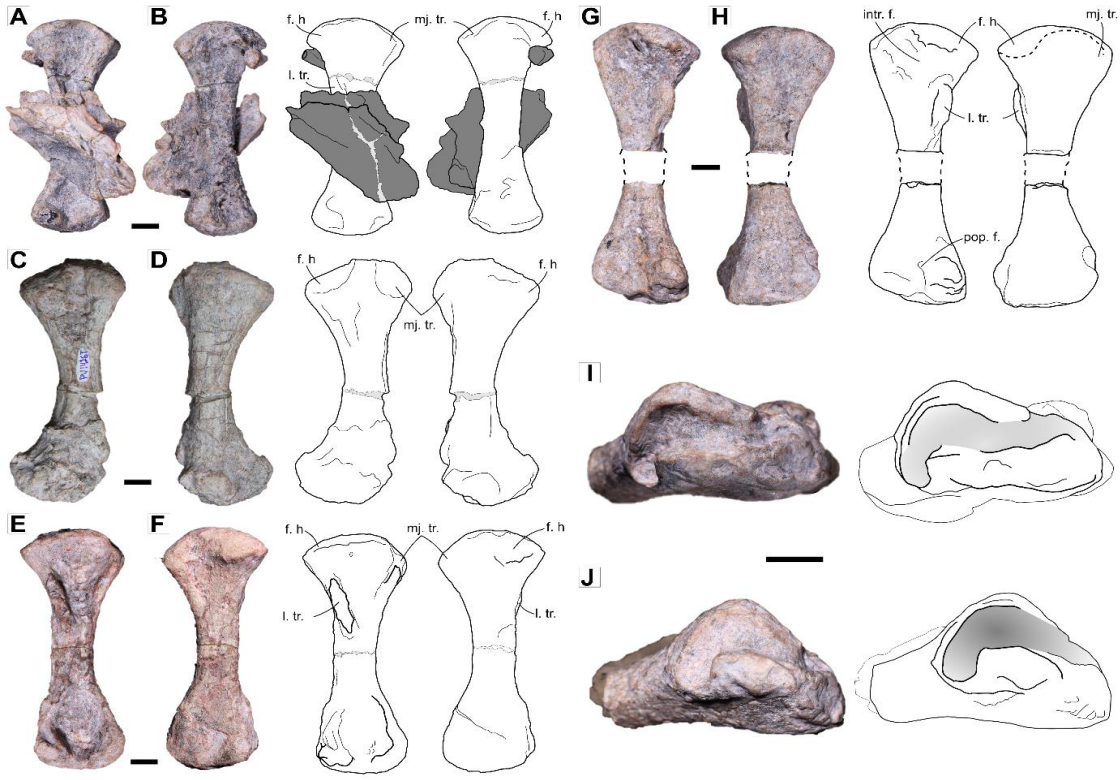


FIGURE 23 Femora of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. and interpretative drawings. (a,b) UFRGS-PV-1423-T, right femur in (a) posterior and (b) anterior views; (c,d) UFRGS-PV-1426-T, right femur in (c) posterior and (d) anterior views; (e,f) UFRGS-PV-1427-T, right femur in (e) posterior and (f) anterior views; (g–j) UFRGS-PV-1421-T. Left femur in (g) posterior, (h) anterior and (i,j) distal views, highlighting the excavation structure present in the specimen. Abbreviations: f.h, femoral head; l.tr, lesser trochanter; mj.tr, trochanter major; pop.f, popliteal foramen. Light gray areas indicate broken areas, and dark gray areas indicate associated bones. Scale bars equal to 10 mm.

Tibia.

Three tibias are preserved, two right (UFRGS-PV-1435-T; UFRGS-PV-1449-T) and one left (UFRGS-PV-1436-T). The tibia has a proximal that is more

expanded than its distal one, and a relatively narrow and flat shaft (Fig. 24a). The bone is arched with the medial border strongly concave. The proximal articular surface is oval and convex, with a rounded projection that is defined as the cnemial crest. The cnemial crest is well defined, and occupies about 1/3 of the proximal portion of the bone. It projects anterolaterally and limits a conspicuous fossa. The distal end is also oval and convex and has a fossa located proximal to it, on the lateral surface of the bone.

Fibula.

Only a single left fibula is preserved among the material (UFRGS-PV-1433-T). The fibula has a slender shaft and expanded proximal and distal ends; it is bowed laterally but in specimen UFRGS-PV-1433-T there seems to be some postmortem deformation. The proximal articular surface is triangular in shape and convex whereas the distal one is oval and slightly concave to flat, which defines the fibular facet for the astragalus and calcaneus. There is a shallow groove and ridge on its proximal third that corresponds to the fibular crest. An isolated tibia (UFRGS-PV-1436-T) and fibula (UFRGS-PV-1433-T) were articulated (Fig. 24d), and permit us to observe that the fibula is slightly shorter than the tibia.



FIGURE 24 Tibiae and fibulae of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. (a,b) UFRGS-PV-1436-T, left tibia in (a) posterior and (b) anterior views; (c,d) UFRGS-PV-1449-T, right tibia in (c) posterior and (d) anterior views; (e,f) UFRGS-PV-1433-T, left fibula in (e) medial and (f) lateral views; (g,h) articulated left tibia and fibula UFRGS-PV-1449-T and UFRGS-PV-1433-T in (g) posterior and (h) anterior views. Abbreviations: cc, cnemial crest; fc, fibular crest. Scale bars equal to 10 mm.

Pes

A block with semi-articulated pedal elements (UFRGS-PV-1478-T) is interpreted as belonging to the foot, possibly of the right side based on comparisons with *Exaeretodon argentinus* (Bonaparte, 1963b). It includes the metatarsal V (lacking its lateroproximal border) with two phalanges, the metatarsal IV (with its distal articular surface broken off), two middle phalanges and the ungueal of the digit III, and the middle and ungual phalanx of digit II (Fig. 25a-b). Based on this interpretation, portions of four fingers are preserved. The metatarsals are robust with expanded ends and a marked constriction in the shaft in metatarsal V. The phalanges are transversely broad, proximodistally short and slightly dorsoventrally flattened. The two ungueal phalanges are long, slightly curved and transversely narrow. Although the phalangeal formula cannot be established, it is probable that *Santagnathus* has three elements for digits II to V, as in other traversodontids (Bonaparte, 1963b; Hopson, 1995). Other isolated phalanges and a taphonomically deformed metatarsal are recovered in the sample (Fig. 25c-f).

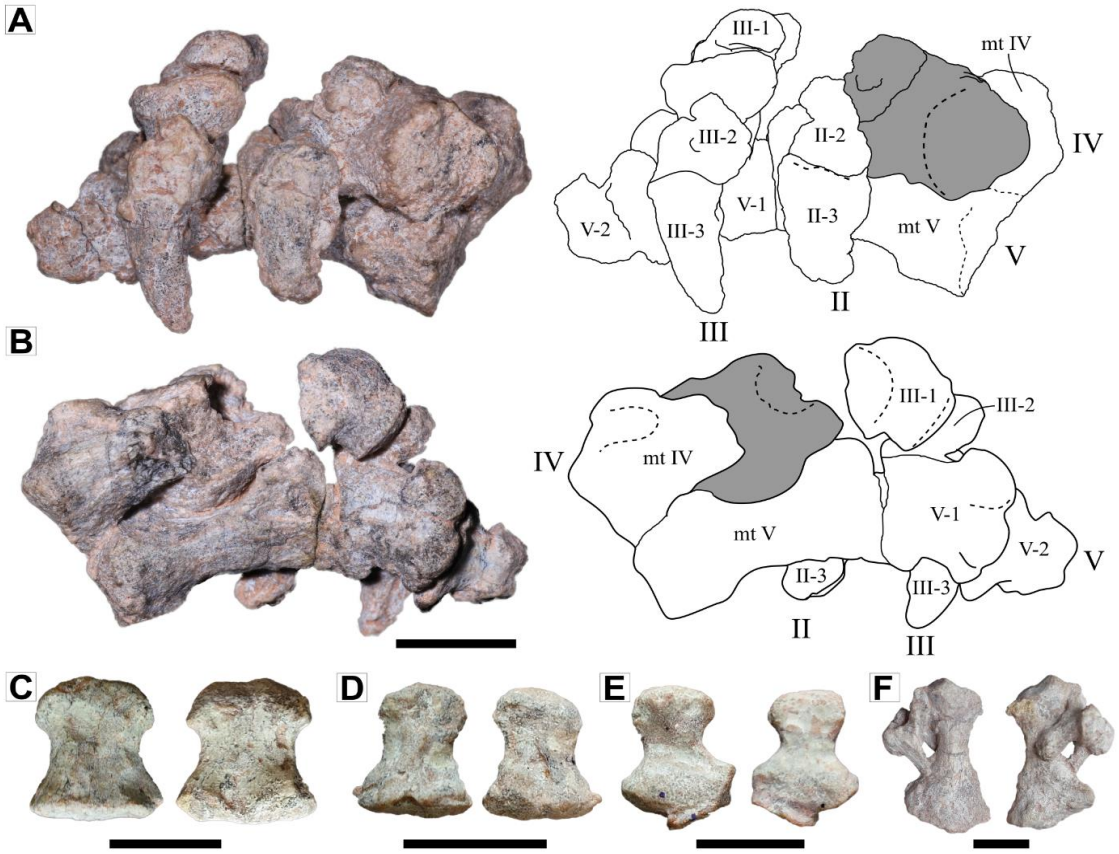


FIGURE 25 Semi-articulated pes (UFRGS-PV-1478-T) of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. and interpretative drawings. (a,b) UFRGSPV-1478-T, semi-articulated pes in (a) dorsal and (b) ventral views; (c,d) UFRGS-PV-1478-T, isolated phalanx and metatarsal. Abbreviations: II, digit 2; III, digit 3; IV, digit 4; V, digit 5; mt IV, metatarsal 4; mt V, metatarsal 5; the roman numerals represent the digit number and Arabic numerals represent the phalanx number. The dark gray area represents rock matrix. Scale bars equal to 10 mm.

4.3 Phylogenetic analysis

The cladistic analysis yielded four most parsimonious trees of 633 steps (Ci = 0.373 and Ri = 0.638) and the strict consensus tree is shown in figure 26. The strict consensus tree is nearly identical to that presented by Hendrickx *et al.*(2020). *Santagnathus mariensis* is grouped with *Siriusgnathus niemeyerorum*

within Gomphodontosuchinae and both as sister taxons of *Exaeretodon riograndensis*, highlighting the close relationships among these three taxa, but with a low Bremer support (= 1). The relationships among traversodontids are better defined in the data matrix of Hendrickx *et al.*(2020) than in previous ones (*e.g.* Melo *et al.*2017; Schmitt *et al.*2019) with well supported clades such as Gomphodontosuchinae (Bremer = 5), Massetognathinae (Bremer = 3) and Neogomphodontia (Bremer = 4), as the result of a significant addition of dental characters that tends to constrain gomphodont clades with diagnostic postcanine morphologies.



FIGURE 26 Strict consensus tree of four most parsimonious trees of 633 steps (Ci = 0.373 and Ri = 0.638) resulting from the analysis with a data matrix from Hendrickx *et al.*(2020). The numbers in the nodes indicate the Bremer support, nodes without a number Bremer = 1. The numbers inside circles represent clades (sensu Hendrickx *et al*., 2020): (1) Cynognathia; (2) Gomphodontia; (3) Diademodontidae; (4) Neogomphodontia; (5) Sinognathinae; (6)

Traversodontidae; (7) Traversodontinae; (8) Massetognathinae; (9) Arctotraversodontinae; (10) Gomphodontosuchinae.

5. DISCUSSION

5.1. Ontogenetic stage of the specimens and taxonomy

Based on the histological study of a humerus (UFRGS-PV-1422-T) and a femur (UFRGS-PV-1421-T) assigned to *Santagnathus*, Botha-Brink *et al.*(2012) pointed out that the individuals were actively growing at the time of their death, due to the absence of growth marks and high vascular density of the cortex. The studied femur represents the largest one within the sample (TL = 106.4 mm) and can probably be related to the holotype, which has one of the largest jaw (*i.e.*, 100.2 mm in length). In addition, Botha-Brink *et al.*(2012) suggested that the sampled specimens may belong to a large-sized “species”, similar to *Exaeretodon* and other gomphodontosuchine cynodonts. Further, the two smallest jaws of *Santagnathus* have a size similar to that of a juvenile specimen of *E. riograndensis* (UFRGS-PV-1160-T), with ~87.7 mm of total length (Fig. 27). As a consequence, the sizes of the studied bones, together with the histological analyses of long bones (Botha-Brink *et al.*2012) suggest that the fossil association encompasses two size classes, representing juvenile and subadults individuals, that have not reached their maximum size.

In traversodontids whose growth series is relatively well known (*e.g.* *Massetognathus*, Abdala and Giannini, 2000; *Exaeretodon*, Abdala *et al.*2002, Liu, 2007, Wynd *et al.*2022; *Andescynodon*, Liu and Powell, 2009; and *Dadadon*, Kammerer *et al.*2012), some ontogenetic changes were described,

namely: The reduction of the number of postcanines, the length of the palate, orbits and the basicranium and the increase of the the temporal region length and the height of the zygomatic arches, in *E. argentinus* (Wynd *et al.*2022), the presence/absence of the parietal foramen and the increase of the number of postacanines in *Massetognathus* sp. (Abdala and Giannini, 2000), the increase of the height of the canines in *Andescynodon* (Liu and Powell, 2009), increase of the length of the snout and the size of the temporal fenestra, reduction of the size of the orbits and the increase of the number of postcanines in *Dadadon* (Kammerer *et al.*2012).

Santagnathus mariensis and *Siriusgnathus niemeyerorum* were erected on the basin of a combination of character-states, with at least one autapomorphy in the latter taxon (*i.e.*, only two upper incisors). Some others traits mentioned in the diagnosis of *S. niemeyerorum* still deserve more scrutiny about how they can be affected during ontogeny. In this sense, some comparisons were made among gomphodontosuchines and other traversodontids focusing on the suborbital process of jugal, a notable trait among the Gomphodontosuchinae. Additionally, a comparison on the variation of tooth morphology of gomphodontosuchines is made.

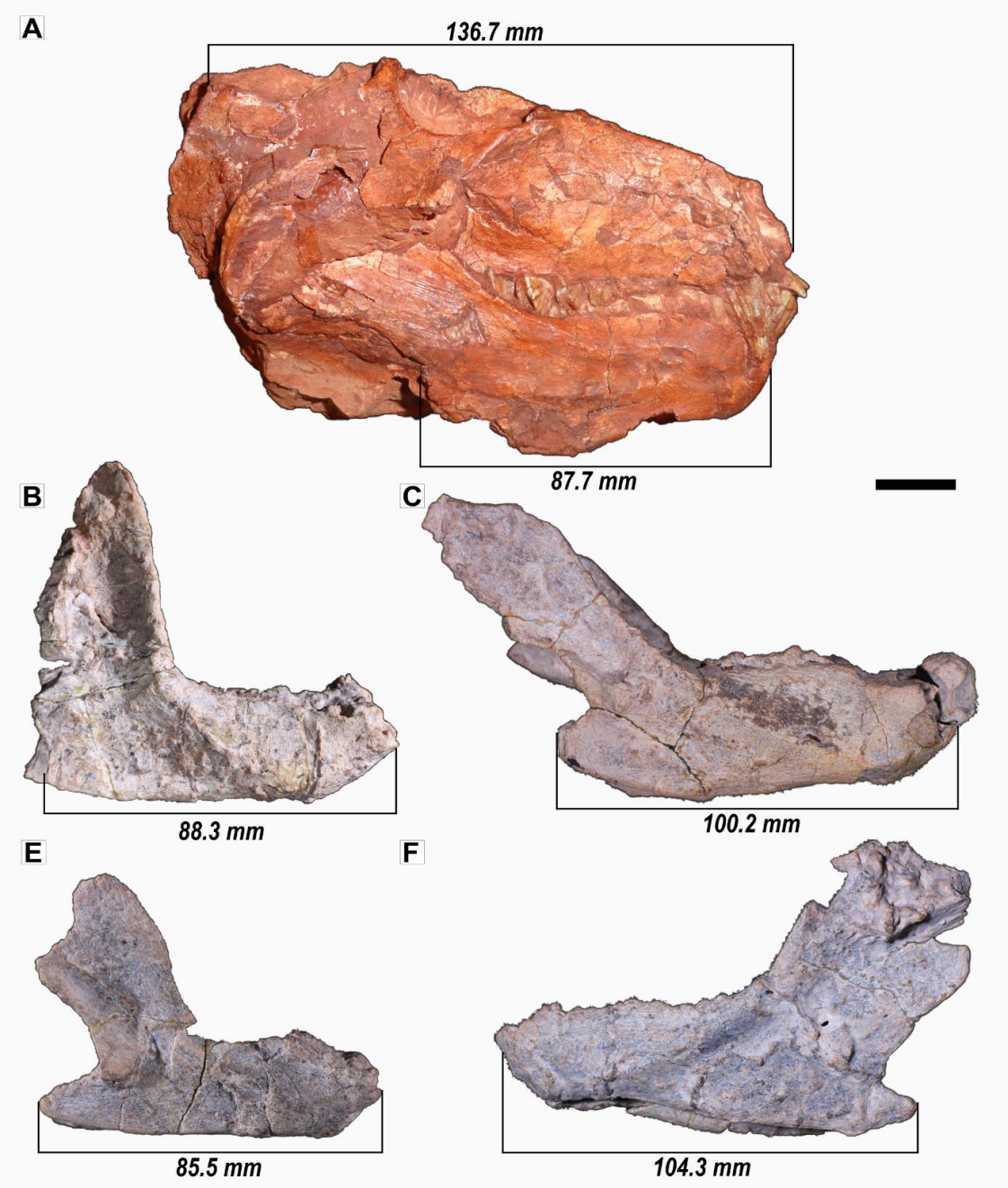


FIGURE 27 Comparisons between the size of the lower jaws of a juvenile *Exaeretodon riograndensis* UFRGS-PV-1160-T (a) and *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1416-T (b); UFRGS-PV-1419-T (c); UFRGS-PV-1418-T (d) and UFRGS-PV-1417-T (e). Scale bar equals to 20 mm.

a) Suborbital process of jugal

The suborbital process of jugal is incipient in all specimens of *S. niemeyerorum* and *Santagnathus mariensis,* being only a dorsoventral development of the jugal forming an convexity whereas it consists in *Exaeretodon riograndensis* of a ventrally well projected process (Fig. 28). At first, this could represent an important feature to differentiate the two former genera with the latter one; but this structure has a high variability in this structure among the species and individuals. In general, specimens of *Exaeretodon* have a well-developed process with the same morphology in juveniles and adults, as visible in UFRGS-PV-1160-T (a juvenile specimen with 143 mm of BL, Fig. 28g), in MCP-1522-PV (holotype of *E. riograndensis* with 225 mm of BL, Fig. 28e), and in several specimens (MCP-2361-PV, and 0227, UFRGS-PV-0808-T, CAPPA/UFSM 1161). Otherwise, in other specimens of *E. riograndensis* (*e.g.*, MCP-3843-PV juvenile and UFRGS-PV-0715-T, CAPPA/UFSM 0030, MACN-PV 18125 and MACN-Pv 18200 adults) there are differences in this structure, varying from more flattened processes to an apparent absence. This condition is more visible in specimens from Argentina, varying from a slightly developed process to well developed rounded process, such as in the holotypes of *Proexaeretodon vincei* (PVL 2565, Fig. 28c), '*Ischignathus sudamericanus'* (PVL 2564) and '*Exaeretodon frenguellii'* (PVL 2109), all considered to be junior synonym of *E. argentinus* (Liu, 2007; Liu and Abdala, 2014).

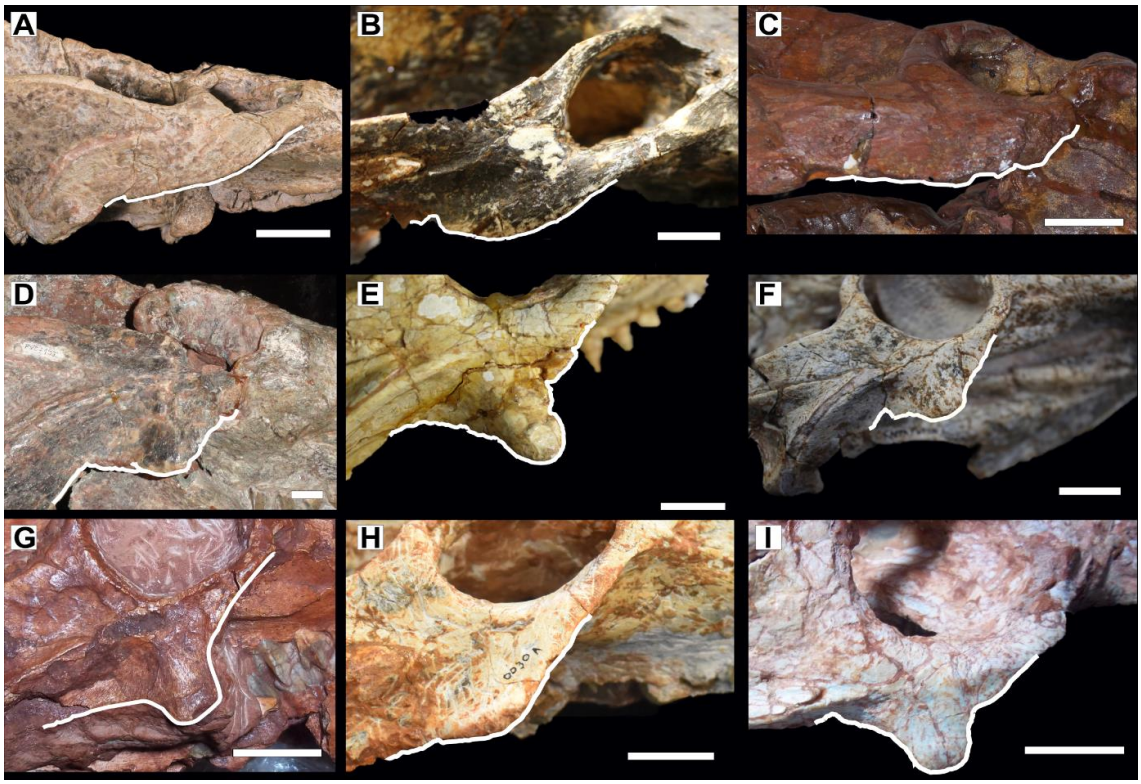


FIGURE 28 Descending process of the jugal in Gomphodontosuchinae cynodonts showing the diversity of patterns and the plasticity of this structure. (a) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov., UFRGS-PV-1419-T, 169.6 mm of basal length (BL), mirrored image; (b) *Siriusgnathus niemeyerorum*, holotype CAPPA-UFSM 0032, 222 mm of BL; (c) *Proexaeretodon vincei*, holotype PVL 2565, ~260 mm of BL; (d) *Exaeretodon riograndensis* UFRGS-PV-0715-T, 251 mm of BL; (e) *E. riograndensis* holotype MCP-1522-PV, 225 mm of BL; (f) *E. riograndensis* CAPPA-UFSM 0227, 176 mm of BL; (g) *E. riograndensis* UFRGS-PV-1160-T, 143 mm of BL, mirrored image; (h) *E. riograndensis* CAPPA-UFSM 0030, 222 mm of BL; (i) *E. riograndensis* UFRGS-PV-1161-T, cranium missing the temporal region. Scale bars equal to 20 mm.

If we accept the synonymy of these Argentinean taxa, the morphological variation of the descending process of jugal may represent intraspecific

variation within the genus *Exaeretodon*. However, some referred specimens, such as the holotype of *Proexaeretodon vincei*, have other distinctive traits and may represent valid taxa (see below). This also raises the possibility that the Brazilian specimens lacking the well-developed descending process of the jugal and assigned to *Exaeretodon* may also represent interspecific variation, an hypothesis that needs to be tested in future works and should be interpreted with caution amongst gomphodontosuchines. Outside Gomphodontosuchinae, the variation of the morphology of the descending process of the jugal is also considerable (*e.g.*, Abdala and Damiani, 2004; Schmitt *et al.*2019), showing that this structure can be morphologically variable and need to be evaluated with caution in phylogenetic analyses. The available material of *Santagnathus* as well as the known skulls of *Siriusgnathus* (CAPPA/UFSM 0032, CAPPA/UFSM 0260) do not have a “ball-shaped” jugal process.

b) Dentition

One of the most diagnostic features of traversodontid cynodonts is the morphology and number of the teeth, the upper ones in particular. The presence of four upper incisors represents the plesiomorphic condition in traversodontids (*e.g. Massetognathus*, *Luangwa*, *Santacruzodon*, *Scalenodon*), and three upper incisors in more derived taxa (*e.g. Exaeretodon*, *Protuberum*, *Scalenodontoides*), a condition convergently present in *Pascualgnathus* and *Mandagomphodon attridgei*. A conspicuous trait in *S. niemeyerorum* is the presence of only two upper incisors (Pavanatto *et al.*2018; Miron *et al.*2020), apparently exclusive to this species among traversodontids. At the moment, all specimens of *S. niemeyerorum* which preserve premaxillae have two upper

incisors, but the lower incisors vary from two to three (Pavanatto *et al.*2019, Miron *et al.*2020). Based on this, *S. niemeyerorum* can be distinguished from other traversodontids by the presence of only two upper incisors.

The number of upper incisors is unknown in the holotype of *Proexaeretodon vincei* whereas the holotype of '*Ischignathus sudamericanus'* seems to have two upper incisors in the left premaxilla (PVL 2564; *contra* Bonaparte, 1963c; a third alveolus with a particularly small incisor is not obvious at all in the original material. However, this taxon is considered as a junior synonym of *Exaeretodon argentinus*; see Liu, 2007 and Wynd *et al.*2022).

The canines usually have a similar morphology in traversodontids, with their size being the most variable trait. They are particularly large in *Exaeretodon* and *Siriusgnathus*, being larger than the incisors. This plesiomorphic condition does not occur in *Santagnathus*, in which the alveoli of both incisors and canines have similar size (see *Upper dentition*). The size of the canine alveolus, based on the CBL and CBW, is more than 2.5 times larger than the alveolus of the I1 in the holotype of *Siriusgnathus* (varying from 2.56 to 2.82). In the holotype of *E. riograndensis* (MCP-1522-T) the canine alveolus is more than 2 times bigger than the I1 (varying from 1.58 to 2.54), whereas in *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T) the canine/incisive alveoli ratio varies from 1.39 to 1.53 than the I1 (Table 3). Larger canines are, however, expected to be present in larger specimens of *Santagnathus* based on the histological studies on long bones (Botha-Brink and Abdala, 2012).

TABLE 3 Comparisons of measurements of the upper incisors and canines of *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA-UFSM-0032), *Exaeretodon riograndensis* (MCP-1522-T) and *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T).

Species/Specimen	Tooth	CH	CBW	CBL	CBR
S. niemeyerorum CAPPA-UFSM-0032-T (BL = 222 mm)	Left I1	16.2	6.7	6.6	1.015
	Left I2	13.0	8.1	7.2	1.125
	Left C	32.0	17.9	18.2	0.984
	Right I1	17.9	6.3	7.2	0.875
	Right I2	*	6.7 *	10.4 *	0.644
	Right C	37.8	17.8	18.5	0.962
E. riograndensis MCP-1522-T (BL = 225 mm)	Left I1	13.7	6.2	7.3	0.849
	Left I2	16.9	6.9	8.5	0.812
	Left I3	6.5 **	5.3 **	5.7 **	0.930
	Left C	30.4	13.7	11.6	1.181
	Right I1	18.0	5.1	7.7	0.662
	Right I2	20.3	6.0	9.1	0.659
	Right I3	7.7 **	4.7 **	5.8 **	0.810
	Right C	34.7	13.0	12.3	1.057
Santagnathus mariensis UFRGS-PV-1419-T (BL = 169 mm)	Left I1	*	5.1	5.3	0.962
	Left I2	*	5.1 *	5.9 *	0.864
	Left I3	*	5.2 *	4.3 *	1.209
	Left C	*	7.5	7.4	1.014
	Right I1	*	4.7	4.9	0.959
	Right I2	*	5.2 *	4.8 *	1.083
	Left I3	*	4.8 *	4.5 *	1.067
	Right C	*	7.7	7.5	1.027

The morphology of the postcanine teeth of *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T), *S. niemeyerorum*, and *E. riograndensis* is very similar (Fig. 29). Pavanatto *et al.*(2018) described two features differing between *S. niemeyerorum* and *E. riograndensis*: a less pronounced shouldering, due to the more labially positioned labiomesial accessory cusp (lamc) and labiodistal accessory cusp (ladc). *Santagnathus mariensis* shares these two traits with *S. niemeyerorum*.

Considering the lack of studies on ontogenetic changes in the postcanine morphology of *Exaeretodon* spp. and *Siriusgnathus*, the wear and the minor differences they have in the morphology of their upper postcanines, these species cannot be clearly differed only on the basis of the postcanine teeth, a common practice in cynodont taxonomy. In addition, Miron *et al.*(2020) discuss the similarity of the incisors of *Siriusgnathus* and *E. riograndensis* based on new specimen of *Siriusgnathus*, and concluded that the incisors of these two species cannot be unambiguously differentiated.

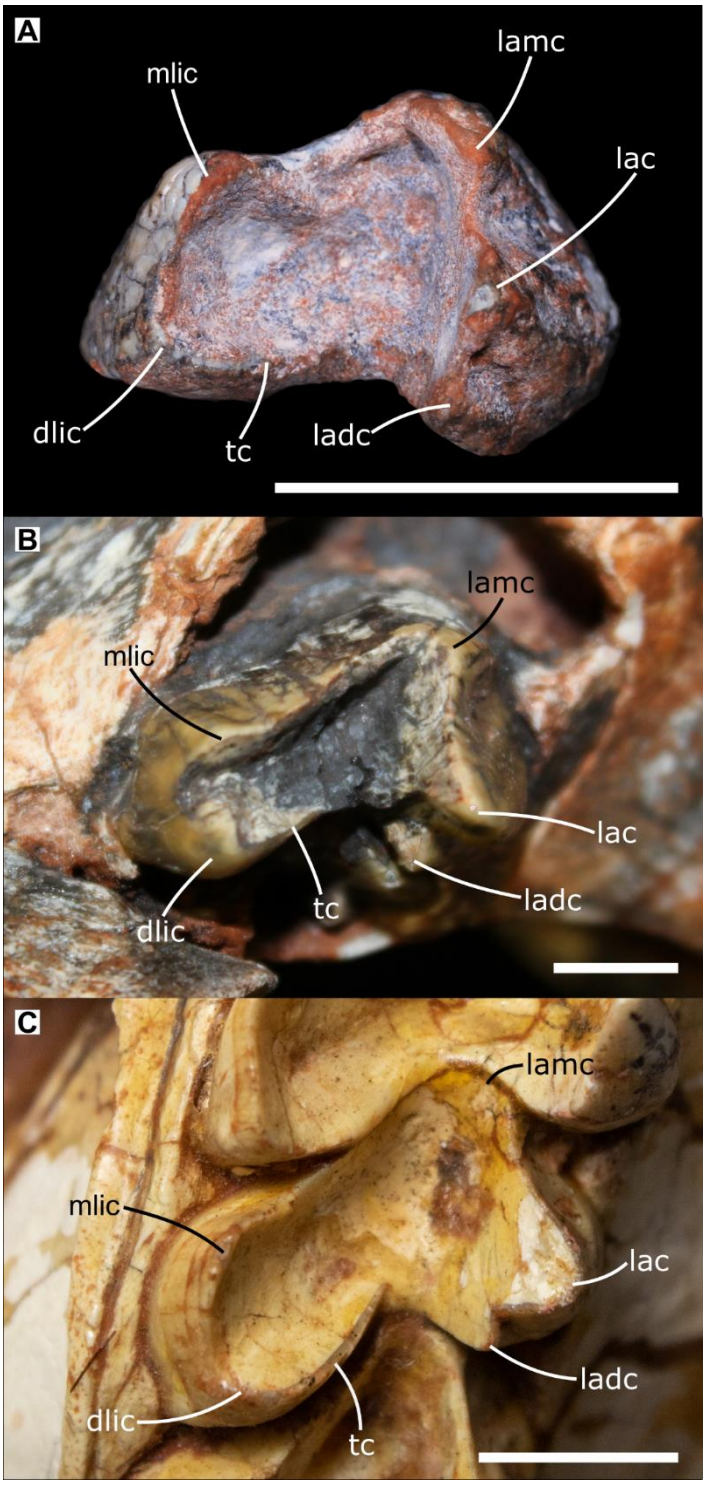


FIGURE 29 Left upper postcanine teeth of (a) *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. UFRGS-PV-1419-T; (b) *Siriusgnathus niemeyerorum* CAPPA/UFSM 0032; (c) *Exaeretodon riograndensis* MCP-1522-PV. Abbreviations: mlic, mesial lingual cusp; dlic, distal lingual cusp; ob, oclusal basin; tc, transverse crest;

lamc, labiomesial accessory cusp; lac, labial cusp; ladc, labiodistal accessory cusp. Scale bars equal to 10 mm.

c) Other skeletal traits

As previously mentioned, *Santagnathus* has a bauplan similar to that of *Siriusgnathus* and *Exaeretodon*. The morphology of the preserved postdentary bones and the proximal half of the stapes do not differ from those described for *Exaeretodon* (*e.g.*, Gaetano and Abdala, 2015). However, the retroarticular process is relatively small in *Santagnathus* when compared with *E. riograndensis*. The stapes show considerable intraspecific variations in traversodontids, especially in *Exaeretodon argentinus* (Gaetano and Abdala, 2015). The preserved portion of the stapes of *Santagnathus* seems to be more robust than in *Exaeretodon argentinus*, with a marked process on the anterior crus that is not observed in the Argentinean taxon. The stapes of *Siriusgnathus* is yet unknown.

Regarding the postcranium, it has a general robust aspect as in *Exaeretodon*, differing from other non-gomphodontosuchines traversodontids, such as *Pascualgnathus* and *Massetognathus* (Bonaparte, 1966c; Jenkins, 1970, Pavanatto *et al.*2015).

The juvenile and subadults specimens of *Santagnathus* have similar morphologies, although not much can be said on the ontogenetic changes occurring in this taxon due to the incompleteness of the available material and the lack of associated bones. The most conspicuous difference related to ontogeny in *Santagnathus* is the development of the olecranon process of the ulna, which is rounded in small individuals and more dorsally projected in larger

ones. This indicates a considerable enlargement of the extensor muscles during ontogeny. The development of the olecranon process of the ulna is conspicuous in larger specimens, as occurs in *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963b).

Although poorly preserved, the ilium of *Santagnathus* is very similar to that of *Exaeretodon*, with the typical enlargement of the anterior iliac blade and reduction of the posterior portion, resembling the condition of more derived non-mammaliaform probainognathians (Guignard *et al.*2008). The ungual phalanges of *Santagnathus* are considerably longer and narrower than in *Exaeretodon*, but further studies on the anatomy of these elements are needed to evaluate their phylogenetic and ecological significance.

The presence of three genera with a similar bauplan within a particularly short amount of time during the late Carnian is justified by a combination of features clearly differentiating each taxon and mentioned in the Diagnosis section of *Santagnathus*. This differential diagnosis for *Santagnathus* is not found in any other known traversodontids. Nonetheless, a better knowledge of their anatomy as well as a higher number of specimen and stratigraphically controlled collections are mandatory to improve the alfa taxonomy of these closely related taxa.

5.2 Biostratigraphy

In the last years the faunal composition and number of fossiliferous outcrops of the *Hyperodapedon* AZ of the Candelária Sequence in southern Brazil were considerably improved (see Schultz *et al.*2020 and references therein). Furthermore, a predominance of *Hyperodapedon* in some outcrops and the dominance of *Exaeretodon* in others was noted, suggesting that they

may represent different faunal associations within the classical *Hyperodapedon* AZ (*e.g.*, Langer *et al.*2007; Oliveira and Schultz, 2007; Horn *et al.*2011; Schultz *et al.*2020). To this scheme, the restriction of *Siriusgnathus* to two outcrops coupled with a distinctive fauna (*e.g.*, the cynodont *Agudotherium*; Stefanello *et al.*2020) lacking rhynchosaurs was considered as indicative of a younger age than the *Hyperodapedon* AZ, possibly part of the *Riograndia* AZ (Miron *et al.*2020; but see discussions in Marsola *et al.*2018b, Martinelli *et al.*2021 and Schultz *et al.*2020). The occurrence of *Santagnathus* in the outskirts of Santa Maria city, in a region considered as the classical levels of the *Hyperodapedon* AZ, with a predominance of *Hyperodapedon* (*i.e.*, older levels) suggests that a non-*Exaeretodon* traversodontid, with a similar bauplan to *Exaeretodon* and *Siriusgnathus*, occurs in the older levels of this AZ. At present, the distribution of *Santagnathus* is restricted to its holotype locality but its association with the rhynchosaur *Hyperodapedon* sp. in the assemblage confirms its assignment to the *Hyperodapedon* AZ.

4.3 The case of *Proexaeretodon vincei* Bonaparte, 1963

Proexaeretodon vincei was described by Bonaparte (1963a) based on an incomplete skull discovered in the Ischigualasto Formation, San Juan province, Argentina. The only known specimen of *P. vincei* is the holotype PVL 2565 (Bonaparte, 1963a), which consists of a partial skull lacking the tip of the snout and part of the anterior portion of the right maxilla, part of the right orbital edge and the right zygomatic arch, the middle and posterior portions of the left zygomatic arch (which is reconstructed with plaster), the posterior part of the parietal crest and most of the basicranium and occipital plate. Bonaparte

(1963a) differentiated this taxon from other traversodontids known at the time based on a proportionally shorter secondary palate than in *Exaeretodon*, the lack of postcanine teeth placed medial to the subtemporal fenestra, and a sigmoid upper postcanine tooth row (Bonaparte, 1963a). The secondary palate seems to be incomplete, but occupies ~50% of the extension of the portion between the anterior border of the premaxilla and the posterior limit of the pterygoid wings, whereas in *Exaeretodon*, the secondary palate occupies between 67% and 70% of this area. Also, in '*Proexaeretodon'*, the posterior limit of the maxillary tooth row does not pass the anterior limit of the subtemporal fossa differing from *Exaeretodon* in which the tooth rows surpass it, with one or two teeth beyond the limit of the fossa.

One of the most conspicuous features of *Proexaeretodon vincei* is the poorly developed descending process of the jugal which strongly differs from the well-developed condition seen in most *Exaeretodon* specimens. The lack of this typical process of *Exaeretodon* is a conspicuous trait recently highlighted in traversodontids from the late Carnian *Hyperodapedon* Assemblage Zone of Brazil, with the description of *S. niemeyerorum* (Pavanatto *et al.*2018; Miron *et al.*2020) and the new taxon studied here.

Proexaeretodon vincei is currently treated as a synonym of *Exaeretodon argentinus*, as suggested by Hopson and Kitching (1972) that synonymized '*P. vincei*' and '*Exaeretodon frenguellii*' with *E. argentinus*. Later, Battail (1991) proposed a new combination, considering the species *vincei* as valid, within the genus *Exaeretodon*. In the revision of Traversodontidae, Liu and Abdala (2014) followed the proposal of Hopson and Kitching (1972). After these approaches, no other review or study considered '*P. vincei*' as a valid taxon.

We constructed the Table 4 in order to summarize the comparisons of key features of *Proexaeretodon* and other closely related traversodontids of coeval times from Argentina and Brazil. These comparisons highlight traits of *Proexaeretodon* that are not present in *Exaeretodon* spp. and some of them were used as part of the character complex to create new taxa, such are the cases of *Siriusgnathus* and *Santagnathus*.

Due to the set of features that can differentiate this species from *Exaeretodon* spp., *Siriusgnathus* and *Santagnathus* (see Table 4), we consider *P. vincei* as valid. Nonetheless, we are aware that a deep revision and stronger evidences are needed to support or reject the synonymy of these taxon. Also, it is mandatory to compare the holotypes of *P. vincei* and *I. sudamericanus* (Bonaparte, 1963c) to discard the possibility that both belong to the same taxon. It is also important to review the collections of traversodontids from the Ischigualasto Formation in order to enlarge the number of individuals of this conflictive taxon that seem to be putatively distinctive of *Exaeretodon*. However, it is mandatory to highlight the fact that the traversodontid diversity in the Ischigualasto Formation is indeed higher than currently represented, an assertion supported by the diversity in coetaneous faunal assemblage of southern Brazil.

TABLE 4 Morphological comparisons between *Santagnathus mariensis*, *Siriusgnathus niemeyerorum*, *Exaeretodon riograndensis* and *Proexaeretodon vincei*.

	Santagnathus mariensis	*Siriusgnathus niemeyerorum*	*Exaeretodon riograndensis*	*'Proexaeretodon vincei'*
Snout (preorbital region) in relation to temporal region	snout is bigger	almost equal	snout is bigger	almost equal
Postemporal bar in relation to the anterior margin of the suborbital fenestra (in ventral view)	anterior (but visible in ventral view)	anterior (not visible in ventral view)	posterior (visible in ventral view)	posterior (visible in ventral view)
Shape of the postorbital bar	posteriorly curved	almost straight	posteriorly curved	slightly posteriorly curved
Interorbital depressions, formed by the overlapping of the postorbital on the prefrontal	less developed	less developed	well developed	well developed
Suborbital process of jugal	incipient	incipient	well-developed process	incipient
Anterior extension of the zygomatic process of squamosal	almost at the level of the postorbital bar	does not reach the postorbital bar	reaches the postorbital bar	does not reach the postorbital bar
Contact between the zygomatic process of the squamosal and the jugal	flat and smooth	flat and smooth	forms an conspicuous longitudinal crest	flat and smooth
Dorsoventral crest in the zygomatic process of squamosal	absent	tenuous	well developed	?
Lambdoidal crest in dorsal view	deep and convex	less convex	deep and convex	?
Basicranium anteroposterior length	short (19% of BL)	short (18,4% of BL)	long (23,11% of BL)	long (23,97% of BL)
Ventral portion of the posteriormost region of the jugal (laterally)	dorsoventrally developed	dorsoventrally narrow	dorsoventrally developed (quadrangular)	dorsoventrally narrow*
Pterygoid wings	posteriorly projected	slightly projected	dorsoventrally narrow	?
Posterior margin of the orbital floor	flat	forms a crest	flat	flat
Extension of secondary palate in relation to anterior limit of orbit	almost equal	posterior	almost equal	anterior
Extension of the coronoid process	covers the last two pc	covers the last pc	covers the last two pc	?
Position of the masseteric fossa	to the level of 8th pc	to the level of the 5th pc	to the level of the 2nd-3rd pcs	?
Number of upper incisors	3	2	3	3
Number of lower incisors	3	2 or 3	3	?
Number of upper postcanines	9	8 plus 1	5 to 6 in adults	10
Number of lower postcanines	9	7-8	6-8	?
Overall morphology of the firsts upper postcanine teeth	triangular	triangular	quadrangular	triangular



FIGURE 30 Restoration of a *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov. association in life, by Sérgio Lages.

6. CONCLUSION

We describe here a new traversodontid cynodont, namely *Santagnathus mariensis*, based on several specimens from a single outcrop referred to the Late Carnian *Hyperodapedon* AZ of the Candelaria Sequence at Santa Maria Supersequence, Rio Grande do Sul, Brazil (Fig. 30). The Brazilian traversodontid cynodonts *Santagnathus mariensis*, *Siriusgnathus niemeyerorum*, and *Exaeretodon riograndensis* have a similar bauplan and can be solely differentiated by a combination of traits, such as the proportion between the temporal and preorbital regions, suborbital process of jugal and lambdoidal crest form (see Diagnosis section). Given this, only deeper studies, further materials, and stratigraphically controlled excavations will permit to evaluate if the differences among *Santagnathus*, *Exaeretodon* and *Siriusgnathus* can be related to sexual dimorphism or intraspecific variations. The stratigraphic distribution of these cynodonts in Brazil is still unresolved, considering that lateral correlations of most of the Triassic outcrops bearing faunal components of the *Hyperodapedon* AZ is not possible and thus biostratigraphy becomes the main tool for addressing this problem.

The same problematic scheme on taxonomy can be applied to several specimens of *Exaeretodon* from the Ischigualasto Formation (Argentina), most of the classical ones with no controlled stratigraphic position (*e.g.*, Cabrera, 1943; Bonaparte, 1962, and several specimens housed in Argentinean collections). Thus, the revision of already collected and studied specimens (*e.g.*, Bonaparte, 1963b, 1966a) coupled with new materials will also be important to address the Argentinean situation. Our preliminary investigation on *Proexaeretodon vincei* indicates that this taxon may be valid.

Acknowledgements

We thanks to the collections curators that allowed us to visit and study the specimens used in the comparisons, Leonardo Kerber, Rodrigo Müller and Flavio Pretto (CAPPA/UFSM), Marco Brandalise de Andrade (MCP), Ana Maria Ribeiro and Jorge Ferigolo (MCN), and Jaime Powell†, Pablo Ortiz, Rodrigo González and Fernando Abdala (PVL). We thank Pedro H. M. Fonseca, Tomaz P. Melo and Voltaire D. Paes Neto for comments and discussions that greatly improved this manuscript, and Sergio Kaminski for discovering the specimens here studied and to donate them to the UFRGS (Porto Alegre). The Serpal Clínica de Diagnóstico helped us with the CT scans. We especially thank Luiz Flavio Lopes for the photographs of the UFRGS specimens used in this contribution and Sérgio Lages for the kindly development of the paleoart of figure 30. The phylogenetic analysis was performed with TNT v.1.5, a program made freely available through the Willi Hennig Society. Finally, we thank to Christophe Hendrickx, Fernando Abdala and Jun Liu for the comments and suggestions that greatly improved the manuscript.

Funding

This work was supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) Finance Code 001 [MRS, Grant PROEX 88882.345539/2019-01; JFLK, Grant PROEX 88887.815234/2023-00]; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Brasil [CLS, Grant 311251/2021-8; MBS, Grant 307938/2019-0]; FAPERJ [MBS, Grant E-26/010/002540/2019; E-26/201.066/2021]; CONICET [AGM],

Paleontological Society International Research Program (PalSIRP) 2016/2017 and 2018 [AGM], Ginko Foundation [AGM] and PICT 2020-SERIEA-01498 [AGM].

Competing interests

The authors declare no competing financial interests.

Conflict of interest disclosure

The authors declare there are no conflicts of interests.

Data availability statement

The codification for the taxon used in the Phylogenetic analysis is available in the Supplementary File 1.

ORCID

Mauricio R. Schmitt https://orcid.org/0000-0002-4235-9180

Agustín G. Martinelli https://orcid.org/0000-0003-4489-0888

João F. L. Kaiuca https://orcid.org/0009-0008-7241-1016

Cesar L. Schultz https://orcid.org/0000-0001-7121-0409

Marina B. Soares https://orcid.org/0000-0002-8393-2406

7. REFERENCES

Abdala, F., Barberena, M.C., Dornelles, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. Journal of Vertebrate

Paleontology 22 (2), 313-325. DOI: 10.1671/0272-4634(2002)022[0313:ANSOTT]2.0.CO;2

Abdala, F., Neveling, J. and Welman, 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.

Abdala, F., Ribeiro, A.M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 286, 202-217. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.01.01

Abdala, F., Gaetano, L.C. 2018. The Late Triassic record of cynodonts: Time of innovations in the mammalian lineage. In: Tanner, L. H. (ed.) The Late Triassic World. Topics in Geobiology, 46:407-445. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_11

Abdala, F., Gaetano, L.C., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Hancox, P.J., Rubidge, B.S. 2020. Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the group. Journal of South American Earth Sciences, 104, 102884. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102884

Andreis, R.R., Bossi, G.E., Montardo, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 31, 1980, Balneário Camboriú. Anais. Florianópolis: Sociedade Brasileira de Geologia, 2, 659-673.

Battail, B., 1991. Les cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogénie. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4ème sér. C, 13, 17–105.

Benton, M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. Science, 268, 52-58.

Beltrão, R., 1965. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. Boletim do Instituto de Ciências Naturais da Universidade Federal de Santa Maria, 2, 111p.

Bonaparte, J. F. 1963a. Un nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, *Proexaeretodon vincei* n. gen., n. sp. Acta Geológica Lilloana, 4, 129-133.

Bonaparte, J. F. 1963b. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. Acta Geológica Lilloana, 4, 5–53.

Bonaparte, J. F. 1963c. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, Argentina. Acta Geológica Lilloana, 5, 111-128.

Bonaparte, J.F. 1966a. Sobre las cavidades cerebral, nasal y otras estructuras del cráneo de *Exaeretodon* sp. (Cynodontia-Traversodontidae). Acta Geológica Lilloana, 8, 5–31.

Bonaparte, J.F. 1966b. Sobre nuevos terápsidos triásicos hallados en el centro de la Provincia de Mendoza, (Therapsida Dicynodontia y Cynodontia). Acta Geológica Lilloana, 8, 95–100.

Bonaparte, J.F. 1966c. Una nueva “fauna” Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. Ameghiniana, 4, 243-296.

Bonaparte, J.F., Barberena, M.C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). Journal of Paleontology, 49(5), 931-936.

Bonaparte, J.F., Barberena, M.C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 156(1), 59-80.

Bortoluzzi, C.A. 1974. Contribuição à geologia da região de Santa Maria Rio Grande do Sul Brasil. Pesquisas em Geociências, 4(1), 7-86.

Botha-Brink, J., Abdala, F., Chinsamy-Turan, A. 2012. The radiation and osteohistology of nonmammaliaform cynodonts. In Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology, Indiana University Press. p. 223-247.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. Cladistics, 10, 295-304.

Broom, R. 1905. On the use of the term Anomodontia. Records of the Albany Museum 1(4), 266-269.

Campione, N.E. Evans, D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biology, 10:60.

Crompton, A.W., 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. Bulletin of the British Museum (Natural History). 21(2), 27-71.

Da-Rosa, A.A.S., Schwanke, C., Aurélio, P.L.P., Poitevin, M., Witeck-Neto, L. 2005. Sítio Linha Várzea – Uma nova assembléia fossilífera do Triássico Médio do sul do Brasil. Geociências, 24(2), 115-129.

Da-Rosa, A.A.S., 2004. Sítios fossilíferos de Santa Maria, RS, Brasil. Ciência e Natura, 26(2), 75-90.

Da-Rosa, A.A.S., Faccini, U.F. 2005. Delimitação de blocos estruturais de diferentes escalas em sequências mesozoicas do Estado do Rio Grande do Sul: implicações bioestratigráficas. GAEA, 1(1), 16-25.

Da-Rosa, Á.A.S. 2015. Geological context of the dinosauriform-bearing outcrops from the Triassic of Southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 61:108-119. DOI: 10.1016/j.jsames.2014.10.008

Desojo, J.B., Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Ramezani, J., Da Rosa, Á.A.S., von Baczko M.B., Trotteyn, M.J., Montefeltro, F.C., Ezpeleta, M., Langer, M.C. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. Scientific Report 10:12782. http://dx.doi.org/10.1038/s41598-020-67854-1

Ezcurra, M.D., Butler, R.J. 2018 The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction. Proceeding of the Royal Society B 285: 20180361. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.0361

Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F.M., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S.R., Miller, J.V., Pieper, S., Kikinis, R. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. Magnetic Resonance Imaging. 30(9):1323-1341. doi: 10.1016/j.mri.2012.05.001

Filippini, F.S., Abdala, F., Cassini, G.H. 2022. Body mass estimation in Triassic cynodonts from Argentina based on limb variables. Acta Palaeontologica Polonica 67 (2): 543–557. doi: 10.4202/app.00919.2021

Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Ranivoharimanana, L., Simpson, W. F., Wyss, A. R. 2000. New traversodontids (Synapsida:

Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 20(3), 422-427. DOI: 10.1671/0272-4634(2000)020[0422:NTSEFT]2.0.CO;2

Franco, A.S., Müller. R.T., Martinelli, A.G., Hoffmann, C.A., Kerber, L. 2021. The nasal cavity of two traversodontid cynodonts (Eucynodontia, Gomphodontia) from the Upper Triassic of Brazil. Journal of Paleontology, 95(4), 845-860. https://doi.org/10.1017/jpa.2021.6

Goloboff, P.A., Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. Cladistics, 32, 221-238.

Goñi, R.; Abdala, F. 1988. Consideraciones sobre la morfología craneodentaria de *Rusconiodon mignonei* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae): diagnosis, afinidades y variaciones ontogenéticas. Ameghiniana, 25(3), 237-244.

Goñi, R., Goin, F.J., 1987. El origen de los postcaninos gonfodontes de *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae). Ameghiniana, 24(3-4), 235-239.

Goñi, R., Goin, F.J., 1988. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico Argentino: I. *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Traversodontidae). Ameghiniana, 25(2), 139-148.

Guignard, M. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B. 2018. Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts, Journal of Vertebrate Paleontology, 38, e1511570. DOI: 10.1080/02724634.2018.1511570

Hendrickx, C., Abdala, F., Choiniere, J.N., 2019. A proposed terminology for the dentition of gomphodont cynodonts and dental morphology in Diademodontidae and Trirachodontidae. PeerJ, 7, e6752. doi: https://doi.org/10.7717/peerj.6752

Hendrickx, C., Gaetano, L.C., Choiniere, J.N., Mocke, H., Abdala, F. 2020. A new traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts. Journal of Systematic Paleontology, 18(20), 1669-1706. doi:10.1080/08912963.2019.1685512

Hoffman, C.A., Rodrigues, P.G., Soares, M.B., Andrade, M.B. 2019. Brain endocast of two non-mammaliaform cynodonts from southern Brazil: an ontogenetic and evolutionary approach. Historical Biology, 33(8), 1196-1207. DOI: 10.1080/08912963.2019.1685512

Hopson, J.A., 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. In Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus. In: Schultze, H.-P. and Trueb, L. (eds.), pp. 635–693. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York.

Hopson, J.A., Kitching, J.W. 1972. A revised classification of cynodonts (Reptilia: Therapsida). Palaeontologica Africana, 14, 71-85.

Hopson, J.A., Kitching, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 156, 5-35.

Hopson, J.A., 2005. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus* Assemblage Zone of South Africa: implications for the origin

of gomphodont postcanine morphology. Palaeontologia Africana, 41, 53-66. doi: https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[445:NMOMBC]2.0.CO;2

Horn, B.L.D., Pereira, V.P., Schultz, C.L. 2013. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, Middle Triassic, Rio Grande do Sul, Brazil: classification, genesis and paleoclimatic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 376, 39-47. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.02.013

Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology, 28(2), 445-462. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[445:NMOMBC]2.0.CO;2

Kemp, T.S. 1982. Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Academic Press, New York, 1-363.

Kemp, T.S. 2005. The origin and evolution of mammals. Oxford University Press on Demand, 342p.

Kubo, T., Yamada, E., Kubo, M.O. 2017. Masticatory jaw movement of *Exaeretodon argentinus* (Therapsida: Cynodontia) inferred from its dental microwear. PLoS ONE 12(11), e0188023. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188023

Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M., Benton, M.J. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science, 329(7), 511-517.

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.

Langer, M. C., Ramezani, J. & Da-Rosa, A.A.S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from South Brazil. Gondwana Research, 57, 133-140.

Lehman, J. P. 1961. Cynodontia. P. 140-191. In: Pivetau, J. (ed.) Traité de Paléontologie. Tome 6, vol. 1, 1138p.

Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus*. Revista Brasilera de Paleontologia, 10(2), 133-135.

Liu, J., Powell, J. 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. American Museum Novitates, 3674, 1-19.

Liu, J., Olsen, P.E. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota, Synapsida). Journal of Mammalian Evolution, 17, 151-176.

Liu, J., Abdala, F. 2014. Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae. In: Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., Fröbish, J. (Eds.) Early evolutionary history of Synapsida, Springer, p. 255-279. doi: 10.1007/978-94-007-6841-3_15

Maddison, W.P., Maddison, D.R. 2018. Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis Version 3.51 http://www.mesquiteproject.org

Marsola, J.C.A., Bittencourt, J.S., Butler, R.J., Da-Rosa, Á.A.S. Sayão, J.M., Langer, M.C. 2018a. A new dinosaur with theropod affinities from the Late Triassic Santa Maria Formation, south Brazil, Journal of Vertebrate Paleontology, 38(5), e1531878, doi: 10.1080/02724634.2018.1531878

Marsola, J.C.A., Bittencourt, J.S., Da Rosa, Á.A.S., Martinelli, A.G., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J., and Langer, M.C. 2018b. New sauropodomorph and cynodont remains from the Late Triassic *Sacisaurus* site in southern Brazil and its stratigraphic position in the Norian Caturrita Formation. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(4), 653-669. Doi:10.4202/app.00492.2018

Marsola, J. C. A., Bittencourt, J. S., Butler, R.J., Da-Rosa, A. A. S., Sayão, J. M., Langer, M. C. 2019. A new dinosaur with theropod affinities from the Late Triassic Santa Maria Formation, south Brazil, Journal of Vertebrate Paleontology, 38(5), e1531878, DOI: 10.1080/02724634.2018.1531878

Martinelli, A.G. 2010. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. Geobios, 43, 629-638.

Martinelli, A.G., Soares, M.B. 2016. Evolution of South American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynoontia). In: Agnolin, F.L. *et al.*(Ed.) Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur, Contribuciones del MACN, 6, 183-197.

Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, A.A.S., Langer, M. 2017b. A new cynodont from the Santa Maria Formation, South Brazil, improves the Late Triassic probainognathian diversity. Papers in Paleontology, 3(3), 401-423. doi: 10.1002/spp2.1081

Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Paes-Neto, V.D., Ribeiro, A.M., Da-Rosa, A.A.S., Schultz, C.L., Soares, M.B. 2017a. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. PLos One, 12(6), e0177948. doi: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177948

Martinelli, A.G., Escobar, J.A., Francischini, H., Kerber, L., Müller, R.T., Rubert, R., C.L., Schultz, Da-Rosa, Á.A.S. 2021. New record of a stahleckeriid dicynodont (Therapsida, Dicynodontia) from the Late Triassic of southern Brazil and biostratigraphic remarks on the *Riograndia* Assemblage Zone. Historical Biology, 33(11), 3101-3110. doi:10.1080/08912963.2020.1850715

Melo, T. P., Martinelli, A.G., Soares, M.B. 2017. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle-late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria supersequence, Brazil. Palaeontology, 60, 571-582. Doi: 10.1111/pala.12302

Melo, T.P., Abdala, F., Soares, M.B. 2015. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle-Upper Triassic of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, Article e1002562, 10.1080/02724634.2014.1002562

Melo, T.P., Ribeiro, A.M., Martinelli, A.G., Soares, M.B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. Nature Communications, 10, 2841. https://doi.org/10.1038/s41467-019-10719-7

Miron, L.R., Pavanatto, A.E.B., Pretto, F.A., Muller, R.T., Dias-da-Silva, S. Kerber, L. 2019. *Siriusgnathus niemeyerorum* (Eucynodontia, Gomphodontia): the youngest South American traversodontid? Journal of South American Earth Sciences, 97, 102394. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102394

Montefeltro, F., Langer, M., Schultz, C. 2010. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of southern Brazil. Earth and Environmental Science

Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 101(1), 27-52. doi:10.1017/S1755691010009060

Oliveira, E.V. 2006. Reevaluation of *Therioherpeton cargnini* Bonaparte & Barberena, 1975 (Probainognathia, Therioherpetidae) from the Upper Triassic of Brazil. Geodiversitas, 28(3), 447-465.

Owen, R. 1861. Palaeontology, or a Systematic Summary of Extinct Animals and their Geological Relations. Second Edition. Adam and Charles Black, Edinburgh 1-463.

O'Meara, R., Dirks, W., Martinelli, A.G. 2018. Enamel formation and growth in non-mammalian cynodonts. Royal Society Open Science, 5, 172293. doi: 10.1098/rsos.172293

Pavanatto, A.E.B., Pretto, F.A., Kerber, L., Müller, R.T., Da-Rosa, A.A.S., Dias-da-Silva, S. 2018. A new Upper Triassic cynodont-bearing fossiliferous site from southern Brazil, with taphonomic remarks and description of a new traversodontid taxon. Journal of South American Earth Sciences, 88, 179-196. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.08.016

Pavanatto, A.E B., Kerber, L., Dias-da-Silva, S. 2019. Virtual reconstruction of cranial endocasts of traversodontid cynodonts (Eucynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Southern Brazil, Journal of Morphology, p. 1-15. doi: 10.1002/jmor.21029

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(1), 229-250.

Ribeiro, A. M., Abdala, F., Bertoni, R. S. (2011). Traversodontid cynodonts (Therapsida-Eucynodontia) from two Upper Triassic localities of the Paraná Basin, southern Brazil. Ameghiniana, 48(4), R111.

Roghi, G., Kustatscher, E., van-Konijnenburg-van-Cittert, J.H.A. 2006. Late Triassic plants from the Julian Alps (Italy). Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 45(1), 133-140.

Romano, M., Bernardi, M., Petti, F.M., Rubidge, B., Hancox, J., Benton, M.J., 2020. Early Triassic terrestrial tetrapod fauna: a review. Earth-Sci. Rev. 210, 103331. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103331.

Sahney, S., Benton, M.J. 2008 Recovery from the most profound mass extinction of all time. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275(1636), 759-765. doi:10.1098/rspb.2007.1370

Schmitt, M.R., Martinelli, A.G., Melo, T.P., Soares, M.B. 2019. On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus ochagaviae* (Synapsida, Cynodontia) in the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, Southern Brazil): Taxonomic and biostratigraphic implications. Journal of South American Earth Sciences. 93, 36-50. doi: https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.04.011

Schultz, C.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Pinheiro, F.L., Kerber, L., Horn, B.L.D., Pretto, F.A., Müller, R.T., Melo, T.P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 104:102846. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102846

Singh, S.A., Elsler, A., Stubbs, T.L., Bond, R., Rayfield, E.J., Benton, M.J. 2021. Niche partitioning shaped herbivore macroevolution through the early Mesozoic. Nature Communications 12: 2796.

Spalletti, L.A., Artabe, A.E., Morel, E.M. 2003. Geological factors and evolution of southwestern Gondwana Triassic plants. Gondwana Research, 6(1), 119-134.

Tolchard, F., Kammerer, C.F., Butler, R.J., Hendrickx, C., Benoit, J., Abdala, F., Choiniere, J.N. 2021. A new large gomphodont from the Triassic of South Africa and its implications for Gondwanan biostratigraphy. Journal of Vertebrate Paleontology, 41, e1929265. DOI: 10.1080/02724634.2021.1929265

Toledo, N., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. 2014. Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. Acta Palaeontologica Polonica, 59, 267-280. doi: 10.4202/app.2012.0009

Veiga, F.H., Botha-Brink, J., Soares, M.B. 2018. Osteohistology of the non-mammaliaform traversodontids *Protuberum cabralense* and *Exaeretodon riograndensis* from southern Brazil. Historical Biology, 31(9), 1231-1241. doi: 10.1080/08912963.2018.1441292

von Huene, F. 1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1928, 251-270.

von Huene, F., Stahlecker, R. 1931. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 65, 1–82.

von Huene, F. 1936a. The constitution of the Thecodontia. American Journal of Science 32, 207–217.

von Huene, F., 1936b. 2. Cynodontia. 93–159. Die fossilen Reptilien des sudamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Sudbrasilien 1928–29. Franz F. Heine, Tubingen.

von Huene, F. 1938a. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabung in Südbrasilien 1928/29. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Referate 1938, 142–151.

von Huene F 1942. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabung in Südbrasilien 1928/29. München: C.H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung.

Watson, D.M.S., Romer, A.S. 1956. A classification of the therapsid reptiles. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 114(2), 38-86.

Wynd, B. 2022. Ontogenetic growth in the crania of *Exaeretodon argentinus* (Synapsida: Cynodontia) captures a dietary shift. PeerJ, 10, e14196. http://doi.org/10.7717/peerj.14196

Supplementary material for:
Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)

Maurício Rodrigo Schmitt[1], Agustín Guillermo Martinelli[2], João Felipe Leal Kaiuca[3], Cesar Leandro Schultz[4], Marina Bento Soares[5]

[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

[2]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, CABA, Buenos Aires, Argentina.

[3]Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Interbloco B/C, CCS, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

[4]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

[5]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristovão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

Corresponding author: Maurício R. Schmitt (mauricio.schmitt@yahoo.com.br)

This file includes the following items:

1. Brief characterization of the rhynchosaur and archosauriform specimens found at the fossil association in Arroio Cancela, Santa Maria, RS, Brazil..

2. Additional figures of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov.

3. Diagnosis with the Gomphodontuchinae cynodonts *Scalenodontoides, Protuberum, Menadon* and *Gomphodontosuchus*.

4. Scoring for *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov.

5. Bibliography.

1. Brief characterization of the rhynchosaur and archosauriform specimens found at the fossil association in Arroio Cancela, Santa Maria, RS, Brazil.

Diapsida Osborn, 1903

Archosauromorpha von Huene, 1946

Rhynchosauria Osborn, 1903

Hyperodapedon sp. Huxley, 1859

Materials

UFRGS-PV-1458-T – right maxilla with partial palatine (Fig. 1); UFRGS-PV-1321-T – skull fragments (Fig. 2) lower jaw elements (Fig. 3), vertebras (Fig. 4) a left scapula, humerus, coracoid (Fig. 5) ribs (Fig. 6), pubis and ischium (Figs. 7).

The right maxilla is concretioned and needs further preparation, but is clearly visible the presence of only one sulcus in the occlusal surface that defines a lingual and a labial tooth-bearing area. The labial tooth bearing area is broader than the lingual one. There is no evidence of extra lingual teeth. The maxillary tooth plate is convex, with the labial margin more ventrally projected than the lingual margin, the groove is partially covered with concretions and only some teeth are visible. This specimen can be referred to the genus *Hyperodapedon* due to the presence of only one groove in the occlusal region, a diagnostic feature of the genus (*e.g.*, Langer and Schultz, 2000; Gentil and Ezcurra, 2018).

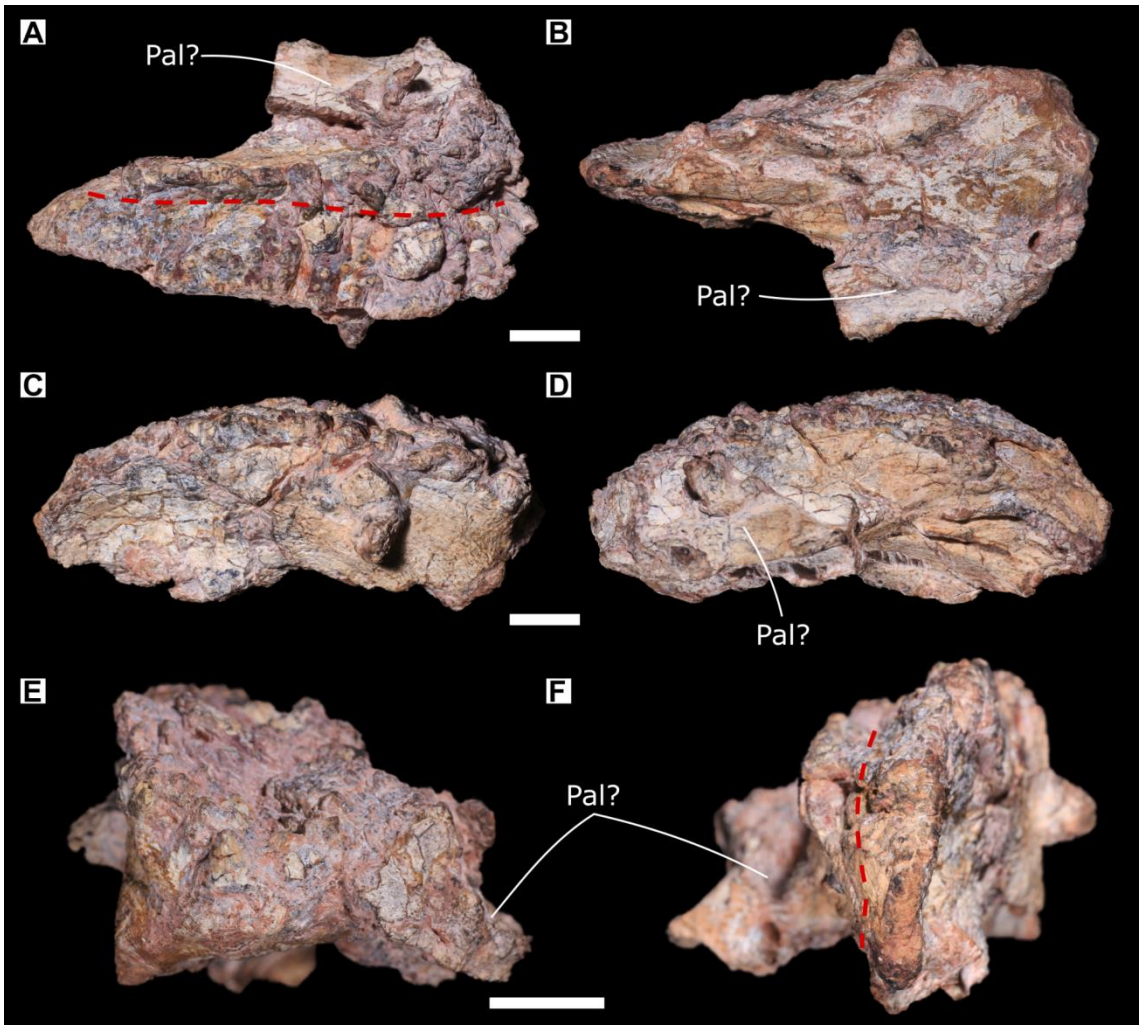


Fig. 1 Right maxilla of *Hyperodapedon* sp. with partial palatine (UFRGS-PV-1458-T) in A. ventral; B. dorsal; C. lateral; D. medial; E. posterior, and F. anterior views. Abbreviation: **Pal?.** palatine. The red dashed line indicates the sulcus. Scale bars equal to 10 mm.

Other elements of the rhynchosaur UFRGS-PV-1321-T are covered by concretions and need mechanical preparation in order to entail a detailed description. These materials are composed of other cranial remains, an articulated series of ten vertebrae and associated ribs, isolated vertebrae, some of these associated with ribs, isolated ribs, and limb bones. One of these materials is a partially prepared dentary that has only one cutting blade, as in

the genus *Hyperodapedon* (*e.g.*, Langer and Schultz, 2000; Gentil and Ezcurra, 2018). As the maxilla, there is no evidence of extra lingual teeth in the dentary. These remains will be better prepared and described in future works.

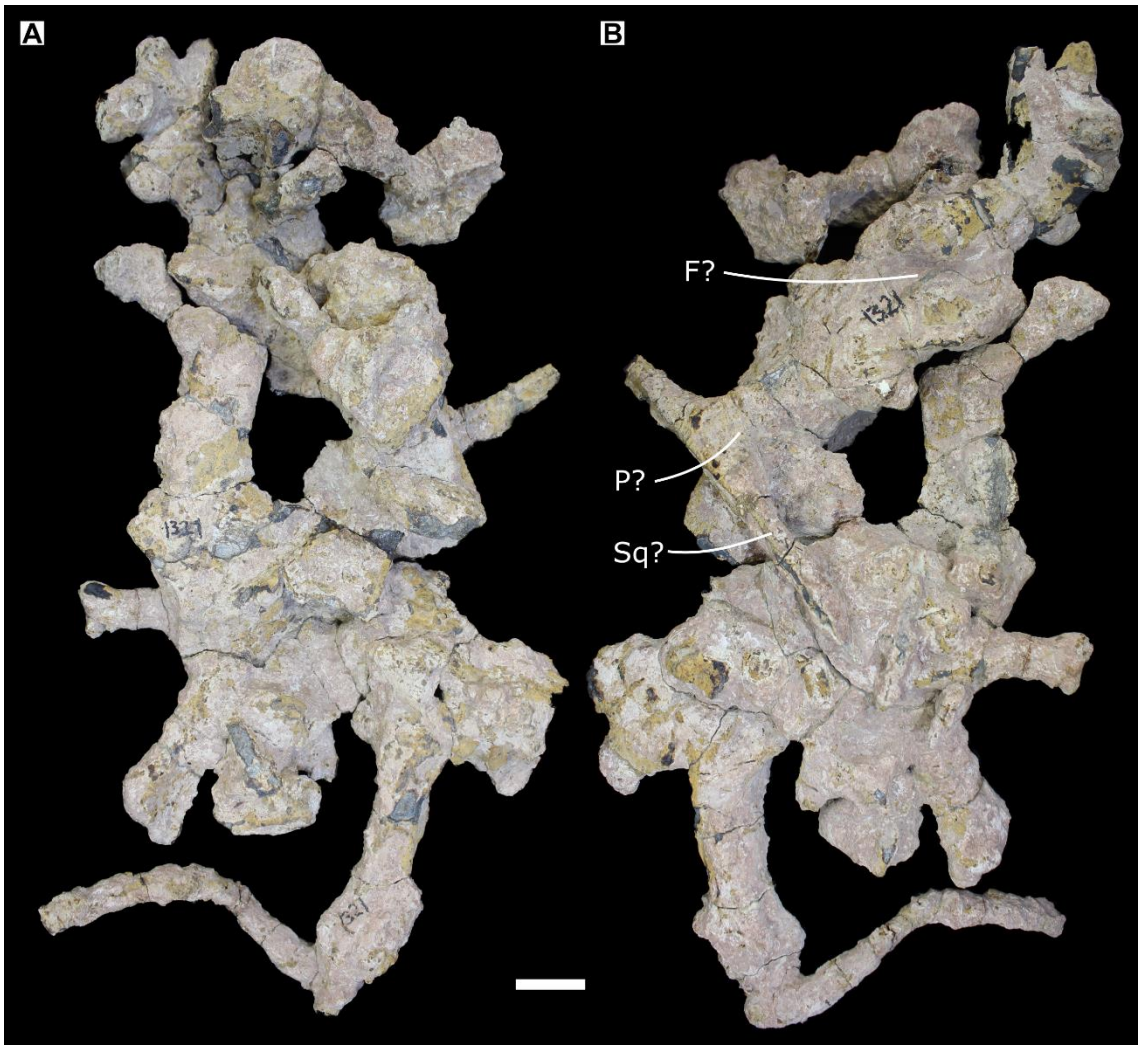


Figure 2. Rhynchosaur bones (UFRGS-PV-1321-T), with a partial skull preserved, vertebral centrum, ribs and non-identified bones. Abbreviations: **F?**. frontal?; **P?.** parietal?; **Sq?.** squamosal?. Scale bar equals to 30 mm.

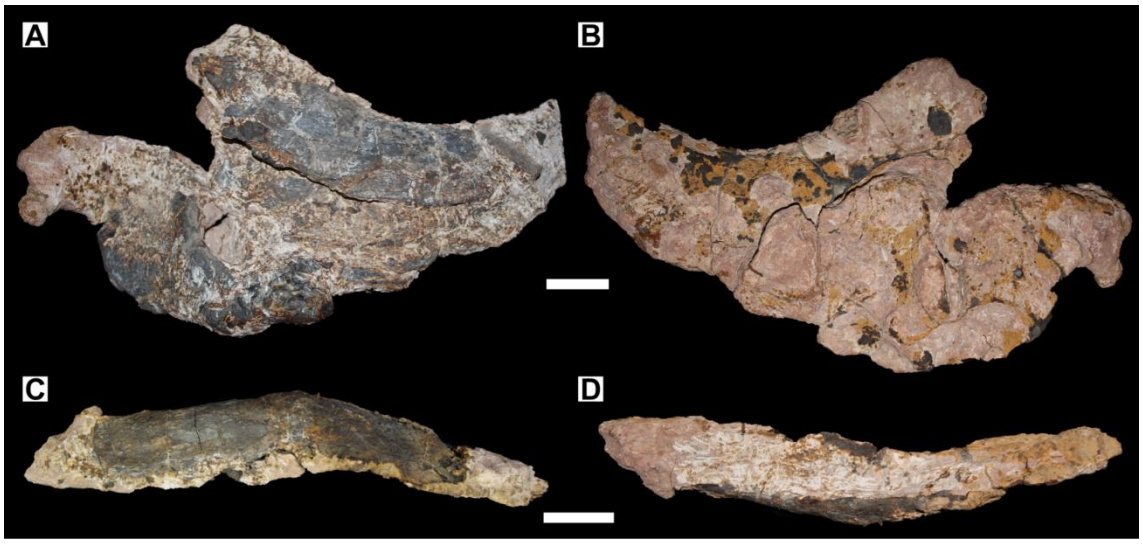


Figure 3. Lower jaw elements of rhynchosaur (UFRGS-PV-1321-T). A-B. dentary in A. right lateral and B. left lateral views and C-D. Angular. Scale bars equal to 30 mm.

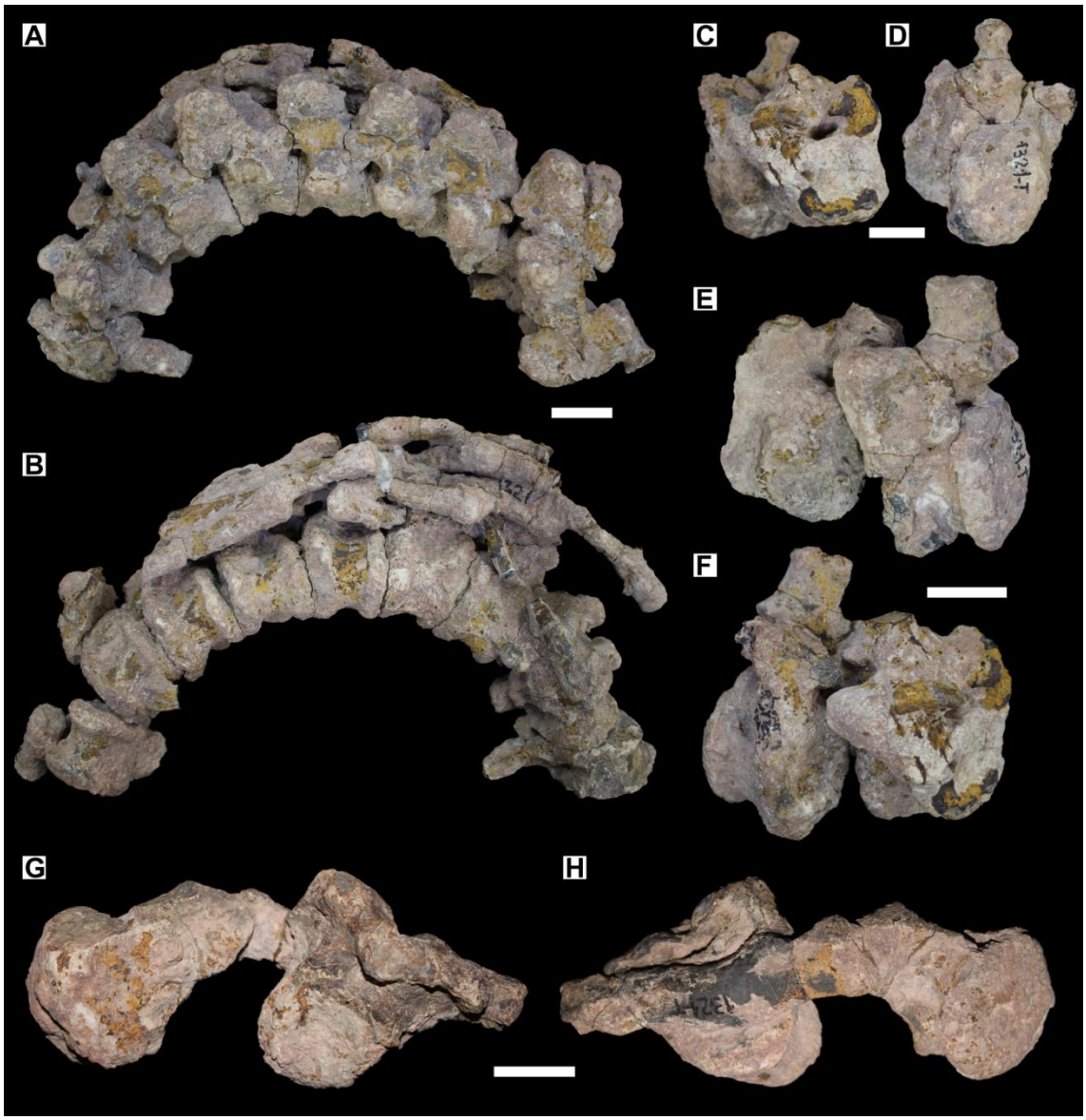


Figure 4. Vertebrae of rhychosaur (UFRGS-PV-1321-T) in the fossil assemblage. A-B. series of 10 articulated vertebrae with associated ribs; C-F. two articulated vertebrae in posterior (C); anterior (D); left lateral (E) and right lateral views (F); G-H. vertebral centrum associated with a proximal portion of rib. Scale bars equal to 30 mm.

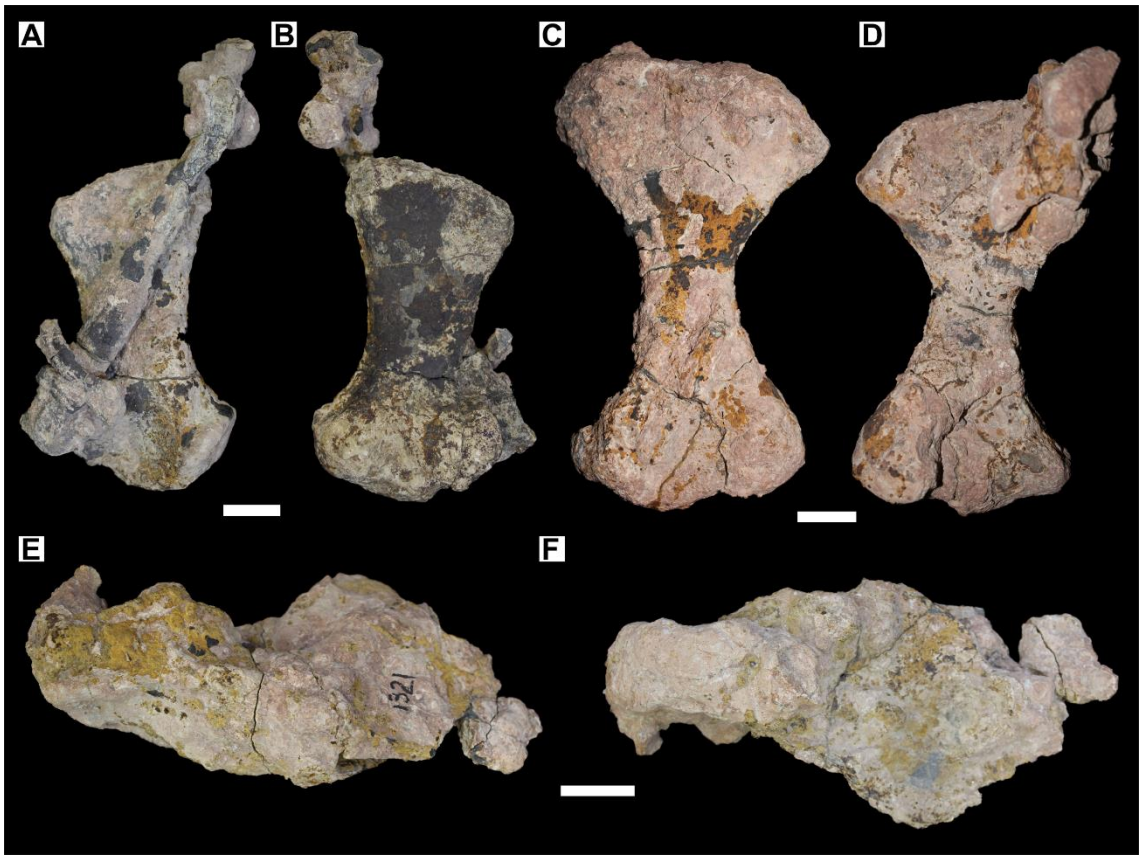


Figure 5. Forelimb bones of a rhynchosaur (UFRGS-PV-1321-T). A-B. Left scapula and rib in lateral (A) and medial views (B); C-D. left humerus in ventral (C) and dorsal (D) views; E-F. coracoid?. The scale bars equal to 30 mm.

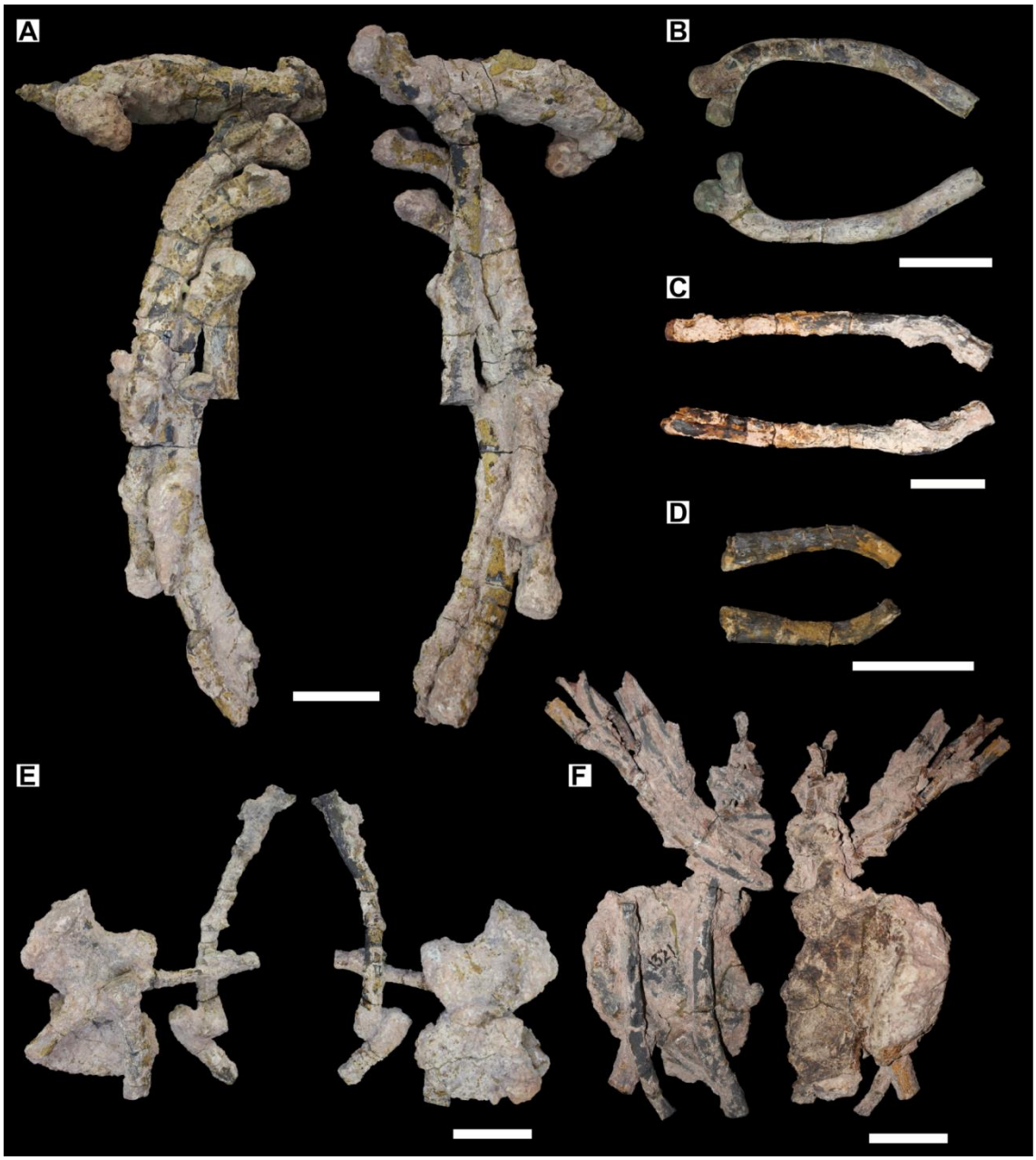


Figure 6. Ribs of rhynchosaur (UFRGS-PV-1321-T).A. ribs associated with an undetermined bone; B-D. isolated ribs; E. ribs associated with an undetermined bone; F. concretioned ribs associated with an undetermined bone, possibly a ilium fragment. Scale bars equal to 50 mm.



Figure 7. Pelvic girdle of rhynchosaur (UFRGS-PV-1321-T). Scale bar equals to 50 mm.



Figure 8. Tibia of rhynchosaur (UFRGS-PV-1321-T). Scale bar equals to 50 mm.

2. Additional figures of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov.



Figure 9. Holotype of *Santagnathus mariensis* gen. et sp. nov., (UFRGS-PV-1419-T). Skull in A. dorsal, B. ventral, C. left lateral and D. occipital views, and lower jaw in E. right lateral and F. dorsal views. Scale bar equals 20 mm.

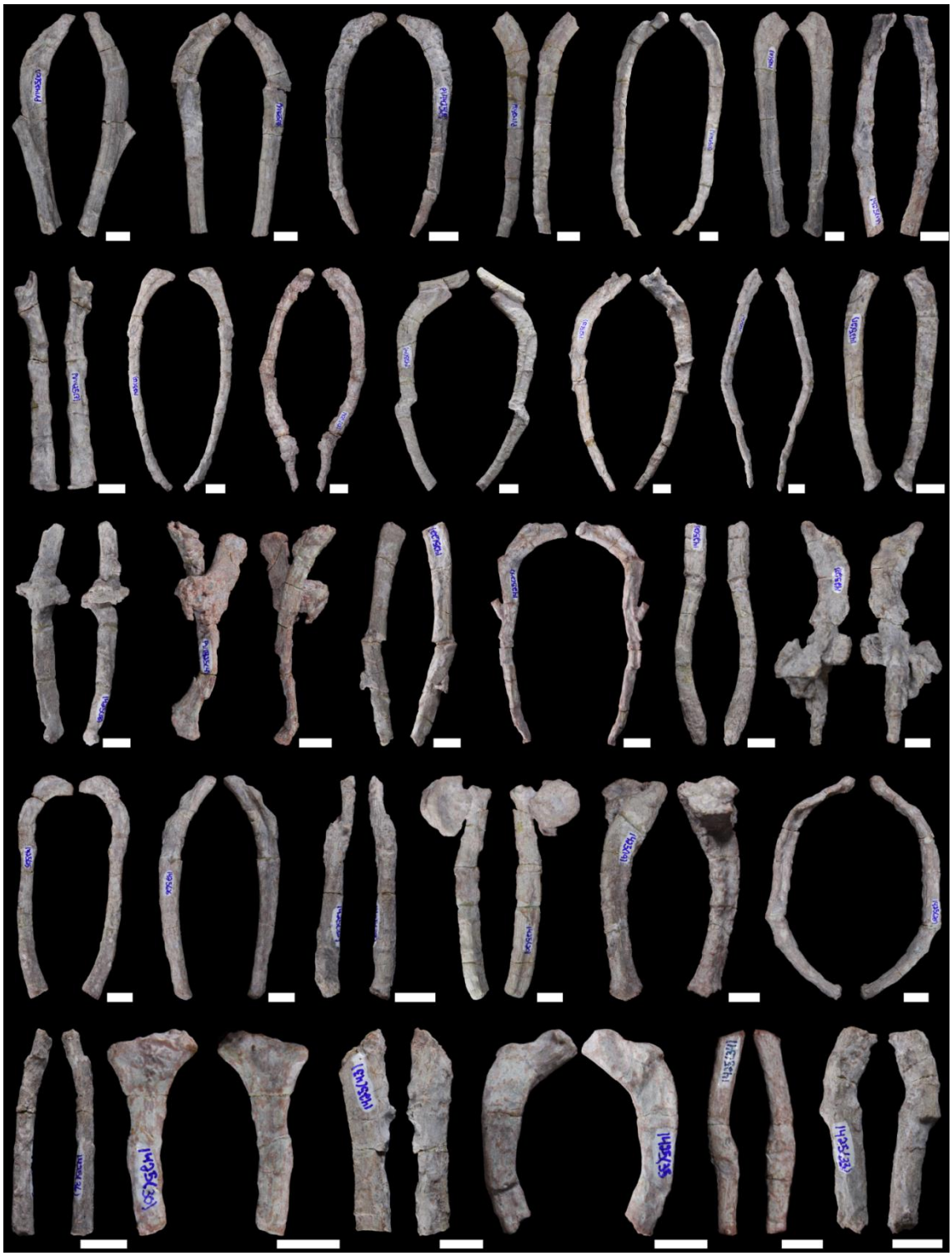


Figure 9. Ribs (UFRGS-PV-1425-T) of *Santagnathus mariensis* gen. et. sp. nov. Scale bars equal to 10 mm.



Figure 10. Fragments of ribs (UFRGS-PV-1425-T) of *Santagnathus mariensis* gen. et. sp. nov. Scale bars equal to 10 mm.

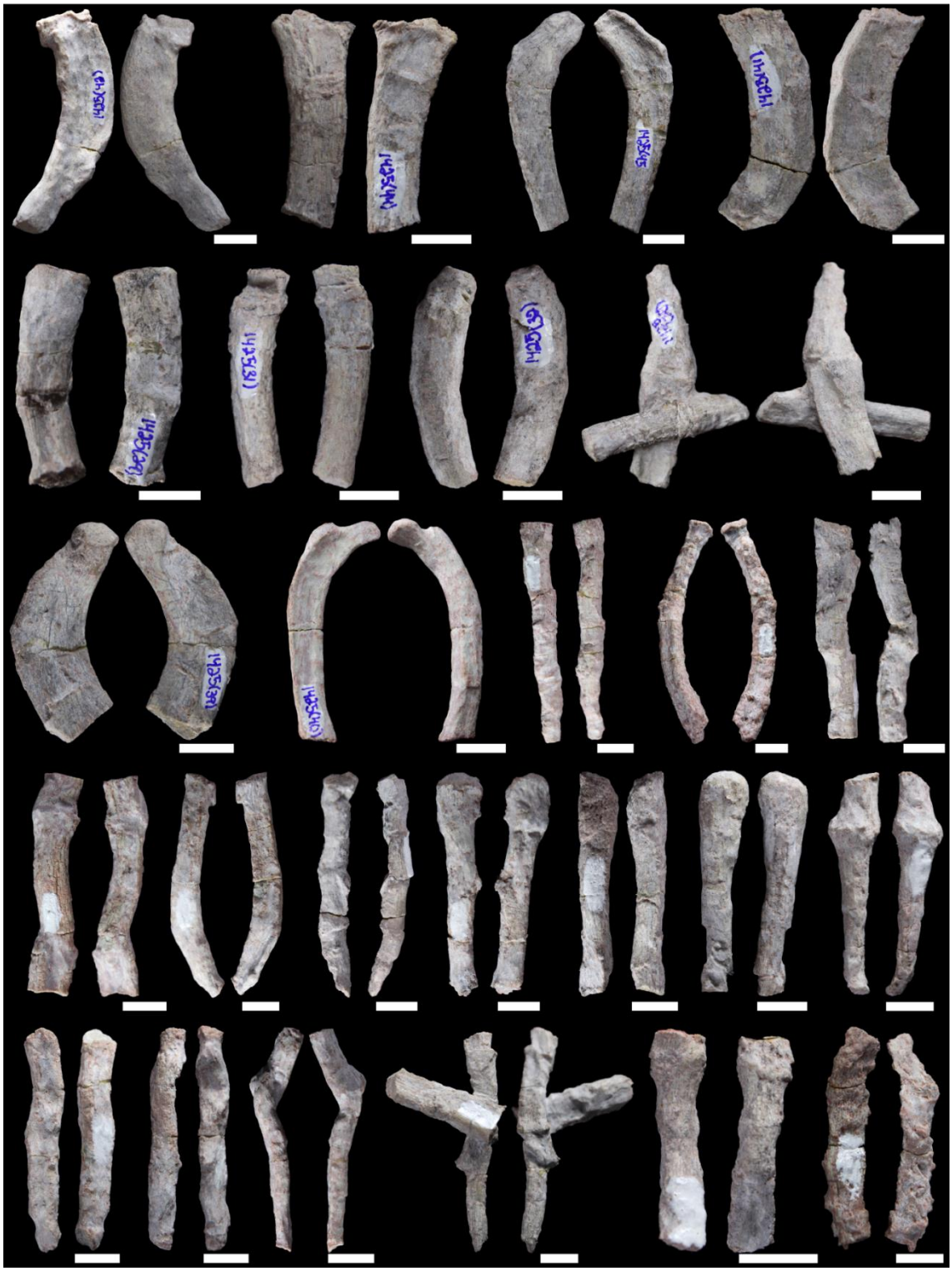


Figure 11. Fragments of ribs (UFRGS-PV-1425-T) of *Santagnathus mariensis* gen. et. sp. nov. Scale bars equal to 10 mm.

3. Diagnosis with the Gomphodontuchinae cynodonts *Scalenodontoides*, *Protuberum*, *Menadon* and *Gomphodontosuchus*.

Santagnathus mariensis differs from *Scalenodontoides macrodontes* by a skull longer than broad; rostral region longer than the temporal one; two sides of the temporal fenestra divergent posteriorly; absence of a "*chin-like*" mandibular symphysis; and very shorter diastema between the canine and dentary postcanines.

Santagnathus mariensis differs from *Protuberum cabralense* by having the two sides of the temporal fenestra divergent posteriorly; absence of a parietal foramen; descending process of jugal less developed; more developed shouldering in the distal margin of upper postcanines; presence of a posterolabial accessory cusp on upper postcanines; and absence of costal plates and protuberances on ribs.

Santagnathus mariensis differs from *Menadon besairiei* by having the two sides of the temporal fenestra divergent posteriorly; absence of a internarial bar; posterior extension of secondary palate in relation to anterior border of orbit subequal; descending process of jugal less developed; maxilla included in the margin of the subtemporal fenestra; presence of an elongated mental foramen; antero-lateral position of the upper canines in relation to the paracanine fossa; very shorter diastema between canine and dentary postcanines; maxillary tooth row extends posteriorly to the anterior margin of the subtemporal fossa; three upper incisors; shouldering in the posterior margin of upper postcanines more developed; presence of a posterolabial accessory cusp on upper postcanines; and lack of hypsodont postcanines.

Santagnathus mariensis differs from *Gomphodontosuchus brasiliensis* by absence of an internarial bar; posterior extension of secondary palate in relation to anterior border of orbit subequal; maxilla included in the margin of the

subtemporal fenestra; absence of a *“chin-like”* mandibular symphysis; presence of an elongated mental foramen; antero-lateral position of the upper canines in relation to the paracanine fossa; diastema between the canine and maxillary postcanines more developed; very shorter diastema between canine and dentary postcanines; maxillary tooth row extends posteriorly to the anterior margin of the subtemporal fossa; three upper incisors; enlarged incisors; and more developed shouldering in the posterior margin of upper postcanines.

4. Scoring for *Santagnathus marianeis* gen. et sp. nov. for the data matrix of Hendrickx *et al*. (2020).

?????????? ?????????? ????100?3? 2112022?22 2221210111 101-1100?1 1301011110 2222?1010- 21?1111??1 0--------- -------11? ??01?00??? 1?????1111 1?0??????0 ?1??1?11?? ?1111?1??? ?1??110??? 0

5. Bibliography.

Gentil, A. R., Ezcurra, M. D. 2018. Reconstruction of the masticatory apparatus of the holotype of the rhynchosaur *Hyperodapedon sanjuanensis* (Sill, 1970) from the Late Triassic of Argentina: Implications for the diagnosis of the species. Ameghiniana, 55, 137–149.

Hendrickx, C., Gaetano, L.C., Choiniere, J.N., Mocke, H., Abdala, F. 2020. A new traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts. Journal of Systematic Paleontology, 18(20), 1669-1706. doi:10.1080/08912963.2019.1685512

Langer, M. C., Schultz, C. L. 2000. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil. Palaeontology, 43, 633–652.

Supplementary Table 1:

		Specimens				
		PV-1421-T	PV-1427-T	PV-1426-T	PV-1420-T	Composite
Measures	HL	-	-	-	115	115
	TDH	-	-	-	100	100
	APDH	-	-	-	11.9	11.9
	HTVL	-	-	-	19.5	19.5
	HEMP	-	-	-	11.2	11.2
	HC	-	-	-	34.40044	34.40044
	HDASW	-	-	-	42.1	42.1
	FL	106.4	96.9	95.5	-	99.6
	TDF	14.9	16.1	16.4	-	15.8
	APDF	13.2	9.4	11.6	-	11.4
	wtroc	40.1	34.3	37.5	-	37.3
	FHL	20.8	17.9	19.4	-	19.36667
	FCW	35.4	34.4	39.4	-	36.4
	MCL	18.9	6.8	15.4	-	13.7
	PGW	20.6	19.8	25.3	-	21.9
	FCW	44.2	40.7	44.3	-	43.06667
	(HC+FC)	-	-	-	-	85.1

Supplementary Table 1. Postcranial measurements (in mm) for Santagnathus mariensis specimens. The composite specimen measurements are composed by UFRGS-PV-1420-T's humeral measurements and the means of PV-1421-T, PV-1426-T and PV-1427-T's femoral measurements.

Supplementary Table 2:

Results Humerus	
Specimen	UFRGS-PV-1420-T
Anyonge, 1993	8,469244529
Anyonge, 1993 (2)	9,989516261
Biknevicius *et al*, 1993	16,01985763
Campione and Evans 2012	11,91564407
Campione and Evans 2012 (2)	9,628630894
Figuerido *et al*, 2011	5,263915761
Figuerido *et al*, 2011 (2)	10,39920166
Figuerido *et al*, 2011 (3)	10,39964459
Filippini *et al*., 2022	10,93381848
Filippini *et al*., 2022 (2)	9,346001758
Filippini *et al*., 2022 (3)	21,10349981
Filippini *et al*., 2022 (4)	11,03497206
Scott, 1990 (1)	17,31531799
Scott, 1990 (2)	12,25110431
Scott, 1990 (3)	12,39938086
Scott, 1990 (4)	11,59822308
Toledo *et al*. 2014	28,6060508
mean	12,74553086
wmean	14,01087508
wSD	7,030871244
wCV	50,18152831

Supplementary Table 2. Body mass estimations (in kg) for *Santagnathus mariensis* from each regression equation based on humeral measurements (all references can be found in Filippini *et al*., 2022).

References

Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. Journal of Zoology 231: 339–350.

Biknevicius, A.R., McFarlane, A.D., and MacPhee, R.D.E. 1993. Body size in Amblyrhiza inundata (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. American Museum Novitates 3079: 1–25.

Campione, N.E. and Evans, D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biology, 10:60.

Figueirido, B., Pérez-Claros, J.A., Hunt, R.M. Jr., and Palmqvist, P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: a multiple regression approach from the skull and skeleton. Acta Palaeontologica Polonica 56: 225–246.

Filippini, F.S., Abdala, F., Cassini, G.H. 2022. Body mass estimation in Triassic cynodonts from Argentina based on limb variables. Acta Palaeontologica Polonica 67 (2): 543–557. doi: 10.4202/app.00919.2021

Scott, K. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: J. Damuth and B.J. MacFadden (eds.), Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications, 301–335. Cambridge University Press, Cambridge.

Toledo, N., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., and Bargo, M.S. 2014. Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 59: 267–280.

Supplementary Table 3:

Results Humerus

Specimen	UFRGS-PV-1421-T	UFRGS-PV-1427-T	UFRGS-PV-1426-T
Anyonge, 1993	4,45317286	3,38895209	3,24795381
Anyonge, 1993 (2)	6,9982994	5,98633074	5,84259295
Biknevicius *et al*, 1993	13,9189078	5,92019396	10,0532207
Campione and Evans 2012	5,92458356	4,5042148	4,31614356
Campione and Evans 2012 (2)	16,87711	13,3433205	16,9860803
Farlow, 2005	10,708179	7,84256592	7,47155895
Figuerido *et al*, 2011	3,39223387	2,52118866	2,40741354
Figuerido *et al*, 2011 (2)	23,4694163	28,8369951	30,2879439
Figuerido *et al*, 2011 (3)	22,5171907	8,97904664	15,8690977
Filippini *et al*., 2022	5,25226045	4,00156194	3,83574568
Filippini *et al*., 2022 (2)	15,9200197	12,5595573	16,0237555
Filippini *et al*., 2022 (3)	9,04096329	6,91518726	6,63268944
Filippini *et al*., 2022 (4)	19,8772991	15,8702271	20,0002659
Scott, 1990 (1)	4,65805963	3,36226179	3,19596307
Scott, 1990 (2)	24,8175247	30,8784716	32,5292833
Scott, 1990 (3)	16,8106745	6,95007392	12,0114076
Toledo *et al*., 2014	24,9611418	1,47906498	15,6247206
mean	13,505708	9,60818909	12,1374021
wmean	15,9553243	9,79221719	13,9658502
wSD	8,30101608	9,73849857	9,43441697
wCV	52,0266209	99,4514152	67,5534741

Supplementary Table 3. Body mass estimations (in kg) for *Santagnathus mariensis* from each regression equation based on femoral measurements (all references can be found in Filippini *et al*., 2022).

References

Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. Journal of Zoology 231: 339–350.

Biknevicius, A.R., McFarlane, A.D., and MacPhee, R.D.E. 1993. Body size in Amblyrhiza inundata (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. American Museum Novitates 3079: 1–25.

Campione, N.E. and Evans, D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biology, 10:60.

Figueirido, B., Pérez-Claros, J.A., Hunt, R.M. Jr., and Palmqvist, P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: a multiple regression approach from the skull and skeleton. Acta Palaeontologica Polonica 56: 225–246.

Filippini, F.S., Abdala, F., Cassini, G.H. 2022. Body mass estimation in Triassic cynodonts from Argentina based on limb variables. Acta Palaeontologica Polonica 67 (2): 543–557. doi: 10.4202/app.00919.2021

Scott, K. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: J. Damuth and B.J. MacFadden (eds.), Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications, 301–335. Cambridge University Press, Cambridge.

Toledo, N., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., and Bargo, M.S. 2014. Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 59: 267–280.

Supplementary Table 4:

Specimen	Campione and Evans, 2012 (5)	Campione and Evans, 2012 (6)	Campione and Evans, 2012 (7)	mean	**wmean**	**wSD**	**wCV**
Composite	16,520607	10,855846	12,164867	13,1804	13,2316	2,96769	22,4288

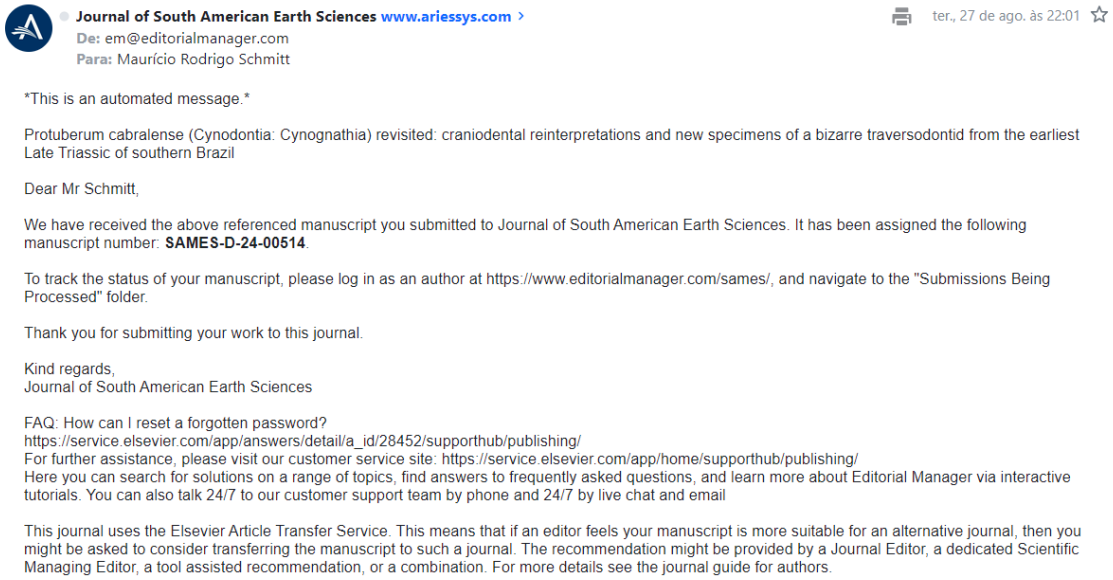
Supplementary Table 4. Body mass estimations (in kg) for *Santagnathus mariensis* from Campione and Evan (2012)'s multivariate equations based on humeral and femoral measurements. The composite specimen measurements are composed by UFRGS-PV-1420-T's humeral measurements and the means of PV-1421-T, PV-1426-T and PV-1427-T's femoral measurements.

References

Campione, N.E. and Evans, D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biology, 10:60.

Artigo 2 (Submetido): SCHMITT, M. R.; MARTINELLI, A.G.; FONSECA, P.H.M.; SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B. *Protuberum cabralense* (Cynodontia: Cynognathia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil

Submetido: Journal of South American Earth Sciences (manuscrito nº SAMES-D-24-00514)



Journal of South American Earth Sciences www.ariessys.com ›
ter., 27 de ago. às 22:01
De: em@editorialmanager.com
Para: Maurício Rodrigo Schmitt

This is an automated message.

Protuberum cabralense (Cynodontia: Cynognathia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil

Dear Mr Schmitt,

We have received the above referenced manuscript you submitted to Journal of South American Earth Sciences. It has been assigned the following manuscript number: **SAMES-D-24-00514**.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at https://www.editorialmanager.com/sames/, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,
Journal of South American Earth Sciences

FAQ: How can I reset a forgotten password?
https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/28452/supporthub/publishing/
For further assistance, please visit our customer service site: https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/
Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about Editorial Manager via interactive tutorials. You can also talk 24/7 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email

This journal uses the Elsevier Article Transfer Service. This means that if an editor feels your manuscript is more suitable for an alternative journal, then you might be asked to consider transferring the manuscript to such a journal. The recommendation might be provided by a Journal Editor, a dedicated Scientific Managing Editor, a tool assisted recommendation, or a combination. For more details see the journal guide for authors.

Protuberum cabralense (Cynodontia: Cynognathia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil

Maurício Rodrigo Schmitt[a]*, Agustín Guillermo Martinelli[b]*, Pedro Henrique Morais Fonseca[a], Cesar Leandro Schultz[a], Marina Bento Soares[c]*

[a]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil
[b]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, CABA, Buenos Aires, Argentina
[c]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Avenida Bartolomeu de Gusmão, 875, São Cristovão, 20941-160 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Corresponding authors: Maurício R. Schmitt (mauricio.schmitt@yahoo.com.br), Agustín G. Martinelli (agustin_martinelli@yahoo.com.ar), Marina B. Soares (marina.soares@mn.ufrj.br)

Abstract

Traversodontid cynodonts form one of the most abundant tetrapod clades in continental Triassic beds of southern Brazil, with more than eleven species described. Within this clade, *Protuberum cabralense* is one of its most bizarre members, characterized by a robustly built skull and the presence of rounded protuberances in the dorsal surface of the ribs, ilium and neural spines in presacral vertebrae. The holotype and paratypes were collected in the 1970's but described only in 2009, being positioned in the clade Gomphodontosuchinae. Here we reanalyzed the skull of the holotype specimen and reinterpreted some anatomical traits, such as the number of upper incisors, position of the paracanine fossa, number of postcanines, morphology of the pterygo-paraoccipital foramen, among others. Through CT scan images the endocranial cavities are described and compared with *Santagnathus mariensis*, also firstly described here, and other traversodontids. Also, two new occurrences of the species are presented, increasing its geographical distribution within the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (Pinheiros-Chiniquá Sequence, latest Ladinian-earliest Carnian). The reinterpretation of several traits resulted in a novel phylogenetic placement for *Protuberum cabralense*, nested outside the Gomphodontosuchinae clade, even as an earlier divergent than massetognathine forms.

Keywords: Traversodontidae; Gomphodontosuchinae; Santa Maria Supersequence; South America

1. INTRODUCTION

Traversodontidae cynodonts are one of the best represented and taxonomically diverse tetrapod groups in the latestMiddle to middle Late Triassic faunal associations of southern Brazil (*e.g.* Liu and Abdala, 2014; Schultz *et al*., 2020; Hendrickx *et al*., 2024). They encompass more than eleven species, represented in all the assemblage zones of the Santa Maria Supersequence (*e.g.*, Martinelli and Soares, 2016; Abdala *et al*., 2020; Schultz *et al*., 2020; Kerber *et al*., 2024; Schmitt *et al*., 2024). One taxon of particular interest is *Protuberum cabralense* described by Reichel *et al*. (2009). It is a bizarre cynodont because over the dorsal surface of its presacral ribs, on the neural spines of the presacral and sacral vertebrae, and on the top of the iliac blades there are bulbous, rounded processes, still of unambiguous functionality, that decorate its back and has not been recognized in any other known cynodont so far. The holotype MPDC 368/100 of *P. cabralense* (originally spelled *P. cabralensis*; Kammerer [2014] changed the specific name because the genus is a neuter generic name) consists of the skull, with most of its dentition, but lacking the lower jaws, an articulated series of 19 vertebrae (possibly two cervical, nine thoracic, five lumbar and three sacral), ribs (four thoracic, 10 lumbar, and four sacral), part of the left ilium, and seven isolated thoracic ribs. In addition to the holotype, Reichel *et al*. (2009) referred seven paratype specimens, consisting of postcranial material that were collected found associated with others cynodonts (*i.e.*, *Massetognathus ochagaviae*, *Scalenodon ribeiroae*, and *Chiniquodon* [“*Probelesodon*”] *kitchingi*; Teixeira, 1982; Abdala and Giannini, 2002; Liu *et al*., 2008; Martinelli *et al*., 2017; Melo *et*

al., 2017; Hoffmann *et al*., 2023) and dicynodonts (*Dinodontosaurus* sp.; Machado, 1992). Due to its associated fauna, *Protuberum* is considered a taxon of the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Pinheiros-Chiniquá Sequence, Santa Maria Supersequence (Reichel *et al*., 2009; Horn *et al*., 2014; Martinelli *et al*., 2017; Schultz *et al*., 2020).

Phylogenetically, *P. cabralense* is recovered as a traversodontid, included within the clade Gomphodontosuchinae (*sensu* Kammerer *et al*., 2012). Reichel *et al*. (2009) found *Protuberum* as the sister-taxon of *Menadon* and together with *Exaeretodon* and *Scalenodontoides* formed an unresolved trichotomy. Kammerer *et al*. (2012) found *Protuberum* as the sister taxon of the clade *Exaeretodon* plus *Scalenodontoides*. Other analyses (*e.g.*, Liu and Abdala, 2014; Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2019) still recovered *Protuberum* as a gomphodontosuchine, but placed as sister taxon of the clade formed by *Menadon* and *Siriusgnathus, Scalenodontoides* and *Exaeredodon*, these last three forming a trichotomy. More recent studies (*e.g.*, Hendrickx *et al*., 2020; Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024) recovered *Protuberum* as sister taxon of the clade (*Scalenodontoides* (*Exaeretodon argentinus* (*Exaeretodon riograndensis* (*Santagnathus mariensis* (*Siriusgnathus niemeyerorum*))))), with (*Gomphodontosuchus* (*Menadon*)) as plesiomorphic successive outgroup. These data show a quite stable phylogenetic position for *Protuberum*, within Gomphodontosuchinae.

Since the description of the species, postcranial elements of this taxon were used to study its osteohistology. Botha-Brink *et al*. (2012) described one rib (UFRGS-PV-1009-T), and, more recently, Veiga *et al*. (2018) described histological sectionsof the humerus, ulna and rib, from the paratypes UFRGS-

PV-1009-T and UFRGS-PV-1011-T. They concluded that the analyzed specimens were subadults and showed an active growth at the moment of their death; but the absence of growth rings indicates that the growth rate decreases later on the ontogeny. Additionally, Botha-Brink *et al*. (2012) noted a particularly high cortical thickness in the ribs, corroborating the Reichel *et al*. (2009)´s hypothesis for a fossorial lifestyle of *Protuberum*.

In this contribution, we discuss some craniodental aspects of *Protuberum cabralense* based on the reexamination of the holotype specimen MPDC 368/100. This specimen was tomographed, and its internal cavities are described for the first time. Also, some issues related to dental root morphology and tooth replacement are discussed. In addition, the holotype of *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T; Schmitt *et al*., 2024) was CT scanned, briefly characterized and used for comparisons of the 3D endocasts. Finally, new materials of *Protuberum* are described, enlarging the geographical distribution of this species. All new morphological data was included in the most recent phylogenetic dataset on gomphodont cynodonts and discussions on the new, novel results are provided.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Institutional abbreviations

CAPPA/UFSM, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brazil; **GPIT/RE,** Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Tübingen, Germany; **MACN-Pv,** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Colección Nacional de Paleovertebrados), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MCP-PV,** Museu de Ciências e

Tecnologia (Paleovertebrates Collection), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **MMACR**, Museu Municipal Carlos Aristides Rodrigues, Candelária, Rio Grande do Sul, Brazil; **MPDC** (ex MGB), Museu Padre Daniel Cargnin, Mata, Rio Grande do Sul, Brazil; **PULR**, Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; **UFRGS-PV-T**, Universidade Federal Rio Grande do Sul (Paleovertebrate, Triassic Collection), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

2.2 Specimens and provenance

The specimens of *Protuberum* studied here come from distinct sites (Fig. 1) and were collected over decades. The holotype MPDC 368/100 was collected by Father Daniel Carnin in 1989 at the 'Sítio Cortado' site (29°44'54.4'' S, 53°01'49.4'' W) and is housed at the Museu Padre Daniel Cargnin, Mata, RS (MPDC, formerly Museu Guido Borgomanero - MGB). The paratypes include a proximal fragment of a right cervical rib (UFRGS-PV-0981-T), three isolated vertebrae (UFRGS-PV-0983-T, UFRGS-PV-0985-T, UFRGS-PV-0986-T), a left cervical rib (UFRGS-PV-1009-T), a left thoracic rib (UFRGS-PV-1010-T) and a fragment of a thoracic rib (UFRGS-PV-1011-T), and comes from the Rincão do Pinhal site (29°43'14.8'' S, 53°13'46.8'' W).

In addition to these specimens mentioned in published sources, we include here the specimen UFRGS-PV-1602-T, a fragment of rib, that was collected at the Picada do Gama site, Dilermando de Aguiar, RS (29°47'15.13" S; 54° 7'1.36" W) in 2012 by one of the authors (CLS), and the specimen MMACR-058-T, a fragment of rib, that was collected in the Pinheiro Region, Candelária, RS (29°46'15.6" S, 52°45'07.5" W) by the staff of the MMACR,

Candelária. A quite complete specimen of *Protuberum cabralense,* housed at the Museu de Ciências da Terra (MCTer-CPRM), Rio de Janeiro, Brazil, was briefly presented by Soares *et al*. (2023) coming from this latter region, which is not used in this contribution because it is still under preparation/study by those authors.

These four sites are known as classic sites from the *Dinodontosaurus* AZ (see Martinelli *et al*., 2017; Schultz *et al*., 2020; Paes-Neto *et al*., 2024), from Pinheiros-Chiniquá Sequence (latest Ladinian-earliest Carnian, Middle-Late Triassic).

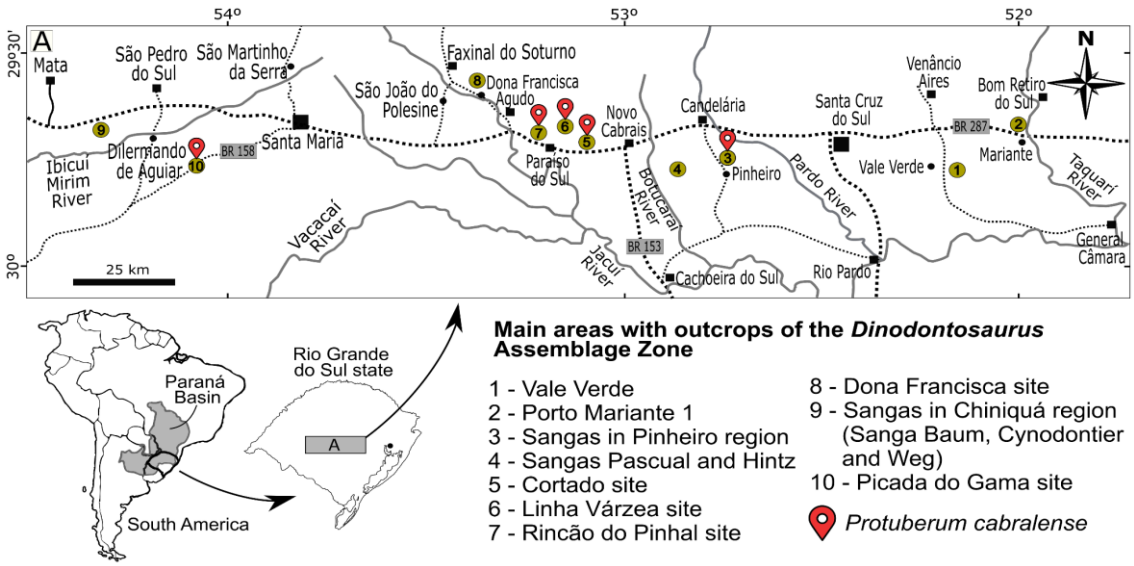


Figure 1. Map of the central region of Rio Grande do Sul state, southern Brazil, with the main areas assigned to *Dinodontosaurus* AZ, highlighting the localities with remains of *Protuberum cabralense*. Modified from Martinelli *et al*. (2017).

2.3 CT Scanning and 3D modeling

The specimen MPDC 368/100 was scanned using a medical CT Scanner Phillips Brightspeed 16 channels at the Nova Radicom Clinic, Porto Alegre, Rio

Grande do Sul, Brazil (Suppl. Fig. 2). It generates 382 DICOM slices of 0.625 mm thick, using a voltage of 140 kV and amperage of 199 mA. The slices were processed with the free software 3D Slicer (Fedorov *et al*., 2012) and the internal cavities and teeth were filled, and 3D models were generated. The obtained models of the internal cavities were compared with published specimens (*e.g.*, *Siriusgnathus niemeyeroum, Exaeredodon riograndensis, Massetognathus pascuali*; *Paratraversodon franciscaensis*; Crompton *et al*., 2017; Pavanatto *et al*., 2019; Franco *et al*. 2021; Kerber *et al*., 2024) and with *Santagnathus mariensis* (see below).

The holotype of *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T; Suppl. Fig. 3) was scanned at “Serpal Clinica de Diagnóstico“, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. It was used a voltage of 140 kV, an amperage of 199 mA , and 335 DICOM slices of skull and 267 of lower jaw were generated, with a thickness of 0.625 mm. The slices were also processed with 3D Slicer (Fedorov *et al*., 2012).

2.4 Measurements and terminology

The teeth nomenclature and measurements follow the proposal of Hendrickx *et al*. (2020). The abbreviations for the structures are described in the figure captions, and the measurements taken are the Crown Height (CH, maximum apicobasal height of the tooth); Crown Base Width (CBW, labiolingual width of the tooth in the region of the cervix); Crown Base Length (CBL, mesiodistal length of the tooth in the region of the cervix, perpendicular to the CBW); and Crown Base Ratio (CBR, ratio between the CBW and CBL, that

express the labiolingual elongation and expressed by the equation CBR=CBW÷CBL).

The cranium measurements are based on Liu (2007) and Liu *et al*. (2008) and are specified here: OW, Occipital Width, width of the occipital plate in ventral view, including the paraoccipital processes; OH, Occipital Height, height of the occipital plate in occipital view, from the occipital condyles to the dorsal point of the sagittal crest; BB, Basicranium Length, in ventral view, the length from the condyles to the most anterior portion of the basisphenoid.

2.5 Phylogenetic analysis

We used the most recent data matrix from Hendrickx *et al*. (2020), with subsequent modifications (*e.g.*, Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024). It includes 172 characters and 44 operational units (OTUs). We revised all the characters scored for *P. cabralense* (all changes are detailed in the Supplementary file 1) and we also included *Proexaeretodon vincei* in the analysis, according to the taxonomical proposal of Schmitt *et al*. (2024). All characters received the same weight and 23 were ordered (according to Hendrickx *et al*., 2020). The matrix was edited using Mesquite 3.81 (Maddison and Maddison, 2018) and analyzed with TNT 1.5 (Goloboff and Catalano, 2016). A heuristic search of 5000 replicates of Wagner trees, followed by TBR (Tree Bisection Reconnection) holding 10 trees per replication was performed and Bremer support (Bremer, 1994) values were calculated. Subsequently, the IterPCR protocol (Pol and Escapa, 2009) was employed to identify unstable taxa.

The data matrix in NEXUS and TNT formats are available as Supplementary files 2 and 3, respectively.

3. RESULTS

3.1. Anatomical reconsideration of the holotype MPDC 368/100

A full osteological description of the holotype was provided by Reichel *et al*. (2009).Here we focus mainly on craniodental features that were reinterpreted or not provided before. In addition, full photographs and schematic drawings of the skull in regular views are provided (Figs. 2-3) as well as reconstructions obtained through CT Scan images (Figs. 5, 7 and 11).

3.1.1. Incisors and canines

Reichel *et al*. (2009) described the upper dental formula of *P. cabralense* as 3I, 1C, 7PC, the canine tooth having the same morphology as the incisors, and the paracanine fossa located posteriorly in relation to the canine. Reevaluating the holotype MPDC 368/100 we consider its dental formula as 4I, 1C, 9PC, differing from the proposed originally. In the left side are preserved the I2 and I3 and the PC1-PC4, PC7-PC9 and in the right side are preserved the I2 and I4 and all the postcanines (PC1-PC9). The PC5 and PC6 on the left side are preserved isolated, out of the alveolus; one of these, inside the right paracanine fossa/alveolus of the canine and another on the palate region (Fig. 2). The right upper canine as interpreted by Reichel *et al*. (2009) is here interpreted as the I4.

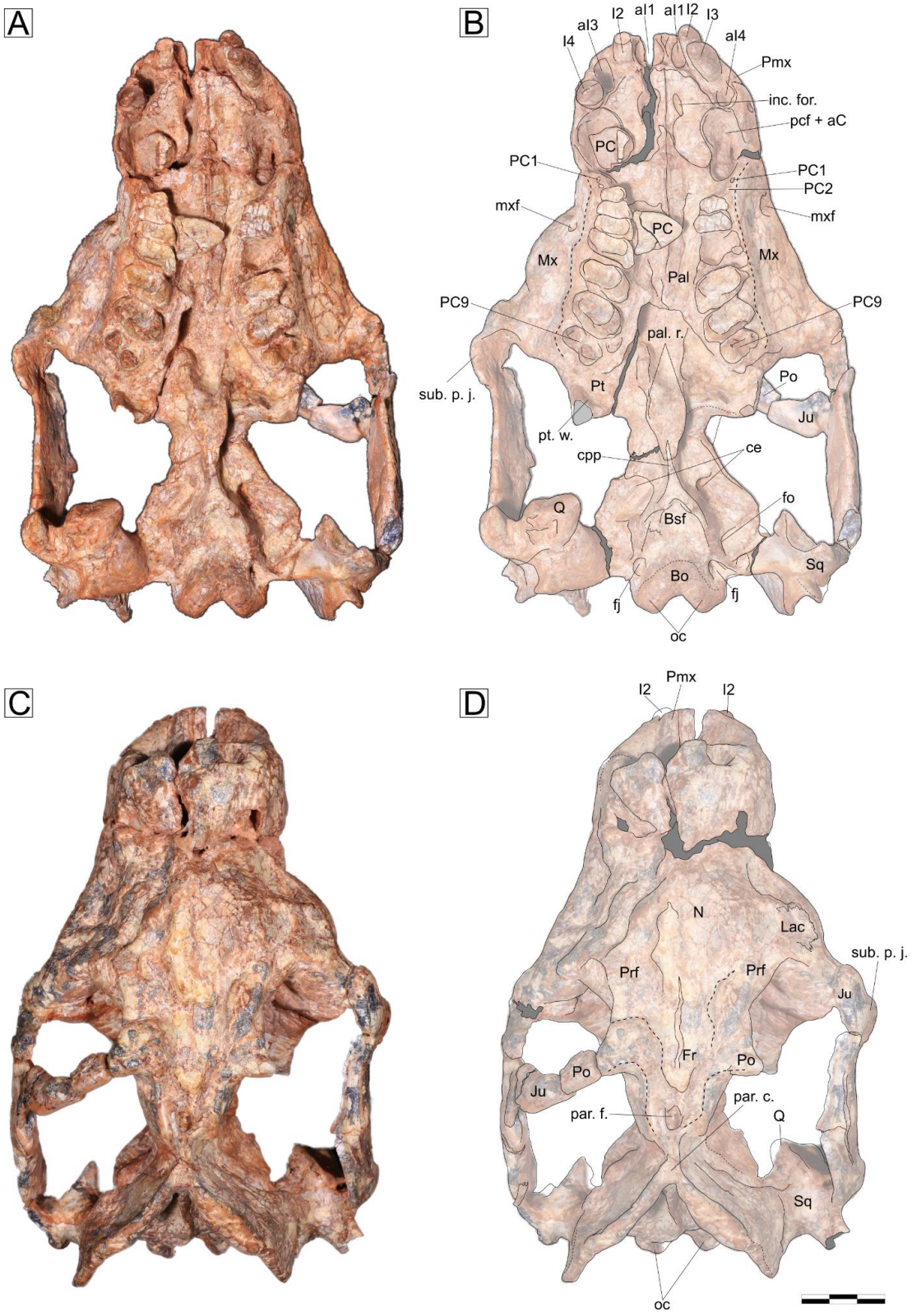


Figure 2. Skull MPDC 368/100 of *Protuberum cabralense* in ventral (A-B) and dorsal (C-D) views. Abbreviations: **al**, alveolus of upper incisor; **Bo**, basioccipital; **Bsf**, basisphenoid; **ce**, cavum epiptericum; **cpp**, cultriform

process of parasphenoid; **inc. for.**, incisive foramen; **fj**, jugular fossa; **fo,** fenestra ovalis; **Fr**, frontal; **I**, incisor; **Ju**, jugal; **Lac**, lacrimal; **Mx**, maxilla; **mxf**, maxillary foramen; **N**, nasal; **oc**, occipital condyles; **Pal**, palatine; **pal. r.**, palatine ridges; **par. c.**, parietal crest; **PC**, isolated postcanine tooth; **pcf + aC**, paracanine fossa plus alveolus of the canine; **par. f.**, parietal foramen; **Pmx**, premaxilla; **Po**, postorbital; **Prf**, prefrontal; **Pt**, pterygoid; **pt. w.**, pterygoid wings; **Q**, quadrate; **Sq**, squamosal; **sub. p. j.**, suborbital process of jugal. Light gray areas indicate sediment or broken areas. Scale bar equals 30mm.

The incisors are large and slightly procumbent (Figs. 2, 3, 4), with conical crowns that bear a thick layer of enamel only on the labial surface (Fig. 4e). They lack mesial or distal serrations (Fig. 4e). The first incisors are lacking in both sides and, according to the alveoli, they would be similar in size to the second incisors. The second incisor, complete in the left side, is slightly smaller than the third one. This latter one seems to be slightly larger than the fourth incisor, thus representing the largest tooth of the series (Fig. 4). The incisors have a CBR varying from 1.03 to 1.19, featuring a near cross-sectioned circular tooth (Table 1).

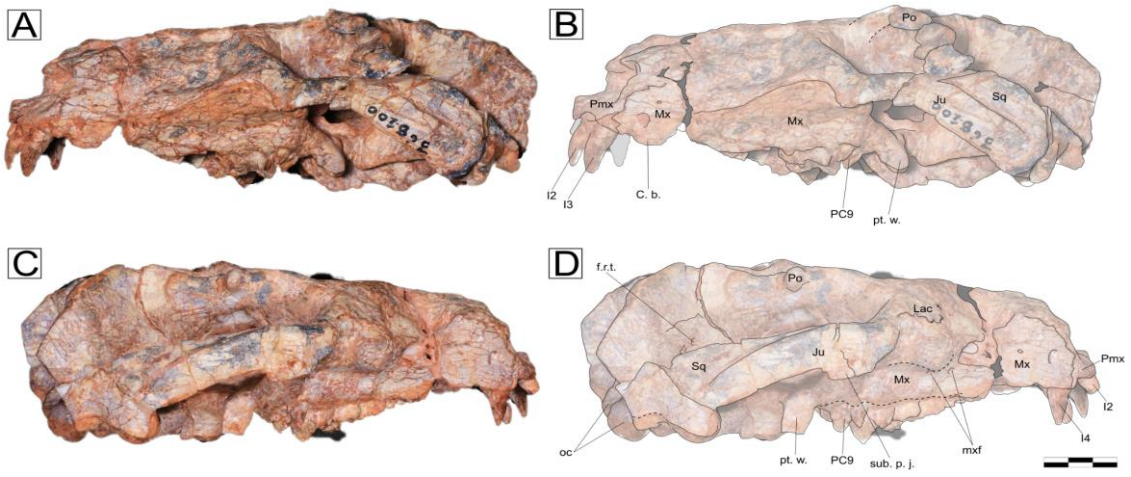


Figure 3. Skull MPDC 368/100 of *Protuberum cabralense* in left (A-B) and right lateral (C-D) views. Abbreviations: **C.b.**, canine bulge; **I**, incisive tooth; **Ju**, jugal; **Lac**, lacrimal; **Mx**, maxilla; **mxf**, maxillary foramen; **oc**, occipital condyles; **PC**, postcanine tooth; **Pmx**, premaxilla; **Po**, Postorbital; **pt. w.**, pterygoid wing; **f. r. t.** foramen for ramus temporalis; **sub. p. j**., suborbital process of jugal. Scale bar equals 30mm.

In lateral view, the suture of the premaxilla and maxilla is anterior to the I4 (Fig. 3), similar to the condition of *Traversodon* and *Menadon*, which makes the I4, apparently located in the maxilla, misinterpreted as a canine tooth. However, in the ventral view, it is clearly seen that the maxilla overlaps the premaxilla laterally and that tooth is inserted into the premaxillary (Fig. 4).

Another bizarre condition of this specimen is the excessively large paracanine fossa placed totally posterior to the I4 (our interpretation) or C (*sensu* Reichel *et al*., 2009). Re-examination of these exaggerated structures permitted to observe that in the right side of the skull the lateral internal wall of the paracanine fossa has a remnant of a slice of a tooth, here interpreted as part of the labial wall of the canine root (Fig. 4d). In both fossae it is also observed an over mechanical preparation of the specimen, possibly collapsing the paracanine fossa with the canine alveoli. Based on the presence of a portion of root in the right side, the interpretation of fourth incisors is the most plausible hypothesis for us. Such a large paracanine fossa placed well posterior to what Reichel *et al*. (2009) interpreted as upper canine does not exist in any known traversodontid. Furthermore, if the fossa (that reached the labial alveolar level of the skull) is interpreted as solely a paracanine fossa (*sensu* Reichel *et*

al., 2009), it constitutes a large space, like a diastema, separating the incisors from the postcanine series. In our view, that tooth (the canine of Reichel *et al*., 2009) is the fourth incisor and the fossa as it is preserved in fact represents the paracanine fossa plus the alveolus of the canine, both collapsed. In this line of evidence, there are four incisors, one canine and the paracanine fossa sets medially to it, comparable to the condition of *Menadon, Gomphodontosuchus* and most other early diverging traversodontids, such as *Traversodon*, *Dadadon*, and *Santacruzodon* (Barberena, 1981; Abdala and Ribeiro, 2003; Kammerer *et al*., 2008; Melo *et al*., 2015, 2022). Considering this interpretation, there is no diastema between the last incisor and the canine, although the alveoli of the canines would be oversized.

3.1.2. Other cranial features

Another feature we highlight is the configuration of the bones that enclose the incisive foramina in the secondary palate. Reichel *et al*. (2009) proposed as an autapomorphy to *P. cabralense* that the incisive foramina were entirely closed by the maxillae. However, our new reinterpretation permits us to observe that the incisive foramina are enclosed anterior and laterally by the premaxilla, and posteriorly by the maxilla (see Fig. 4a, b).

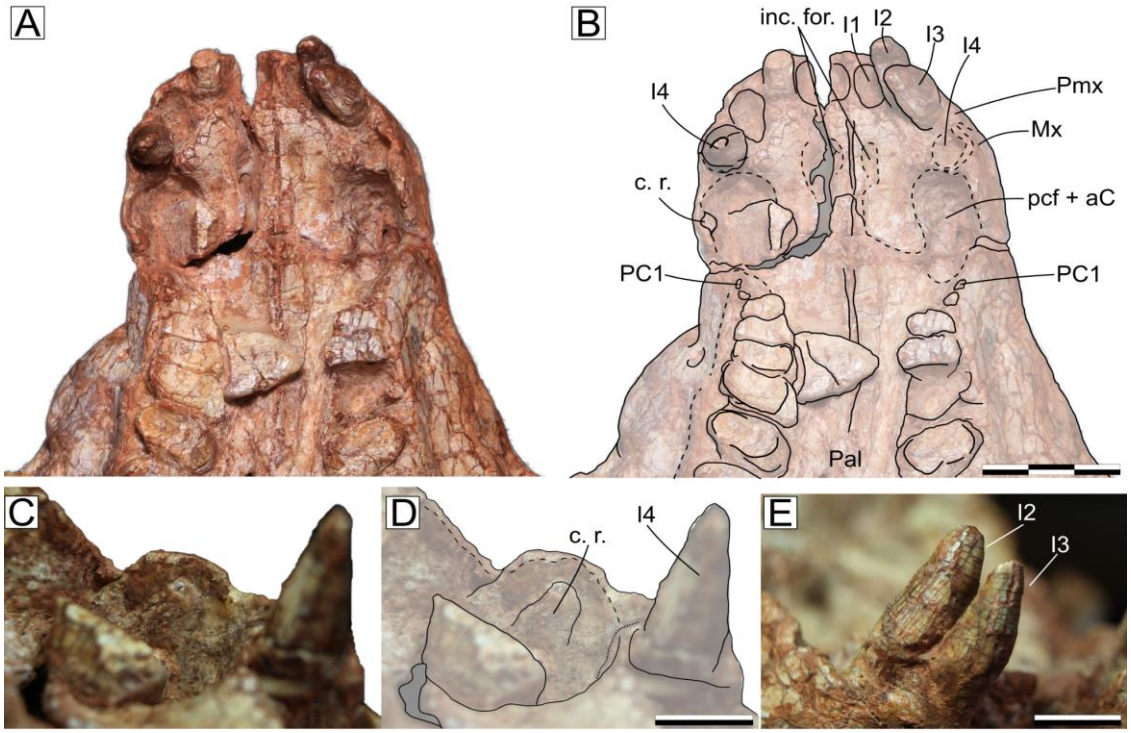


Figure 4. Detail of the rostrum of MPDC 368/100, *Protuberum cabralense.* A-B, anterior portion of the skull in ventral view. C-D, detail of the right paracanine fossa with a partial canine root preserved in mediodistal view. E. detail of the left incisors two and three. Abbreviations: **c.r.,** canine root; **I,** incisor tooth; **inc. for.,** incisive foramen; **Mx,** Maxilla; **Pal**, Palatine; **pcf + aC,** paracanine fossa plus alveolus of the canine tooth; **PC**, postcanine tooth; **Pmx,** premaxilla. The scale bar equals 30 mm in A, B and 10 mm in C-E.

The pterygo-paraoccipital foramen was interpreted by Reichel *et al*. (2009) as open in MPDC 368/100. However, it is artificially opened possibly as a result of mechanical preparation (in the same way as the paracanine fossa/canine alveolus excavation). In close view, under stereomicroscope, there are clear grooves in that area, caused by mechanical preparation tools. Also, the structure is perfectly rounded and smooth, being an artificial feature to this

structure. In all known gomphodont cynodonts, the pterygo-paraoccipital foramen is laterally closed and it was likely the condition in *Protuberum*.

3.1.3. Upper teeth row

The postcanine teeth are separated from the canine (that is, from the space where it would be) by a reduced diastema (Figs. 2, 4, 5). In the palatal view, the postcanine rows have the labial alveolar line nearly parallel, whereas the lingual side is convex, being slightly diverging anteriorly and posteriorly (Figs. 2, 5). The greater proximity of the teeth at the midline is placed at the level of the PC5. The postcanine teeth vary in size according to their position. The first two are extremely reduced, being visible only a portion of 1-2 mm of the crown,while from PC3 to PC8 they increase insize posteriorly. By its turn, the PC9 is reduced in comparison to the preceding one (Table 1, Fig. 5). The CBR varies from 1.61 to 2.05 in the postcanines, which characterizes a near rectangular tooth. There is no evidence of a developed shouldering, as commonly seen in *Massetognathus* or in most apical gomphodonts (*e.g. Exaeretodon* and *Siriusgnathus*).

Left teeth					**Right teeth**				
Tooth	CH	CBW	CBL	CBR	Tooth	CH	CBW	CBL	CBR
I1	*	*	*	*	I1	*	*	*	*
I2	23	9.5	8	1.19	I2	*	7.8	6.9	1.13
I3	22	10	9	1.11	I3	*	*	*	*
I4	*	*	*	*	I4	19	10	9.7	1.03

C	*	*	*	*	C	*	*	*	*
PC1	*	*	*	*	PC1	*	*	*	*
PC2	*	*	*	*	PC2	*	*	*	*
PC3	5	13	6.1	2.05	PC3	3.9	10	6.2	1.61
PC4	6	14	7.6	1,80	PC4	4.4	13	6.5	1.98
PC5	*	*	*	*	PC5	5.3	15	8.2	1.82
PC6	*	*	*	*	PC6	7.9	20	9.6	2.04
PC7	10	21	13	1.63	PC7	9	21	12	1.73
PC8	10	20	10	2.04	PC8	12	21	12	1.75
PC9	9	16	9	1.82	PC9	9.2	18	11	1.65

Table 1. Teeth measurements of *Protuberum cabralense*. The (*) represents an unpreserved or broken tooth; CH, CBW and CBL are expressed in millimeters.

In general, the postcanines have the same morphology, being less worn towards the back of the series. The right and left last postcanines were in the process of eruption, so they are less worn than the rest. The postcanines have the labio-lingual axis longer than the mesiodistal, as typical in the upper postcanine dentition of traversodontids (Crompton, 1955; Martinelli, 2010; Hopson, 2014; Hendrickx *et al*., 2024; Suppl. Fig. 1), with an occlusal basin almost ovoid. The main features of the crown can be observed in the last two teeth of each row.

The crown is composed of the lingual and labial ridge, two main cusps, and a transverse crest, all surrounding a concave basin (Figs. 5, 6). The cusps include the main lingual cusp (mlic) and the main labial cusp (mlc). The mlic is more prominent than the mlc, and both are connected by a transverse crest that descends distolingual-to-mesiolabially from the mlc, thus having an oblique trajectory. Along the tooth row, the transverse crest is more perpendicular to the main axis of the skull in mesial postcanines and becomes more obliquely to the

rear. In PC8, the transverse crest forms a v-shaped notch at the lingual base of the mlc (Figs. 5, 6). The lingual ridge is mesiodistally longer and much higher than the labial one. The presence of accessory cups on these ridges cannot be discarded by the stage of preservation and the worn out surface precludes a clear recognition of extra cusps. However, in the right PC8 there is a widening at the mesial portion of the lingual crest that may indicate a small lingual accessory cusp, totally worn out. In the distal wall of the crown, at the basal portion of the transverse crest there is a weakly developed distal cingulum (dci), which is clearly observed in the right PC8 (Fig. 6). The right and left PC9s, with the crown not completely formed, clearly exhibit the mlc and mlic, with a conspicuous and asymmetrical v-shaped notch at the transverse crest. These two teeth are clearly smaller in size compared to functional PC8.

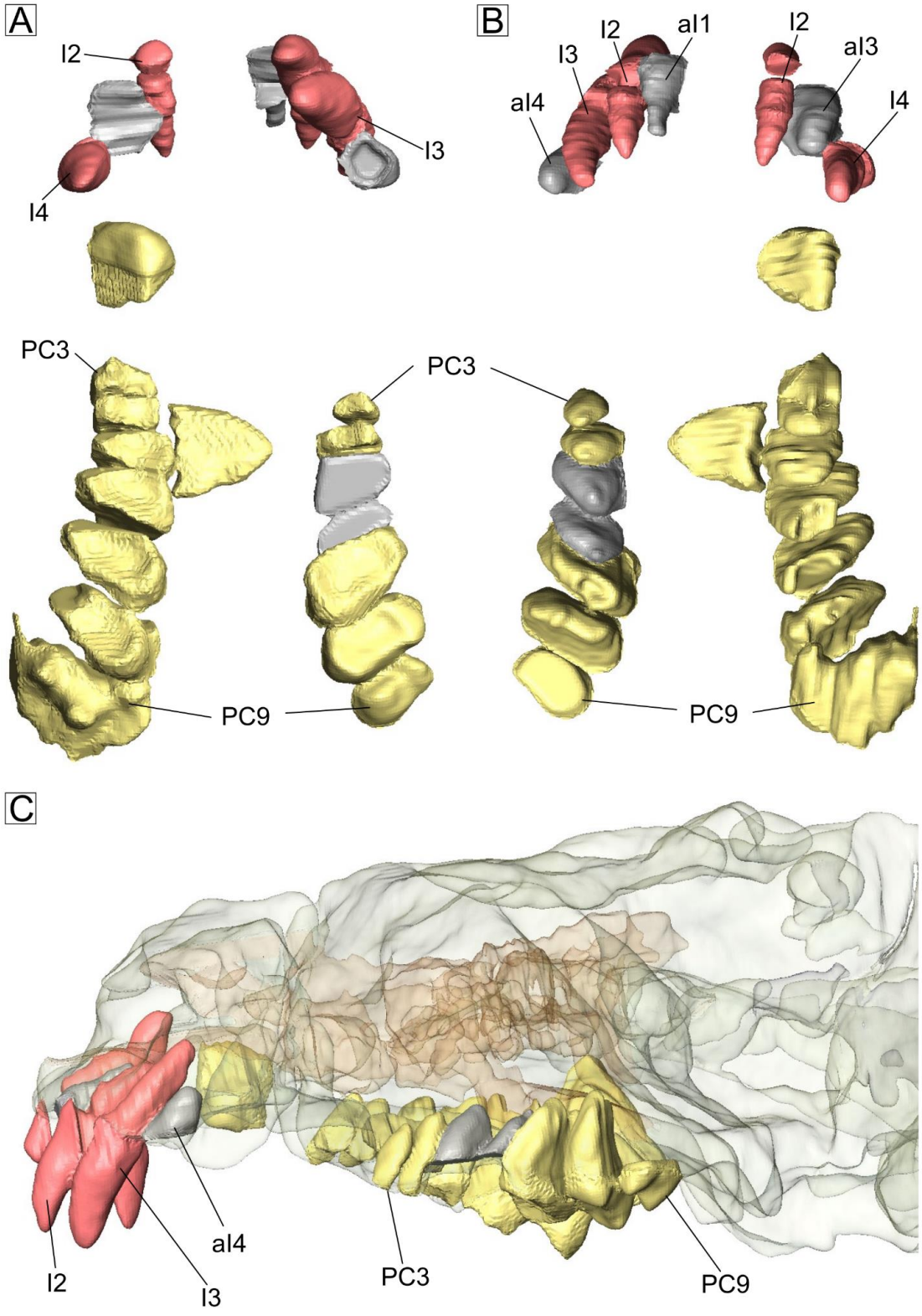


Figure 5. 3D reconstruction of the postcanine teeth of *P. cabralense* in occlusal (A), root apex (dorsal) (B), and left lateral (C) views. The reddish teeth represent the incisors; yellow teeth are the postcanines and the light gray are

the empty alveoli. Abbreviations: **aI3**, alveolus of the incisor 3; **aI4**, alveolus of the incisor 4; **I2**, incisor 2; **I3**, incisor 3; **I4**, incisor 4; **PC3**, third postcanine; **PC9**, ninth postcanine.

The root of each postcanine is simple, tapering to the root apex, and almost straight (Figs. 5, 6f). The root represents about ¾ of the total tooth height and its mesial and distal surfaces form a triangle observed in those views (Fig. 6f), with subtle convex sides. These mesial and distal surfaces are nearly flat, which relates to the rectangular crown shape, and have rounded labial and lingual margins. They clearly differ from the long roots of *Menadon*, which also exhibit almost parallel margins due to its hypsodont condition (Melo *et al*., 2019), and are not medially curved as in *Exaeretodon* (Goñi and Goin, 1990).

The study of tooth replacement based only upon one specimen is quite difficult to address but the holotype skull permits to bring some comments. The retention of two small mesial postcanines is a condition commonly found in early diverging traversodontids, such as *Pascualgnathus* and *Massetognathus* (Romer, 1967; Martinelli, 2010; O´Meara *et al*., 2018; see Suppl. Fig. 1). The remaining teeth show a sequential degree of wear, from the front to the rear, indicating they were sequentially added at the back to the tooth row, as can be seen with both PC9 in process of eruption. In some apical forms, such as *Exaeretodon*, there is a displacement of newly teeth to the front of the series, with the loss of mesial elements. This movement produced posteriorly curved roots in *Exaeretodon*, which is not the case of *Protuberum*, suggesting the postcanines did not move forward during ontogeny. In addition, the relatively small size of the last postcanine of each row would be indicating a stop in the tooth replacement, but more specimens are needed to corroborate it. The CT

did not show any kind of replacement at functional loci at this stage of skull growth.

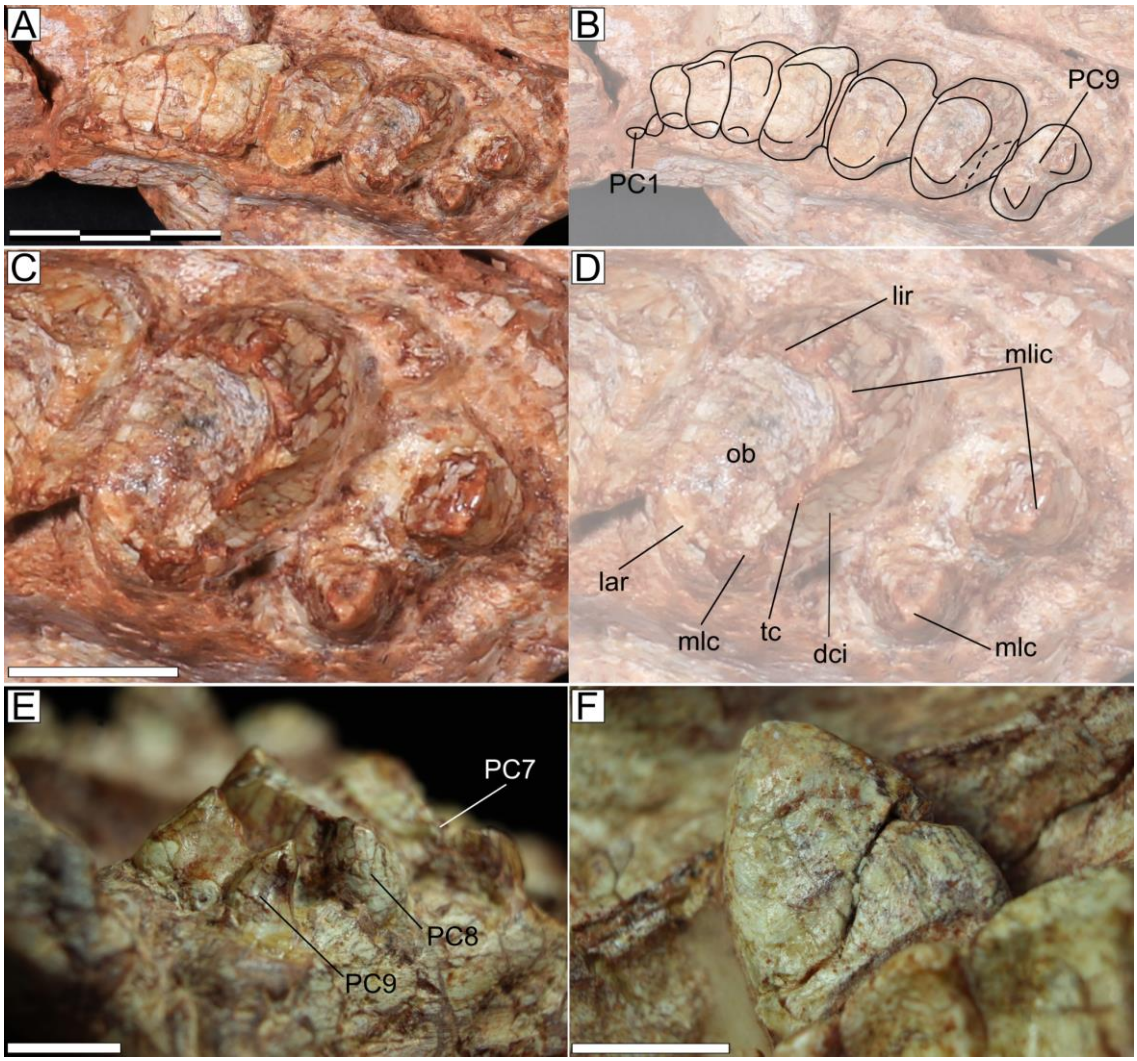


Figure 6. Postcanine tooth rows and details of somepostcanine teeth of *Protuberum cabralense*. A-B, detail of the right postcanine tooth row and schematic drawing in occlusal view. C-D, detail of the crow of right PC8-9 in occlusal view and interpretative drawing. E, detail of the last two left postcanines in posterolateral view. F. detail of the isolated postcanine preserved in the palate region, showing its root. Abbreviations: **dci,** distal cingulum; **lar,** labial ridge; **lir,** lingual ridge; **mlc,** main labial cusp; **mlic,** main

lingual cusp; **ob,** occlusal basin; **PC**, upper postcanine; **tc,** transverse crest. Scale bars equal to 30 mm in A-B and 10 mm in C-F.

3.2. Endocranial cavities

3.2.1. Nasal cavity

The nasal cavity of *Protuberum* is divided into an olfactory region (dorsally), a nasopharyngeal duct (ventrally), and a maxillary recess in the posterolateral region (Fig. 7), similar to the condition of other traversodontid cynodonts (*e.g.*, Crompton *et al*., 2017; Pavanatto *et al*., 2019; Franco *et al*., 2021). The nasal cavity presents a triangular shape in dorsal view, being narrower in the anterior region and expanded posteriorly. Ventrally to this region, the nasopharyngeal duct extends from the PC7 until the posterior portion of the postcanine tooth row, being well defined in the portion that separates from the olfactory region. The maxillary recess is positioned laterally to the posterior portion of the olfactory region, and has a triangular shape in the dorsal view, being more expanded posteriorly (Fig. 7).

The nasal cavity and encephalon region are confluent, without a clear division between these two cavities (Fig. 7a-c). This condition is common in all non-mammaliaform cynodonts, since there is no ossification of the cartilages that separate these structures (Crompton *et al*., 2017; Franco *et al*., 2021; Fonseca *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024; Pusch *et al*., 2024). Dorsally, the dorsal recess is anteroposteriorly elongated and narrow, and is located in the posterior and lateral regions of the nasal cavity.

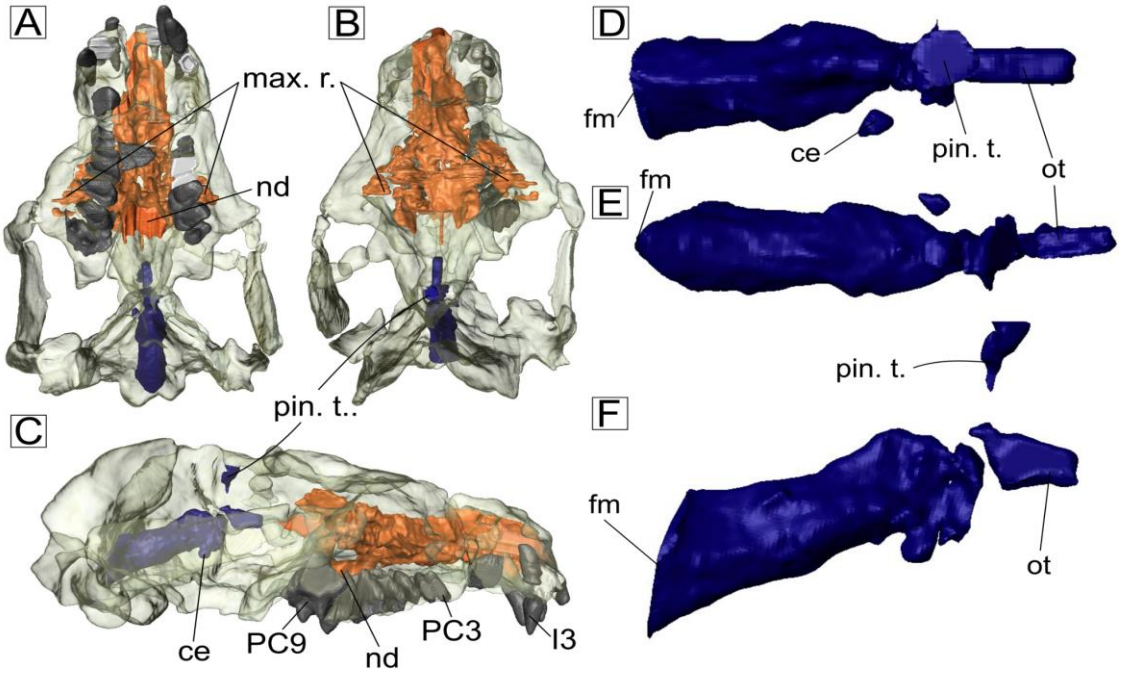


Figure 7. Endocranial cavities of *Protuberum cabralense* (MGB 368/100). A-C, 3D translucent skull in ventral (A), dorsal (B), and right lateral (B) views. G-I, encephalon in dorsal (G), ventral (H) and right lateral (I) views. **Abbreviations**: **ce**, cavum epiptericum; **fm**, foramen magnum; **I**, incisor; **max. r.**, maxillary recess; **nd**, nasal duct; **ot**, olfatory tract; **PC**, postcanine; **pin. t.**, pineal tube.

3.2.2. Encephalic region

The encephalon is anteroposteriorly elongated (*i.e.*, tubular), with the anterior region being narrower, and expanded posteriorly (Fig. 7d-f). The limit between the regions of the brain is not well marked. The olfactory bulb is located anteriorly, at the posterior limit of the nasal cavity (Suppl. Fig. 2), and ventrally the olfactory bulb is delimited by the orbitosphenoid bones (Suppl. Fig. 2). The olfactory bulbs and the olfactory tract have a similar diameter and extend dorsally from the interorbital vacuity to the forebrain. Ventrally, the olfactory tract does not present delimitation by any ossification. The length of the olfactory bulb next to the olfactory tract is shorter than the rest of the brain

(forebrain, midbrain and hindbrain). It is worth mentioning that the region of the olfactory bulb and tract is altered by taphonomic deformations and concretions, clearly visible inside the cavity. The nasal cavity is particularly more taphonomically damaged than the other regions, due to the fill of the open space with concretions and sediments, and the broken regions (Fig. 2, 3).

The forebrain is anteroposteriorly conical in shape and is located posteriorly to the olfactory tract, in the dorsoposteriorly portion of the interorbital vacuity. Therefore, the ventral region of the forebrain is not delimited by ossified elements.There is no longitudinal groove delimiting the cerebral hemispheres (Fig. 7d-f). The pineal tube and the parietal foramen are present and have conical shape with a similar diameter to the olfactory bulb. Despite being damaged by taphonomic processes, the pineal tube (parietal foramen) is located anteriorly to the limit of the hypophyseal cast (Fig. 7d, f; Suppl. Fig. 2).

The limit between the midbrain and hindbrain is not marked and lacks an unossified zone (Suppl. Fig. 2), like other traversodontids (*e.g.* Hoffmann *et al*., 2019; Pavanatto *et al*., 2019; Kerber *et al*., 2024). However, in the region between the midbrain and hindbrain the encephalon presents dorsally a lateral depression, on both sides of the encephalon, which forms a ridge in this region. Ventrally, the midbrain becomes more enlarged than the anterior region due the presence of the parafloccular cast. Posterior to this region, the encephalon has a constriction that marks the beginning of the medulla oblongata. Ventrally in the midbrain, the hypophyseal cast is observed but it is damaged by taphonomic processes. Despite this, the cavum epiptericum is preserved in the right side of the encephalon, and projects posteriorly. The medulla oblongata has the same diameter from the rest of the encephalon.

3.3. New specimens and localities of *Protuberum cabralense*

After the contribution of Reichel *et al*. (2009), some specimens were collected in the region of occurrence of *P. cabralense*, including a humerus and two ulnae (UFRGS-PV-1003-T, UFRGS-PV-1004-T, and UFRGS-PV-1008-T) related to this species by Veiga *et al*. (2018). In addition to these records, we here describe two new fragments of ribs (MMACR-058-T and UFRGS-PV-1602-T; Fig. 8) from different localities that can be unambiguously associated with this taxon.

The specimen MMACR-058-T (Fig. 8a, b) consists of a robust proximal portion of a right rib with four rounded protuberances on its dorsal surface. The rib has the proximal portion well preserved, with the capitulum and tuberculum. The preserved portion has 150 mm and is almost straight, with a subtle curvature.

UFRGS-PV-1602-T (Fig. 8c, d) is a proximal portion of a left rib with 107mm, lacking the capitulum and tuberculum. It bears three protuberances on its dorsal surface, evenly spaced.

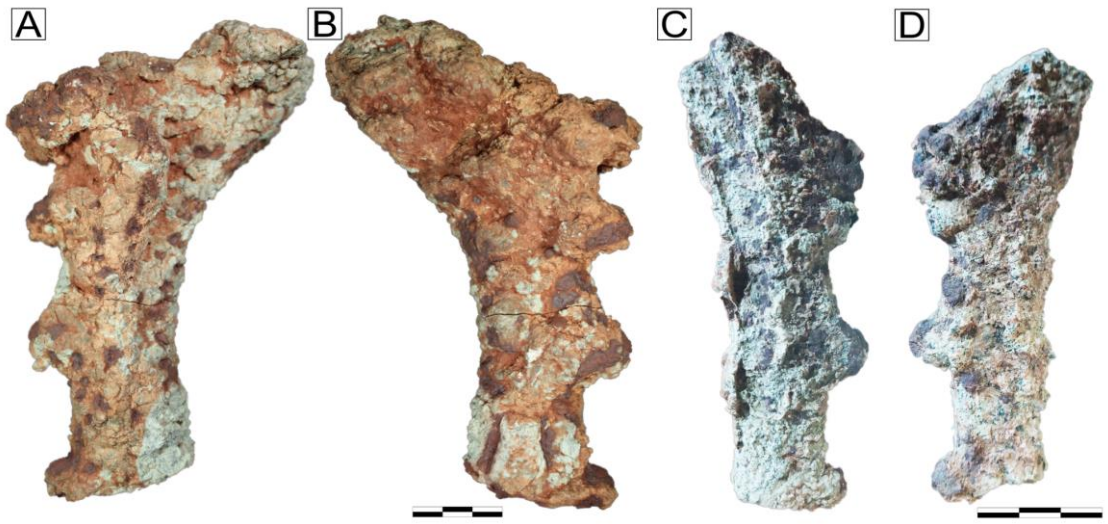


Figure 8. New specimens of *Protuberum cabralense*. A-B, MMACR-058-T, proximal portion of a left rib in posterior (A) and anterior (B) views; C-D, UFRGS-PV-1602-T, proximal portion of a right rib in anterior (C) and posterior (D) views. The scale bars equal to 30 mm.

3.4 Phylogenetic analysis

The analysis here performed resulted in 111 most parsimonious trees (MPTs) with 648 steps, consistency index of 0.366 and retention index of 0.639. The strict consensus tree resulted in several polytomies within traversodontids, collapsing main groups recovered in other analyses. Gomphodontosuchinae is recovered as polytomy of *Gomphodontosuchus* + *Menadon* + (*Proexaeretodon* + *Santagnathus* + *Siriusgnathus* + *Exaeretodon* + *Scalenodontoides*), without the inclusion of *Protuberum*. A portion of this consensus tree is shown in Figure 9 (a complete one is available in Suppl. Fig. 4). *Protuberum* is nested within the massive polytomy with other early diverging traversodontids plus Massetognathinae and Gomphodontosuchinae (Fig. 9).

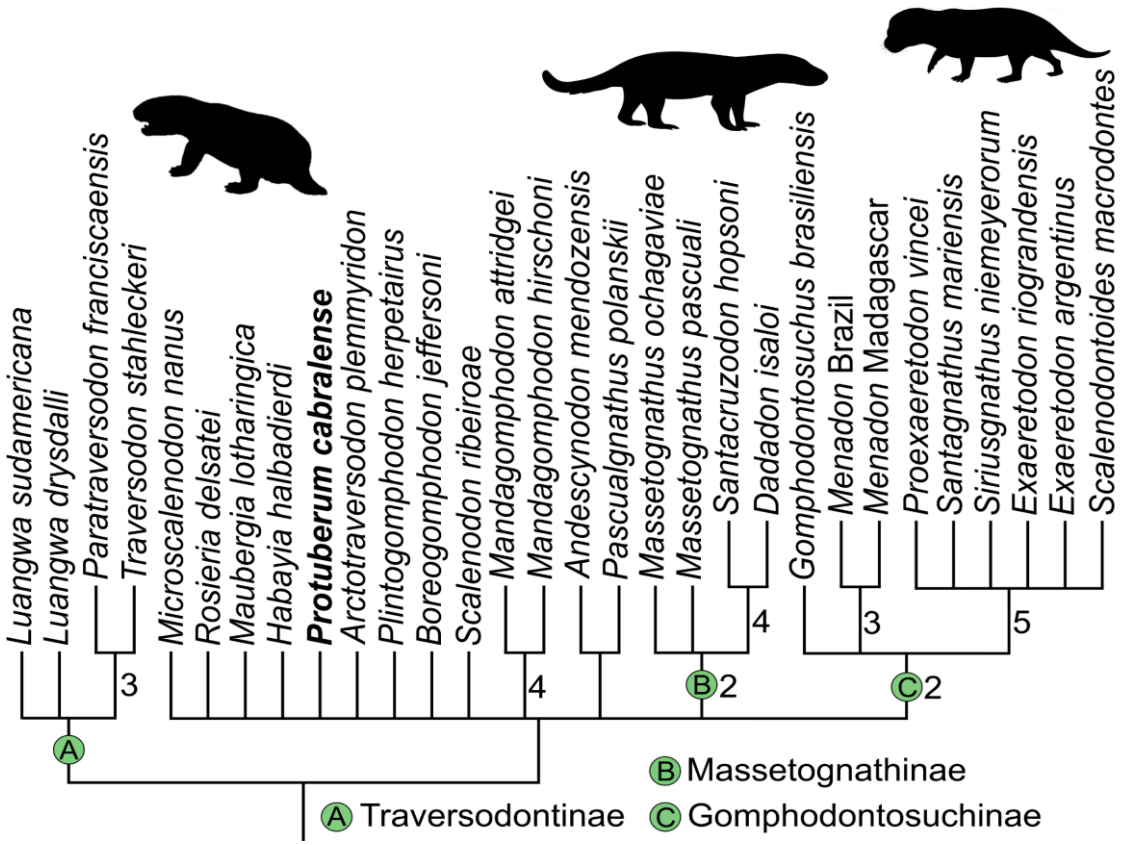


Figure 9. Selected portion of the strict consensus tree of 111 most parsimonious trees obtained in this study, including all taxa (see complete strict consensus tree in Suppl. Fig. 4). The numbers in the nodes indicate the Bremer support, nodes without a number Bremer = 1. Note that *Protuberum* is placed outside the Gomphodontosuchinae clade.

The iterPCR protocol identified *Scalenodon riberoae* and *Scalenodontoides* as unstable taxa. We pruned these two terminal units and runned the analysis resulting in 20 MPTs, with 627 steps, consistency index of 0.378 and retention index of 0.658. The strict consensus is shown in Figure 10.

This result places *Protuberum* as a non-gomphodontosuchine traversodontid, as sister taxon of a clade of Laurasian forms (*e.g.*, *Arctotraversodon*, *Boreogomphodon*) plus Massetognathinae +

Gomphodontosuchinae (Fig. 10). The reinterpretations of several character-states for *Protuberum* resulted in this new phylogenetic placement, which is not surprising considering this taxon belongs to the *Dinodontosaurus* AZ (see Martinelli *et al*., 2017 and Paes-Neto *et al*., 2024) and several features of the dentition (*e.g.*, four upper incisor, canine placed labially to paracanine fossa, lack of shouldering in upper postcanines, retention of small sized mesial postcanines, and lack of diastema) and skull (*e.g.*, presence of pineal foramen in adults) are reminiscent of early diverging traversodontids. Its postcranial anatomy is particularly bizarre and the presence of tubercles over ribs, vertebrae and sacrum seems to be autapomorphic for this taxon, as originally suggested (Reichel *et al*., 2009).

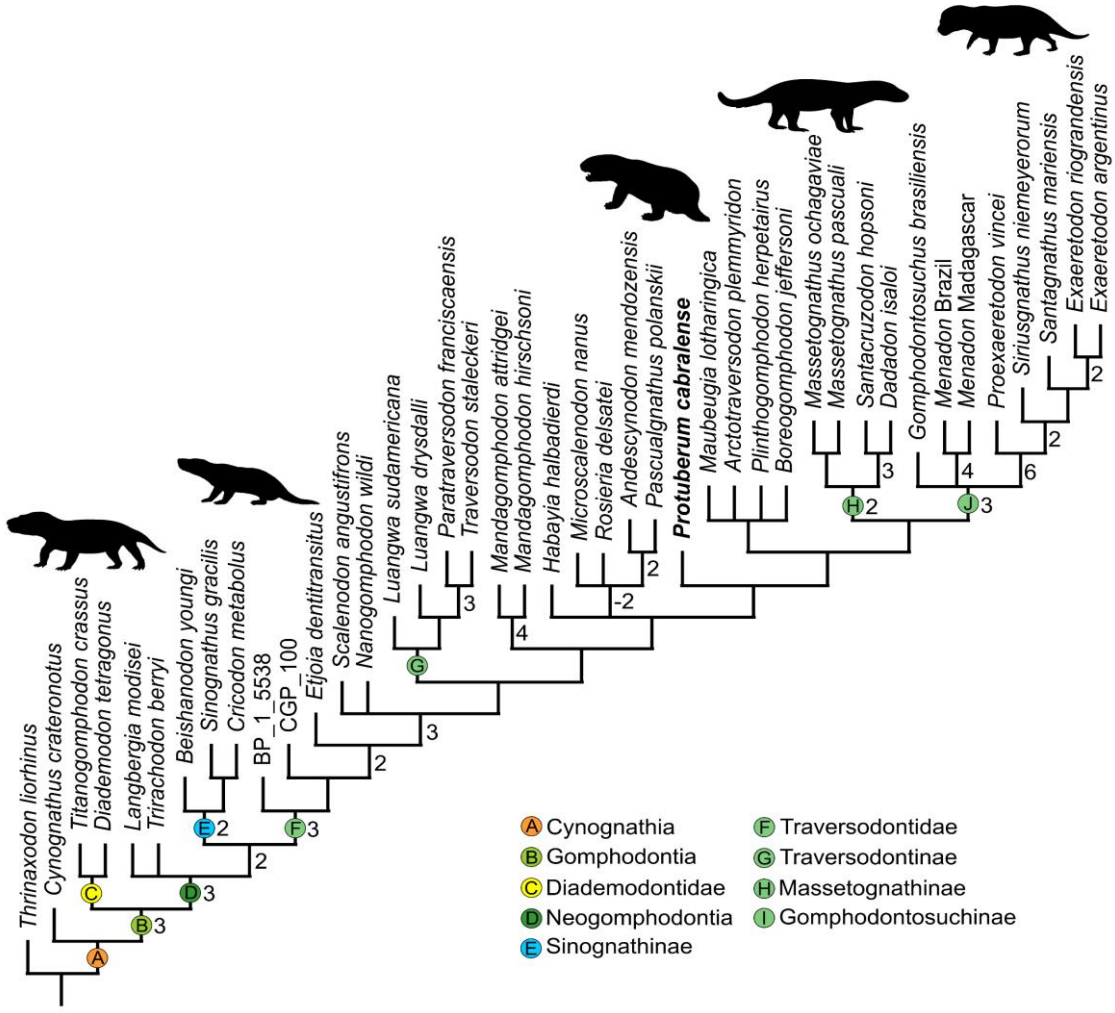


Figure 10. Phylogenetic placement of *Protuberum*. Strict consensus tree obtained after *Scalenodon riberoae* and *Scalenodontoides macrodontes* were pruned. Black silhouette credits: Sérgio Lages (*Diademodon*, *Santagnathus*, *Menadon*), Michael Tripoli (*Massetognathus*) and Gabriel Uguetto (*Cricodon*). The numbers in the nodes indicate the Bremer support, nodes without a number Bremer = 1.

The most basal half of the consensus tree is recovered as previous works (*e.g.* Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024), and the most apical half has several changes, mainly by the swapping position of *Protuberum*. One of the most conspicuous changes is the clade Arctotraversodontinae, proposed by Hendrickx *et al*. (2020), which is not recovered in our analysis, and the species that composed the clade in previous analyses are here not forming a monophyletic group. Additionally, this clade was recovered previously as sister group of Gomphodontosuchinae, and those, as sister group of Massetognathinae. In our analysis, the clade Gomphodontosuchinae is recovered as sister group of Massetognathinae, and the species that comprises the “clade Arctotraversodontinae” (sensu Hendrickx *et al*., 2020) are recovered here as more basal in relation to the Massetognathinae (Fig. 10).

The interrelationships are also changed in our analysis, as the polytomy composed by *Maubergia* + *Arctotraversodon* + *Plintogomphodon* + *Boreogomphodon*, and the one composed by *Microscalenodon* + *Rosieria* + (*Andescynodon* + *Pascualgnathus*) not previously recorded (Hendrickx *et al*., 2024; Schmitt *et al*., 2024; Kerber *et al*., 2024).

With the new phylogenetic position of *Protuberum*, the clade Gomphodontosuchinae, composed by *Gomphodontosuchus, Menadon*., *Proexaeretodon, Siriusgnathus, Santaganthus* and *Exaeretodon* spp. (Fig. 10) is now restricted to the Upper Triassic, with the first brazilian occurrence in the *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Cruz Sequence), with the record of *Menadon* (Melo *et al*., 2017; Schultz *et al*., 2020).

4. Discussion

4.1 Morphological and phylogenetic considerations of *Protuberum cabralense*

Our analysis indicates that *Protuberum cabralense* has four upper incisors, contrary to the interpretation of Reichel *et al*. (2009) which recognized only three. The fourth incisor was originally interpreted as canine, similar in size with the incisors. We consider here that the canines were not preserved and their alveoli were broken during the mechanical preparation of the specimen. We identified a small portion of the canine root into the lateral margin of what was originally interpreted as a “paracanine fossa”. In consequence, we believe that these fossae, in each side of the rostrum, include the canine alveolus collapsed with the real paracanine fossa, producing a conspicuously large fossa.

Along traversodontids, four upper incisors is the plesiomorphic condition (*e.g. Scalenodon*, *Massetognathus*), with a reduction to three and two elements in more apical forms. Among Gomphodontosuchinae, the most basal taxa have four incisors (*Menadon* and *Gomphodontosuchus*), while the most apical taxa have three (*Scalenodontoides*, *Exaeretodon argentinus*, *Exaeretodon*

riograndensis, *Santagnathus mariensis*) with the autapomorphic condition of only two in *Siriusgnathus* (Crompton and Ellenberger, 1957; Abdala *et al*., 2002; Pavanatto *et al*., 2018; Miron *et al*., 2020; Schmitt *et al*., 2024). The new interpretation of four incisors for *P. cabralense* is concomitant with the plesiomorphic condition of the species, and the reduction of the number of incisors is a condition only recovered in taxa from the late Carnian or younger aged.

The paracanine fossa, as interpreted by Reichel *et al*. (2009), positioned posterior to the canine, was unique for *P. cabralense*, not occurring in any traversodontid cynodonts. The paracanine fossa can be located medially, anteromedially or posteromedially among this clade (see Abdala and Ribeiro, 2003). In the gomphodontosuchine cynodonts, the paracanine fossa is located medially in relation to the canine in *Gomphodontosuchus* and *Menadon* and posteromedially in *Exaeretodon, Santagnathus* and *Siriusgnathus* (Abdala *et al*., 2002; Melo *et al*., 2015; Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2024). Our interpretation, in which the paracanine fossae were artificially enlarged and merged with the canine alveolus, is a plausible hypothesis in concordance with phylogenetically related taxa.

Although the tooth replacement inferences of *Protuberum* are limited, the set of features above described, such as the retention of mesial postcanines with no occlusal function, lack of enlarged canine-postcanine diastema, straight postcanine roots, and sequential addition of postcanine at the rear of the sequence, are reminiscent of early diverging traversodontids and massetognathines, at some degree, while in gomphodontosuchines the postcanines have an hypsodont condition (*i.e. Menadon*; Melo *et al*., 2019) or

clearly shows the loss of mesial teeth, enlargement of diastema during growth, anterior movement of postcanines and addition of posterior ones (*Exaeretodon*; O´Meara *et al*., 2018). In addition, a reduced last upper postcanine is a condition comparable to that of non-Gomphodontosuchinae traversodontids, such as *Traversodon* and *Paratraversodon*, while in most Gomphodontosuchinae, the last postcanines are the largest teeth in the series (Abdala *et al*., 2002; Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2024).

Phylogenetically, *Protuberum* is not here recovered as a Gomphodontosuchinae, differing from all previous analyses (*e.g.*, Reichel *et al*., 2009; Kammerer *et al*., 2012; Liu and Abdala, 2014; Melo *et al*., 2015; Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2019, 2024; Hendrickx *et al*., 2020; Kerber *et al*., 2024). The Gomphodontosuchinae clade still recovers its main members, namely *Menadon* (divided in *Menadon* Brazil and *Menadon* Madagascar by Hendrickx *et al*., 2020), *Gomphodontosuchus*, *Santagnathus*, *Siriusgnathus*, and *Exaeretodon*, plus the inclusion of *Proexaereton* (based on the proposal of Schmitt *et al*., 2024). *Scalenodontoides* may be included within this clade (*e.g.*, Hendrickx *et al*., 2020), but we pruned it *a posteriori* in our second analysis.

This new phylogenetic hypothesis is concomitant with is stratigraphic provenance at the *Dinodontosaurs* Assemblage Zone of the Pinheiros-Chiniquá Sequence, which was believed to have an older age than that of the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ of the Chañares Formation in Argentina (see Martinelli *et al*., 2017, 2024; Paes-Neto *et al*., 2024), due to the presence of several early diverging traversodontids (*e.g.*, *Scalenodon*, *Luangwa*) and probainognathians (*e.g.*, Aleodontinae), not recovered in the aforementioned

Argentinian association (but present in the older *Tarjadia* AZ of the Chañares Formation; Ezcurra *et al*., 2017; Martinelli *et al*., 2024).

This phylogenetic placement is also coherent considering the large number of plesiomorphies that *Protuberum* has in its dentition and skull, such as the presence of four upper incisors, lack of well-developed canine-postcanine diastema, retention of mesial, simple postcanines, postcanines bearing a straight root and a rectangular shaped crown, lack of shouldering among postcanines, presence of a pineal foramen, the reduced size of the last postcanine when compared to the anterior, lack of an unossified zone in the brain endocast, among others.

4.2 Endocast

The nasal cavity of MPDC 368/100 is elongated anteroposteriorly, similar to *Diademodon* and *Massetognathus ochagaviae*, differing from the nasal cavity of *Massetognathus pascuali*, *Exaeretodon*, *Siriusgnathus* (Franco *et al*., 2021), and *Santagnathus* (Fig. 7d-f) where the nasal cavity is shorter and expanded laterally in its most posterior portion. However, these nasal cavity morphology may be resultant of taphonomic processes, since MPDC 368/100 presents clear deformations and concretions inside the nasal cavity.

The dorsal recess is anteroposteriorly developed in MPDC 368/100, similar to that observed in *Massetognathus ochagaviae* (Franco *et al*., 2021). This condition differs from *Massetognathus pascuali*, *Exaeretodon*, and *Siriusgnathus*, which is more triangular shaped in the dorsal view.

The maxillary recess of the specimen MPDC 368/100 is similar in shape to other Traversodontidae (see Franco *et al*., 2021) and is more developed than

in *Santagnathus*. Compared to *Massetognathus pascuali*, *Massetognathus ochagaviae*, *Exaeretodon*, and *Siriusgnathus*, the maxillary recess of the specimen MPDC 368/100 is smaller than that of *Siriusgnathus*, but similar in size to *Massetognathus pascuali*, *Massetognathus ochagaviae*, and *Exaeretodon*.

The encephalon is similar to the pattern observed in other Traversodontidae, with the anterior region (olfactory bulb) smaller than the posterior portion (see Pavanatto *et al*., 2019; Kerber *et al*., 2024). There is no sulcus delimiting the cerebral hemispheres, as in other cynognathians (Pavanatto *et al*., 2019; Hoffmann *et al*., 2019; Kerber *et al*., 2024). However, the encephalon dorsoventral flexion varies across observed taxa. MPDC 368/100 has a similar flexion to that observed in *Massetognathus pascuali* and *Paratraversodon franciscaensis* (Kerber *et al*., 2024), which is more curved than that of *Exaeretodon* (CAPPA/UFSM 0227 and CAPPA/UFSM 0030; Pavanatto *et al*., 2019), *Santagnathus*, and *Siriusgnathus*, in which the brain is more straight in lateral view (Pavanatto *et al*., 2019). This variation in brain flexion may reflect a phylogenetic pattern, since in more basal taxa the brain is more flexed, or reflect the condition of earlier stages of ontogeny, as happens in current crocodiles (Jirak and Janacek, 2017; Watanabe *et al*., 2019), where the brain becomes straighter in the individual with an advances ontogenetic stage.

The pineal tube, despite being damaged by taphonomic processes, can be recognized in the CT scan and this structure projects from the forebrain to the roof of the skull, where it is open in the pineal/parietal foramen. The presence of this structure is commonly reported in basal taxa (*e.g. Traversodon*, *Paratraversodon*, *Luangwa*, *Cricodon*) and in the early ontogenetic stages of

Massetognathus (Abdala and Giannini, 2000; Pavanatto *et al*., 2019; Hoffmann *et al*., 2019; Kerber *et al*., 2024). The presence of the pineal tube in the specimen MPDC 368/100 associated with brain flexion, as well as the histology and other osteological characteristics (smaller size than other individuals of the same species), corroborate with a subadult individual.

However, in *Massetognathus,* a neural tube closure occurs early in the ontogenetic stages (Abdala and Giannini, 2000). In *Protuberum*, the pineal tube is present in more advanced ontogenetic stages (*i.e.*, specimen MPDC 368/100) than in *Massetognathus* as well as in larger individuals, such as the specimen MCT.R.1913 reported by Soares *et al*. (2023). This indicates that this structure remains open in adult stages of the ontogeny of this species. This condition of the pineal tube and parietal foramen can be explained due to phylogenetic position of the species, related to early diverging traversodontids, positioned even basal to massetognathines. Furthermore, *Protuberum*, that comes from beds aged as latest Ladinian-to-earliest Carnian, corroborates the hypothesis of Pavanatto *et al*. (2019) and Kerber *et al*. (2024), which observed that only during the mid-late Carnian the pineal foramen and tube disappear within members of the clade Traversodontidae.

The *Santagnathus mariensis* specimen here anaysed (holotype, UFRGS-PV-1419-T; Fig. 11), represents a subadult individual with ca. 169 mm of basal length of the skull (Botha-Brink *et al*. 2012; Schmitt *et al*. 2024). It exhibits a condition similar to that of more advanced traversodontids (*i.e.* Gomphodontosuchinae clade), where the encephalon is more straight in lateral view, the pineal foramen is absent and the unossified zone is more developed

(Fig. 11; Suppl. Fig. 3). This condition corroborates the phylogenetic position found for this taxon, among the Gomphodontosuchinae (Schmitt *et al*., 2024).

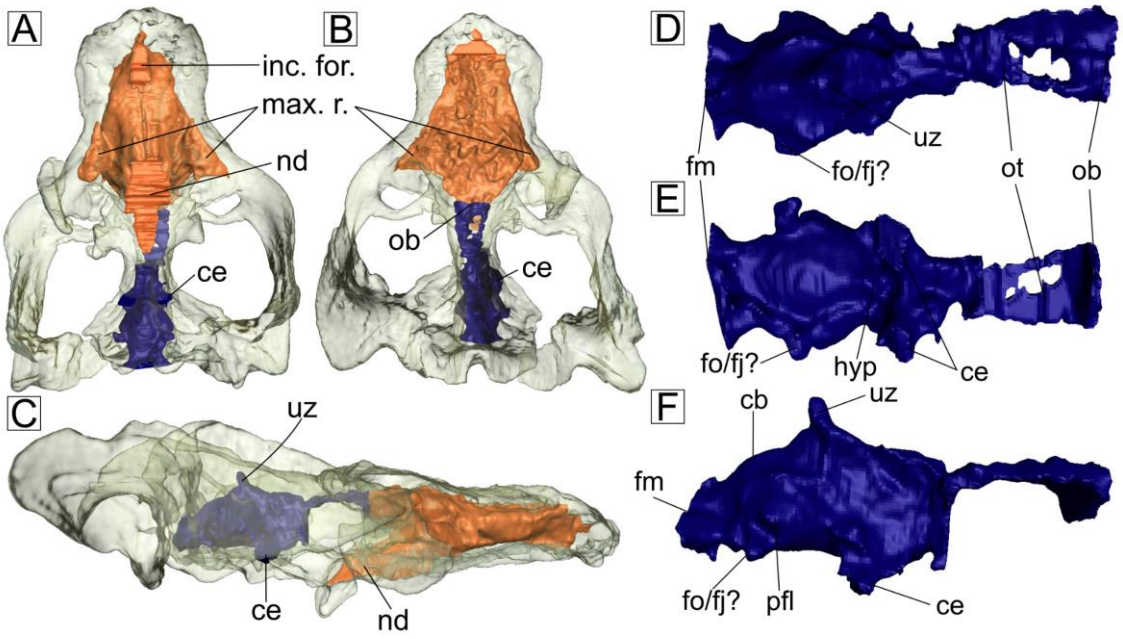


Figure 11. Endocranial cavities of *Santagnathus mariensis* (UFRGS-PV-1419-T). A-C, 3D translucent skull in ventral (A), dorsal (B) and right lateral (B) views. G-I, encephalon in dorsal (G), ventral (H) and right lateral (I) views. **Abbreviations**: **cb**, cerebellum; **ce**, cavum epiptericum; **fm**, foramen magnum; **fo/fj?**, fenestra ovalis/jugular fossa?; **hyp**, hypophyseal cast; **inc. for**, incisive foramen; **max. r.**, maxillary recess; **nd**, nasal duct; **ob**, olfatory bulb; **ot**, olfatory tract; **pfl**, paraflocular cast; **uz**, unossified zone.

Finally, the specimen MPDC 368/100 does not present an unossified zone in the posterodorsal region of the encephalon. The presence of this structure is expected for gomphodont cynodonts (Laaß *et al*., 2017; Pavanatto *et al*., 2019; Hoffmann *et al*., 2021; Kerber *et al*., 2024) and is more developed in more apical taxa, such as the gomphodontosuchine *Exaeretodon*,

Santagnathus, and *Siriusgnathus* (Fig. 11; Pavanatto *et al*., 2019). Furthermore, this condition causes the cerebellum to be barely visible in specimen MPDC 368/100. However, in the specimen MPDC 368/100 the occipital region is more anteriorly inclined, which reduces the space where the unossified zone is observed in other Traversodontidae. This condition of the occipital region is not observed in other Traversodontidae, and could be associated with a cranial adaptation of *Protuberum*.

4.3 Considerations on the new records

The occurrence of *P. cabralense* outside the type localities (Paraíso do Sul and Novo Cabrais; Reichel *et al*., 2009) and region (Müller *et al*., 2024) increases the geographical distribution of the species, and adds important new specimens, considering the lack of materials related to *Protuberum*. The fossiliferous record at the Pinheiros locality, where the rib MMACR-PV-058-T was collected, is famous and well known since the 1940's and several fossil taxa have been recovered from this area (see summary in Martinelli *et al*., 2017; Schultz *et al*., 2020; Paes-Neto *et al*., 2024), but *P. cabralense* was hitherto unknown. Recently, Soares *et al*. (2023) recognized the presence of *Protuberum* in this area, based upon a specimen collected in the 1940's by Llewellyn Ivor Price and housed in the Museu de Ciências da Terra (MCTer-CPRM-RJ), which remained hidden and unrecognized into the old collection. It needs preparation and a detailed description but certainly corresponds to this bizarre cynodont (Soares *et al*., 2023). The new locations of *Protuberum* specimens are not surprising considering the distribution of the *Dinodontosaurus* AZ, so these discoveries, together with recent record at the

Linha Varzea 1 site (Müller *et al*., 2024), enlarge the frequencie of these traversodontids within the unit.

The additional specimens described here represent a much bigger (MMACR 0058-T) and a smaller individual (UFRGS-PV-1602-T), when compared to the holotype, increasing the knowledge of the adult and juvenile sizes of the species. The preserved portion of the rib MMACR PV-058-T has ~150mm in length, compared with the holotype ribs (MPDC 368/100), which has 108 mm corresponding to the same region (four proximal protuberances). Thus, the new specimen corresponds to a specimen ca. 40% larger than the holotype, representing the biggest specimen known of *P. cabralense*. Recently, Kaiuca *et al*. (2024) calculated a body mass of 60.35 kg for *Protuberum* based on the holotype specimen, UFRGS-PV1005-T and UFRGS-PV-1006-T.

These data indicate that the *Protuberum* could reach bigger sizes than was known, perhaps surpassing the size of *Proexaeretodon* and *Siriusgnathus* (Pavanatto *et al*., 2018; Schmitt *et al*., 2024). However, we cannot confirm *Protuberum* reached a size similar to largest *Exaeretodon* specimens (*e.g.*, Abdala *et al*., 2002), with body mass reaching ca. 131 kg (Filippini *et al*., 2022).

The histological analysis made by Botha-Brink *et al*. (2012) and Veiga *et al*. (2018) concluded that the studied specimens were actively growing, representing subadult individuals, although these specimens are not associated with the holotype skull, they represent an individual with a similar size, indicating that the holotype specimen could represent a subadult also. The specimen UFRGS-PV-1602-T (107 mm) is similar in size to the holotype, and those specimens described by Müller *et al*. (2024) represent individuals with approximately 70% the size of the holotype (76.3 mm), being the smallest

known specimens of *Protuberum*. The full understanding about the maximum size of *P. cabralense* can only be achieved with more specimens and new studies about the ontogenetic stages of the known specimens. In addition, smaller and larger specimens with dentition can provide evidence on the tooth replacement in order to address the issues related to the relatively small size of the last postcanine tooth erupting at the end of the tooth rows in the holotype specimen.

Besides that, the occurrence of *P. cabralense* outside the typical sites and main region described by Reichel *et al*. (2009) and Müller *et al*. (2024) increases the geographical occurrence of the taxon, enhancing the possibilities of new discoveries.

5. Conclusion

We revisited craniodental structures of *P. cabralense*, described the internal cavities based on computerized tomography, and performed a new phylogenetic analysis. Our new interpretation on the dentition supports a dental formula of 4I,1C,9PC for *P. cabralense*. The phylogenetic analysis, with the new interpretations here provided, recovered *P. cabralense* outside Gomphodontosuchinae, differing from all previous analyses. Even, *Protuberum* is recovered as earlier divergent than massetognathines, concomitant with several plesiomorphies present in its dentition and skull.

The CT scan allows us to describe the internal cavities and the root morphology of the postcanine teeth of *Protuberum*. The postcanine root is simple and straight, being triangular shaped in mesial and distal views. The nasal cavity is anteroposteriorly elongated, similar to most early diverging

traversodontids, differing from the shorter and laterally expanded cavity of gomphodontosuchines. The encephalon has a pineal tube and a pineal foramen, and also lacks the unossified zone, differing from gomphodontosuchines. Additionally, the encephalon of *Protuberum* has a flexion similar to observed in non-gomphodontosuchine traversodontids and differs from the more straight encephalon of gomphodontosuchines. Furthermore, the presence of the pineal tube and foramen in individuals of advanced ontogenetic stages is a conspicuous trait, even differing from the condition of *Massetognathus*, which close it during ontogeny.

Finally, we described new materials related to *P. cabralense* from two distinct sites, which confirm the first occurrence of the taxon in these localities and increase the knowledge about the size of the species. All this evidence and new data indicate that the *P. cabralense* is a unique traversodontid cynodont and new specimens and studies can elucidate more of the biology and anatomy of the species and the phylogenetic relations among the Gomphodontosuchinae clade.

Acknowledgements

We thank Jeferson Saurin and Silvia Taschetto, former and current Secretary of Culture, Tourism and Paleontology of the city of Mata, and the Museu Padre Daniel Cargnin staff, which allowed access to the holotype of *Protuberum cabralense*; Carlos A. Filipini, director of the Nova Radicom clinic (Porto Alegre, RS) and the entire CT technical team, for the help with the CT scans of the holotype of *P. cabralense*; Carlos Rodrigues from the Museo Municipal Aristides Carlos Rodrigues (Candelária, RS) for his invaluable support to enlarge the

Triassic fauna of Brazil; and Luis Flavio Lopes for the skillful photographs. For the access to the collections, we thank Leonardo Kerber, Flavio Pretto, and Rodrigo T. Müller (CAPPA), Marco Brandalise de Andrade and Carolina Hoffmann (PUC/RS). We especially thank Voltaire D. Paes Neto for sharing photos of specimens housed at GPIT/RE. We thank Ana Maria Ribeiro, Fernando Abdala, Voltaire D. Paes Neto, Tomaz P. Melo, Heitor Francischini, Leonardo Kerber, Rodrigo Müller and Marcel Lacerda for comments and discussions on Triassic faunas that at some stage enriched the manuscript. The phylogenetic analysis was performed with TNT v.1.5, a program made freely available through the Willi Hennig Society.

Funding

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001 to MRS (PROEX 88882.345539/2019-01). AGM was financed by CONICET PIBAA 1137, PICT 2020-SERIEA-01498, and MILENIO NCN2023-025. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Programa Institutos Nacionais de Ciência, Tecnologia e Inovação (INCT) financed CLS (311251/2021-8) MBS (308515/2023-4 and 406902/2022-4) and PMF (406902/2022-4). MBS was also financed by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (E-26/201.066/2021).

ORCIDs

Maurício R. Schmitt: https://orcid.org/0000-0002-4235-9180

Agustín G. Martinelli https://orcid.org/0000-0003-4489-0888

Pedro H. Morais Fonseca https://orcid.org/0000-0001-7721-9818

Cesar L. Schultz https://orcid.org/0000-0001-7121-0409

Marina B. Soares https://orcid.org/0000-0002-8393-2406

Data statement

All data used in this work is available in the manuscript or in the Supplementary Files 1, 2, 3. Any other data can be requested by email to the corresponding authors.

References

Abdala. F., Giannini, N. P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: The analysis of an ontogenetic sequence. Journal of Vertebrate Paleontology 20(3):501-506. DOI: 10.1671/0272-4634(2000)020[0501:GCOTCA]2.0.CO;2

Abdala, F., Giannini, N. P. 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. Palaeontology, 45, 1151–1170. DOI: 10.1111/1475-4983.00280

Abdala, F., Barberena, M. C., Dornelles, J. 2002. A new species of traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 22(2):313-325. DOI: 10.1671/0272-4634(2002)022[0313:ANSOTT]2.0.CO;2

Abdala, F., Gaetano, L. C., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Hancox, P. J., Rubidge, B. S. (2020). Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the

group. Journal of South American Earth Sciences, 104, 102884. DOI: 10.1016/j.jsames.2020.102884

Abdala, F., Ribeiro, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. Zoological Journal of the Linnean Society, 139:529–545. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2003.00096.x

Barberena, M. C. 1981. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). Pesquisas, 14:149-162.

Botha-Brink, J., Abdala, F., Chinsamy-Turan, A. 2012. The Radiation and Osteohistology of Nonmammaliaform Cynodonts. In Chinsamy-Turan, A. (Ed.), Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology, Indiana University Press. p. 223-247.

Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. Cladistics, 10:295–304.

Crompton, A.W., 1955. On some Triassic cynodont from Tanganyika. Proceeding of the Zoological Society of London 125, 617–669.

Crompton, A. W., Ellenberger, F. 1957. On a new cynodont from the Molteno beds and the origin of the Tritylodontids. Ann. S. Afri. Mus, 44, Pp. 1-14

Crompton, A. W. , Owerkowicz, T., Bhullar, B.-A. S., Musinsky, C. 2017. Structure of the nasal region of non-mammalian cynodonts and mammaliaforms: Speculations on the evolution of mammalian endothermy,

Journal of Vertebrate Paleontology, e1269116-2. DOI: 10.1080/02724634.2017.1269116

Fedorov A., Beichel R., Kalpathy-Cramer J., Finet J., Fillion-Robin J-C., Pujol S., Bauer C., Jennings D., Fennessy F.M., Sonka M., Buatti J., Aylward S.R., Miller J.V., Pieper S., Kikinis R. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. Magnetic Resonance Imaging. 30(9):1323-41. DOI: 10.1016/j.mri.2012.05.001

Filippini, F. S., Abdala, F., Cassini, G. H. 2022. Body mass estimation in Triassic cynodonts from Argentina based on limb variables. Acta Palaeontologica Polonica, 67(2):543-557. https://doi.org/10.4202/app.00919.2021

Franco, A. S., Müller, R. T., Martinelli, A. G., Hoffmann, C. A., Kerber, L. 2021. The nasal cavity of two traversodontid cynodonts (Eucynodontia, Gomphodontia) from the Upper Triassic of Brazil. Journal of Paleontology, 95(4):845-860. DOI: 10.1017/jpa.2021.6

Fonseca, P. H. M., Martinelli, A. G., Gill, P. G., Rayfield, E. J., Schultz, C. L., Kerber, L., Ribeiro, A. M., Francischini, H., Soares, M. B. 2024. New evidence from high-resolution computed microtomography of Triassic stem-mammal skulls from South America enhances discussions on turbinates before the origin of Mammaliaformes. Scientific Reports, 14:13817. DOI: 10.1038/s41598-024-64434-5

Goloboff, P. A., Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. Cladistics, 32(3):221-238. DOI: 10.1111/cla.12160

Goñi, R., Goin, F. 1990. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triassico Argentino: Il *Exaeretodon frenguellii* Cabrera (Traversodontidae). Ameghiniana, 27(3-4):327-336.

Hendrickx, C., Gaetano, L. C., Choiniere, J. N., Mocke, H., Abdala, F. 2020. New traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts, Journal of Systematic Palaeontology, 18(20):1669-1706, DOI: 10.1080/14772019.2020.1804470

Hendrickx, C., Abdala, F. Filippini, F. S., Wills, S., Benson, R., Choiniere, J. N. 2024. Evolution of postcanine complexity in Gomphodontia (Therapsida: Cynodontia). The Anatomical Record, 307(4):1613-1633. DOI: 10.1002/ar.25386

Hoffmann, C. A., Rodrigues, P. G., Soares, M. B., Andrade, M. B. 2019. Brain endocast of two non-mammaliaform cynodonts from southern Brazil: An ontogenetic and evolutionary approach. Historical Biology, 33(8):1196–1207. DOI: 10.1080/08912963.2019.1685512

Hoffmann, C. A., de-Andrade, M. B., Martinelli, A. G. 2023. Anatomy of the holotype of *‘Probelesodon’ kitchingi* revisited, a chiniquodontid cynodont (Synapsida, Probainognathia) from the early Late Triassic of southern Brazil. Journal of Paleontology. 97(3):693-710. DOI: 10.1017/jpa.2023.25

Hopson, J.A. 2014. The traversodontid cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In: Kammerer, C., Angielczyk, K., Fröbisch, J. (eds) Early Evolutionary History of the Synapsida. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-007-6841-3_14

Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P., Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. Journal of South American Earth Sciences 55:123-132. DOI: 10.1016/j.jsames.2014.07.007

Jirak, D., Janacek, J., 2017. Volume of the crocodilian brain and endocast during ontogeny. PLoS One 12:e0178491. DOI: 10.1371/journal.pone.0178491

Kaiuca, J. F. L., Martinelli, A. G., Schultz, C. L., Fonseca, P. H. M., Tavares, W. C., Soares, M. B. 2024. Weighing in on miniaturization: New body mass estimates for Triassic eucynodonts and analyses of body size evolution during the cynodont-mammal transition. The Anatomical Record 307:1594-1612. https://doi.org/10.1002/ar.25377

Kammerer, C. F., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A. R. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 28:445-462. DOI: 10.1671/0272-4634(2008)28[445:NMOMBC]2.0.CO;2

Kammerer, C. F., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A. R. 2012. Ontogeny in the Malagasy traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration

of its phylogenetic relationships. Fieldiana, Life and Earth Sciences 2012(5):112-125. DOI: 10.3158/2158-5520-5.1.112

Kerber, L., Roese-Miron, L., Medina, T. G. M., Roberto-da-Silva, L., Cabreira, S. F., Pretto, F. A. 2024. Skull anatomy and paleoneurology of a new traversodontid from the Middle-Late Triassic of Brazil. The Anatomical Record, 307(4):791-817. DOI: 10.1002/ar.25385

Laaß, M., Schillinger, B., & Kaestner, A. 2017. What did the “unossified zone” of the non-mammalian therapsid braincase house? Journal of Morphology, 278(8):1020-1032. DOI: 10.1002/jmor.20583

Liu, J. 2007. The taxonomy of the traversodontid cynodonts *Exaeretodon* and *Ischignathus.* Revista Brasileira de Paleontologia, 10(2):133-136.

Liu, J., Abdala, F. 2014. Phylogeny and taxonomy of the Traversodontidae. In: Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., Fröbisch, J. (Ed) Early evolutionary history of the Synapsida. Springer, Dordrecht, p. 255-279. DOI: 10.1007/978-94-007-6841-3_15

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.

Machado, M. 1992. Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do RS mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho). Unpublished MSc thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 126 pp.

Maddison, W. P., D.R. Maddison. 2023. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.81 http://www.mesquiteproject.org

Martinelli, A. G. 2010. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. Geobios 43(6):629-638. DOI: 10.1016/j.geobios.2010.03.006

Martinelli, A. G., Soares, M. B. 2016. Evolution of South American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynodontia). In Agnolin, F.L., Lio, G.L., Brissón Egli, F., Chimento, N.R., Novas, F.E. (Eds.), Historia Evolutiva y Paleobiogeografía de los Vertebrados de América del Sur, Contribuciones del MACN, No. 6 (pp. 183–197). Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina.

Martinelli, A. G., Kammerer, C. F., Melo, T. P., Paes-Neto, V. D., Ribeiro, A. M., Da-Rosa, A. A. S., Schultz, C. L., & Soares, M. B. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. PLoS One, 12(6):e0177948. DOI: 10.1371/journal.pone.0177948

Martinelli, A. G., Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Escobar, J., Hechenleitner, E. M., von Baczko, M. B., Taborda, J. R. A., Desojo, J. B. 2024. A new early-diverging probainognathian cynodont and a revision of the occurrence of cf. *Aleodon* from the Chañares Formation, northwestern Argentina: new clues on the faunistic composition of the latest Middle–?earliest Late Triassic Tarjadia Assemblage Zone. The Anatomical Record, 307(4): 815-850. DOI: 10.1002/ar.25388.

Melo, T. P., Abdala, F., Soares, M. B., 2015. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle-Upper Triassic of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology 35:e1002562, 571-582. DOI: 10.1080/02724634.2014.1002562.

Melo, T. P., Martinelli, A. G., Soares, M. B. 2017 A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil, Palaeontology 60:571-582. DOI: 10.1111/pala.12302

Melo, T. P., Ribeiro, A. M., Martinelli, A. G., Soares, M. B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stemmammal. Nature Communications 10:2841. DOI: 10.1038/s41467-019-10719-7

Melo, T. P., Martinelli, A. G., Soares, M. B. 2022. New occurrences of massetognathine traversodontids and chiniquodontids (Synapsida, Cynodontia) from the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Geographic and biostratigraphic implications. Journal of South American Earth Sciences 115:103757. DOI: 10.1016/j.jsames.2022.103757

Miron, L. R., Pavanatto, A. E. B., Pretto, F. A., Müller, R. T., Dias-da-Silva, S., Kerber, L. 2020. *Siriusgnathus niemeyerorum* (Eucynodontia: Gomphodontia): The youngest South American traversodontid? Journal of South American Earth Sciences 97:102394. DOI: 10.1016/j.jsames.2019.102394

Müller, R. T., Martinelli, A. G., Prestes-de-Bem, F., Schmitt, M. R., Kerber, L. 2024. Biostratigraphic significance of a new record of *Protuberum cabralense*, a

bizarre traversodontid cynodont from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil. Historical Biology, *in press*

O'Meara R. N., Dirks, W., Martinelli, A. G. 2018. Enamel formation and growth in non-mammalian cynodonts. Royal Society Open Science 5(5): 172293. DOI: 10.1098/rsos.172293

Paes-Neto, V. D., Lacerda, M. B., Ezcurra, M. D., Raugust, T., Trotteyn, M. J., Soares, M. B., Schultz, C. L., Pretto, F. A., Francischini, H., Martinelli, A. G. 2024. New rhadinosuchine proterochampsids from the late Middle-early Late Triassic of southern Brazil enhance the diversity of archosauriforms. The Anatomical Record 307(4):851-889. DOI: 10.1002/ar.25294

Pavanatto, A. E. B., Pretto, F. A., Kerber, L., Müller, R. T., Da-Rosa, A. A. S., Diasda-Silva, S. 2018. A new Upper Triassic cynodont-bearing fossiliferous site from southern Brazil, with taphonomic remarks and description of a new traversodontid taxon. Journal of South American Earth Sciences 88:179-196. DOI: 10.1016/j.jsames.2018.08.016

Pavanatto, A. E. B., Kerber, L., Dias-da-Silva, S. 2019. Virtual reconstruction of cranial endocasts of traversodontid cynodonts (Eucynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Southern Brazil. Journal of Morphology, 280(9):1267-1281. DOI: 10.1002/jmor.21029

Pol, D., Escapa, I. H. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: Identification and the assessment of relevant characters. Cladistics, 25:515-527. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2009.00258.x

Pusch, L. C., Kammerer, C. F., Fröbisch, J. 2024. The origin and evolution of Cynodontia (Synapsida, Therapsida): Reassessment of the phylogeny and systematics of the earliest members of this clade using 3D-imaging technologies. The Anatomical Record, 307(4):1634-1730. DOI: 10.1002/ar.25394

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(1):229-250. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2008.00824.x

Romer, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new Gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. Breviora 264:1-25.

Schmitt, M. R., Martinelli, A. G., Melo, T. P., Soares, M. B. 2019. On the occurrence of the traversodontid *Massetognathus ochagaviae* (Synapsida, Cynodontia) in the early late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): Taxonomic and biostratigraphic implications. Journal of South American Earth Sciences 93:36-50. DOI: 10.1016/j.jsames.2019.04.011

Schmitt, M. R., Martinelli, A. G., Kaiuca, J. F. L., Schultz, C. L., Soares, M. B. 2024. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record 307(4):1474-1514. DOI: 10.1002/ar.25244

Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T., Melo, T. P. (2020). Triassic faunal successions of the Parana Basin, southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences 104, 102846. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102846

Soares, M. B., Bulak, B. A., Santos, M. B. L., da-Silva, R. C., 2023. Unprecedented materials of *Protuberum cabralense* (Cynodontia, Traversodontidae) expand anatomical information and geographic distribution of the species, Boletim de Resumos XII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, p.135.

Teixeira, A.M.S. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, 24, 1–31

Veiga, F. H., Botha-Brink, J., Soares, M. B. 2018. Osteohistology of the non-mammaliaform traversodontids *Protuberum cabralense* and *Exaeretodon riograndensis* from southern Brazil, Historical Biology, 31(9), 1231–1241 DOI: 10.1080/08912963.2018.1441292

Watanabe, A., Gignac, P. M., Balanoff, A. M., Green, T. L., Kley, N. J., Norell, M. A. 2019. Are endocasts good proxies for brain size and shape in archosaurs throughout ontogeny?. Journal of Anatomy, 234(3):291–305. DOI: 10.1111/joa.12918

Supplementary material for:

Protuberum cabralense (Cynodontia: Cynognathia) revisited: craniodental reinterpretations and new specimens of a bizarre traversodontid from the earliest Late Triassic of southern Brazil

Maurício Rodrigo Schmit[a]*, Agustín Guillermo Martinelli[b]*, Pedro Henrique Morais Fonseca[a], Cesar Leandro Schultz[c], Marina Bento Soares[d]*

[a]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil
[b]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, CABA, Buenos Aires, Argentina
[c]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil
[d]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Avenida Bartolomeu de Gusmão, 875, São Cristovão, 20941-160 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Corresponding authors: Maurício R. Schmitt (mauricio.schmitt@yahoo.com.br), Agustín G. Martinelli (agustin_martinelli@yahoo.com.ar), Marina B. Soares (marina.soares@mn.ufrj.br)

This file includes the following items:

1. Additional supplementary figures 1 to 3.

2. Modifications made on the scoring of *Protuberum cabralense* in the data matrix of Kerber *et al*. (2024), which is based on Hendrickx *et al*. (2020), with subsequent modifications (*e.g.*, Schmitt *et al*., 2024).

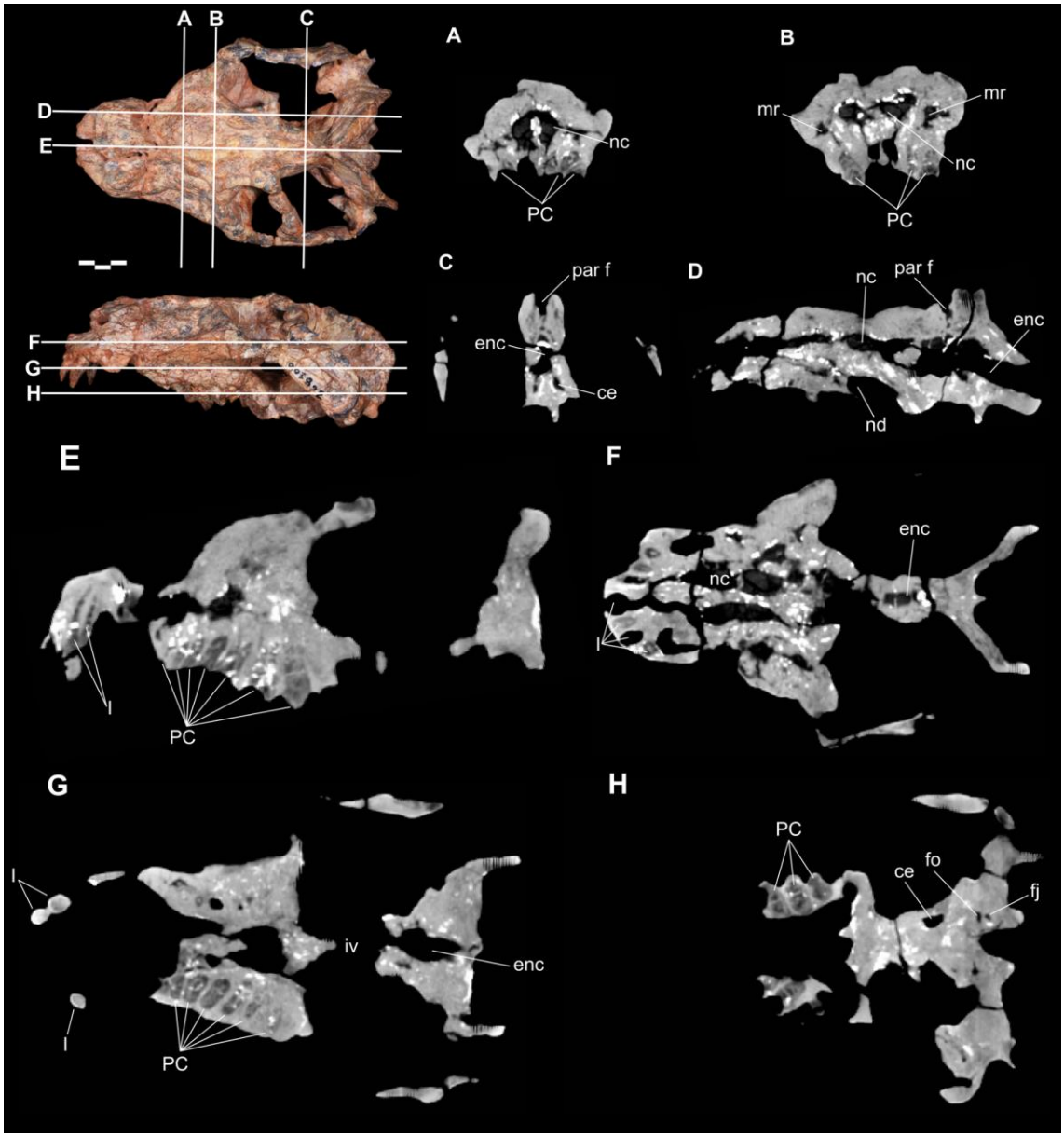
3. Result of phylogenetic analysis including all taxa.

1. Additional figures

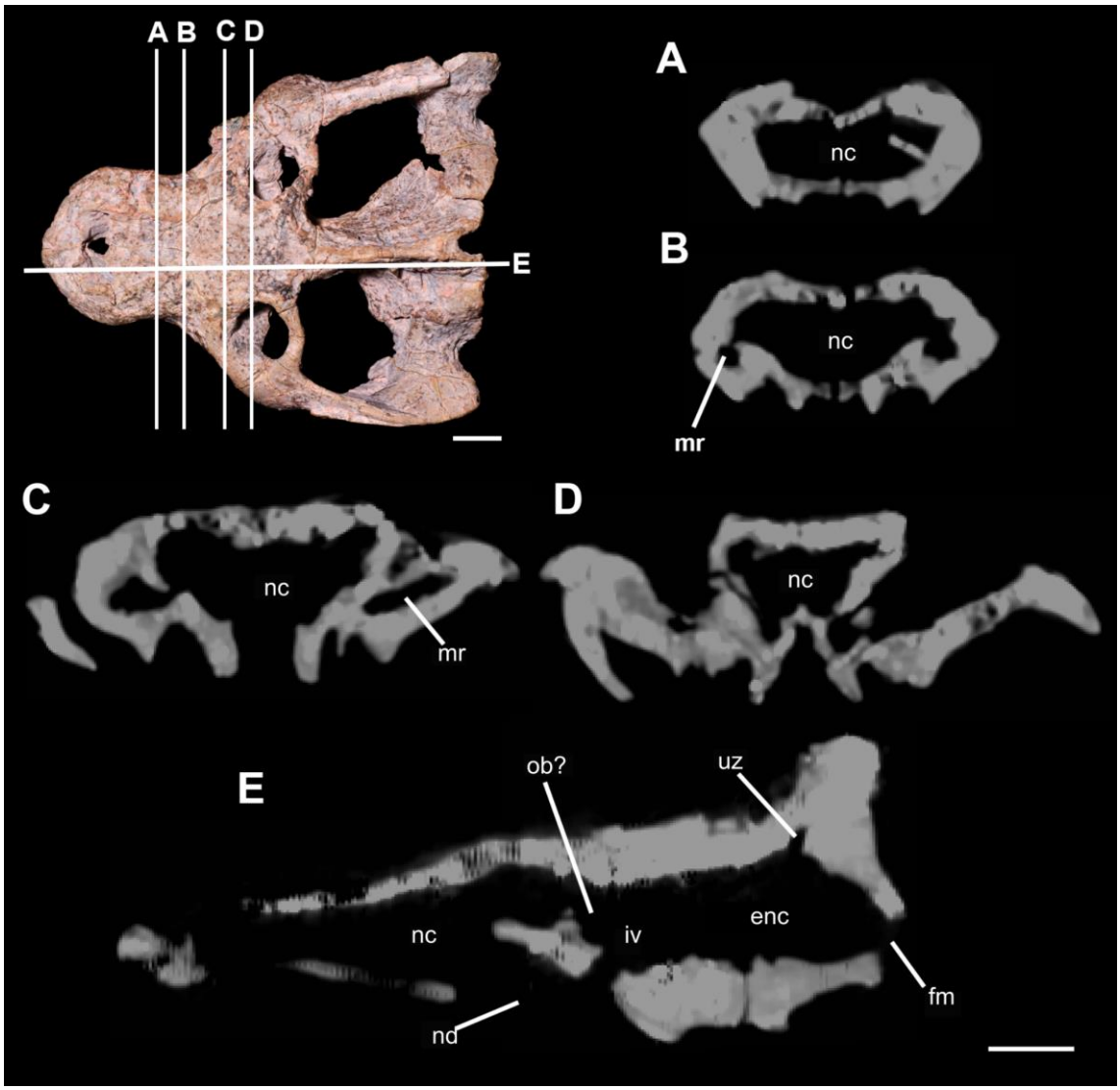


Supplementary Figure 1. Comparison of the postcanine teeth row of selected traversodontid cynodonts. **A**, *Protuberum cabralense* (holotype, MPDC 368/100); **B**, *Traversodon stahleckeri* (holotype, GPIT/RE/7170); **C**, *Exaeretodon riograndensis*

(holotype, MCP1522-PV); **D**, *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T); **E**, *Exaeretodon argentinus* (MACN-Pv 18125); **F**, *Siriusgnathus niemeyerorum* (CAPPA-0125-T); **G**, *Massetognathus pascuali* (“*Massetognathus major”* holotype; PULR 011); **H**, *Massetognathus chagaviae* (neotype, MCP 3871). Scale bars equal 30 mm.



Supplementary Figure 2. Slices of the CT scan of *Protuberum cabralense*. Abbreviations: **ce**, cavum epiptericum; **enc**, encephalon; **fj**, foramen jugular; **fo**, fenestra ovalis; **I**, incisor; **iv**, interorbital vacuity; **mr**, maxillary recess; **nc**, nasal cavity; **par f**, parietal foramen; **PC**, postcanine.



Supplementary Figure 3. Slices of the CT scan of *Santagnathus mariensis*. Abbreviations: **enc**, encephalon; **fm**, foramen magnum; **iv**, interorbital vacuity; **mr**, maxillary recess; **nc**, nasal cavity; **nd**, nasal duct; **ob**?, olfactory bulb; **uz**, unossified zone.

2. Modifications made on the scoring of *Protuberum cabralense* in the data matrix of Kerber *et al*. (2024)

Character 7 - Upper incisors, crown base length (CBL) in adults. From state 1 (enlarged, CBL of incisors as long than that of canines) to state ?.

Character 8 - Upper incisors number. From state 1 (three) to state 2 (four).

Character 9 - Upper incisors procumbency. From state 1 (present, strongly procumbent teeth) to state 0 (absent or very light).

Character 14 - Canines, denticles. From state 2 (absent) to state ?.

Character 15 - Canines, denticle size along the carina. From state - to state ?.

Character 16 - Canines, mesial denticles significantly larger than distal denticles (DSDI>1.2) in adults. From state - to state ?.

Character 17 - Canine, longitudinal ridges on some crowns. From state 0. absent, to state ?.

Character 19 - Upper canines, position in relation to paracanine fossa. From state 2 (labiomesial) to state 1 (labial).

Character 20 - Upper canines, diastema before upper postcanines in adults. From state 2 (long, more than twice the mesiodistal length of upper canine alveolus) to 0/1 (short, less than the mesiodistal length of the upper canine alveoli / medium, more than the mesiodistal length of the upper canine alveoli but less than twice this length).

Character 21 - Upper canines, size in adults. From state 1 (reduced in size, upper canine height less than twice upper incisor's height) to state ?.

Character 26 - Paracanine fossa in cranium. From state 0 (mesiodistally longer than mesiodistal length of upper canine alveoli) to state ?.

Character 31 - Upper postcanines, number of subcircular alveoli/crowns with a subcircular cross-section in the mesial portion of the tooth row. From state 2 (absent) to stage 1 (one or two).

Character 36 - Upper postcanines, imbrication (different of shouldering) of the mesial margin in mesial gomphodont postcanines. From state 2 (well-developed, most of the crown mesial margin is imbricated (shouldering)) to state 1 (slightly developed, only the mesiocentral part of the crown is imbricated).

Character 43 - Upper postcanines, extension of distalmost margin of tooth relative to anteriormost margin of the subtemporal fossa in palatal view. From state 2 (posterior) to 1 (at the same level).

Character 46 - Transverse crest in upper gomphodont postcanines. From state 0/1 to stage 1 (high crest).

Character 49 - Transverse crest, deep labial valley between labial and central/lingual cusp in upper gomphodont postcanines. From state 0/1 to state 1 (present, basal extension at the same level or close to the level of occlusal basins, well-separated cusps).

Character 53 - Height of the labial and lingual cusps in unworn upper gomphodont postcanines. From state 0/2 to state 2 (labial lower than lingual).

Character 56 - Labiomesial accessory cusp on unworn upper postcanines. From stage 0 (absent) to ?.

Character 57 - Labiomesial accessory cusp on unworn upper postcanines. From state 0 (small, significantly smaller than main labial and lingual cusp), to state ?.

Character 62 - Distal cingulum/ridge on unworn upper gomphodont postcanines. From state 3 (absent) to state 2 (present, smooth ridge).

Character 64 - Lingual ridge on upper gomphodont postcanines. From state 2 (present, high) to state 1 (present, low).

Character 66 - Mesial basin on upper gomphodont postcanines. From state 1/2 (present, mesiodistally wide surface/absent) to state 1.

Character 92 to 107 - From the state ? to state -.

Character 115 - Adult maximum skull size. From state 1 (medium to small) to state 0 (large, greater than 25 cm).

Character 116 - Snout (preorbit) in adults in relation to temporal region. From state 0 (longer) to state 1 (subequal).

Character 121 - Mandibular symphysis. From state 1 (fused) to state ?.

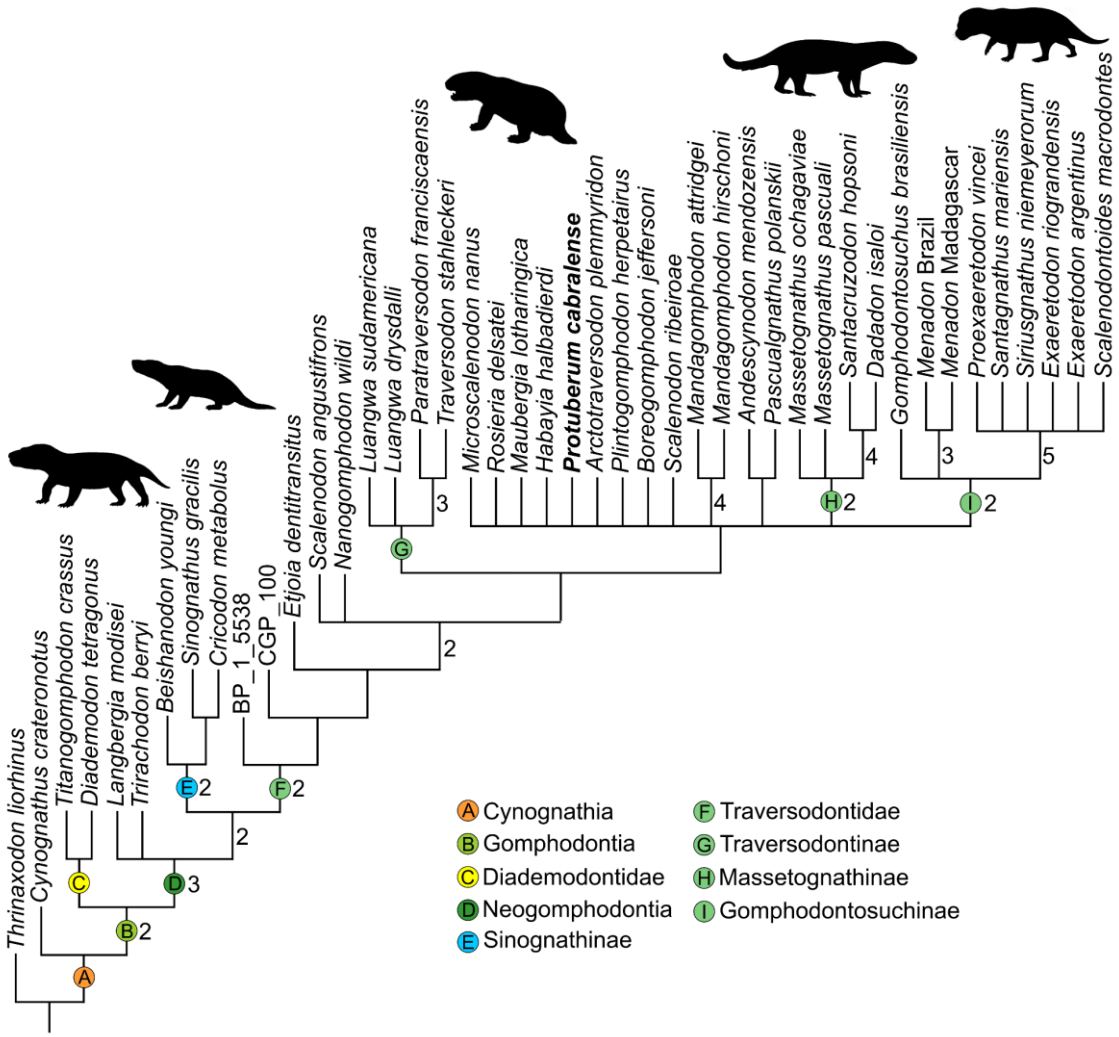
Character 124 - Premaxilla forms posterior border incisive foramen. From state ? to state 1 (absent).

Character 131 - Posterior extension of the jugal dorsally above the squamosal in the zygomatic arch. From state 1 (well developed) to state 0 (absent or with small extension).

Character 135 - Maxilla in the margin of the subtemporal fenestra. From state 1 (included) to ?.

Character 148 - Lumbar costal plates with ridge overlapping preceding rib. From state ? to state 0 (present).

3. Phylogenetic analysis



Supplementary Figure 4. Strict consensus tree of 111 most parsimonious trees with 648 steps, including all taxa. The numbers in the nodes indicate the Bremer support, nodes without a number Bremer = 1.

References

Hendrickx, C., Gaetano, L. C., Choiniere, J. N., Mocke, H., Abdala, F. 2020. New traversodontid cynodont with a peculiar postcanine dentition from the Middle/Late Triassic of Namibia and dental evolution in basal gomphodonts, Journal of Systematic Palaeontology, 18(20):1669-1706, DOI: 10.1080/14772019.2020.1804470

Kerber, L., Roese-Miron, L., Medina, T. G. M., Roberto-da-Silva, L., Cabreira, S. F., Pretto, F. A. 2024. Skull anatomy and paleoneurology of a new traversodontid from the Middle-Late Triassic of Brazil. The Anatomical Record, 307(4):791-817. DOI: 10.1002/ar.25385

Schmitt, M. R., Martinelli, A. G., Kaiuca, J. F. L., Schultz, C. L., Soares, M. B. 2024. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record, 307(4):1474-1514. DOI: 10.1002/ar.25244

9. ANEXOS

Anexo 1. Publicação de *dataset* relacionado ao Artigo 1 desta tese.

Schmitt, M.R., Martinelli, A.G., Kaiuca, J.F.L., Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2023. 3D models related to the publication: Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). MorphoMuseum 9(2) DOI 10.18563/journal.m3.198

Disponível em: https://morphomuseum.com/articles/view/198

Dataset

3D models related to the publication: Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)

Maurício Rodrigo Schmitt[1]*, Agustín Martinelli[2], João Felipe Leal Kaiuca[3], Cesar Leandro Schultz[4], Marina Bento Soares[5]

[1] *Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil*
[2] *Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"-CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, CABA, Buenos Aires, Argentina*
[3] *Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Interbloco B/C, CCS, Rio de Janeiro, RJ, Brazil*
[4] *Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil*
[5] *Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristovão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brazil*
***Corresponding author:** mauricio.schmitt@yahoo.com.br

Abstract
The present 3D Dataset contains the 3D models of a skull and lower jaw of the holotype of *Santagnathus mariensis*, described in "Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)"

Keywords: Gomphodontosuchinae, *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Late Triassic, Traversodontidae

Submitted:01/06/2023, published online:09/06/2023. https://doi.org/10.18563/journal.m3.198

M3 number	Description
M3#1157	Skull
M3#1158	Lower jaw

Table 1. List of models of *Santagnathus mariensis*. Specimen: UFRGS-PV-1419-T. Collection: UFRGS, Porto Alegre, Brazil.

INTRODUCTION

Traversodontidae is a large group of cynodont therapsids and the most diverse clade within Gomphodontia. It is well represented in the Triassic fossil record of South America (e.g., Abdala and Ribeiro, 2010; Abdala et al., 2020; Schultz et al., 2020). We describe a new species of Traversodontidae cynodont in the Brazilian Triassic, with close affinities to *Exaeretodon riograndensis* and *Siriusgnathus niemeyerorum*. We scanned the skull and lower jaw of the holotype (UFRGS-PV-1419-T) and digitally processed the 3D model of the specimen (Fig. 1, 1 and table 1) to wide distribution of the data. This publication accompanies "Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia)" (Schmitt et al. 2023).

METHODS

The holotype (UFRGS-PV-1419-T) was scanned with a medical CT scanner (GE Brigthspeed 16 channels) at Serpal Clinica de Diagnóstico, in Porto Alegre, Brazil. The 3D surfaces were extracted manually with segmentation software. The 3D surface models are provided in .ply format, and can therefore be opened with a wide range of freeware.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the curator of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Heitor Roberto Dias Francischini for the access to the specimens and to Pedro Henrique Morais Fonseca for the assistance with the CT data processing. Project funded by: CAPES, Grant number: PROEX 88882.345539/2019-01; Grant sponsor: CNPq, Grant numbers: 311251/2021-8; 307938/2019-0; Grant sponsor: FAPERJ, Grant numbers: E-26/010/002540/2019; E-26/201.066/2021; Grant sponsor: PalSIRP, Grant number: 2016/2017 and 2018; Grant sponsor: Ginko Foundation; Grant sponsor: PICT, Grant number: 2020-SERIEA-01498.

BIBLIOGRAPHY

Abdala, F., Ribeiro, A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 286 (2010) 202–217. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.01.011

Abdala, F., Gaetano, L. C., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Hancox, P. J., Rubidge, B. S. 2020. Non-mammaliaform cynodonts from western Gondwana and the significance of Argentinean forms in enhancing understanding of the group. Journal of South American Earth Sciences 104 (2020) 102884. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102884

Schmitt, M. R., Martinelli, A. G., Kaiuca, J. F. L., Schultz, C. L., Soares, M. B. 2023. Old fossil findings in the Upper Triassic rocks of southern Brazil improve diversity of traversodontid cynodonts (Therapsida, Cynodontia). The Anatomical Record,

Anexo 2: Participação em publicação relacionada ao tema da tese.

Müller, R. T., Martinelli, A. G., Prestes-de-Bem, F., Schmitt, M. R., Kerber, L. 2024. Biostratigraphic significance of a new record of *Protuberum cabralense*, a bizarre traversodontid cynodont from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil. Historical Biology, *in press*

Biostratigraphic significance of a new record of *Protuberum cabralense*, a bizarre traversodontid cynodont from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil

Rodrigo Temp Müller[a,b,*], Agustín G. Martinelli[c], Fabiula Prestes de Bem[b], Maurício Rodrigo Schmitt[d], Leonardo Kerber[a,b]

[a]*Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brazil.*

[b]*Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Brazil.*

[c]*Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"-CONICET, Buenos Aires, Argentina.*

[d]*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.*

*Corresponding author e-mail address: rodrigotmuller@hotmail.com

Anexo 3. Resumos de trabalhos relacionados ao tema da tese.

PaleoRS – Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia

UMA NOVA ESPÉCIE DE GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DA SEQUÊNCIA CANDELÁRIA (TRIÁSSICO SUPERIOR), BRASIL

M.R. SCHMITT[1], A.G. MARTINELLI[2], C.L. SCHULTZ[3], M.B. SOARES[4]
[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul; [2]CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"; [3]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul; [4]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
[1]mauricio.schmitt@yahoo.com.br, [2]agustin_martinelli@yahoo.com.ar, [3]cesar.schultz@ufrgs.br, [4]marinabentosoares@gmail.com

Gomphodontosuchinae é um clado de cinodontes traversodontídeos, composto por seis gêneros: *Gomphodontosuchus, Menadon, Protuberum, Exaeretodon, Scalenodontoides* e *Siriusgnathus*, que ocorrem no Triásssico da América do Sul e África, sendo bastante comuns no Brasil e Argentina, onde ocorrem cinco dos gêneros descritos. Nós apresentamos aqui uma nova espécie de Gomphodontosuchinae (UFRGS-PV-1416-T a UFRGS-PV-1479-T) coletada na margem do Arroio Cancela, na cidade de Santa Maria há mais de 15 anos atrás. O material é composto por um crânio e materiais pós-cranianos de pelo menos quatro indivíduos, além de materiais cranianos e pós-cranianos de um rincossauro indeterminado e uma maxila de *Hyperodapedon* sp.Com base nesse último espécime, é possível a associação desta tafocenose com a Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Sequência Candelária). O espécime é identificado como um Gomphodontosuchinae devido à presença de três grandes incisivos superiores, canino inferior reduzido e a ausência da cúspide central na crista transversa dos pós-caninos. As comparações anatômicas foram realizadas com os gonfodontosuquíneos brasileiros relacionados morfologicamente com a nova espécie: *Exaeretodon riograndensis, E. argentinus* e *Siriusgnathus niemeyerorum*. A nova espécie compartilha com *Exaeretodon* três incisivos superiores, enquanto *Siriusgnathus* possui apenas dois; a barra pós-orbital é localizada mais posteriormente do que em *S. niemeyerorum* e mais anterior do que em *Exaeretodon*; o "piso" da órbita é liso, como em *Exaeretodon*, enquanto *S. niemeyerorum* possui uma crista; não possui um processo suborbital do jugal desenvolvido, assim como em *S. niemeyerorum*, e diferentemente de *Exaeretodon*, que é bem desenvolvido. A análise filogenética recupera a nova espécie como táxon irmão de *Siriusgnathus* + *Exaeretodon* + *Scalenodontoides*. O esqueleto pós-craniano é muito similar ao de *Exaeretodon*, assim como as cavidades internas do crânio, que possui poucas modificações quando comparada à *S. niemeyerorum* e *Exaeretodon*. O novo achado demostra uma maior diversidade de gonfodontosuquíneos para a AZ de *Hyperodapedon*, com um *bauplan* relativamente similar. Esta diversidade chama a atenção sobre a da Formação Ischigualasto, na qual devido a reiteradas sinonimizações só se reconhece formalmente o gênero *Exeretodon*. No entanto, os dados brasileiros sugerem que esta diversidade possa ser subestimada e a revisão de alguns táxons seja necessária, como *Proexaeretodon* e *Ischignathus*, que poderiam representar táxons válidos. [CAPES, CNPq]

CONSIDERAÇÕES SOBRE A CAVIDADE ENCEFÁLICA, DENTIÇÃO E SUBSTITUIÇÃO DENTÁRIA DE *Protuberum cabralense*, UM CINODONTE TRAVERSODONTÍDEO DO TRIÁSSICO MÉDIO-SUPERIOR DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINIQUÁ, BRASIL

M.R. SCHMITT[1], P.H.M. FONSECA[1], A.G. MARTINELLI[2], C.L. SCHULTZ[3], M.B. SOARES[4]

[1]PPG em Geociências, Instituto de Geociências, UFRGS, Porto Alegre, RS. [2]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", CONICET, Buenos Aires, AR. [3]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS, Porto Alegre, RS. [4]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. *mauricio.schmitt@yahoo.com.br; phmorais.bio@gmail.com; agustin_martinelli@yahoo.com.ar; cesar.schultz@ufrgs.br; marina.soares@mn.ufrj.br*

Protuberum cabralense é um cinodonte traversodontídeo da Zona de Associação (ZA) de *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano) do Rio Grande do Sul, conhecido apenas por um crânio e materiais pós-cranianos associados. Neste trabalho estudamos a cavidade cerebral e aspectos da dentição pós-canina baseados em uma tomografia médica do holótipo MPDC 368-100. Em aspecto geral, o encéfalo de *Protuberum* é semelhante a *Exaeretodon riograndensis* e *Siriusgnathus niemeyerorum*, sendo mais retilíneo em vista lateral comparado a outros traversodontideos (e.g., *Massetognathus* spp.). Porém possui um tubo pineal bem desenvolvido com o forame aberto e a zona não-ossificada na região póstero-dorsal do encéfalo pouco desenvolvida, oposto ao que ocorre em traversodontídeos derivados (i.e. Gomphodontosuchinae). A presença do forame pineal em Traversodontidae está restrita a indivíduos adultos de *Luangwa* spp. e *Traversodon stahleckeri* e juvenis de *Massetognathus.* Sendo assim, a condição em MPDC 368-100 pode indicar que o espécime é um juvenil (pouco provável devido a co-ossificação dos centros e arcos neurais das vértebras) ou uma condição plesiomórfica do táxon. Se hipotetiza que a zona não-ossificada está associada aos sinos sagital superior e transverso. Em geral, os sinos são produto de crescimento secundário e influenciados pela morfologia e biomecânica do crânio. Sendo assim, a extrema redução da zona não-ossificada em *Protuberum* pode estar relacionada com a forte concavidade presente na face occipital, acima do foramen magnum e bordeada pelas cristas lambdoideas. Esta morfologia indicaria a presença de músculos cervicais mais desenvolvidos, reforçando a hipótese de que *Protuberum* possuía hábito escavador. Com relação aos pós-caninos superiores, *Protuberum* apresenta coroas bem diferenciadas e raiz com bordas convergentes a seu ápice, diferente da morfologia hipsodonte de *Menadon besairiei*. O número e a morfologia dos pós-caninos sugerem uma substituição dentária distinta do padrão hipsodonte de *Menadon,* e intermediária à condição de *Massetognathus* e *Exaeretodon*, onde ocorre a perda de alguns dentes mais mesiais, dentes funcionais que aumentam de tamanho distalmente e com o último dente menor fechando a série. Com os dados aportados pelo CT é possível constatar que *Protuberum* representa um traversodontídeo com características únicas, não apenas pela anatomia do esqueleto, mas também na cavidade encefálica e no padrão de substituição dentária. [CAPES PROEX 88882.345539/2019-01] [CNPq 307938/2019-0, 311251/2021-8] [FAPERJ E-26/201.066/2021, E-26/210.294/2021]

RECONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS DE *Protuberum cabralense:* UM TRAVERSODONTÍDEO NÃO-GOMPHODONTOSUCHINAE DO TRIÁSSICO MÉDIO-SUPERIOR (SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINIQUÁ) DO BRASIL

MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT[1,4], AGUSTÍN GUILLERMO MARTINELLI[2,3], PEDRO HENRIQUE MORAIS FONSECA[1], CESAR LEANDRO SCHULTZ[5], MARINA BENTO SOARES[6]

[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. [2]Sección Paleontología de Vertebrados, CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina. [3]Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Godoy Cruz 2290, C1425FQB Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. [4]Laboratório de Geociências, Centro de Ciências Exatas e Naturais, Universidade Regional de Blumenau, Santa Catarina, Brasil. [5]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. [6]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
mauricio.schmitt@yahoo.com.br, agustin_martinelli@yahoo.com.ar, phmorais.bio@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br, marina.soares@mn.ufrj.br

Traversodontidae é um dos grupos mais diversos e abundantes de cinodontes não-mammaliaformes, com várias espécies gonduânicas descritas. Dentre estas, uma destaca-se pela anatomia craniana e pós-craniana única, *Protuberum cabralense*, da ZA de *Dinodontosaurus* do Rio Grande do Sul. A espécie foi descrita por Reichel e colaboradores (2009) baseado em um crânio com pós-crânio associado (holótipo MPDC 368-100), coletado em Novo Cabrais e alguns materiais pós-cranianos de Paraíso do Sul. Desde então, nenhum outro estudo foi realizado abordando a anatomia e as relações filogenéticas de *Protuberum*. O objetivo deste trabalho é reavaliar o posicionamento filogenético do táxon, reinterpretando caracteres crânio-dentários e reportar a ocorrência de novos materiais ampliando a distribuição geográfica. A partir de tomografia feita no holótipo, constatou-se que os dentes originalmente interpretados como caninos estão, de fato, inseridos na pré-maxila, correspondendo ao 4° incisivo. A pré-maxila projeta-se póstero-medialmente ao processo facial anterior da maxila. Em vista palatal, nas paredes laterais das cavidades descritas como fossas paracaninas, de grande tamanho, foram observados vestígios da raiz de um dente, aqui interpretado como remanescente do canino, indicando que o canino foi perdido durante a preparação, e, portanto, estas supostas grandes "fossas paracaninas" correspondem aos alvéolos vazios dos caninos que aparecem em confluência com as verdadeiras fossas caninas, posicionadas medialmente. Foi possível identificar também dois pós-caninos anteriores, muito reduzidos, não descritos originalmente. Os forames pterigoparoccipitais, inicialmente interpretados como abertos, parecem também ter sido afetados pela preparação mecânica, possivelmente tendo perdido a parede lateral. A reavaliação destes caracteres na matriz filogenética, principalmente os relativos à dentição incisiva-canina, reposicionam *Protuberum* fora de Gomphodontosuchinae, caracterizados por três incisivos superiores, fossas paracaninas anteromediais e forte imbricação dos pós-caninos superiores. Os caracteres observados no *endocast* também apontam para uma forma mais basal dentro de Traversodontidae. Sendo assim, não se reconhece Gomphodontosuchinae na ZA de *Dinodontosaurus*, sendo lá abundantes as formas basais. Adicionalmente, três novos materiais, são atribuídos a *P. cabralense*, um basicrânio (UFRGS-PV-0982-T), coletado em Paraíso do Sul; dois fragmentos de costelas, com as protuberâncias diagnósticas de *Protuberum,* UFRGS-PV-1602-T de Dilermando de Aguiar e MMACR 058-T, de Candelária, ampliando a distribuição do táxon dentro da ZA de *Dinodontosaurus*. [CAPES PROEX 88882.345539/2019-01; CNPq 307938/2019-0, 311251/2021-8; FAPERJ E-26/201.066/2021; E-26/210.294/2021]

Anexo 4. Resumos e participações em trabalhos não diretamente relacionados ao tema.

Elias, R.L., Schmitt, M.R. & Schultz, C.L. A new temnospondyl for the Permian Rio do Rasto Formation, Paraná Basin of Santa Catarina state, Brazil. Journal of South American Earth Sciences. *Pre-print*

Disponível em: https://papers.ssrn.com/sol3/papers.cfm?abstract_id=4911965

A NEW TEMNOSPONDYL FOR THE PERMIAN RIO DO RASTO FORMATION, PARANÁ BASIN OF SANTA CATARINA STATE, BRAZIL

RAFAEL LUIZ ELIAS[1], MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT[1,2] CESAR LEANDRO SCHULTZ[3].

[1]Programa de Pós-graduação em Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO/UFRGS, Porto Alegre. [2] Laboratório de Geociências, Centro de Ciências Exatas e Naturais, Universidade Regional de Blumenau (FURB), Blumenau. [3]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia – Laboratório de Paleontologia do Setor de Paleovertebrados, IGEO/UFRGS, Porto Alegre.

elias.rafael1@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br, mauricio.schmitt@yahoo.com.br.

Abstract

During a field expedition led by the Universidade Regional de Blumenau (FURB) in 2003, two blocks of rock containing cranial remains of a short-snouted temnospondyl were collected. The specimen (CPGEO/FURB-PV-0678) consists of an almost complete skull, which lacks the post-orbital region. In addition to the bones exposed in the rock block, it was also possible to describe the complete palate and other internally preserved bones with the help of CT scans got through a medical tomography. It was possible to observe two rows of teeth: one in the maxilla and another in the palatine, in addition to small denticles in the vomer. Dermal ornamentations are visible on the bones of the cranial roof, which resemble those present in taxa of the Rhinesuchidae family. In the character analysis, the results indicated that the specimen in question belongs to the Australerpetinae clade, being a sister group to *Broomistega putterilli* Shishkin & Rubidge 2003.

Keywords: Temnospondyli · Australerpetinae · Permian · Systematics · Santa Catarina.

Preprint not peer reviewed

This preprint research paper has not been peer reviewed. Electronic copy available at: https://ssrn.com/abstract=4911965

PRIMEIRO REGISTRO DE DICYNODONTIA NO PERMIANO DE SANTA CATARINA (FORMAÇÃO RIO DO RASTO, BACIA DO PARANÁ)

MAURICIO RODRIGO SCHMITT[1,2], JUAN ALEJANDRO ESCOBAR[3,4], AGUSTÍN GUILLERMO MARTINELLI[3,4], CRISTINA SILVEIRA VEGA[5], PEDRO HENRIQUE MORAIS FONSECA[1], MARINA BENTO SOARES[6], CESAR LEANDRO SCHULTZ[7]

[1]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. [2]Laboratório de Geociências, Centro de Ciências Exatas e Naturais, Universidade Regional de Blumenau, Santa Catarina, Brasil. [3]Sección Paleontología de Vertebrados, CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. [4]Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Godoy Cruz 2290, C1425FQB Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. [5]Departamento de Geologia, Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 81530-000, Brasil. [6]Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. [7]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

mauricio.schmitt@yahoo.com.br, phmorais.bio@gmail.com, juanale.escobar@hotmail.com; agustin_martinelli@yahoo.com.ar, cvega@ufpr.br, marina.soares@mn.ufrj.br, cesar.schultz@ufrgs.br

As camadas do Permiano do estado de Santa Catarina são conhecidas há mais de 100 anos, desde o trabalho de I.W. White, 1908, que descreveu as "camadas vermelhas do Rio do Rasto". Apesar do enorme potencial fossilífero, o Permiano Superior catarinense carece ainda de estudos e atividades de prospecção sistemáticos. Aqui apresentamos o espécime CPGEO/FURB-PV-0627, coletado às margens da rodovia BR-118, próximo ao km108, na mesma região da coleta do temnospôndilo *Parapytanga catharinensis*. O espécime, proveniente dos níveis superiores da Formação Rio do Rasto (Membro Morro Pelado), consiste em um crânio parcialmente preservado, faltando apenas a porção anterior esquerda e a parte postero-lateral esquerda. O crânio, com 60 mm de comprimento basal, foi tomografado com o uso de um microtomógrafo SkyScan1171 e a reconstrução digital permitiu observar sua anatomia craniana, com destaque para os caniniformes em processo de erupção e a porção occipital do crânio bem preservada. CPGEO/FURB-PV-0627 representa um dicinodonte muito pequeno, ainda menor que *Rastodon procurvidens*, encontrado no mesmo nível estratigráfico no Permiano do Rio Grande do Sul. A análise preliminar indica que o novo espécime pode ser considerado um Bidentalia, característico pela dentição reduzida, com apenas duas presas nos processos caniniformes do maxilar. Não se reconhece uma fossa labial, excluindo-o do clado Dicynodontoidea, embora haja uma concavidade posterior ao caniniforme não presente em *Rastodon*. Aparentemente apresenta uma crista pós-caniniforme relativamente aguda, não observada em *Rastodon*, que poderia ser similar à presente em Cryptodontia. A ocorrência do clado Dicynodontia em rochas do Permiano de Santa Catarina amplia a distribuição e demonstra o potencial fossilífero da Formação Rio do Rasto no estado, além de representar um novo espécime de dicinodonte de pequeno porte. Um estudo anatômico mais aprofundado de CPGEO/FURB-PV-0627 trará maior elucidação acerca das suas relações taxonômicas e filogenéticas, ampliando assim o conhecimento e a diversidade dos dicinodontes permianos do Brasil. [CAPES PROEX 88882.345539/2019-01, CNPq 311251/2021-8, 307938/2019-0, 406902/2022-4, CONICET, FAPERJ E-26/201.066/2021]

UM NOVO ESPÉCIME DE ANFÍBIO TEMNOSPÔNDILO PARA O, PERMIANO DE SANTA CATARINA (FORMAÇÃO RIO DO RASTO, BACIA DO PARANÁ)

RAFAEL LUIZ ELIAS[1], JUARÊS JOSÉ AUMOND[2], MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT[1,3] CESAR LEANDRO SCHULTZ[4].

[1]Programa de Pós-graduação em Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO/UFRGS, Porto Alegre. [2]Programa de Pós-Graduação em Desenvolvimento Regional, Universidade Regional de Blumenau (FURB), Blumenau. [3]Laboratório de Geociências, Centro de Ciências Exatas e Naturais, Universidade Regional de Blumenau (FURB), Blumenau. [4]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia – Laboratório de Paleontologia do Setor De Paleovertebrados, IGEO/UFRGS, Porto Alegre.

elias.rafael1@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br, juares.aumond@gmail.com, mauricio.schmitt@yahoo.com.br.

A Formação Rio do Rasto, Permiano Superior da Bacia do Paraná, se estende desde o Rio Grande do Sul até o nordeste do Paraná e se divide em dois membros distintos: Serrinha (base) e Morro Pelado (topo) com idade entre 220 a 230 milhões de anos. Neste último, no qual predomina a sedimentação continental, são frequentes os achados de tetrápodes, incluindo Dicinodontes, Pareiassauros, Dinocefálios e anfíbios temnospôndilos. A maioria desses registros, historicamente, provém dos estados do Paraná e do Rio Grande do Sul, sendo ainda raros registros em Santa Catarina. Durante uma expedição de campo conduzida pela Universidade Regional de Blumenau (FURB) em 2003, na região de Otacílio Costa-SC, às margens da BR-470, foram coletados dois blocos de rocha contendo restos cranianos de um temnospôndilo de rostro curto. O espécime (CPGEO/FURB-PV-0678) consiste em um crânio quase completo, com um bloco contendo a região palatal; e outro contendo ossos dérmicos da região dorsal do crânio. Ainda dentro do bloco, o espécime cujo crânio encontra-se quase completo, foi tomografado com o uso de um tomógrafo médico, obtendo-se um total de 1200 slices. Estas imagens foram então processadas com o uso do software Avizo®, o que permitiu "preparar" digitalmente o material e, assim, identificar uma porção do palato, revelando ossos como vômer, palatino, maxilar e pterigoide. Em vista ventral, é possível observar duas fileiras de dentes: uma no maxilar e outra no palatino, além de pequenos dentículos presentes no vômer. Ornamentações dérmicas são visíveis nos ossos do teto craniano em ambos os blocos, as quais, a princípio, se assemelham àquelas presentes nos táxons da família Rhinesuchidae. Em uma abordagem preliminar, estas características, somadas à forma geral do crânio, aproximam o espécime em questão a outros táxons já conhecidos de mesma idade, como *Broomistega, Konzhukovia e Laccosaurus*. No entanto, é necessário ainda realizar estudos mais aprofundados para identificar com precisão o status taxonômico deste novo material, que vem a incrementar, bem como demonstrar o potencial ainda não explorado, do registro fóssil das camadas do Permiano Superior de SC.

[CNPq, 131481/2022-3; CLS: 311251/2021-8; CAPES PROEX 88882.345539/2019-01]

UMA NOVA LOCALIDADE EQUIVALENTE AO FOLHELHO LONTRAS (PENSILVANIANO-CISURALIANO), BACIA DO PARANÁ, SANTA CATARINA, BRASIL

R.T. FIGUEROA[1], FRANCISCHINI, H.[2], M.R. SCHMITT[3]
[1]Museum of Paleontology and Department of Earth and Environmental Sciences, University of Michigan, MI, EUA; [2]Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, RS, Brasil; [3]Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, RS, Brasil.
[1]rtfiguer@umich.edu, [2] heitor.francischini@ufrgs.br, [3]mauricio.schmitt@yahoo.com.br

O registro de Osteichthyes permo-carboníferos do Brasil ainda é pouco conhecido e diversas localidades ainda possuem seu conteúdo fóssil pouco estudado. Esta falta de estudo se deve muito ao fato da má preservação de grande parte dos espécimes, muitas vezes representados apenas por escamas ou ossos isolados. Alguns registros relevantes de Osteichthyes provêm das bacias do Parnaíba e do Paraná, sendo que, nesta última, grande parte dos registros são do Folhelho Lontras, porção superior da Formação Campo Mourão (Pensilvaniano-Cisuraliano). O Folhelho Lontras é considerado um *Konservat-Lagerstätte*, devido à excepcional preservação de seus espécimes, que incluem poríferos, insetos, braquiópodes, bivalves, vegetais e Osteichthyes articulados. Apresentamos aqui uma nova localidade, contendo uma nova biota da região centro-sul do estado de Santa Catarina, estratigraficamente equivalente ao Folhelho Lontras. O afloramento é composto por uma sequência de menos de um metro de folhelhos escuros sobre camadas de argilito na base, com grande concentração dos fósseis em alguns centímetros da camada. Os fósseis são encontrados sem orientação preferencial e pouco selecionados, incluindo escamas isoladas associadas com actinopterígios completamente articulados e coprólitos. Este tipo de preservação, juntamente com a granulometria muito fina do sedimento, sugere o ambiente deposicional de baixa energia, assim como o encontrado no Folhelho Lontras, formado por depósitos glaciais. Dentre os materiais, ocorrem ao menos três morfotipos de escamas de celacanto, distintos dos morfotipos até agora conhecidos para o Paleozóico da Bacia do Paraná; dois morfotipos articulados de Actinopterygii e várias ocorrências de ossos dérmicos e escamas isoladas, além de coprólitos espiralados. Ocorrem também braquiópodes, restos vegetais e poríferos. Essa associação é muito similar à encontrada no Folhelho Lontras, o que reforça a equivalência entre estas. A análise de microscopia eletrônica de varredura realizada em uma amostra de coprólito demonstra a presença de estruturas similares a pseudomorfos bacterianos, enquanto restos de alimento não digeridos não foram encontrados. A análise palinológica não possibilitou a identificação de nenhuma espécie-guia, estando os materiais muito degradados para uma identificação precisa. Esta nova localidade com uma rica tafocenose demonstra o potencial fossilífero da região, assim como contribui para a real diversidade e distribuição da fauna marinha Permo-Carbonífera. [CAPES]

ANEXO I
Título da Tese:
“CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: **MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT**
Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares
Examinador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro
Data: 10/10/2024
Conceito: A
PARECER: O candidato atendeu plenamente aos pré-requisitos para a obtenção do título de Doutor, apresentando dois manuscritos sólidos e originais, os quais trazem contribuições significativas ao conhecimento do grupo de estudo. Durante a arguição, o candidato demonstrou domínio sobre o tema, respondendo às perguntas de maneira assertiva e desenvolta, evidenciando seu aprofundamento e compreensão dos tópicos abordados. Assim, considero que o trabalho do candidato cumpre os critérios necessários para a aprovação.
Assinatura: Data:10/10/2024
Ciente do Orientador: Ciente do Aluno:

ANEXO I
Título da Tese:
“CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: **MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT**
Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares
Examinadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro
Data: 10/10/2024
Conceito: A
PARECER: O texto integrador da tese se apresenta bem detalhado e estruturado, com importante estudo atual do conhecimento sobre os Gomphodonthia, e com literatura atualizada. Alguns erros gramaticais foram observados, mas não interferiram na contextualização do tema desenvolvido. Os dois artigos que compõem a tese, um deles já publicado em periódico indexado Qualis “A” durante o desenvolvimento do doutorado, são originais e com relevantes informações que contribuem para o entendimento da evolução morfológica e taxonômica dos cinodontes Gomphodontosuchinae. A apresentação feita pelo doutorando foi de 50 minutos, muito bem explanada e didática. E durante a arguição mostrou segurança e propriedade sobre o tema ao responder as várias questões elaboradas pela banca avaliadora.
Assinatura: Data: Porto Alegre, 10/10/2024
Ciente do Orientador: Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Tese:

“CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS CINODONTES GOMPHODONTOSUCHINAE (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **MAURÍCIO RODRIGO SCHMITT**

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinadora: Profa. Dra. Lílian Paglarelli Bergqvist

Data: 10/10/2024

Conceito: A

PARECER:

O trabalho está muito bem escrito, numa linguagem de muito fácil leitura, muito bem-organizado e muito bem ilustrado, ainda que tenham faltado mais indicações das estruturas descritas.
O candidato fez uma excelente revisão do grupo na parte introdutória. Todos os objetivos propostos foram realizados.
Todos os meus questionamentos foram bem respondidos e todas as dúvidas esclarecidas. A parte um pouco mais confusa foi a filogenia, onde a discussão foi restrita. Alguns pequenos erros de digitação foram marcados para serem corrigidos na segunda publicação.

Assinatura:

Data: 10/10/2024

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: