

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Gisele Jardim Bolze

**Um Novo Cinodonte Traversodontídeo da Cenozona de *Santacruzodon* da
Supersequência Santa Maria (Sequência Santa Cruz Do Sul), Triássico
Superior Do
Rio Grande Do Sul, Brasil**

Porto Alegre, 2016

Gisele Jardim Bolze

**Um novo cinodonte traversodontídeo da Cenozona de *Santacruzodon* da
Supersequência Santa Maria (Sequência Santa Cruz do Sul), Triássico
Superior do
Rio Grande do Sul, Brasil**

Trabalho de Conclusão de Curso na forma de monografia como requisito para
obtenção de Grau em Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof^a Dr^a Marina Bento Soares

Banca Examinadora

Dra. Bianca Martins Mastrantonio

Dr. Pablo Gusmão Rodrigues

Porto Alegre, novembro de 2016

AGRADECIMENTOS

A minha mãe, que nunca mediu esforços para que eu realizasse meus sonhos e chegasse até aqui.

Minha irmã, Jéssica, que me acompanhou oferecendo todo o apoio possível.

Aos meus amigos da biologia: Cíntia, Luana e Diego que me acompanharam desde o primeiro semestre, principalmente a Cíntia que foi e é mais que uma amiga.

Aos amigos do Grupo escoteiro Japão, em especial Victor e Tadao que se dedicaram em dobro a nosso grupo quando precisei me ausentar.

Aos colegas do Laboratório que sempre, de alguma forma, opinavam e acrescentavam ao trabalho, Agustín Martinelli e Tomaz Melo que foram essenciais para a realização deste trabalho, sempre dispostos a compartilhar bibliografias, fotos e, principalmente, conhecimento.

Voltaire Paes pelos ensinamentos com edição de imagens e Paulo pela companhia e conversas até tarde no laboratório.

A minha orientadora, Marina por ter me proporcionado a oportunidade de conhecer e aprender paleontologia e pela paciência e dedicação para comigo, especialmente nas últimas semanas.

Aos professores Ana Maria Ribeiro e Marco Brandalise por me receberem em seus laboratórios e disponibilizarem material de suas coleções.

RESUMO

A família Traversodontidae compõe um grupo de cinodontes não-mamaliaformes herbívoros bem-sucedidos ecologicamente, que irradiou durante o Triássico ao longo da Pangea. No Rio Grande do Sul o grupo ocorre em quase todas as sequências continentais da Supersequência Santa Maria (Triássico Médio e Superior). Particularmente na Cenozona de *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz; Carniano), registrada nos municípios de Santa Cruz do Sul e Vera Cruz, os traversodontídeos são os componentes faunísticos predominantes. Dentre os representantes desta associação estão os traversodontídeos *Santacruzodon hopsoni* e *Menadon besairiei*. Um novo crânio com mandíbula associada (UFRGS-PV-712-T), proveniente do município de Santa Cruz do Sul é descrito neste trabalho. O fóssil apresenta cerca de 10 dentes pós-caninos alargados, com presença de cúspides, cristas e superfícies de oclusão, característicos da família Traversodontidae. Características como o crânio baixo, órbitas mais dorsalizadas, canino superior reduzido, plataforma lateral do maxilar desenvolvida e presença de três cúspides na crista labial dos pós-caninos superiores permitiram sua identificação como um novo membro da subfamília Massetognathinae, composta também por *Santacruzodon hopsoni*, *Massetognathus ochagaviae*, *Massetognathus pascuali* e *Dadadon isaloi*, todas formas gonduânicas com registro, respectivamente, no Brasil, Argentina e Madagascar. Aparentemente, o fóssil trata-se de um novo táxon. O espécime UFRGS-PV-712-T aumenta a diversidade taxonômica de traversodontídeos da Cenozona de *Santacruzodon* e, também da subfamília Massetognathinae, a qual se confirma como um grupo endêmico do Gondwana.

Palavras-chave: Traversodontidae; *Santacruzodon*; Cinodonte; Triássico; Rio Grande do Sul.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	4
3.1 Material.....	4
3.2 Métodos.....	4
3.2.1 Preparação.....	4
3.2.2 Ilustrações.....	4
3.2.3 Descrição e comparações.....	5
4. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO.....	6
4.1 Contexto Geológico.....	6
4.2 Synapsida (Therapsida).....	13
4.2.1 Traversodontidae.....	18
5. DESCRIÇÃO.....	22
6. COMPARAÇÕES.....	32
7. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	43
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46

1. INTRODUÇÃO

Traversodontidae constitui a família de cinodontes não-mamaliaformes mais diversificada, com um registo que se estende desde o Triássico Inferior até o Triássico Superior, apresentando ampla distribuição geográfica (SOARES & DORNELLES, 2009). Os traversodontídeos são animais predominantemente herbívoros, caracterizados principalmente por sua dentição com padrão gonfodonte (pós-caninos alargados buco-lingualmente). É na América do Sul, em unidades triássicas do Brasil e da Argentina, que o grupo mostra sua maior diversificação taxonômica. Dentro da Supersequência Santa Maria da Bacia do Paraná, a mais recente unidade estratigráfica proposta é a Sequência Santa Cruz (HORN *et al.*, 2014), de idade Eo-Carniana. A associação faunística da Sequência Santa Cruz compõe a Cenozona de *Santacruzodon*. Esta biozona foi primeiramente reconhecida por Abdala *et al.* (2001), com base no afloramento Schoenstatt, em Santa Cruz do Sul, caracterizando-se pela predominância de traversodontídeos distintos daqueles que eram encontrados nas Cenozonas de *Dinodontosaurus* e *Hyperodapedon* da Supersequência Santa Maria, respectivamente mais antiga (Ladiniano) e mais jovem (Carniano). Abdala *et al.* (2001) estabeleceram a idade Eo-Carniana para a Cenozona de *Santacruzodon*, pela correlação com o Grupo Isalo II de Madagascar, no qual são registrados traversodontídeos com afinidades taxonômicas com os da unidade brasileira (e.g. *Dadadon isaloi* e *Menadon besairiei*).

Atualmente a fauna da Cenozona de *Santacruzodon* é reconhecida também em mais dois municípios do Rio Grande do Sul: Venâncio Aires e Vera Cruz. Esta fauna cada vez mais se destaca pela marcada predominância de traversodontídeos, mas conta também com cinodontes carnívoros, um proterocâmpio e um raiuissúquio (SOARES *et al.*, 2011a; MARTINELLI *et al.*, 2016; RAUGUST *et al.*, 2013; LACERDA *et al.*, 2015). Quanto aos traversodontídeos, até o momento foram descritos *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003, e *Menadon besairiei*, mesma espécie de Madagascar, identificada por Melo *et al.* (2015) e reforçando a correlação temporal com a fauna malgaxe do Grupo Isalo II.

Um espécime relacionado à Cenozona de *Santacruzodon*, composto por crânio e mandíbula, foi coletado em 2002 no município de Santa Cruz do Sul e tombado na coleção científica do Laboratório de Paleontologia do Setor de Paleovertebrados, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), como UFRGS-PV-712-T. Este material permaneceu inédito até o momento, sendo referido, de forma geral, em algumas publicações como *Massetognathus-like* (SCHULTZ; LANGER,

2007; ABDALA; RIBEIRO, 2010; SOARES *et al.*, 2011a), devido a sua semelhança com o referido traversodontídeo.

Neste trabalho é apresentada a descrição osteológica e dentária de UFRGS-PV-712-T e uma análise anatômica comparativa com outros traversodontídeos, com o intuito de identificar sua posição taxonômica dentro de Traversodontidae, corroborando ou não sua afinidade com *Massetognathus* sp.

2. OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é realizar um estudo anatômico do novo cinodonte UFRGS-PV-712-T proveniente da Cenozona de *Santacruzodon*, a fim de elucidar a sua identificação taxonômica.

Objetivos Específicos:

- Fazer um levantamento bibliográfico, com base na literatura especializada, sobre os cinodontes não-mamaliaformes com ênfase na família Traversodontidae, abordando aspectos anatômicos, filogenéticos e bioestratigráficos.

- Realizar uma descrição anatômica do crânio, da mandíbula e da dentição do espécime UFRGS-PV-712-T;

- Tecer comparações entre o novo espécime e os demais traversodontídeos registrados na Cenozona de *Santacruzodon*, com base na literatura e na observação de espécimes depositados em coleções científicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV), da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV) e da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material

O material estudado consiste em um crânio com mandíbula tombado na coleção científica do Laboratório de Paleontologia do Setor de Paleovertebrados no Departamento de Paleontologia e Estratigrafia no Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), sob a sigla UFRGS-PV-712-T. Esse material foi coletado no ano de 2002, sendo proveniente do Afloramento Schoenstatt, localizado no município de Santa Cruz do Sul, RS. O material apresenta-se quase completo, mas um tanto deformado, principalmente comprimido dorso-ventralmente. Seu estado de preservação revela o típico padrão dos vertebrados fósseis encontrados na Cenozona de *Santacruzodon*, o qual, segundo Reichel *et al.*, 2005 se caracteriza por uma pobre preservação osteológica, com alta percentagem de sílica (quartzo) como mineral permineralizante. Esse padrão de preservação dificulta a visualização das suturas entre os ossos.

3.2 Métodos

3.2.1. Preparação

A preparação mecânica do material, realizada no referido laboratório, consistiu em desgastar a rocha de natureza pelítica e as concreções ricas em carbonato de cálcio e sílica (bastante duras) aderidas ao fóssil. Para isso, contou-se com o auxílio de talhadeiras, ponteiros metálicas, marteletes pneumáticos PaleoTools Micro-Jack 2.0, 5.0. Para estabilizar e proteger os fósseis durante a preparação e para evitar fraturas e, também, colar os fragmentos, utilizou-se a resina Paraloid B72 diluída em diferentes concentrações de acetona.

3.2.2. Ilustrações

O espécime UFRGS-PV-712-T foi preparado e fotografado em diversos ângulos utilizando a câmera Nikon p510. Algumas das fotografias foram selecionadas para serem ilustradas de forma análoga a técnica de câmara clara (onde o desenho é traçado em uma folha sobre a foto, com uma luz subjacente) com o software livre Inkscape 0.48.4.

3.2.3 Descrição e comparações

As comparações que seguem são feitas levando em consideração os táxons representantes da subfamília Massetognathinae: *Dadadon isaloi*, *Santacruzodon hopsoni* e *Massetognathus* sp. *Santacruzodon* (ABDALA & RIBEIRO, 2003) é o único que ocorre junto com UFRGS-PV-712-T na Cenozona de *Santacruzodon* da Sequência Santa Cruz (Supersequência Santa Maria). *Dadadon* é registrado no correlato Grupo Isalo II, de Madagascar (FLYNN *et al.*, 2000) e é o único Massetognathinae fora da América do Sul. *Massetognathus*, composto por duas espécies *M. pascuali*, da Argentina e *M. ochagaviae*, do Brasil (LIU *et al.*, 2008), é uma forma comum e abundante na Formação Chañares da Argentina e na ZA de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá (Supersequência Santa Maria). *Menadon besairiei* também foi incluído nas comparações por ser o único Traversodontidae não-Massetognathinae (integra o Clado Gomphodontosuchinae) presente na ZA de *Santacruzodon*, além de também ocorrer no Grupo Isalo II (FLYNN *et al.*, 2000; MELO *et al.*, 2015).

As comparações foram feitas com base na literatura, em observação pessoal de materiais tombados nas coleções da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS): *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T e UFRGS-PV-1165-T), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB-RS): *Santacruzodon hopsoni* (MCN PV 2768 e MCN PV 2770) e Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS): *Massetognathus ochagaviae* (MCP 3871-PV). Além, disso, fotografias de espécimes cedidas por Tomaz Melo, Agustín Martinelli e Fernando Abdala, foram utilizadas.

4. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

4.1. Contexto Geológico

As rochas da Supersequência Santa Maria (SSM) (*sensu* ZERFASS *et al.* 2003) afloram na depressão central do Estado do Rio Grande do Sul (Fig. 1) e são muito conhecidas pela abundante presença de fósseis de vertebrados terrestres de idade triássica, que vem sendo descritos desde o início do século XX, inicialmente por pesquisadores estrangeiros como Von Huene, e mais recentemente por inúmeros pesquisadores brasileiros. Dentre os grupos encontrados estão rincossauros, dicinodontes, cinodontes, rauissúquios e dinossauros (LANGER & SCHULTZ, 2000; SCHULTZ & LANGER, 2007).

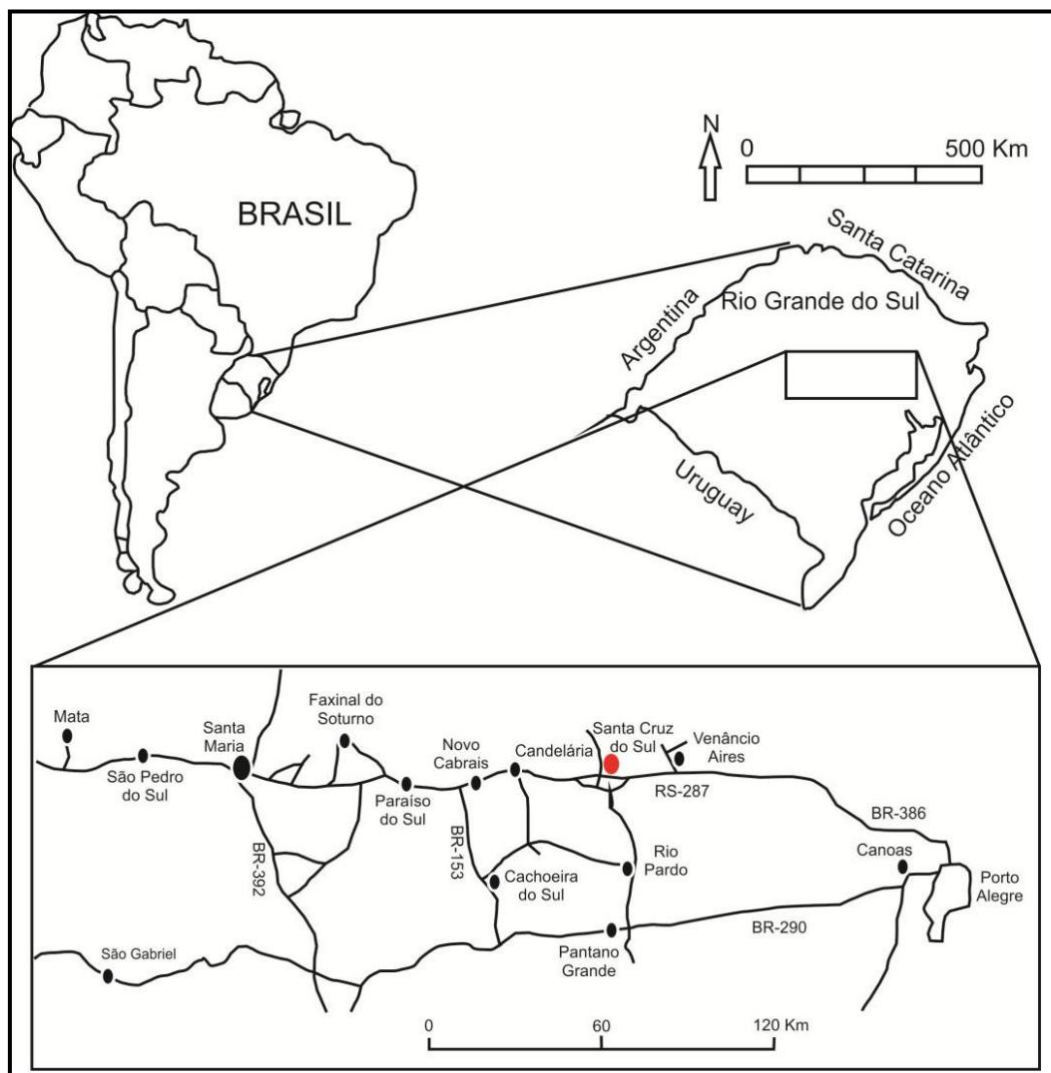


Fig. 1. Mapa do Rio Grande do Sul com destaque para a região central do Estado onde aflora a Supersequência Santa Maria (*sensu* ZERFASS *et al.*, 2003) (retirado de BERTONI, 2014).

Zerfass *et. al* (2003) correlacionaram a Supersequência Santa Maria à Sequência Gondwana II de Milani (1997), dividindo-a em três sequências de terceira ordem, Santa Maria I, II, e III, de idades ladiniana, carniana e rética, respectivamente (Fig.2). Somente as sequências 1 e 2 contêm fósseis de vertebrados, visto a Sequência 3 corresponde ao Arenito Mata (FACCINI, 1989), que contém somente lenhos silicificados.

A Sequência Santa Maria 1 atinge até 50 m de espessura. É composta de conglomerados clasto suportados e arenitos de laminação cruzada, que são interpretados como originários de depósitos fluviais; os depósitos de arenitos finos e siltitos são interpretados como sendo de depósitos lacustres de pouca profundidade (ZERFASS *et al.*, 2003).

A Sequência Santa Maria 2 é composta de arenito de laminação cruzada com granulometria média a fina. Lentes de argila aparecem na base, gradualmente aumentando para lâminas de argila de maior espessura a partir da metade do pacote. Estes depósitos são interpretados como sendo de origem fluvial de alta sinuosidade e de planícies de inundação (ZERFASS *et al.*, 2003).

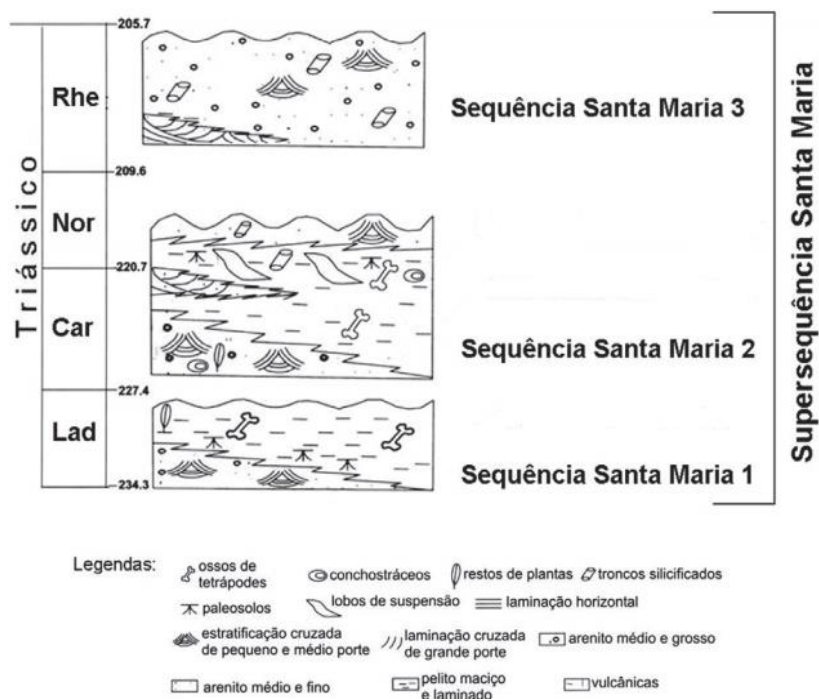


Fig. 2- Arcabouço crono- e bioestratigráfico para o Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul proposto por Zerfass *et al.* (2003) (modificado de ZERFASS *et. al.*, 2003).

Horn *et al.* (2014), utilizando critérios sedimentológicos, paleontológicos e estruturais, identificaram uma nova sequência de terceira ordem, posicionada entre as Sequências 1 e 2 de Zerfass *et al.* (2003). Essa sequência consiste em arenitos conglomeráticos limitados por uma discordância na base, e sobrepostos por siltitos. No entanto, esta proposição da nova sequência provocou problemas de nomenclatura, visto que as demais sequências eram identificadas por números ao invés de nomes. Desta forma o problema foi resolvido simplesmente sugerindo a troca dos números de Zerfass *et al.* (2003) por nomes. Diante disso, os autores buscaram as toponímias das melhores exposições de cada sequência, propondo os nomes Sequência Pinheiros-Chiniquá para Santa Maria 1, Sequência Candelária para Santa Maria 2 e Sequência Mata para Santa Maria 3 (Fig. 3). Assim, a nova sequência, nomeada Santa Cruz, ficou posicionada estratigraficamente, entre as Sequências Pinheiros-Chiniquá e Candelária (Fig. 3).

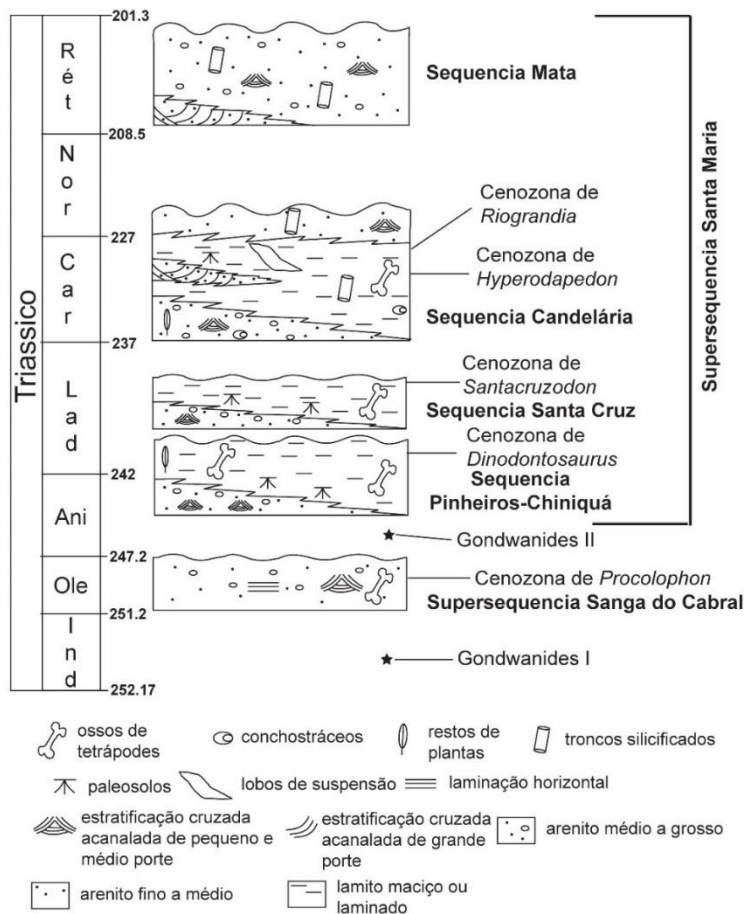


Fig. 3 - Arcabouço crono - e bioestratigráfico para o Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul proposto por Horn *et al.* (2014) (modificado de HORN *et al.* 2014).

Na Sequência Santa Cruz, aflorante nos municípios de Santa Cruz do Sul, Vera Cruz e Venâncio Aires, está presente a Zona de Associação ou Cenozona de *Santacruzodon*. Esta foi inicialmente reconhecida no município de Santa Cruz do Sul, no afloramento Schoenstatt localizado na BR 471 (29°44'25''S, 52°27'01''O), a aproximadamente 150 km de Porto Alegre, RS.

Desde o final da década de 1990, quando tiveram início os trabalhos de prospecção e coleta de fósseis na hoje conhecida Sequência Santa Cruz, especificamente no afloramento Schoenstatt (Fig. 4), chamou a atenção a grande predominância de cinodontes não-mamaliaformes, incluindo predominantemente formas herbívoras, mas também carnívoras (ABDALA *et al.*, 2001; ABDALA & RIBEIRO 2002).

Bioestratinomicamente o afloramento Schoenstatt caracteriza-se pela acumulação de vários restos esqueléticos em uma área bastante restrita, com o predomínio de crânios e mandíbulas sobre os materiais pós-cranianos e com quase todos ocorrendo, na grande maioria das vezes, de forma desarticulada sem orientação ao plano de acamamento (BERTONI-MACHADO; HOLZ, 2006) (Fig. 5). Os ossos estão dentro de níveis pelíticos vermelhos depositados por suspensão, sem seleção de tamanhos. O pacote como um todo, é caracterizado como uma associação de fácies de canal e planície de inundação, com o pacote superior, característico de um sistema de canal mostrando-se até o presente afossilífero. Todos os achados fósseis até o momento estão restritos à porção referente à planície de inundação, representada pelos sedimentos argilosos (BERTONI, 2014).

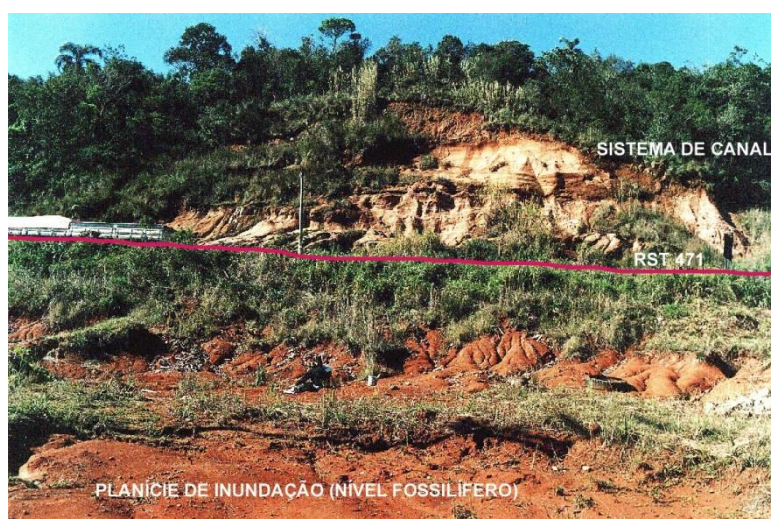


Fig. 4 – Vista geral do afloramento Schoenstatt, em Santa Cruz do Sul. Fotografia de Cristina Bertoni-Machado.

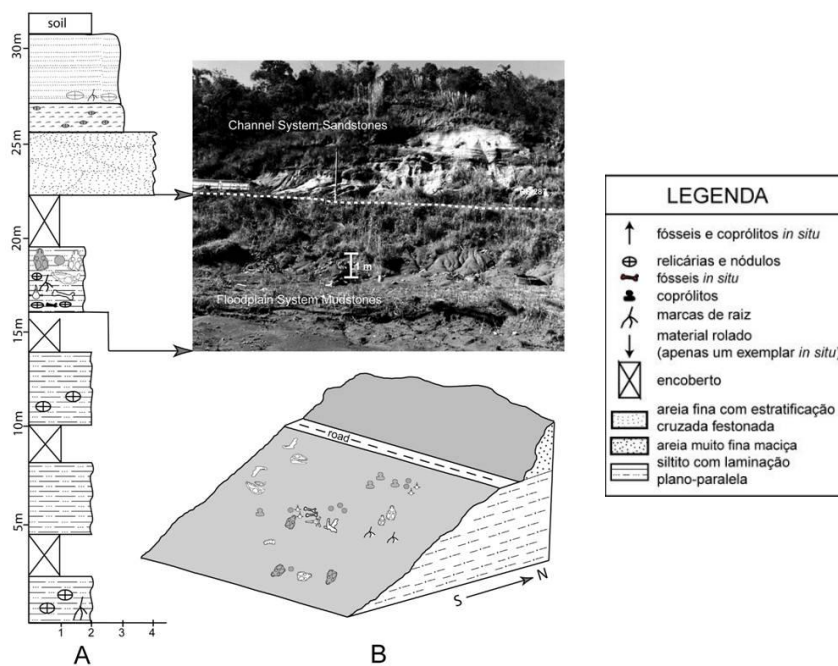


Fig. 5 - Perfil estratigráfico do afloramento Schoenstatt (retirado de Bertoni-Machado & Holz, 2006).

O Afloramento Schoenstatt (Fig. 4) foi descrito inicialmente por Abdala *et al.* (2001) e, devido à mencionada abundância de formas de cinodontes herbívoros, reconhecidos como pertencentes à família Traversodontidae, a associação fossilífera ali encontrada foi nomeada como Biozona de Traversodontídeos. Esta, posteriormente foi renomeada como Zona de Associação ou Cenozona de *Santacruzodon* por Soares *et al.* (2011b).

No trabalho de Abdala *et al.* (2001) foram reconhecidos quatro morfótipos de cinodontes traversodontídeos para esta nova fauna, descritos preliminarmente. O Tipo I foi considerado semelhante a *Menadon besairei* (Grupo Isalo II, Madagascar) e *Exaeretodon* spp; O Tipo II, a *Dadadon isaloi* (também da mesma unidade estratigráfica de Madagascar); O Tipo III seria aparentado a *Massetognathus* spp. (presente também na Cenozona de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá e na Formação Chañares da Argentina) e o Tipo IV seria semelhante ao traversodontídeo laurásiano *Boreogomphodon jeffersoni*. Com base nas afinidades anatômicas entre os Tipos I e II e os traversodontídeos *Dadadon* e *Menadon* do Grupo Isalo II, de idade Neo-carniana a Eo-ladiniana (FLYNN *et al.* 2000), esta

mesma idade foi apontada por Abdala *et al.* (2001) para a fauna do afloramento Schoenstatt (Fig. 6).

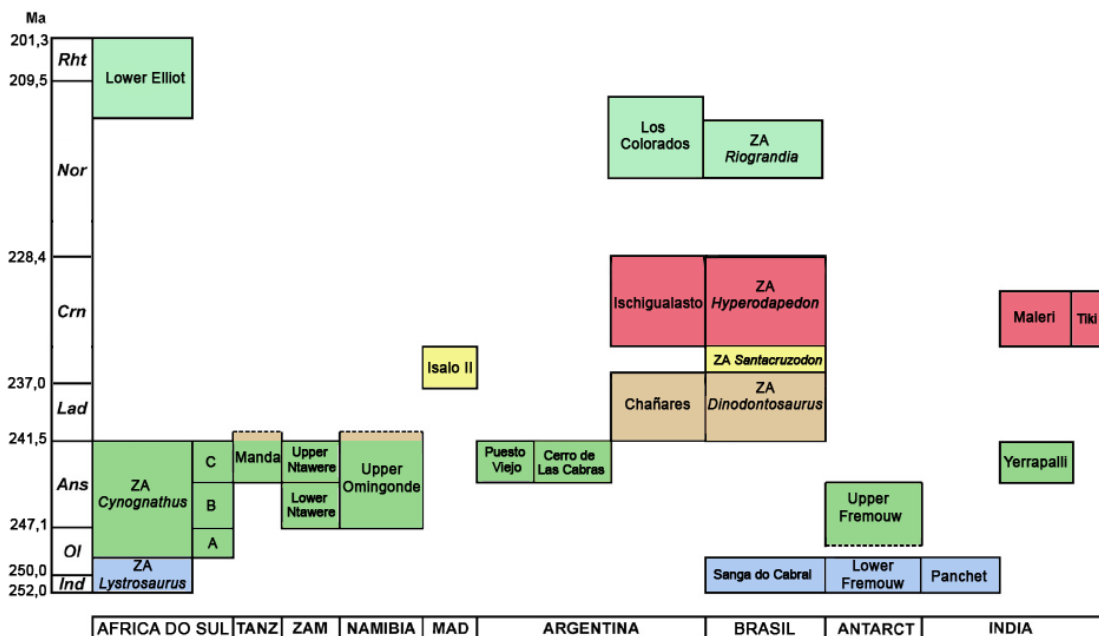


Fig. 6 - Correlações bioestratigráficas entre as principais faunas Triássicas (Modificado de Abdala & Ribeiro, 2010; Soares *et al.* (2011). Idade baseadas em Gradstein *et al.*, (2012). Abreviações: Ans, Anisiano; Antarct, Antártida; Crn, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Low, inferior; Mad, Madagascar; Nor, Noriano; Ol, Olenekiano; Rht, Raetiano; Tanz, Tanzânia; Up, superior; Zam, Zâmbia.

Em um trabalho posterior, Abdala & Ribeiro (2003) descreveram formalmente o traversodontídeo Tipo II, o qual foi nomeado como *Santacruzodon hopsoni*, com posição filogenética próxima a *Dadadon isaloii*.

Já o traversodontídeo Tipo I foi identificado como *Menadon besairei* por Melo *et al* (2015), ou seja, a mesma espécie malgaxe, confirmando assim a relação da Cenozona de *Santacruzodon* com o a fauna do Grupo Isalo II de Madagascar (Fig. 6).

Atualmente sabe-se que a fauna da Cenozona de *Santacruzodon* era mais diversificada do que aparentava em um primeiro momento. Materiais de traversodontídeos atribuídos a *Santacruzodon* foram coletados nos municípios de Venâncio Aires e Vera Cruz (ALVARENGA *et al.*, 2014). Além disso, no afloramento Schoenstatt foi registrada a presença não somente de cinodontes traversodontídeos, herbívoros, mas também de espécies carnívoras como *Santacruzgnathus* (MARTINELLI *et al.*, 2016) e *Chiniquodon* sp.

(BERTONI *et al.*, 2016), além do proterocâmpio *Chanaresuchus bonapartei* (RAUGUST *et al.*, 2013) e do raiisúquio *Dagasuchus santacruzensis* (LACERDA *et al.*, 2015) (Fig. 7).



Fig. 7- Reconstituição artística da fauna de *Santacruzodon* (de Voltaire Dutra Paes Neto), disponível em <http://revistapesquisa.fapesp.br/2015/12/15/a-era-de-ouro-dos-cinodontes/>.

4.2. Synapsida (Therapsida)

O clado Synapsida compreende um grupo monofilético de tetrápodes amniotas, que compõe uma linhagem que evoluiu independente da linhagem dos Sauropsida (que inclui os répteis e aves atuais) (SOARES *et al.*, 2012) (Fig. 8). Os sinápsidos são caracterizados por apresentarem apenas uma fenestra craniana localizada em cada lado da região temporal do crânio, sendo esta destinada à fixação da musculatura adutora mandibular (Fig. 9C). São geralmente divididos em dois grupos: os “pelicossauros” e os terápsidos.

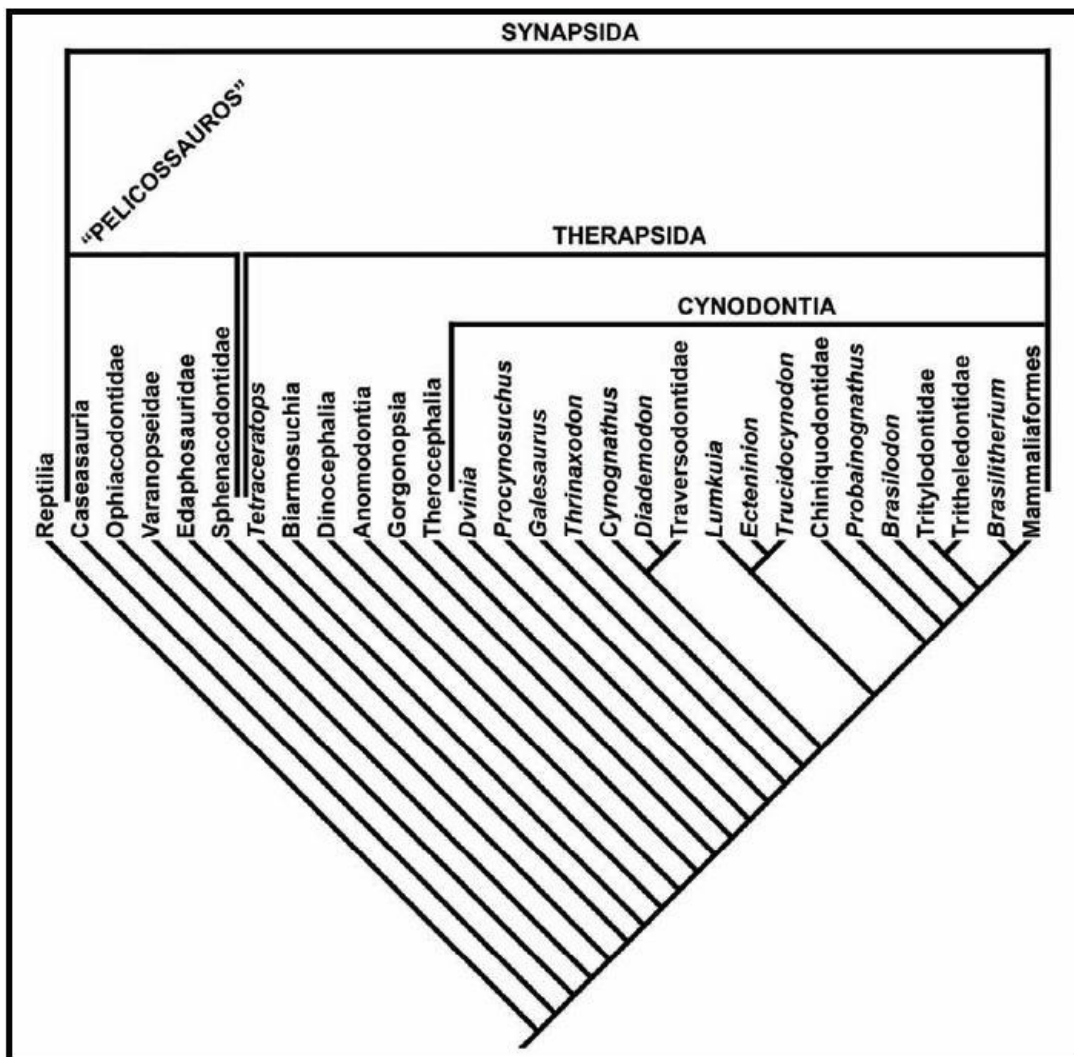


Fig. 8 – Filogenia do clado Synapsida (OLIVEIRA *et. al.*, 2010).

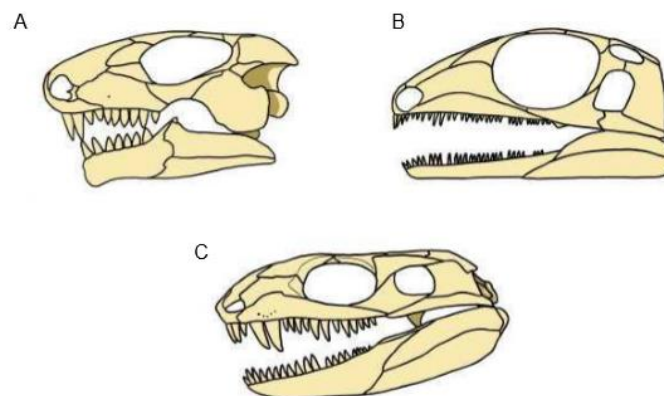


Fig. 9 – Desenhos ilustrativos mostrando os diferentes padrões cranianos. A) anápsido, B) diápsido, C) sinápsido (modificado de KARDONG,1995).

Os “pelicossauros” formam um grupo parafilético (ROMER & PRICE,1940; REISZ, 1986) (Fig.8) formado por cinco famílias de sinápsidos basais que foram particularmente importantes no início do Permiano, sendo sucedidos no final deste período pelos terápsidos, grupo onde se encontram os cinodontes não-mamaliaformes e os Mamaliaformes (grupo que tem os mamíferos como táxon terminal) (RUBIDGE & SIDOR, 2001). Os terápsidos formam um grupo monofilético (Fig. 8) que surgiu no Meso-Permiano, diversificando-se rapidamente ao final deste período, quando foram dominantes. De fato, a maioria das linhagens de terápsidos evoluiu predominantemente durante o Permiano. No entanto, este grupo sofreu grande declínio devido à extinção permo-triássica, sobrevivendo no Eo-Triássico somente os clados Anomodontia (Dicynodontia), Therocephalia e Cynodontia (HOPSON & BARGHUSEN, 1986).

Cynodontia foi o último dos grupos de Therapsida a aparecer no registro fóssil, e suas mudanças morfológicas mais expressivas ocorreram no período Triássico. Tais mudanças morfológicas vão culminar no surgimento dos mamíferos, que são os atuais representantes dos Synapsida (SOARES, 2015).

O táxon mais antigo de Cynodontia é *Charassognathus gracilis* do Permiano Superior da África do Sul (BOTHÁ *et al.*, 2007). Ainda no Permiano Superior é conhecido *Procynosuchus*, que ocorre na África do Sul, Tanzânia, Alemanha e Rússia (RUBIDGE & SIDOR, 2001), entre outros táxons também da África do Sul e da Rússia.

A diversidade genérica de cinodontes gonduânicos do Triássico Inferior no pós-extinção permo-triássica foi apenas ligeiramente maior do que a do Permiano Superior, sem grandes diferenças ecológicas e de tamanho entre cinodontes dessas idades. Em contraste, um morfótipo

muito diferente apareceu no fim do Eo-Triássico, representado pelos cinodontes gonfodontes (isto é, com pós-caninos expandidos buco-lingualmente) (ABDALA & RIBEIRO, 2010). No Anisiano as formas carnívoras e herbívoras alcançaram seus maiores tamanhos. Isso é evidenciado pela aparição “explosiva” de cinodontes traversodontídeos (gonfodontes herbívoros derivados) nas faunas da América do Sul e da África no final do Anisiano. Os Traversodontidae permaneceram como componentes importantes e, geralmente, dominantes nas faunas ladinianas e carnianas do Gondwana. Também no Carniano, e depois no Noriano, os cinodontes carnívoro-insetívoros tornam-se abundantes, com um rico registro fossilífero na América do Sul (Argentina e Brasil) (SOARES, 2015). No Noriano-Retiano ocorre o último registro de grandes traversodontídeos gonduânicos. A diversidade dos cinodontes do Gondwana durante o Noriano-Retiano é notavelmente baixa considerando que a máxima diversidade global triássica deste grupo ocorre precisamente neste tempo. Os cinodontes continuam a ser um componente importante das faunas do Jurássico Inferior, sob a forma de mamíferos (ABDALA & RIBEIRO, 2010).

Algumas sinapomorfias de cinodontes segundo Hopson e Kitching (2001):

- Contato entre o nasal e o lacrimal;
- Pós-frontal ausente;
- Processo ascendente do epipterigóide mais desenvolvido;
- Proótico e epipterigóide parcialmente sobrepostos;
- Nervo trigêmeo passando pelo forame entre o proótico e o epipterigóide;
- Côndilos occipitais duplos;
- Dentes ausentes no pterigóide;
- Pós-caninos com duas ou mais cúspides alinhadas;
- Fossa adutora no osso coronóide;
- Plataformas palatais dos ossos maxilar e palatino formando um palato secundário aberto;
- Forame estapedial com orientação dorso-ventral.

Hopson e Kitching (2001) erigiram o clado Epicynodontia (Fig. 10), para incluir os cinodontes basais acima do nível de *Dvinia* e *Procynosuchus*, como *Galesaurus* e *Thrinaxodon*. Os galesaurídeos são registrados do Permiano Superior ao Triássico Médio da África, Europa, Antártica e Rússia. Este grupo possui dentições que indicam hábitos carnívoros e são caracterizados por tamanho médio a grande (BONAPARTE, 2014). *Thrinaxodon* é uma forma do Triássico Inferior, importante componente da Zona de *Lystrosaurus* da África do Sul e ocorrendo também na Formação Fremouw da Antártica. Esses animais eram carnívoros ativos, com cerca de 50 cm de comprimento; em sua aparência geral, teria as proporções de um mustelídeo (RODRÍGUEZ, 2013).

Algumas características de Epicynodontia incluem:

- Arco zigomático moderadamente profundo;
- Entalhe para meato auditivo externo moderadamente profundo;
- A fossa massetéica estende-se em direção à borda ventral do dentário;
- O processo coronóide do dentário se estende acima da metade da órbita;
- Quatro incisivos superiores;
- Três incisivos inferiores;
- Costelas com placas costais;
- Processo posterior do íleo maior do que o diâmetro do acetábulo;
- Comprimento do púbis menor do que o diâmetro do acetábulo.

Os cinodontes mais avançados formam o Clado Eucynodontia Kemp, 1982 (Fig. 10). As características desse clado, segundo Hopson e Kitching (2001), incluem:

- Ramo quadrado do pterigóide ausente;
- A sínfise dentária fusionada;
- Contato dorsal dentário-supra-angular mais próximo da articulação mandibular do que da barra pós-orbital;
- Processo do acrômio na escápula;
- Dígito III com três falanges;
- Dígito manual IV com três falanges.

Eucynodontia é subdividido em dois clados monofiléticos: Cynognathia e Probainognathia (Fig.10) (HOPSON & KITCHING, 2001), sendo o primeiro composto, predominantemente, por cinodontes herbívoros (com exceção do carnívoro *Cynognathus*), e o segundo, por cinodontes carnívoro-insetívoros. Probainognathia inclui os mamíferos basais (Mammaliaformes) e os mamíferos (Mamalia). Dentre os Cynognathia, a família Traversodontidae se destaca pela sua representatividade no registro fóssil.

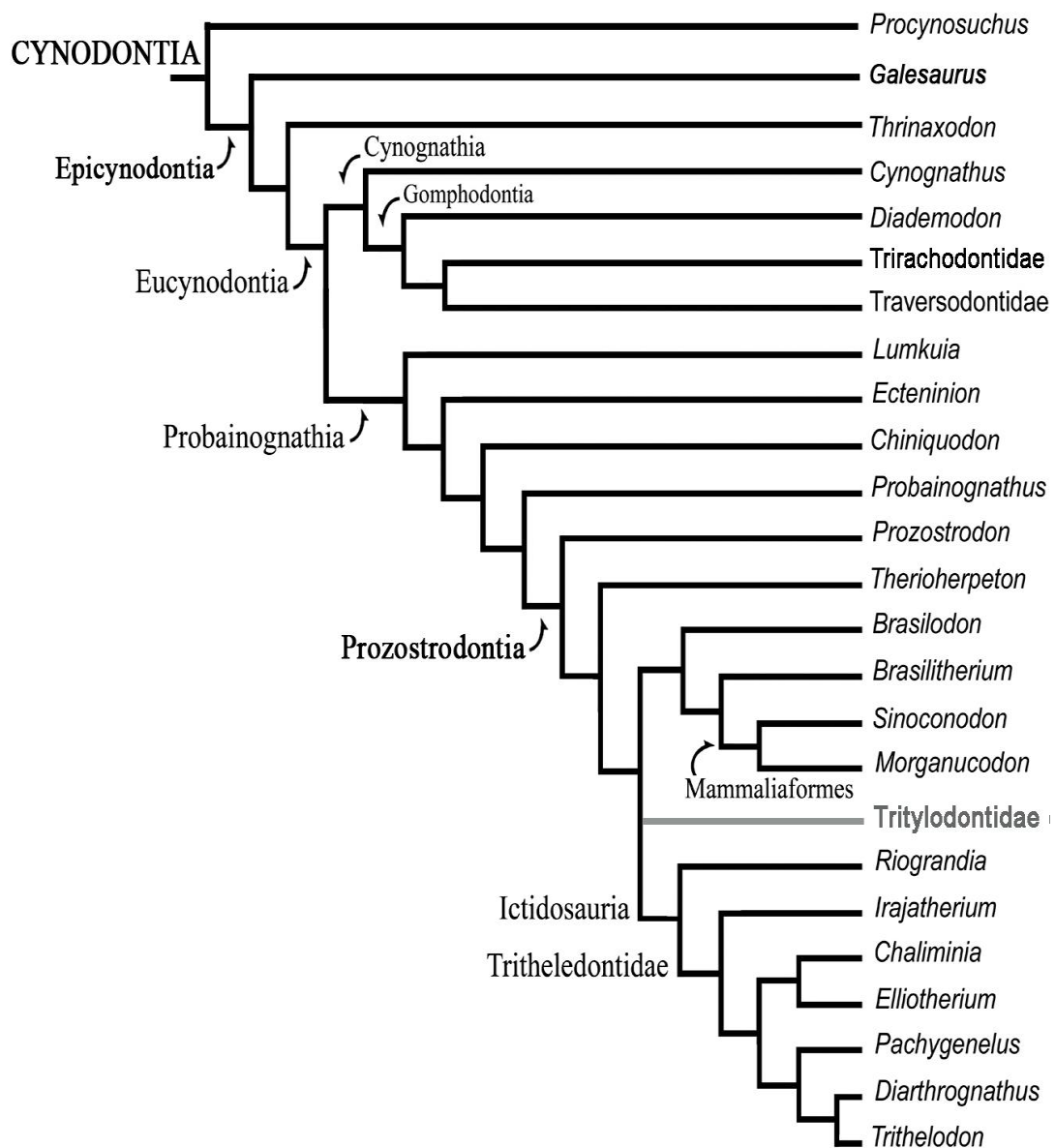


Fig. 10 – Cladograma de Cynodontia (HOPSON & KITCHING 2001; ABDALA, 2007; MARTINELLI & ROUGIER, 2007; LIU & OLSEN, 2010).

4.2.1. Traversodontidae

A família Traversodontidae foi proposta por Von Huene (1936) para incluir os cinodontes herbívoros com pós-caninos alargados buco-lingualmente (gonfodontes) encontrados no Triássico da Argentina e do Rio Grande do Sul. Posteriormente o grupo foi registrado em outros continentes. São animais herbívoros (ou, talvez, omnívoros) que possuíam pós-caninos gonfodontes com contorno retangular nos superiores e quadrangular nos dentes inferiores, em vista oclusal, e ampla bacia de oclusão (Fig. 11) (BONAPARTE, 1963; BARBERENA 1974).

Quanto às características pós-cranianas, alguns táxons como *Exaeretodon* e *Luangwa* apresentam indicativos de postura aduzida nos membros posteriores, com o fêmur delgado e a cabeça projetada medialmente e íleo com o processo anterior (pré-acetabular) maior que o processo posterior, e abduzida nos anteriores, com úmero com grande crista deltopeitoral e ambas as extremidades alargadas. Mas algumas formas primitivas (de acordo com os caracteres cranianos), como *Pascualgnathus* e *Massetognathus* têm ambos os membros e cinturas com morfologia intermediária (BONAPARTE 1963; BONAPARTE 1966). As costelas também são bastante variáveis, mas o padrão geral é de diminuição e simplificação ao longo do tempo. Alguns táxons apresentam projeções nas costelas, como *Pascualgnathus*, *Menadon* e *Protuberum* (Fig. 12) (BONAPARTE, 1966; KAMMERER *et al.*, 2008; REICHEL *et al.*, 2009).

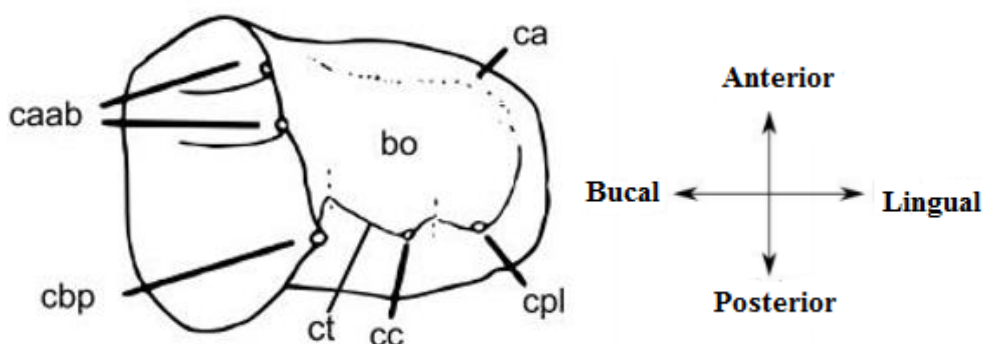


Fig. 11 – Pós-canino superior de *Santaacruzodon hopsoni* (ABDALA & RIBEIRO, 2003).
Legenda: bo = bacia oclusal; ca = cíngulo anterior; caab = cúspide acessória ântero-bucal; cbp = cúspide bucal principal; cc, cúspide central; cpl = cúspide posterior labial; ct = crista transversa. Figura sem escala.



Fig. 12 - Vértices, costelas e cintura pélvica articuladas, em vista dorsal de *Protuberum cabralense*. Escala = 4cm. (REICHEL *et al.*, 2009).

Fósseis de traversodontídeos são conhecidos no Triássico Médio e Superior, mostrando distribuição cosmopolita (América do Sul, África do Sul, Madagascar, Índia, América do Norte e Europa). Foram os mais bem-sucedidos cinodontes não mamaliaformes herbívoros do Triássico da América do Sul (KAMMERER *et al.*, 2008).

Os primeiros fósseis de traversodontídeos datam do Anisiano, como *Andescynodon* e *Pascualgnathus* na América do Sul, *Luangwa*, na Namíbia e Zâmbia (Fig.13) (BRINK, 1963; ABDALA e SMITH, 2009); *Scalenodon* e *Mandagomphodon*, na Tanzânia (HOPSON, 2014).



Fig.13 - *Andescynodon mendozensi* em vista lateral. Escala = 1 cm (Fotografia de Fernando Abdala).

No Ladiniano, o registro de fósseis de traversodontídeos se concentra em sequências bem conhecidas da América do Sul, na Formação Chañares da Argentina, com grande abundância do gênero *Massetognathus* (ABDALA & GIANNINI, 2000), e na brasileira Sequência Pinheiros-Chiniquá (Supersequência Santa Maria). Nesta época também se encontra o único registro inequívoco de traversodontídeo europeu, *Nanogomphodon*, da Alemanha (HOPSON & SUES, 2006).

Posteriormente, durante o Ladiniano ou Carniano, são conhecidas duas faunas semelhantes de cinodontes traversodontídeos, uma na Formação Isalo II de Madagascar, (FLYNN et al., 2000), e outra no Brasil, na Sequência Santa Cruz da Supersequência Santa Maria (ABDALA et al., 2001; HORN et al., 2014). Da primeira provêm *Dadadon isaloi* e *Menadon besairiei*. Este último é registrado também na fauna da Sequência Santa Cruz, junto com *Santacruzodon* (MELO et al., 2015).

Em camadas mais jovens do Carniano, o gênero *Exaeretodon* é comumente encontrado na Formação Ischigualasto da Argentina (Fig.14) (BONAPARTE, 1962), nas formações Maleri (CHATTERJEE, 1982) e Tiki (RAY, 2015), na Índia, e na Zona-Associação de *Hyperodapedon* da Sequência Candelária da Supersequência Santa Maria (ABDALA et al., 2002), no Brasil, de onde também provém o raro *Gomphodontosuchus* (HUENE, 1936). Também para o Carniano, uma linhagem de traversodontídeos endêmica é reportada da América do Norte, composta de dois gêneros, *Arctotraversodon* (da Formação Wolfville; HOPSON, 1984) e *Boreogomphodon*, com um gênero nas formações Turkey Branch e Pekin (LIU & SUES, 2010). Também há registro de traversodontídeos em estratos norianos do Supergrupo Newark, também da América do Norte (SUES et al., 1999). O último traversodontídeo representado no registro fóssil é *Scalenodontoides*, e é também o único presente na África do Sul e no Lesoto, na parte mais basal da Formação Elliot Inferior, de idade noriana (HOPSON, 1984).



Fig.14 – Representação artística de *Exaeretodon* feita por Jorge Blanco (cedida por Agustín Martinelli).

Kammerer *et. al* (2012) sugerem a divisão dos traversodontídeos mais derivados em duas subfamílias (Fig. 15): Gomphodontosuchinae Kammerer *et al.*, 2008, que inclui os gêneros *Gomphodontosuchus*, *Menadon*, *Protuberum*, *Exaeretodon* e *Scalenodontoides*. Os Gomphodontosuchinae possuem incisivos espatulados com coroas auto-afiadas, com bordas lisas ou levemente serrilhadas e portando esmalte apenas na face labial e tendência de diminuição do tamanho do canino superior; Massetognathinae Kammerer *et. al*, 2012, que agrupa os gêneros *Massetognathus*, *Dadadon* e *Santacruzodon* (Fig.15). De acordo com os autores, essa subfamília inclui os cinodontes traversodontídeos com crânios baixos e largos, tamanho mais reduzido do canino (em relação aos traversodontídeos mais basais), coroas incisivas triangulares com bordas sectoriais grosseiramente denticuladas (somente nos dentes inferiores de *Dadadon*, mas nos superiores e inferiores em *Santacruzodon* e de *Massetognathus*) e três cúspides na crista labial dos pós-caninos superiores (uma grande cúspide labial principal e duas cúspides labiais acessórias anteriores). De todos os membros das duas subfamílias, até o momento, apenas *Dadadon* e *Scalenodontoides* não foram registrados na Supersequência Santa Maria do Rio Grande do Sul.

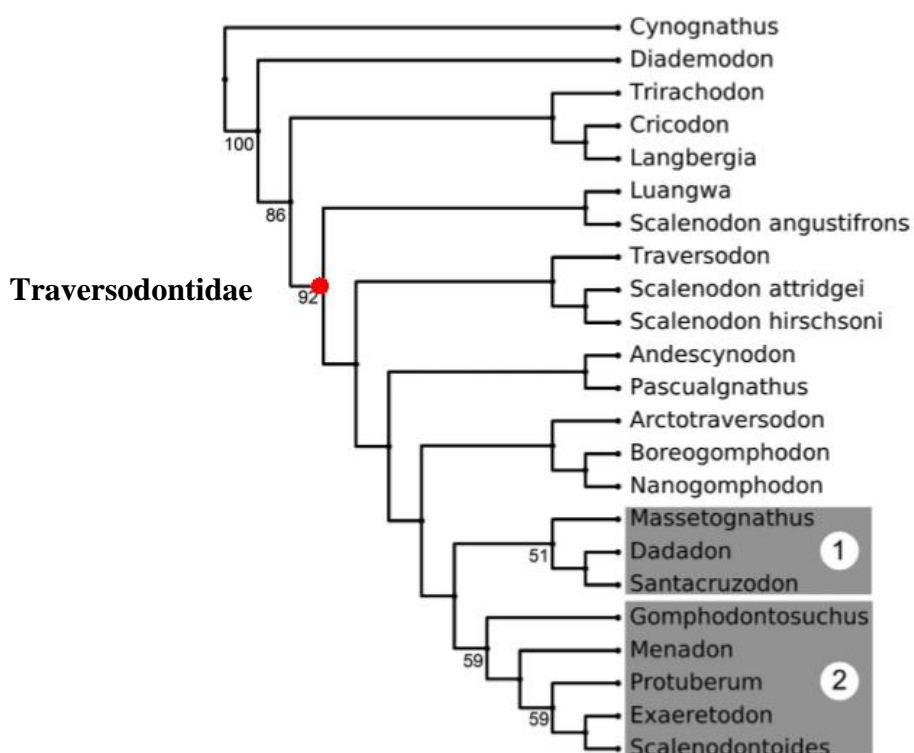


Fig. 15 – Cladograma das relações dos Traversodontidae, mostrando as duas subfamílias de traversodontídeos mais derivados: 1) Massetognathinae e 2) Gomphodontosuchinae. (modificado de KAMMERER *et. al* 2012).

5. DESCRIÇÃO

Aspecto geral:

O espécime UFRGS-PV-712-T corresponde a um crânio quase completo com as duas mandíbulas fusionadas na região sinfiseal. O crânio apresenta-se bastante comprimido dorso-ventralmente por processos tafonômicos. De forma geral, é curto, largo e baixo. Entretanto, esta última característica deve-se, em parte, pela já mencionada deformação sofrida pelo material. O comprimento do crânio, da região mais anterior até os côndilos occipitais, é 15,5 cm, mas cabe salientar que as pré-maxilas não estão completas. Apesar de a extremidade anterior do crânio não estar completa, pode-se constatar que a região pré-orbital é mais curta que a pós-orbital. O arco zigomático define um perfil arredondado ao crânio a partir da região orbital (Fig. 16). Em vista palatal, observa-se uma ampla plataforma lateral do maxilar. O palato ósseo secundário termina antes do nível dos últimos dentes pós-caninos. Estes apresentam o típico padrão gonfodonte, característico da família Traversodontidae (Fig.17). Praticamente nada pode-se dizer sobre a parede lateral da caixa cerebral, que está recoberta por concreção, dos dois lados do crânio. De qualquer forma, assume-se que esta região seja pouco ossificada, como é a condição dos demais traversodontídeos.

A mandíbula esquerda se encontra melhor preservada que a direita (Fig. 19), mas o conjunto está quebrado na porção mais anterior. Nenhum osso pós-dentário foi preservado.

Devido ao estado preservacional ruim do fóssil, apenas algumas relações suturais entre ossos foram tentativamente inferidas.

A seguir, será apresentada uma descrição das diferentes regiões cranianas, das mandíbulas e da dentição do espécime UFRGS-PV-712-T.

Região pré-orbital

Como mencionado, a região anterior do rosto está quebrada, portanto não é possível observar as pré-maxilas com clareza. Apenas uma parte da pré-maxila esquerda foi preservada, mesmo assim, é possível constatar que a região ocupada pela pré-maxila é ampla. Em vista palatal, do lado esquerdo, observa-se um sulco situado na região da pré-maxila, medialmente ao dente canino e um pouco anterior a este, que deve se tratar da fossa paracanina. Cada maxila possui uma plataforma lateral ampla que ocupa a maior área da região lateral do rosto, porém esta característica está amplificada, especialmente do lado direito, devido à deformação (Fig. 17). Não é possível observar a sutura da maxila com a

maxila no palato, tampouco com maxila, nasal e pré-maxila, em vista lateral ou dorsal (Figs. 16 e 17). Entretanto, pode-se observar que a maxila participa da borda anterior da abertura subtemporal. Em vista dorsal, com exceção da parcial preservação das pré-maxilas, pode-se observar que todos os elementos da região pré-orbital - nasal, pré-frontal e lacrimal - estão presentes, porém não é possível a observação das suturas entre os mesmos (Fig. 16).

Palato

O palato secundário é fechado na linha média do crânio, e tem a participação das pré-maxilas, das maxilas (a sutura entre elas não é visível) e dos palatinos. Estes últimos se estendem até o nível do antepenúltimo pós-canino de cada lado do crânio. O palato primário é formado pelos palatinos e pterigóides. O vômer não é visível em vista palatal, estando recoberto pelos palatinos suturados na linha média. Os pterigóides são transversalmente estreitados e não há indícios de uma vacuidade interpterigóide. Os pterigóides apresentam cristas longitudinais. Possivelmente tratam-se das cristas pterigo-palatinas, aqui visíveis somente nos pterigóides e não nos palatinos. Os processos transversos (alas laterais) dos pterigóides estão quebrados em ambos os lados. A máxima constrição do palato ocorre anterior ao limite anterior do basisfenóide (Fig. 17).

Basicrânio

Nesta região, também, as suturas entre os elementos ósseos são de difícil visualização e muitos estão indistinguíveis devido à deformação. No entanto, é possível observar o basisfenóide, que se apresenta na forma de um V, de ângulo aberto. Nenhum indício de forames para as carótidas internas está visível. Apesar de as suturas não estarem delimitadas, infere-se que as alas do basisfenóide se estendam posteriormente, participando da margem da fenestra ovalis. A *fenestra ovalis* só é visível no lado esquerdo, mas não é possível ver se esta é bordeada ou não por um anel ósseo. Também, do lado esquerdo, está visível o forame jugular. Este se localiza póstero-medialmente à *fenestra ovalis*, ao lado do côndilo esquerdo. Como há apenas uma abertura evidente nesta região, infere-se que a *fenestra rotunda* (e também os forames hipoglossais – nervo XII) seja confluyente com o forame jugular. Não é possível reconstituir as relações de contato entre prótico e opistótico no basicrânio. Os pequenos côndilos occipitais estão bastante deformados, mas sua forma é mais bulbosa

(esférica) do que alongada. Fragmentos do quadrado estão presentes nos dois lados do crânio, mas é impossível reconstituir-se a forma do osso (Fig. 17).

Teto craniano

No teto craniano, em vista dorsal, é possível observar a presença do frontal e parietal, este último apresentando uma crista sagital que se mostra quebrada (Fig.16). Apesar da impossibilidade de visualizar suturas, pode-se constatar que a largura máxima do teto craniano se dá na altura do limite nasal-frontal, a qual coincide com o limite anterior das órbitas e a raiz do arco zigomático. O frontal deve se projetar até o nível da barra pós-orbital. Ali, ele faz contato, de cada lado, com o pós-orbital. A menor largura do teto craniano fica na porção média dos parietais. Nenhuma evidência de forame pineal está presente nesta região, entre os parietais. Não é possível confirmar a presença de um interparietal na região mais posterior do teto craniano. A crista sagital começa a se definir na altura da borda anterior da fenestra temporal e termina quando encontra as cristas lambdoides, que se projetam sobre placa occipital, bordeando o crânio posteriormente. A crista sagital é baixa, mas isso pode ser influência da deformação tafonômica.

Região orbital e arco zigomático

A órbita esquerda foi inteiramente preservada, enquanto que no lado direito é observada apenas uma parte da barra pós-orbital, bem como as margens ântero-mediais e laterais da órbita. Devido a deformação, as órbitas se encontram em posição totalmente dorsal no crânio. Em vista dorsal, elas são delimitadas posteriormente pela barra pós-orbital que é composta pelo pós-orbital que descende e que é sobreposto pelo jugal. Cada osso delimita a barra em cerca de 50%. O jugal também delimita a órbita lateralmente, enquanto que o pré-frontal e o lacrimal a delimitam anteriormente. No entanto, as suturas entre eles não são observadas (Fig.16). Quanto ao arco zigomático, as observações foram feitas com base no lado esquerdo, pois o direito, apesar de preservado, mostra-se bastante deformado. Em vista dorsal, verifica-se que a maior amplitude do arco zigomático se dá na altura da barra pós-orbital, conferindo ao crânio um formato mais arredondado do que retangular. O arco zigomático é relativamente profundo dorso-ventralmente, formado lateralmente pelo jugal, que se une ao esquamosal na porção posterior do arco.

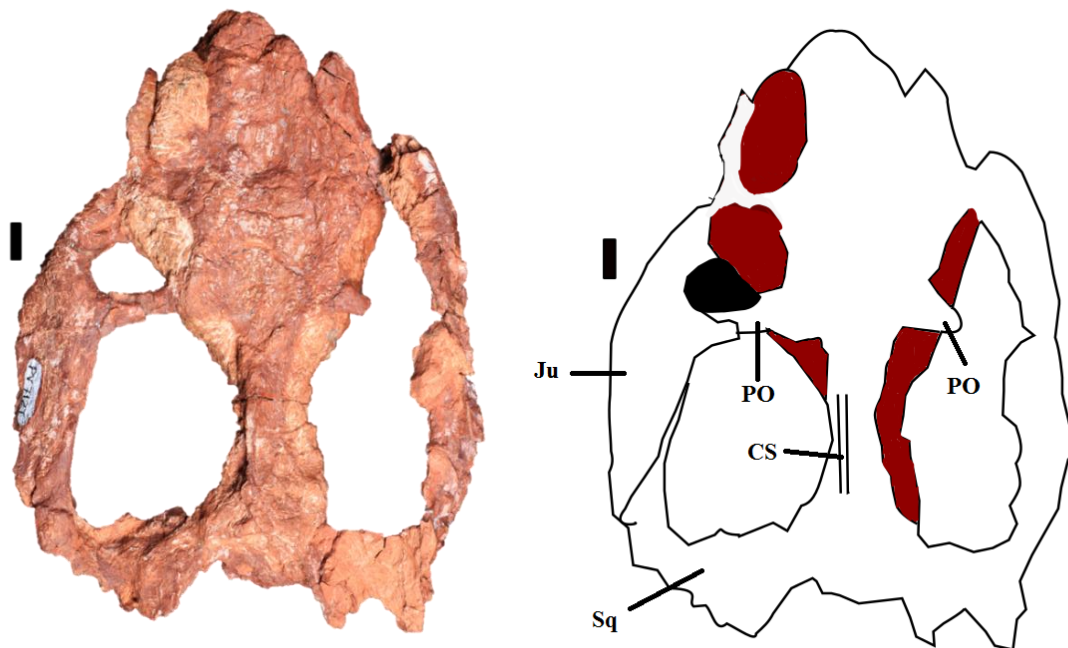


Fig.16 – Crânio de UFRGS-PV-712-T em vista dorsal. À esquerda, fotografia; à direita, desenho esquemático. Escala: 1 cm. Legenda: Ju = Jugal; Sq = esquamosal; PO = Pós-orbital; CS = Crista Sagital; Concreções indicadas em vermelho.

O jugal não possui um processo suborbital proeminente, no entanto, o contorno do jugal parece demonstrar uma leve projeção ventral. O esquamosal sobrepõe-se ao jugal, passando a compor a região póstero-dorsal do arco zigomático (Fig.16). Em vista lateral, pode verificar que a maior profundidade dorso-ventral do arco se já na sua porção do jugal, sendo a porção do esquamosal, exposta lateralmente no crânio, mais baixa. Com a compressão sofrida pelo crânio, não é possível constatar se a altura máxima atingida pela margem dorsal do arco zigomático ultrapassa ou não a metade da altura da órbita.

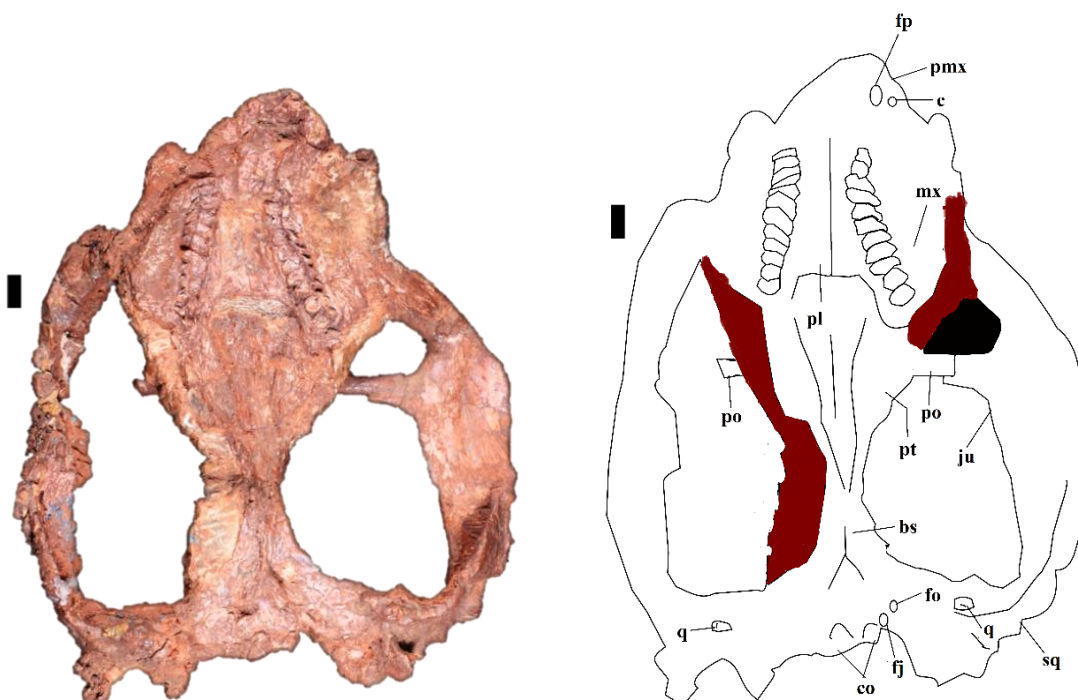


Fig.17 - Crânio de UFRGS-PV-712-T em vista palatal. À esquerda, fotografia; à direita, desenho esquemático. Escala: 1 cm. Legenda: fpc = fossa paracarina; c = canino; mx = maxila; pmx = pré-maxila; pl = palatino; Ju = jugal; Sq = esquamosal; po = Pós-orbital; bs = basisfenoide; fo = fenestra ovalis ; fj = forame jugular; co = Côndilos occipitais; q = quadrado. Concreções indicadas em vermelho.

Occiput

Devido à deformação que o crânio sofreu dorso-ventralmente, pouco pode-se ver desta região. Como já mencionado, as cristas lambdoides, achatadas, se projetam posteriormente sobre o occiput, bordeando-o dorso-lateralmente. De cada lado, as cristas lambdóides são formadas, no seu ápice dorsal, pelo parietal e lateralmente pelo esquamosal. A placa occipital apresenta no geral, um formato triangular. Junto com o ramo zigomático do esquamosal, todo o conjunto apresenta a forma geral de um “W” aberto. Assume-se a presença dos tabulares, de cada lado da placa occipital, mas nenhum indício dos canais pós-temporais foi encontrado. O mesmo é válido para o supraoccipital, que apesar de não estar definido, parece ter ampla contribuição na placa occipital, dorsalmente ao *foramen magnum*. O côndilo occipital esquerdo está conservado e somente parte do direito. Como já comentado, os côndilos são pequenos e

sua forma é bulbosa. O *foramen magnum* está bastante deformado e deslocado para a esquerda (Fig.18).

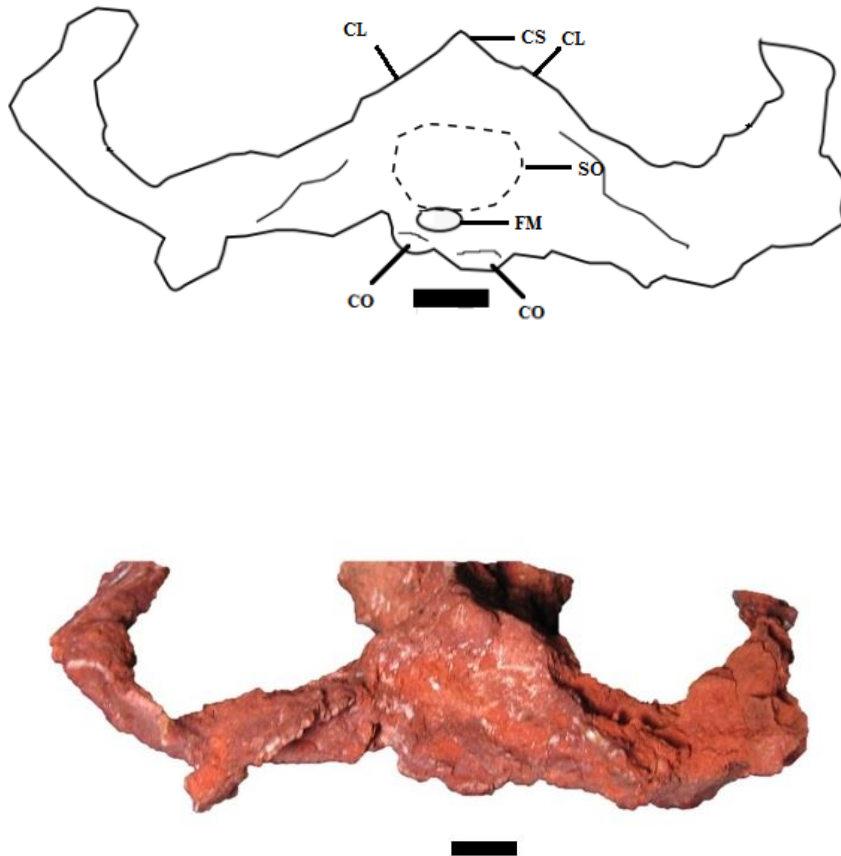


Fig.18 -Crânio de UFRGS PV- 712-T em vista ocipital. Acima, desenho esquemático; abaixo, fotografia. Escala = 1 cm. Legenda: CL = Cristas lambdóides; FM = *Foramen Magnum*; CO = Côndilos occipitais; CS = Crista sagital.

Mandíbula

A mandíbula apresenta no total 13 cm de comprimento e está composta pelos ramos direito e esquerdo, os quais se encontram unidos na região da sínfise. Entretanto, esta está parcialmente quebrada. Infere-se que a sínfise seja alongada, estendendo-se até a altura dos primeiros pós-caninos. O ramo mandibular esquerdo apresenta-se melhor preservado, pois possui parte do processo coronóide presente, enquanto o direito apresenta apenas a porção relativa ao ramo horizontal do dentário. Assim, a descrição é baseada no ramo esquerdo. O ramo mandibular é baixo, com 1,4 cm de altura. Entende-se que esta porção da mandíbula não

tenha sofrido tanta deformação e que esta é uma característica anatômica do fóssil. Entretanto, o processo coronóide está bastante deformado, comprimido dorso-ventralmente, dando a impressão de ser mais baixo do que deveria ser originalmente. Em vista lateral pode-se reconhecer a fossa massetéica, que é corresponde ao local de inserção da musculatura de oclusão da mandíbula. O limite anterior da fossa massetéica se dá na altura do penúltimo pós-canino, bem como no limite anterior do processo coronóide. A região ventro-posterior da mandíbula está quebrada, então não é possível observar se há a presença de um processo angular bem definido (Fig. 19). Em vista medial, o sulco pós-dentário é observado, iniciando a partir do último pós-canino. Esse sulco é bastante largo e se estende posteriormente na mandíbula. Nenhum osso pós-dentário foi preservado.

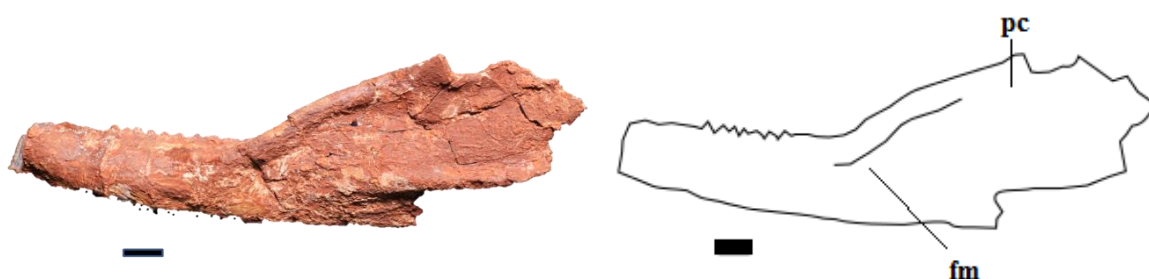


Fig. 19 – Mandíbula de UFRGS-PV-712-T, lado direito, em vista lateral. Escala: 1cm. Legenda: Fossa massetéica = fm; Processo coronóide = pc.

Dentição

Dentes superiores:

Os incisivos e os caninos não foram preservados. No entanto pode-se inferir que sejam pelo menos quatro incisivos de cada lado, também se observa o que parece ser a raiz de um canino dentro do alvéolo no lado esquerdo da maxila (Fig. 17). A dentição pós-canina está preservada.

O fóssil apresenta duas fileiras dentárias mais próximas na região anterior, que se distanciam uma da outra mais posteriormente. Cada fileira possui de 10 a 11 pós-caninos alargados buco-lingualmente (Fig. 20). Os dentes apresentam-se bastante desgastados e

quebrados. Os mais anteriores possuem formato elipsoidal e evidente *shouldering* (imbricação), enquanto que os dois últimos dentes (PC10 e PC11) apresentam formato quadrangular e não se apresentam fortemente imbricados.

Todos os pós-caninos possuem uma crista transversa (CT) posterior com três cúspides. A cúspide bucal principal (cbp) é a maior e está localizada na região mais pósterio-bucal. Esta cúspide se encontra na confluência com a Crista Bucal (CB), fazendo parte desta também. A cúspide central (cc), também medialmente posicionada posteriormente, mas em posição mais medial que a cbp, distante desta, porém um pouco mais próxima da cúspide lingual (cl). As duas cúspides são separadas por um sulco. A cl se localiza na região mais pósterio-lingual do dente.

A crista bucal (CB) possui três cúspides, sendo a cbp bem maior do que as outras e localizada mais posteriormente; mais anteriormente há a cúspide acessória ântero-bucal (caab), que é menor que a cbp e, posicionada mais anteriormente. Nota-se a presença de uma segunda caab, menor que a primeira, e que é observada apenas no último pós-canino da fileira direita.

Todos os dentes possuem bacial oclusal (bo). Além disso, pode ser observada a presença de um cingulo posterior que se estende até a cc da crista transversa nos dentes posteriores e se estende até a cl nos anteriores (Fig.21).

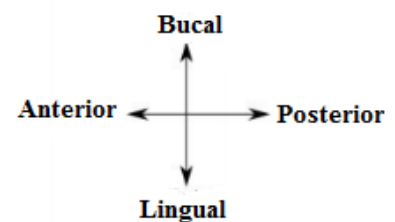
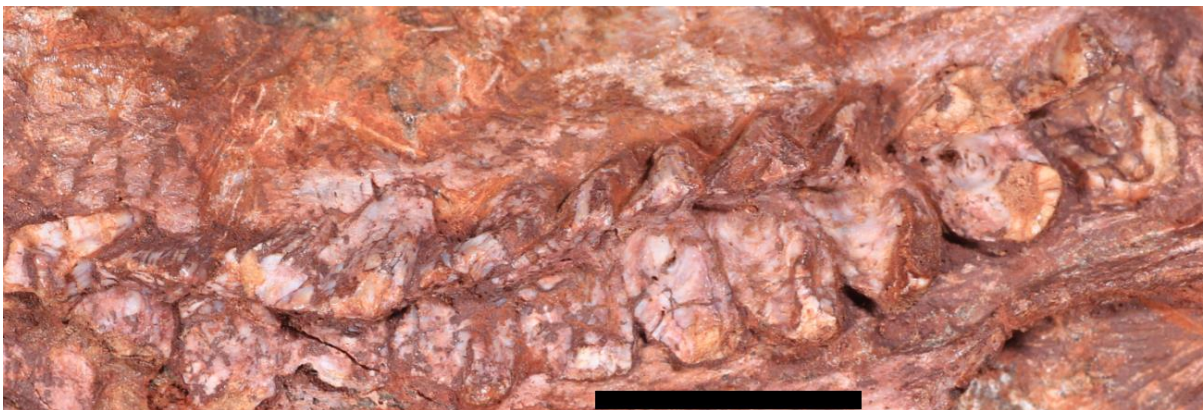


Fig.20 – Fileira dentária esquerda de pós-caninos superiores de UFRGS-PV-712-T. Escala =1cm

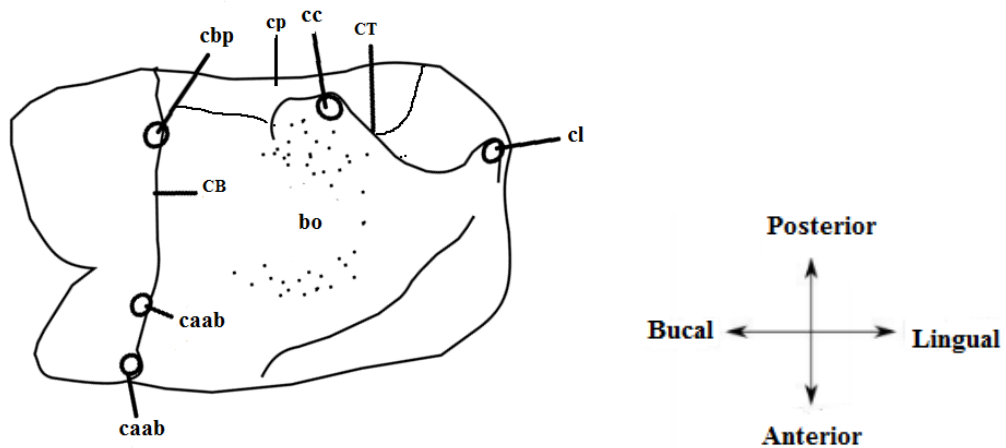


Fig. 21 – Último pós-canino superior direito de UFRGS PV-712-T. Legenda: crista transversa (CT); cúspide bucal principal (cbp); cúspide central (cc); cúspide lingual (cl); crista bucal (CB); acessória ântero-bucal (caab); bacia oclusal (bo).

Dentes inferiores:

A mandíbula está quebrada na região da sínfise e por isso não é possível visualizar os incisivos. Os caninos também não estão presentes, os pós-caninos foram preservados, porém o lado direito está muito danificado, por isso as tentativas de observações foram feitas utilizando o lado esquerdo do dentário.

Não é possível visualizar com clareza a quantidade de pós-caninos, mas parecer ser entre 10 e 13 dentes. Os primeiros pós-caninos apresentam formato mais cônico (arredondado), e os posteriores possuem formato quadrangular, com a crista transversa (CT) anterior com, aparentemente, duas cúspides (Fig. 22).

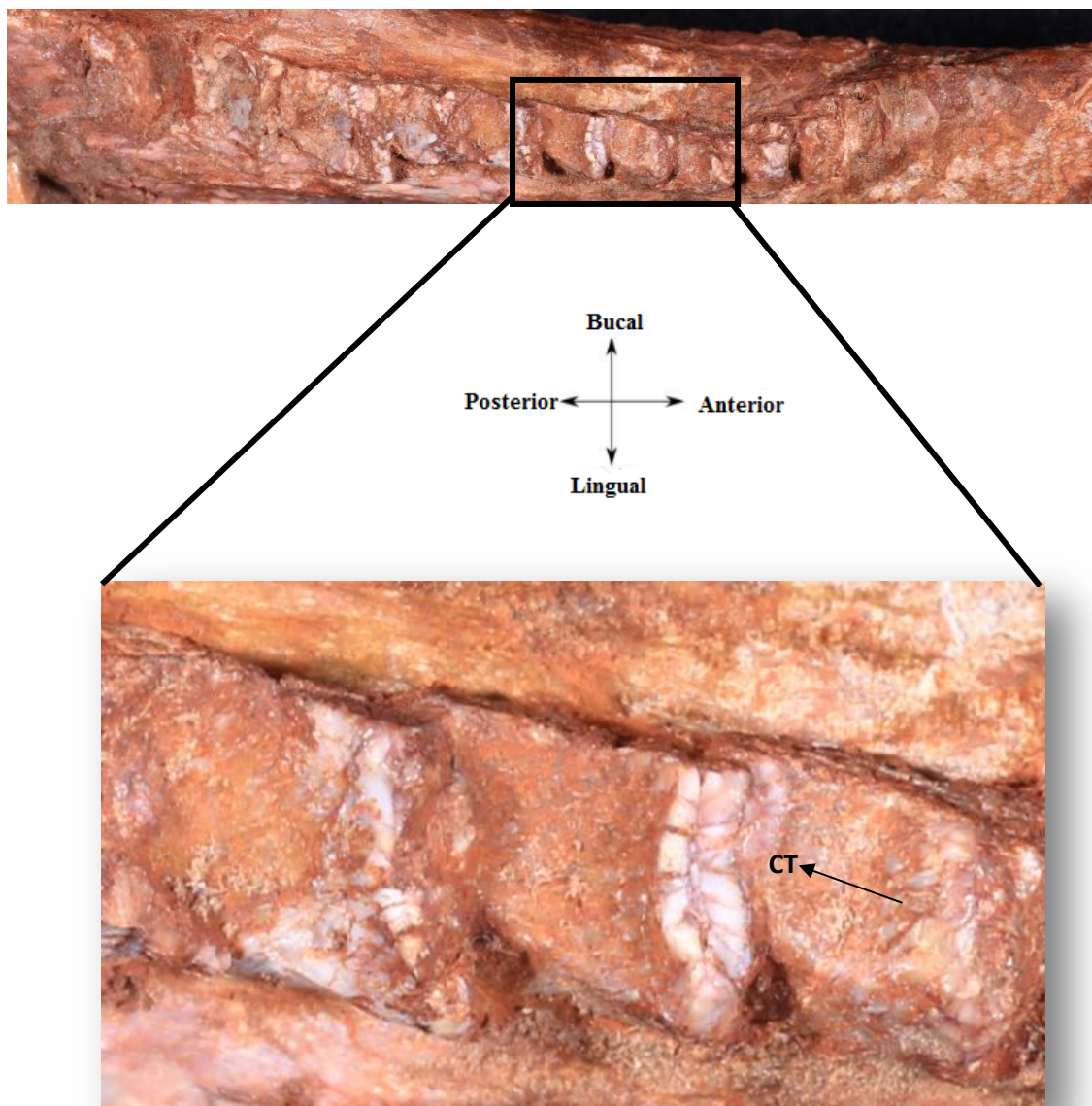


Fig. 22 – Fileira dentária esquerda de pós-caninos inferiores de UFRGS-PV-712-T. Sem escala.
Legenda: crista transversa (CT).

6. COMPARAÇÕES

Com base na descrição apresentada, dentro de Traversodontidae, o espécime UFRGS-PV-712-T compartilha um maior número de características com os membros da subfamília Massetognathinae Kammerer *et al.*, 2012. Como exposto na seção 4 (Contextualização do campo de estudo), os Massetognathinae caracterizam-se por apresentarem crânio baixos e alargados, tamanho reduzido dos caninos (em comparação com os demais Traversodontidae), coroas dos incisivos triangulares com bordas sectoriais grosseiramente denticuladas (somente nos dentes inferiores de *Dadadon*, mas nos superiores e inferiores em *Santacruzodon* e de *Massetognathus*) e três cúspides na crista labial dos pós-caninos superiores (uma grande cúspide labial principal e duas cúspides labiais acessórias anteriores).

Apesar dos caninos não estarem preservados, nota-se, do lado esquerdo do crânio, parte do canino dentro do seu alvéolo (provavelmente a raiz esteja preservada). Pelo diâmetro do alvéolo, pode-se concluir que o canino superior se configura em um dente pequeno (Fig. 23), bem menor que o observado nos Gomphodontosuchinae *Menadon*, *Protuberum* ou *Exaeretodon*, por exemplo (MELO *et al.* 2015; REICHEL *et al.*, 2009; ABDALA *et al.*, 2002). Quanto aos pós-caninos superiores, as três cúspides estão presentes na crista labial (bucal) de UFRGS-PV-712-T (Fig. 27). Nada pode-se concluir sobre os incisivos, já que não foram preservados. Além do padrão de dentição compartilhado com os Massetognathinae, o aspecto geral do crânio do novo espécime, baixo e largo, também o é. Mesmo levando-se em consideração a compressão dorso-ventral causada por processos tafonômicos, é bem evidente que o crânio não seria alto como o dos Gomphodontosuchinae (KAMMERER *et al.*, 2012).

Crânio

Como mencionado, no geral, o crânio de UFRGSPV-712-T se assemelha bastante ao padrão exibido pelos Massetognathinae, que possuem crânios largos, baixos e curtos, além de apresentarem uma plataforma lateral do maxilar bastante ampla. Este padrão difere do apresentado pelo Gomphodontosuchinae *Menadon*, que possui crânio alto e plataforma do maxilar estreita. Quanto à posição das órbitas em UFRGS-PV-712-T, a deformação faz com que se localizem totalmente na região dorsal do crânio. No entanto, pela estrutura craniana, presume-se que elas estejam de fato posicionadas mais dorsalmente como nos Massetognathinae, ao invés de mais lateralmente como em *Menadon*.

A crista sagital, observada melhor em vista lateral, está presente tanto nos *Massetognathinae* quanto em *Menadon* e UFRGS-PV-712-T, iniciando na altura da borda anterior da fenestra temporal e terminando no encontro com as cristas lambdóides. Em *Dadadon* ela é alta e extremamente estreita transversalmente, (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011), já em *Menadon* ela é baixa e mais reta (MELO *et al.*, 2015). Em *Massetognathus* a crista também é baixa (BARBERENA, 1974; LIU *et al.*, 2008). Em UFRGS-PV-712-T não é possível visualizar sua altura, pois a crista encontra-se quebrada, mesma condição de *Santacruzodon* (ABDALA & RIBEIRO, 2002).

A largura máxima do teto craniano em UFRGS-PV-712-T está situada no limite anterior das órbitas, na raiz do arco zigomático. Já a menor largura do teto craniano fica na porção média dos parietais, o mesmo ocorre com todos os *Massetognathinae* e *Menadon* (Fig. 23, caráter 1). Entretanto é nítida a diferença no formato geral do crânio entre eles. Enquanto nos *Massetognathinae* e em UFRGS-PV-712-T o arco zigomático define um perfil arredondado a partir da região orbital, em *Menadon*, este perfil é nitidamente retangular (MELO *et al.*, 2015) (Fig. 23, caráter 2). Em *Santacruzodon*, devido à deformação sofrida pelo espécime, esta comparação não é possível.

Em vista palatal, a pré-maxila é ampla, característica compartilhada por todos os *Massetognathinae*, *Menadon* e UFRGS-PV-712-T. Neste espécime, a fossa paracarina, se encontra em posição anteromedial em relação ao canino, assim como em *Santacruzodon*. Em *Dadadon* a posição desta fossa é medial ao canino; já em *Menadon* é posteromedial. Em *Massetognathus*, ela parece ser posteromedial também (observação pessoal). (Fig. 24, caráter 3). Ainda nessa vista, em UFRGS-PV-712-T, *Menadon*, *Santacruzodon* e *Dadadon*, as aberturas orbitais podem ser observadas, uma vez que a borda posterior da maxila não recobre as órbitas. Já em *Massetognathus*, as órbitas são praticamente recobertas pela maxila (Fig. 24, caráter 4), o que não permite a sua visualização em vista ventral. A ampla plataforma lateral do maxilar dos *Massetognathinae*, quando comparada a dos *Gomphodontosuchinae* (e.g. *Menadon*), fica bem evidenciada na figura 24 (caráter 5).

Com relação ao palato ósseo secundário, ele é semelhante em todos os táxons citados anteriormente, tendo a participação dos mesmos ossos (pré-maxilas, maxilas e palatinos). Em *Massetognathus ochagaviae* (LIU *et al.*, 2008), o palato secundário estende-se posteriormente até o nível do antepenúltimo ou penúltimo pós-canino, em um nível posterior à borda anterior da órbita; além disso, os palatinos alcançam anteriormente a metade do comprimento do palato secundário (LIU *et al.*, 2008). Em *Dadadon*, o palato secundário se estende

posteriormente ao nível do bordo anterior da órbita (levemente mais posterior) e os dois últimos dentes na fileira pós-canina ficam atrás do palato secundário (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011). O comprimento do palato secundário em *Menadon* termina ao nível da borda anterior do penúltimo pós-canino (MELO *et al.*, 2015). Em UFRGS-PV-712-T, o palato secundário se estende até a altura do antepenúltimo pós-canino, e assim, como *Dadadon*, se estende um pouco mais posteriormente do o nível da borda anterior da órbita (Fig. 23, caráter 6).

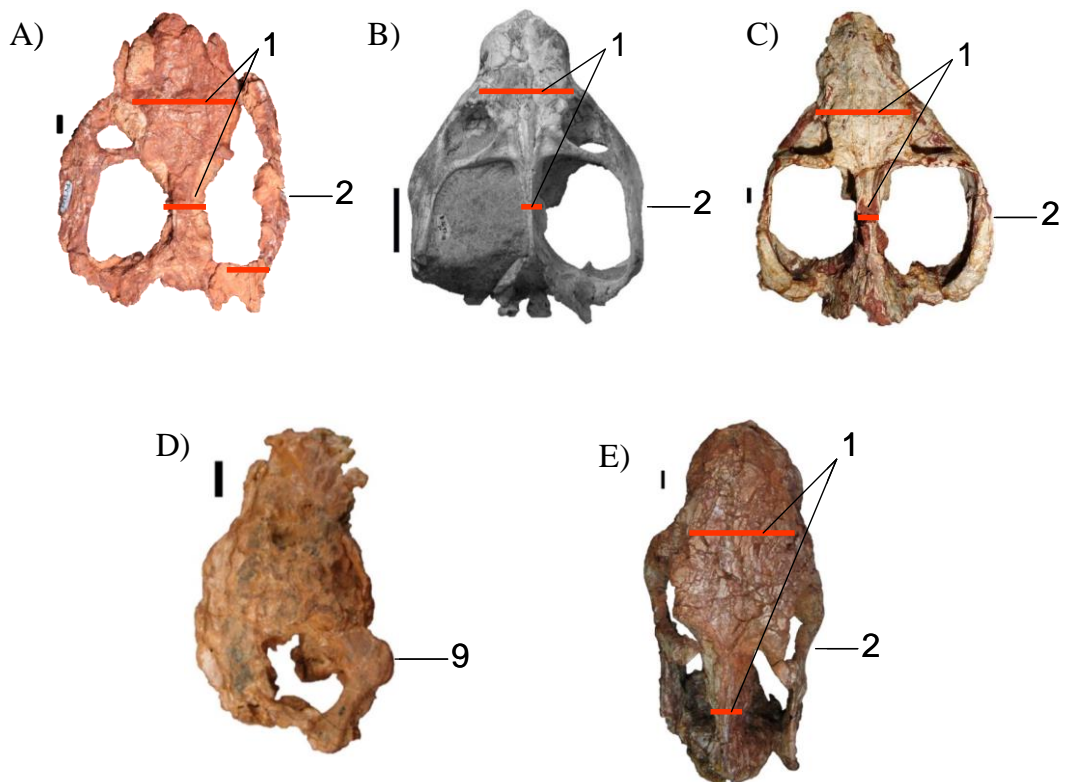


Fig.23 – A) Crânio de UFRGS-PV-712-T em vista dorsal. Escala = 1cm; B) Crânio de *Dadadon isaloi* em vista dorsal (retirado de Ranivoharimanana *et al.*, 2011). Escala = 3cm; C) Crânio de *Massetognathus ochagaviae* em vista dorsal (Foto de Agustín Martinelli). Escala = 1cm; D) Crânio de *Santacruzodon hopsoni* em vista dorsolateral (Foto de Fernando Abdala) Escala = 1cm; E) Crânio de *Menadon besairei* em vista dorsal (Foto de Tomaz Melo). Escala = 1cm; Caráter 1 = larguras máxima e mínima do teto craniano; Caráter 2 = perfil craniano definido pelo arco zigomático; Caráter 9 = processo suborbital do jugal.

Em *Dadadon* a região palatino-pterigóide do palato possui três cristas ântero-posteriores: duas cristas que correm pelo meio de cada palatino, em direção ao ramo basipterigóide dos pterigóides, e uma crista médio-pterigóidea que se estende posteriormente, onde se torna confluyente com o processo cultriforme do parasfenóide. O mesmo ocorre em UFRGS-PV-712-T e *Massetognathus* (observação pessoal).

Em *Menadon* o basisfenóide apresenta-se de forma triangular, afilando-se anteriormente (Melo *et. al*, 2015). O mesmo ocorre com UFRGS-PV-712-T e em *Dadadon* e *Massetognathus* (observação pessoal) e é uma característica comum a todos os Traversodontidae (BARBERENA, 1974). Apesar de não ser possível visualizar o contato entre a ala do basisfenóide com a *fenestra ovalis*, esta deve estar presente em UFRGS-PV-712-T, assim como em todos os Traversodontidae (BONAPARTE, 1966). Na região do prótico e opistótico, o novo espécime apresenta forame jugular. *Fenestra rotunda* e forames hipoglossais todos confluentes em uma única abertura, o que é uma característica compartilhada pelos Traversodontidae (BARBERENA, 1974) (Fig. 24, caráter 7).

Os côndilos occipitais de *Dadadon* são relativamente mais curtos (maior largura em relação à altura) e menos robustos do que os de *Menadon*, mas são semelhantes a *Massetognathus* na forma (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011). Os côndilos de UFRGS-PV-712-T, apesar de deformados, são bulbosos e pequenos se assemelhando aos observados em *Dadadon* e *Massetognathus* (Fig. 24, caráter 8).

Em UFRGS-PV-712-T, a barra pós-orbital é composta na sua metade dorsal pelo pós-orbital e na sua metade ventral pelo jugal. O jugal também delimita a órbita lateralmente, enquanto que o pré-frontal e o lacrimal a delimitam anteriormente. O mesmo ocorre com os representantes de *Massetognathinae* e *Menadon*, apenas diferenciando-se nas proporções desses ossos. O jugal do novo espécime não possui um processo suborbital proeminente, assim como *Massetognathus* e *Dadadon*, porém, diferente de *Santacruzodon*, cujo processo do jugal é bulboso (ABDALA E RIBEIRO, 2002). Semelhante a *Dadadon*, UFRGS-PV-712-T exibe um contorno do jugal com uma leve projeção ventral na posição do processo suborbital, porém não tão projetado como em *Dadadon*. Em *Massetognathus*, nenhum processo do jugal pode ser observado (Fig. 23, caráter 9 em *Santacruzodon*; Fig.24, caráter 9).

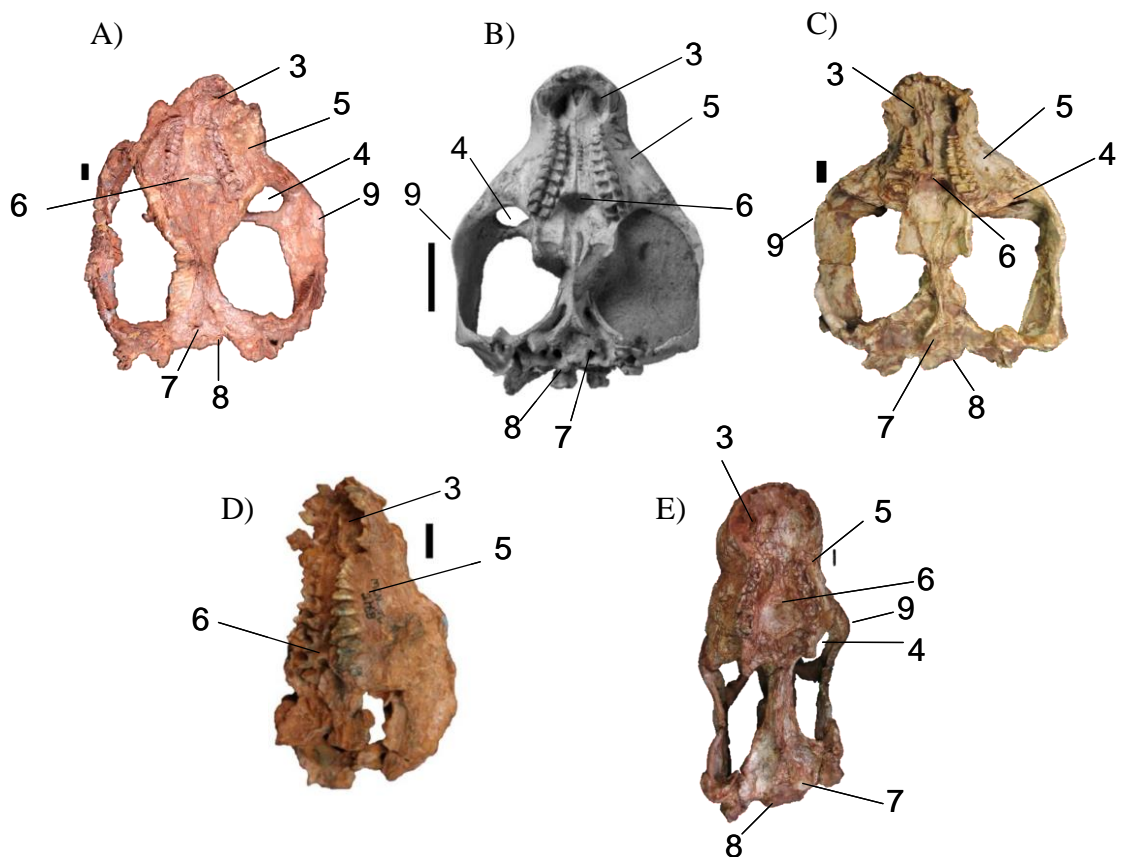


Fig.24 – A) Crânio de UFRGS-PV-712-T em vista palatal. Escala = 1cm; B) Crânio de *Dadadon isaloi* em vista palatal (retirado de RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011). Escala = 3cm; C) Crânio de *Massetognathus ochagaviae* em vista palatal. (Foto de Agustín Martinelli). Escala = 1cm; D) Crânio de *Santacruzodon hopsoni* em vista dorsoventral (Foto de Fernando Abdala). Escala = 1cm; E) Crânio de *Menadon besairei* em vista palatal (Foto de Tomaz Melo). Escala = 1cm; E). Caráter 3 = posição da fossa paracanina; Caráter 4 = posição da órbita em vista palatal; Caráter 5 = plataforma lateral da maxila; Caráter 6 = extensão posterior do palato secundário; Caráter 7 = confluência do forame jugular *fenestra rotunda*; Caráter 8 = forma dos côndilos occipitais; Caráter 9 = processo suborbital do jugal.

A placa occipital apresenta no geral, um formato triangular que juntamente com o ramo zigomático do esquamossal, todo o conjunto apresenta a forma geral de um “W”, assim como em *Dadadon*, *Massetognathus* e *Menadon* (Fig.25).

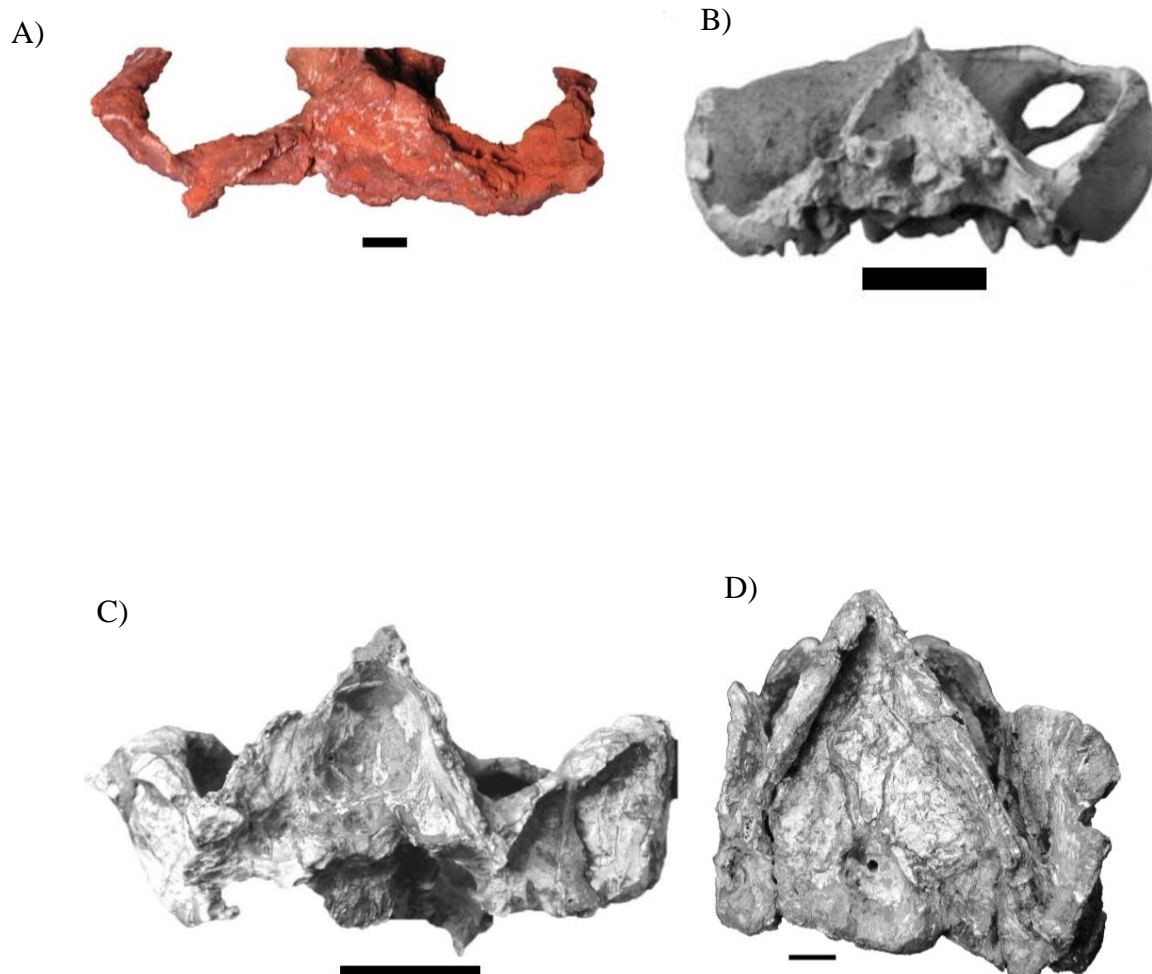


Fig. 25 - A) Crânio de UFRGS-PV-712-T em vista ocipital. Escala = 1cm; B) Crânio de *Dadadon isaloi* em vista ocipital (retirado de Ranivoharimanana et. al, 2011). Escala = 3cm; C) Crânio de *Massetognathus ochagaviae* em vista ocipital. (Retirado de Liu et al., 2008). Escala = 4cm; D) Crânio de *Menadon besairei* em vista ocipital (Retirado de Melo et al., 2015). Escala = 1cm.

Mandíbula

O espécime aqui descrito apresenta sínfise mandibular fusionada, assim como os *Massetognathinae* e *Menadon* e todos os demais *Traversodontidae* (BARBERENA, 1974). Em *Dadadon*, a sínfise mandibular é inclinada lateralmente a um ângulo de 45 ° a partir do plano coronal, situando-se, posteriormente, no nível de pc3. A base da sínfise não tem uma projeção ventral (na forma de um "queixo") (RANIVOHARIMANANA et al., 2011). Em

Menadon, a sínfise é robusta, estendendo-se ventro-posteriormente até o nível do terceiro pós-canino. Uma depressão medial, acompanhando o plano sagital, é observada na região da sínfise (MELO *et al.*, 2015). Em UFRGS-PV-712-T sínfise se estende até a altura dos primeiros pós-caninos como em *Dadadon*. Em *Menadon* a sínfise é ampla e se estende até mais ou menos metade da fileira pós-canina, formando uma projeção ventral “queixo” (Chin), ao contrário do que é observado nos *Massetognathinae* e em UFRGS-PV-712-T. O ramo mandibular é baixo, assim como nos demais *Massetognathinae*, diferindo de *Menadon* que possui o ramo mandibular alto (Fig. 26, caráter 1). Em todos os *Massetognathinae*, o processo coronóide é bem desenvolvido (BONAPARTE, 1966). Como comentado na seção 5 (Descrição), a porção posterior do dentário, onde situa-se o processo coronóide, está bastante comprimida dorso-ventralmente em UFRGS-PV-712-T. Mas entende-se que este seria de formato semelhante ao observado em *Dadadon* e *Massetognathus*. Em *Dadadon*, a curvatura da borda é ligeiramente côncava imediatamente posterior à linha dos dentes pós-caninos, mas ligeiramente convexa perto do limite dorsal (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011).

Em *Massetognathus*, a borda é toda mais reta na porção ascendente do processo coronóide, tornando-se convexamente curva em sua porção dorsal. Em *Menadon*, o bordo do processo coronóide também é reto na porção ascendente, tornando-se curvo dorsalmente, semelhante à condição em *Massetognathus* e *Santacruzodon* (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011; ABDALA & RIBEIRO, 2002), porém o ângulo entre o ramo mandibular e o processo ascendente é menos agudo (Fig. 26, caráter 2). O limite anterior da fossa massetéica, na face lateral do dentário (ventral ao processo coronóide), se dá na altura dos últimos pós-caninos como em *Santacruzodon* e *Dadadon* enquanto que em *Menadon*, este limite se dá na altura do 2º pós-canino (Fig. 26, caráter 3). É difícil estabelecer a condição do processo angular do dentário no novo espécime, mas pela configuração da mandíbula, este deve se assemelhar, em grau de desenvolvimento, ao processo angular de *Massetognathus* e *Dadadon* (Fig. 26, caráter 4). Nenhum osso pós-dentário foi preservado em UFRGS-PV-712-T, e essa é a condição dos demais *Massetognathinae* conhecidos.

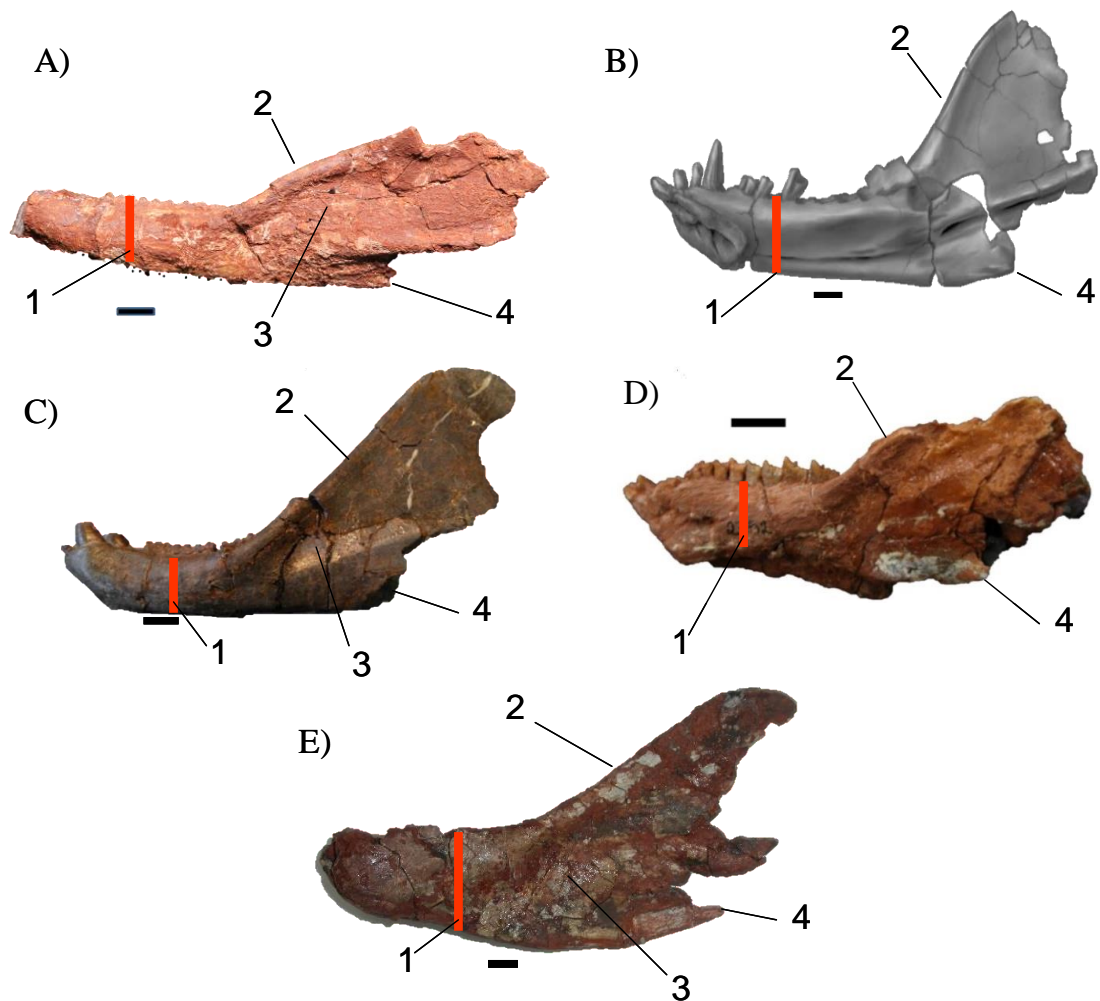


Fig.26- A) Mandíbula de UFRGS-PV-712-T em vista lateral. Escala = 1cm; B) Mandíbula de *Dadadon isaloi* em vista lingual (retirado de Ranivoharimanana *et al.*, 2011). Escala = 1cm; C) Mandíbula de *Massetognathus pascuali* em vista lateral (Foto de Fernando Abdala). Escala = 1cm; D) Mandíbula de *Menadon besairiei* em vista lateral (Foto de Tomaz Melo). Escala = 1cm; E) Mandíbula de *Santacruzodon hopsoni* em vista lateral (Foto de Fernando Abdala). Escala = 1cm. Caráter 1 = altura do ramo mandibular; Caráter 2 = bordo do processo ascendente (coronóide) do dentário; Caráter 3 = fossa massetéica; Caráter 4 = processo angular do dentário.

Dentição

Dentes superiores

Apesar de não estarem preservados os incisivos, estima-se que UFRGS-PV-712-T possua, no mínimo, 4 incisivos em cada lado como os Massetognathinae e os

Traversodontidae em geral e *Menadon* (BONAPARTE, 1963b; ROMER, 1967). Em UFRGS-PV-712-T há a presença de diastema entre o canino e os pós-caninos, assim como em *Massetognathus*, *Dadadon* e *Menadon*, diferindo de *Santacruzodon*. Cada fileira dentária possui de 10 a 11 pós-caninos alargados buco-lingualmente, se aproximando do número de dentes observados nos *Massetognathinae*: *Santacruzodon*: 7-10, *Dadadon* 9-11 e *Massetognathus* 11-18, diferindo de *Menadon* que apresenta apenas de 4-8 pós-caninos. Quanto ao formato dos pós-caninos, este difere bastante de *Menadon* que possui dentes mais quadrangulares e com leve *shouldering* (imbricamento). Assim como os *Massetognathinae*, UFRGS-PV-712-T, apresenta dentes mais retangulares e com *shouldering* mais acentuado. O espécime ainda se diferencia estruturalmente da dentição pós-canina de *Menadon* pois ao contrário deste, possui três cúspides na crista bucal dos pós-caninos superiores: uma grande cúspide bucal principal (cbp) e duas cúspides bucais acessórias anteriores (cbaa), característica compartilhada pelos *Massetognathinae* (Fig. 27).

Com relação a crista bucal, em UFRGS-PV-712-T, a cbp é muito maior que as outras cúspides, porém não representa mais da metade da extensão da crista bucal como em *Santacruzodon* se assemelhando mais a *Dadadon* e *Massetognathus*.

Há também a presença de um cingulo anterior em *Santacruzodon* e *Dadadon*, não observado em UFRGS-PV-712-T e *Massetognathus*.

Quanto a crista transversa, em *Dadadon* as cúspides lingual e central são extremamente próximas, formando essencialmente uma única cúspide com um ápice bifurcado oposto à cúspide bucal principal (RANIVOHARIMANANA *et al.*, 2011). Diferindo de UFRGS-PV-712-T em que a cúspide central é separada da cúspide lingual por um sulco, em *Santacruzodon* essas cúspides são muito próximas e globulares. *Menadon*, apresenta apenas duas cúspides na crista transversa, apenas a bucal e a lingual, sem evidências de uma crista central. Em *Massetognathus* a crista transversa também é posterior e a cúspide central é alongada (BARBERENA, 1981).

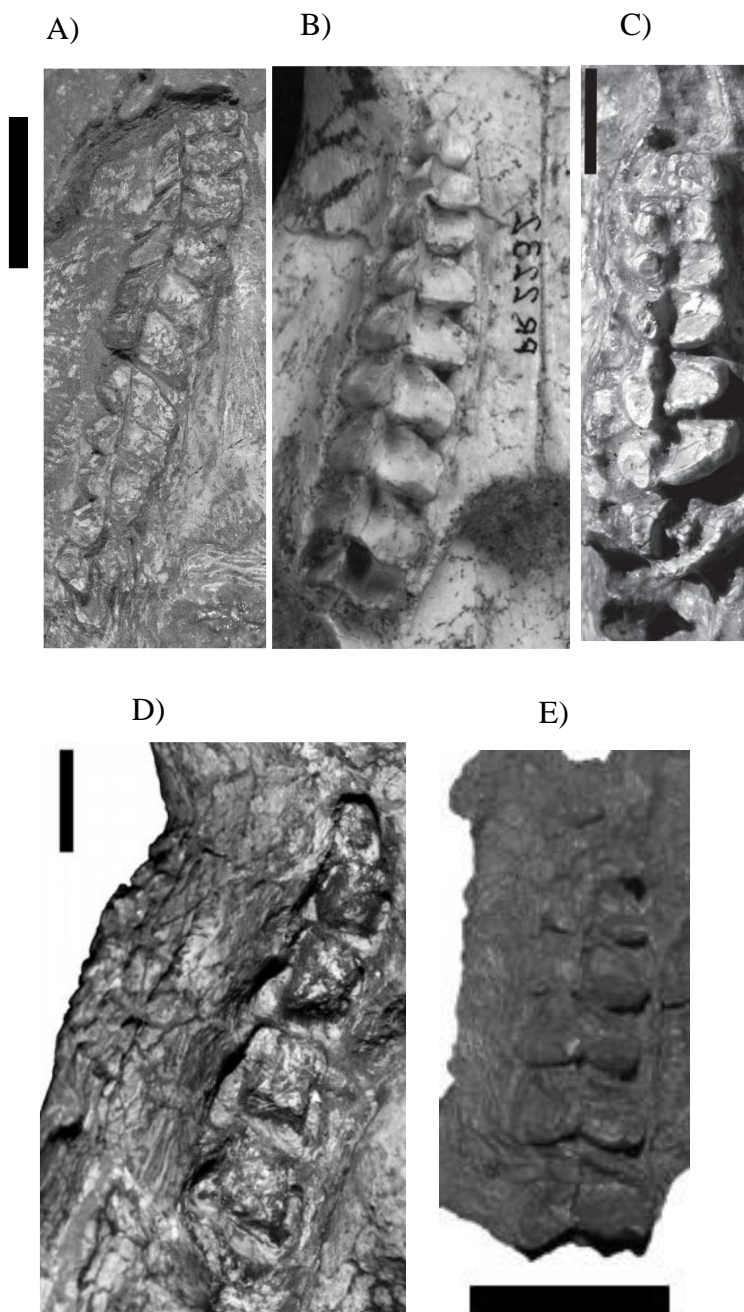


Fig. 27 - A) Fileira dentária direita de UFRGS-PV-712-T. Escala = 1cm; B) Fileira dentária direita de *Dadadon isaloi* (retirado de RANIVOHARIMANANA *et. al.*, 2011) ;. Sem escala; C) Fileira dentária direita de *Massetognathus ochagaviae* (LIU *et al.*, 2008). Escala = 1cm; D) Fileira dentária direita de *Menadon besairei* (MELO *et al.*, 2015). Escala = 1cm; E) Fileira dentária direita de *Santacruzodon hopsoni* (Foto da autora). Escala = 1cm.

Dentes inferiores:

O número de pós-caninos inferiores em UFRGS-PV-712-T é entre 10 e 13, diferindo de *Menadon* que possui cerca de seis pós-caninos inferiores, e aproximando o espécime

novamente ao grupo dos *Massetognathinae*, onde *Massetognathus* possui cerca de 12 pós-caninos inferiores, e *Dadadon* e *Santacruzodon* possuem cerca de 11 pós-caninos. Como comentado na seção 5 (Descrição), a visualização das características da dentição pós-canina inferior de UFRGS-PV-712-T é difícil. Os primeiros pós-caninos apresentam formato mais cônico (arredondado), e os posteriores possuem formato quadrangular, com a crista transversa (CT) anterior com, aparentemente, duas cúspides, assim como em *Santacruzodon*, *Menadon*, *Massetognathus* e a maioria dos *traversodontídeos*. No entanto não é possível mensurar a altura destas cúspides em UFRGSPV-712-T devido ao grande desgaste das mesmas.

7. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Apesar da má preservação e da deformação sofrida por UFRGS-PV-712-T, que dificultaram a descrição e as comparações, as características encontradas no fóssil, evidenciam, sua afinidade com os membros do Clado *Massetognathinae*, que é composto por *Santacruzodon hopsoni*, *Dadadon isaloi* e *Massetognathus* spp. As características compartilhadas por estes são: crânio baixo e alargado; coroas dos incisivos triangulares com bordas sectoriais grosseiramente denticuladas (somente nos dentes inferiores de *Dadadon*, mas nos superiores e inferiores em *Santacruzodon* e de *Massetognathus*); tamanho reduzido dos caninos (em comparação com os demais *Traversodontidae*); três cúspides na crista labial dos pós-caninos superiores (uma grande cúspide labial principal e duas cúspides labiais acessórias anteriores).

UFRGS-PV-712-T apresenta crânio baixo e alargado. Apesar da deformação tafonômica sofrida pelo material, há outras evidências como, por exemplo, a profundidade (altura) do jugal que demonstram que o crânio, de fato, apresentava essa morfologia.

Quanto à dentição, UFRGS-PV-712-T não apresenta os caninos preservados, no entanto, o fragmento de raiz dentro do alvéolo que está preservado indica que os caninos do espécime eram pequenos. Em relação às cúspides na crista labial, o espécime apresenta o mesmo padrão dos *Massetognathinae* que se trata de três cúspides situadas nesta crista, sendo uma grande cúspide principal posterior e duas cúspides acessórias menores, mais anteriormente posicionadas. A única característica diagnóstica dos *Massetognathinae* que não pode ser observada em UFRGS-PV-712-T é a forma das coroas dos incisivos, visto que esses dentes não foram preservados. Com exceção deste último caractere, UFRGS-PV-712-T possui todas as características diagnósticas de *Massetognathinae*.

Quanto às semelhanças com os representantes do grupo, UFRGS-PV-712-T possui características em comum com todos eles, dessa forma, cada táxon será revisto separadamente.

Santacruzodon hopsoni: As comparações com esta espécie são bastante difíceis, visto que o holótipo é muito mal preservado e conseqüentemente, há uma grande falta de informação anatômica acerca deste táxon. *Santacruzodon* era o único *Massetognathinae* encontrado até o momento na Cenozona de *Santacruzodon*. Das diferenças encontradas entre UFRGS-PV-712-T e *Santacruzodon* a principal é a ausência de um processo suborbital globular no jugal, característico de *Santacruzodon*, UFRGS-PV-712-T difere também de *Santacruzodon* na dentição pós-canina, pois a cúspide bucal principal (cbp) é menor, não

abrangendo mais da metade da crista bucal como ocorre em *Santacruzodon*. Tampouco o cíngulo anterior de *Santacruzodon* está presente em UFRGS-PV-712-T.

Dadadon isaloi: *Dadadon* é um gênero monoespecífico encontrado na Formação Isalo II de Madagascar. No aspecto geral, UFRGS-PV-712-T é bastante semelhante a *Dadadon* como visto na seção 6 (Comparações), principalmente em relação ao formato do jugal. No entanto, o jugal do primeiro exibe uma projeção menos acentuada que do o táxon malgaxe. UFRGS-PV-712-T mostra diferenças com *Dadadon* relação à dentição. *Dadadon* possui menos pós-caninos superiores e estes apresentam formato mais quadrangular em relação aos de UFRGS-PV-712-T. Ainda sobre os pós-caninos, enquanto que na crista transversa de *Dadadon* as cúspides lingual e central são extremamente próximas, formando essencialmente uma única cúspide, em UFRGS-PV-712-T a cúspide central é nitidamente separada da cúspide lingual por um sulco.

Massetognathus sp: UFRGS-PV-712-T em aspecto geral, se assemelha bastante aos *Massetognathus*, inclusive o espécime foi denominado em publicações anteriores como *Massetognathus-like*. O gênero *Massetognathus*, apresenta atualmente, duas espécies: *Massetognathus pascuali* e *Massetognathus ochagaviae*. No entanto já houve quatro espécies que foram sinonimizadas como diferentes fases ontogenéticas da mesma espécie (ABDALA & GIANNINI, 2000). Assim como se assemelha a *Dadadon*, UFRGS-PV-712-T também se assemelha bastante com *Massetognathus* em quase todos os aspectos cranianos, diferenciando-se quanto à posição da fossa paracarina que, apesar de não descrita na literatura, pode ser observada pessoalmente. Esta se encontra em posição póstero-medial ao canino, enquanto que em UFRGS-PV-712-T é antero-medial. Quanto à dentição, os dois táxons assemelham-se bastante tanto no formato quanto ao grau de *shouldering*, no entanto, a base lateral à margem bucal dos pós-caninos superiores de *Massetognathus* se projeta para fora (labialmente) para formar um triângulo isósceles em vista oclusal, o que não ocorre em UFRGS-PV-712-T. Neste, além disso, a margem bucal dos pós-caninos é mais alta que em *Massetognathus*.

Com base na descrição anatômica e nas comparações apresentadas neste trabalho, foi demonstrado que o novo espécime compartilha características diagnósticas suficientes com os *Massetognathinae*, que suportam a sua inserção no grupo. No entanto, o estudo também revelou particularidades anatômicas não observadas nos demais táxons analisados. Isso leva à conclusão de que UFRGS-PV-712-T trata-se de um novo táxon de *traversodontídeo* *Massetognathinae*. Para corroborar esta hipótese, uma análise filogenética deverá ser feita.

O registro de um novo Massetognathinae para o Triássico do Rio Grande do Sul, contribui para o conhecimento deste grupo de distribuição gonduânica e reforça a correlação temporal entre as faunas da Sequência Santa Cruz (Cenozona de *Santacruzodon*) e do Grupo Isalo II de Madagascar.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F.; GIANNINI, N. P. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 20, n. 3, p. 501-506, 2000.

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

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

ABDALA, F.; BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. F. A New Species of the Traversodontid Cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 22, n. 2, p. 313325, 2002.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian), of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, v. 139, n. 4, p. 529-545, 2003.

ABDALA, F.; MALABARBA, M. C. Enamel microstructure in *Exaeretodon*, a Late Triassic traversodontid (Therapsida: Cynodontia). *Revista Brasileira de Paleontologia*, v.10, n. 2, p. 71-78, 2007.

ABDALA, F.; SMITH, R. M. H. A middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 29, n. 3, p. 837-851, 2009.

ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 286, n. 3-4, p. 202-217, 2010.

ALVARENGA, J.; MELO, T.; SOARES, M.; F. Novas ocorrências de *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003 (Cynodontia, Traversodontidae) em duas novas localidades da Zona de Associação de Santacruzodon da Sequência Santa Maria 1 do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. In: IX SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2014, Vitória. Paleontologia em Destaque, Edição Especial, v. Agosto. p. 80-90, 2014.

BARBERENA, M. C. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (cynodontia, tritylodontoidea) do Brasil. Tese de livre docência em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1974.

BARBERENA, M. C. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. Pesquisas, v.7, n.11, 1977.

BARBERENA, M. C. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. Pesquisas, Porto Alegre, v. 14, p. 181–194, 1981.

BERTONI-MACHADO, C., & HOLZ, M.. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of southern Brazil. *Revista brasileira de paleontologia*. Vol. 9, n. 3, p. 273-282, 2006.

BERTONI, R. S. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da zona de associação de Santacruzodon, triássico médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil. Dissertação (mestrado), 122p., Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul 2014.

BERTONI, R.S; MARTINELLI, A.G.; RIBEIRO, A. M.; Novas informações sobre *Chiniquodon* sp. da Zona de Assembleia de *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz,

Supersequência Santa Maria), Triássico Médio-Superior do Brasil. *In: X SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS*. 2016. Rio de Janeiro. Paleontologia em Destaque, Edição Especial, v. Outubro, Pag. 42, 2016.

BONAPARTE, J. F. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición Mar del Plata*, v. 1, n. 5, p. 135-202, 1962.

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

BONAPARTE, J. F. Una nueva fauna triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicyodontia) – consideraciones filogenéticas y biogeográficas. *Ameghiniana*, Buenos Aires, v. 8, n. 8, p. 243-296, 1966.

BONAPARTE, J. F. El origen de los mamíferos. Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 28 p. 2014.

BOOS, A. D. D. S. Os terápsidos da Formação Rio do Rasto (Guadalupiano/Lopingiano, Bacia do Paraná): morfologia, taxonomia e aplicações bioestratigráficas. Tese (Doutorado), 278p, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2016.

BOTHA, J., F. ABDALA & R. SMITH. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 477–492. 2007.

BRINK, A. S. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, v. 8, p. 77–96, 1963.

CHATTERJEE, S. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, v. 56, n. 1, p. 203-214, 1982.

FACCINI, U. F. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul: uma análise sob o ponto de vista das Sequencias Deposicionais. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 130p. 1989

FLYNN, J. J.; PARRISH, J. M.; RANIVO HARIMANANA, L.; SIMPSON, W. F.; WYSS, A. R. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 20, n. 3, p. 422-427, 2000.

HOPSON, J. A. Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, v. 25, p. 181-201, 1984.

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

HOPSON, J. A.; KITCHING, J. W. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 156, n. 1, p. 5-35, 2001.

HOPSON, J. A. The Traversodontid Cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Ed.). *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Dordrecht: *Springer*,. cap. 14, p. 233-253, 2014.

HOPSON, J. A.; SUES, H.-D. A traversodont cynodont from the Middle Triassic (Ladinian) of Baden-Württemberg (Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, v. 80, n. 2, p. 124-129, 2006.

HORN, B. L. D., MELO, T. M., SCHULTZ, C. L., PHILIPP, R. P., KLOSS, H. P., & GOLDBERG, K. 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*, v. 55, p.123-132, 2014.

von HUENE, F. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. In: *Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–1929*. Lieferung 2. Tübingen: Verlag Franz F. Heine, p. 93–159, 1936.

KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., RANIVOHARIMANANA, L., & WYSS, A. R. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.28, n.2, 445–462. 2008.

KAMMERER, C. F.; FLYNN, J. J.; RANIVOHARIMANANA, L.; WYSS, A. R. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a reconsideration of its phylogenetic relationships. *Fieldiana: Life and Earth Sciences*, n. 5, p. 112-125, 2012.

KAMMERER, C. F. Theriodontia: introduction. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Ed.). *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Dordrecht: *Springer*, cap. 10, p. 165–169, 2014.

KARDONG, K. V. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. Dubuque: Wm.C. Brown publishers, 777p, 1995.

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

LACERDA, M. B., SCHULTZ, C. L., & BERTONI-MACHADO, C. First 'Rauisuchian' archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. *Plos One*, v.10, n. 2, e0118563, 2015.

LANGER, M. C., & SCHULTZ, C. L. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of south Brazil. *Palaeontology*, v.43, n.4, p.633-652, 2000.

LIU, J.; SOARES, M. B., & REICHEL, M. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista brasileira de paleontologia*. Vol. 11, n. 1 (jan./abr. 2008), p. 27-36. 2008.

LIU, J.; & OLSEN, P. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, v. 17, n. 3, p. 151–176, 2010.

LIU, J.; & SUES, H. D. Dentition and tooth replacement of Boreogomphodon (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA. *Vertebrata Palasiatica*, v. 48, n. 3, p. 169–184, 2010.

MARTINELLI, A. G., & ROUGIER, G. W. On *Chalimnia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 27 n. 2, p. 442-46, 2007.

MARTINELLI, A. G., SOARES, M. B., & SCHWANKE, C. Two New Cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and Comments on South American Probainognathians. *PloS one*, v. 11, n.10, e 0162945. 2016.

MELO, T. P., ABDALA, F., & SOARES, M. B. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.35, n.6, e1002562. 2015.

OLIVEIRA, T. V. Descrição osteológica de materiais pós-cranianos de dois cinodontes não-mamalianos do mesmo/neotriássico (formação Santa Maria, Bacia do Paraná) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Dissertação (Mestrado)*, 137p, Instituto de geociências, Universidade Federal do Rio grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

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

PAVANATTO, A. E. B., MÜLLER, R. T., DA-ROSA, Á. A. S., & DIAS-DA-SILVA, S. New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae), from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Historical Biology*, p, 1-12. 2015.

RANIVOCHARIMANANA, L., KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., & WYSS, A. R.. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.31, n.6, 1292-1302, 2011.

RAUGUST, T., LACERDA, M., & SCHULTZ, C. L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). *Geological Society, London, Special Publications*, v. 379, n. 1, p. 303-318. 2013.

RAY, S. A new Late Triassic traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 35, n. 3, p. e930472, 2015.

REICHEL, M.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, v. 52, n. 1, p. 229-250, 2009.

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

RODRÍGUEZ, E. F. P. Therapsida: Un paso hacia la evolución de mamíferos. *Dissertação*. Bogotá. 2013.

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

ROMER, A. S. The Chanares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. Two new gomphodonts *Massetognathus pascuali* and *teruggii*. *Breviora*. 1967.

RUBIDGE, B. S., & SIDOR, C. A. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics*, p. 449-480. 2001.

SCHULTZ, C. L., DOS SANTOS SCHERER, C. M., & BARBERENA, M. C. "Biostratigraphy of southern Brazilian middle-upper Triassic." *Brazilian Journal of Geology* v.30, n.3, p. 495-498, 2000.

SCHULTZ, C. L., & LANGER, M. C. "Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil." *Paleontologia: Cenários De Vida*, p.277-290, 2007.

SOARES, M. B.; DORNELLES, J. E. . *Cinodontes, a chave para a origem dos mamíferos. Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. 1ed. Santa Maria: Câmara de Vereadores de Santa Maria, v. 1, p. 153-208, 2009.

SOARES, M. B., F. ABDALA, & C. M. BERTONI. A sectorial toothed cynodont from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. *Geodiversitas* 33: p. 265–278. 2011a.

SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L., OLIVEIRA, T. V., & MELO, T. P. Os cinodontes não-mammaliaformes e sua contribuição para o refinamento bioestratigráfico do Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil [The non-mammaliaform cynodonts and its contribution to the biostratigraphic refinement of Middle-Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil]. In CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Natal (RN): Natal, Atas (Soc Bras Paleontologia), v.22, p. 731-735. 2011b

SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L. & HORN, B. L. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: p.329–354. 2011c.

SOARES, M. B.; BOOS, A. D. ; OLIVEIRA, T. V. . ANTES DOS MAMÍFEROS: OS SINÁPSIDOS PERMOTRIÁSSICOS DO SUL DO BRASIL. In: Y. HASUI; C.D.R. CARNEIRO; A. BARTORELLI; F.F.M. DE. ALMEIDA. (Org.). *Geologia do Brasil*. 1ed.São paulo: Beca, v.1 , p. 373-376, 2012.

SOARES, M. B.. Cinodontes fósseis brasileiros revelam os primeiros passos da evolução dos mamíferos. *Ciência e Cultura*, v.67, n.4, p.39-45, 2015.

SUES, H.-D.; OLSEN, P. E.; & CARTER, J. G. A late Triassic traversodont cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 19, n. 2, p. 351-354, 1999.

ZERFASS, H., LAVINA, E. L., SCHULTZ, C. L., GARCIA, A. J. V., FACCINI, U. F., & CHEMALE, F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, v. 161, n.1, p. 85-105. 2003.

