

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

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E  
DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA  
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE  
DO SUL, BRASIL**

**TOMAZ PANCERI MELO**

**ORIENTADORA – Prof. Dra. Marina Bento Soares**

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

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E  
DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA  
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE  
DO SUL, BRASIL**

**TOMAZ PANCERI MELO**

ORIENTADORA – Prof. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA

Dra. Bianca Martins Mastrantonio – Instituto de Biociências, Departamento de Ciências Morfológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dr. Leonardo Kerber Tumelero – Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria

Dr. Nestor Fernando Abdala – CONICET - Fundación Miguel Lillo

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

Porto Alegre – 2019

### CIP - Catalogação na Publicação

Melo, Tomaz Panceri  
NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E  
DENTÁRIA DOS CINÓDONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA  
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO  
SUL, BRASIL / Tomaz Panceri Melo. -- 2019.  
200 f.  
Orientadora: Marina Bento Soares.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2019.

1. Paleontologia de Vertebrados. 2. Cynodontia. 3.  
Traversodontidae. 4. Bacia do Paraná. 5.  
Supersequência Santa Maria. I. Soares, Marina Bento,  
orient. II. Título.

*"Montrez-moi vos dents et je vous dirai qui vous êtes"*

“Mostre-me seus dentes e lhe direi quem é”

(Atribuído a Georges Cuvier)



## RESUMO

Os cinodontes são um clado de amniotas sinápsidos, cuja rica história evolutiva se estende desde o surgimento do grupo, no final do Permiano, até o presente da nossa própria espécie, englobando todos os mamíferos e inúmeros dos seus (e nossos) ancestrais extintos. Durante o período Triássico, os cinodontes não-mammaliaformes, agrupamento parafilético daqueles menos aparentados aos mamíferos, tiveram seu apogeu de diversidade e importância ecológica. Um exemplo admirável do sucesso dos cinodontes triássicos é observado no clado dos traversodontídeos, herbívoros e onívoros de médio a grande porte, com dentes pós-caninos alargados lábio-lingualmente, convergentes com os molares dos mamíferos. A presente tese tem como objetivo contribuir para o conhecimento acerca dos traversodontídeos da Supersequência Santa Maria (Triássico Médio a Superior do Rio Grande do Sul, Brasil), uma das unidades mais importantes para o estudo do grupo no mundo. Apresentamos o estado da arte do conhecimento sobre cinodontes, com ênfase nos aspectos anatômicos crânio-dentários dos traversodontídeos. Os três artigos científicos que compõem a parte principal desta tese descrevem fósseis de traversodontídeos inéditos ou já conhecidos, em sua anatomia externa ou microscópica, realizando comparações com outras espécies e discutindo as suas implicações taxonômicas, paleoecológicas e bioestratigráficas. O primeiro artigo descreve uma nova espécie de traversodontídeo basal, *Scalenodon ribeiroae*, da Zona-Associação (ZA) de *Dinodontosaurus*. O mesmo gênero era conhecido da Formação Manda da Bacia Ruhuhu (Mesotriássico, Tanzânia), o que reforça, juntamente com a presença do cinodonte *Aleodon*, a correlação bioestratigráfica entre as unidades brasileira e africana. Nossas descobertas acentuam as possíveis inconsistências entre as idades estimadas para certos depósitos africanos com base na bioestratigrafia (Eotriássico a Mesotriássico) e as datações radiométricas de camadas sul-americanas (Neotriássico). O segundo artigo trata da dentição pós-canina de *Menadon besairiei*, da ZA de *Santacruzodon*, cuja morfologia difere da dos demais traversodontídeos, sendo o limite entre a coroa e a raiz dentária pouco distinto, além de sofrerem interrupção na substituição. A análise da microestrutura dos dentes revelou apenas cimento e dentina, mesmo nas extremidades coronais, sugerindo o crescimento prolongado dos pós-caninos, chamado hipsodontia. Esse achado constitui o registro mais antigo de hipsodontia e o único fora de Mammaliaformes. Os mamíferos hipsodontes atuais em geral são herbívoros e/ou consomem partículas abrasivas junto com a dieta, o que causa desgaste dentário acelerado. Infere-se que a convergência se deve a *Menadon* ter tido hábitos semelhantes à desses mamíferos. O terceiro artigo descreve uma série de fósseis de um afloramento pouco explorado da ZA de *Santacruzodon*, conhecido

como Carolina Soil, no município de Vera Cruz. Verificou-se que a grande maioria dos fósseis desta localidade pertence ao traversodontídeo *Santacruzodon hopsoni*, e um único indivíduo foi identificado como o probainognátio *Chiniquodon* sp., uma proporção semelhante a do Afloramento Schönstatt. Os novos espécimes de *Santacruzodon* apresentam amplo espectro de tamanhos, de prováveis juvenis a adultos, apesar de todos serem maiores que os espécimes originalmente descritos para o Afloramento Schönstatt. Reitera-se a relevância de *Santacruzodon* como fóssil-guia para a referida ZA. Os resultados obtidos nesta tese trazem novas informações sobre um grupo importante nos ecossistemas triássicos, fortalecendo o papel dos traversodontídeos no entendimento de processos evolutivos mais amplos, assim como na bioestratigrafia de Gondwana.

Palavras-chaves: Triássico, Cynodontia, Traversodontidae, Supersequência Santa Maria, Bacia do Paraná, vertebrados fósseis

## ABSTRACT

Cynodonts are a clade of amniote synapsids, whose rich history ranges from the group's origin, at the end of the Permian, to the present days of our own species, encompassing all mammals and many of their (and ours) extinct forebearers. During the Triassic Period, the non-mammaliaform cynodonts, a paraphyletic grade of those less related to mammals, had their apex in diversity and ecological importance. A good example of the success experienced by Triassic cynodonts can be found in the clade Traversodontidae, mid- to large-sized herbivores and omnivores, with labiolingually widened postcanines convergent to the molars of mammals. The objective of this thesis is to contribute to the knowledge about the traversodontids of the Santa Maria Supersequence (Middle-Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil), one of the most important units for the study of the group. We present the state-of-the-art knowledge on cynodonts, with emphasis on the craniodental anatomical aspects of traversodontids. The three scientific articles making up the main portion of this thesis describe novel and known traversodontid fossils, in their external or microscopic anatomy, comparing them to other species, and discussing their taxonomic, palaeoecological and biostratigraphic implications. The first article describes a new species of basal traversodontid, *Scalenodon ribeiroae*, from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (AZ). This same genus is known from the Manda Beds of the Ruhuhu Basin (Middle Triassic, Tanzania), reinforcing biostratigraphic correlation between the Brazilian and African units. Our results strengthen possible inconsistencies between biostratigraphically-based age estimates of some African deposits (Early to Middle Triassic) and radiometric ages of South American strata (Late Triassic). The second article concerns the postcanine dentition of *Menadon besairiei*, from the *Santacruzodon* AZ, which differs from all other traversodontids in having an indistinct transition between crown and root, as well as in halting tooth replacement completely. Analysis of tooth microstructure revealed dentine and cement as the only tissues present, even in coronal portions, suggesting the postcanines had prolonged growth, also known as hypsodonty. This find is the earliest record of postcanine hypsodonty and the only one outside Mammaliaformes. In general, extant hypsodont mammals are herbivorous and/or consume abrasive particles with their diet, which causes increased tooth wear. We infer that this evolutionary convergence is due to *Menadon* having similar habits to these

mammals. The third article describes a number of fossils from a less studied outcrop in the *Santacruzodon* AZ, named Carolina Soil, in Vera Cruz Municipality. We found that the vast majority of fossils from this locality belongs to the traversodontid *Santacruzodon hopsoni*, with another single specimen identified as the probainognathian *Chiniquodon* sp., which is a similar proportion to the Schöenstatt Outcrop. The new specimens of *Santacruzodon* display a wide size spectrum, from probable juveniles to adults, though all are larger than the originally described specimens from Schöenstatt Outcrop. We reaffirm the relevance of *Santacruzodon* as an index-fossil. The results obtained in this thesis bring new information about an important clade in Triassic ecosystems, consolidation the role of traversodontids in the study of wide-ranging evolutionary principles, as well as in the biostratigraphy of Gondwana.

Key words: Triassic, Cynodontia, Traversodontidae, Santa Maria Supersequence, Paraná Basin, vertebrate fossils

## Sumário

<b>PARTE I.....</b>	<b>12</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>15</b>
2.1. Objetivo geral.....	15
2.2. Objetivos específicos .....	15
<b>3. CONTEXTO GEOLÓGICO E BIOESTRATIGRÁFICO.....</b>	<b>16</b>
<b>4. MATERIAIS, MÉTODOS DE ANÁLISE E TERMINOLOGIA.....</b>	<b>22</b>
4.1. Material .....	22
4.1.1. Abreviações institucionais .....	22
4.1.2. Espécimes .....	23
4.2. Metodologia.....	23
4.2.1. Preparação.....	23
4.2.2. Fotografia e imagem.....	24
4.2.3. Microscopia .....	24
4.2.3.1. Microscopia óptica .....	24
4.2.3.2. Microscopia eletrônica de varredura .....	25
4.2.4. Tomografia Computadorizada.....	25
4.2.5. Nomenclatura/Terminologia .....	26
4.2.6. Análise filogenética.....	26
<b>5. ESTADO DA ARTE.....</b>	<b>27</b>
5.1. Cynodontia .....	27
5.2. Traversodontidae: filogenia e anatomia crânio-dentária .....	39
5.2.1. Relações Filogenéticas.....	39
5.2.2. Aspectos Anatômicos .....	44
5.2.2.1. Crânio e Mandíbula .....	44
5.2.2.2. Dentição e oclusão .....	46
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>67</b>
<b>PARTE II .....</b>	<b>88</b>

<b>ARTIGO 1.</b> ....	<b>88</b>
<b>ARTIGO 2.</b> ....	<b>121</b>
<b>ARTIGO 3.</b> ....	<b>155</b>
<b>ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE</b> .....	<b>193</b>
<b>CONCLUSÕES</b> .....	<b>198</b>
<b>PARTE III</b> .....	<b>199</b>

### ***Sobre a Estrutura desta Tese:***

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes, segundo a Norma 103 – Submissão de Teses e Dissertações do Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

a) PARTE I: Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Doutorado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa.

b) PARTE II: Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independentes), escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado. Análise integradora dos artigos da Tese.

Artigos integrantes da Tese:

Artigo 1 - MELO, TP; MARTINELLI, AG; SOARES, MB. 2017. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the middle/late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. **Palaeontology** 60(4):571-582. (Publicado).

Artigo 2 - MELO, TP; RIBEIRO, AM; MARTINELLI, AG; SOARES, MB. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. **Nature Communications** <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10719-7>.(Publicado).

Artigo 3 - MELO, TP; MARTINELLI, AG; SOARES, MB. Massetognathine traversodontid and chiniquodontid cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from a fossiliferous outcrop of the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): diversity and biostratigraphic implications. **Palaeontology** (Submetido).

c) Anexos, compreendendo: artigo(s) nos quais o pós-graduando é coautor, resumo(s) e artigo(s) publicado(s) em eventos, relacionado(s) ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas,

cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).



## PARTE I

### 1. INTRODUÇÃO

A história evolutiva dos cinodontes, grupo de sinápsidos no qual os mamíferos estão inseridos, é uma das mais bem documentadas pelo registro fóssil, que perpassa três eras geológicas e três episódios de extinção em massa (BININDA-EMONDS et al., 2007; LUO, 2007; HUTTENLOCKER, 2014). O texto da presente tese tratará principalmente dos cinodontes não-mammaliaformes, ou seja, os membros extintos do Clado Cynodontia, mais distantemente relacionados ao Grupo Coronal Mammalia do que aos Mammaliaformes (sensu ROWE, 1988). Os cinodontes não-mammaliaformes (doravante chamados apenas cinodontes) começaram a se diversificar no final do Permiano e tendo sua maior irradiação no Triássico, e sobrevivendo até o Cretáceo Inicial (MATSUOKA; KUSUHASHI; CORFE, 2016; LUKIC-WALTHER et al., 2018).

Os cinodontes mais avançados ou eucinodontes (Eucynodontia sensu HOPSON e KITCHING, 2001) são separados em dois grandes clados: Cynognathia e Probainognathia (HOPSON; KITCHING, 2001; LIU; OLSEN, 2010; RUTA et al., 2013; MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016). Os Probainognathia possuem majoritariamente uma dentição sectorial, própria para a faunivoria (HOPSON; KITCHING, 2001; OLIVEIRA; SCHULTZ, 2011; MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016), com as exceções de Aleodon e do clado Tritylodontidae (ABDALA; NEVELING; WELMAN, 2006; LIU; OLSEN, 2010; MARTINELLI et al., 2017; KALTHOFF et al., 2019). A partir de pequenos probainognátios faunívoros é que viriam a surgir os mammaliaformes, durante o Triássico (CROMPTON; JENKINS JR, 1973; LUO, 1994, 2007; BONAPARTE et al., 2003; GROSSNICKLE; SMITH; WILSON, 2019). Dentro de Cynognathia, à exceção da espécie mais basal do clado, o carnívoro *Cynognathus crateronotus*, domina o grupo Gomphodontia, o qual inclui animais herbívoros e onívoros, com dentição especializada. Nestes, os pós-caninos denominados “dentes gonfodontes” são multi-cuspidados e expandidos lábio-lingualmente, com padrão de oclusão mais ou menos precisa, em convergência ao padrão mamaliano.

O Clado Traversodontidae corresponde ao mais numeroso táxon dentro de Gomphodontia. Os primeiros representantes de Traversodontidae foram encontrados no Rio Grande do Sul, sendo coletados e descritos por Friedrich von Huene (1936, 1942). Desde então, continuaram a ser registrados em abundância nas rochas triássicas da América do Sul e África, estando presentes também na Ásia, América do Norte e Europa (e.g. BONAPARTE, 1962; CROMPTON, 1972; CHATTERJEE, 1982; SUES; HOPSON; SHUBIN, 1992; SUES; HOPSON, 2010). Em muitas localidades, algumas das quais serão abordadas nesta tese, os traversodontídeos são os animais mais comuns da associação fossilífera presente, sendo utilizados como fósseis-guia na bioestratigrafia do Triássico (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; LANGER et al., 2007; ABDALA; RIBEIRO, 2010; MARTÍNEZ et al., 2012; MANCUSO et al., 2014; PAVANATTO et al., 2018).

Os traversodontídeos, juntamente com seus parentes próximos, os também Gomphodontia diademodontídeos (Diademodontidae) e triracodontídeos (Trirachodontidae), desenvolveram adaptações dentárias únicas e uma oclusão complexa (CROMPTON, 1972; HOPSON, 2005; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). Todos eles realizavam a oclusão mais ou menos precisa dos pós-caninos gonfodontes, com encaixe dos dentes superiores com os inferiores, o que era possibilitado pela contínua reposição dos pós-caninos de forma sequencial. As superfícies oclusais atingem o auge de sua complexidade nos traversodontídeos, onde as cristas transversas inferiores e superiores são complementares e há cristas mesiodistais labiais às bacias oclusais (CROMPTON, 1972; GRINE, 1977). A essas adaptações é creditada a grande diversificação que o grupo dos traversodontídeos exibiu durante o Triássico Médio e seu cosmopolitismo, o qual só seria equiparado pelos mammaliaformes durante o Jurássico (CROMPTON, 1972; LUO, 2007; GROSSNICKLE; SMITH; WILSON, 2019). Porém, no Triássico tardio, o grupo perdeu a maior parte da sua diversidade e se extinguiu ao final do período (ABDALA; RIBEIRO, 2010; LUKIC-WALTHER et al., 2018).

Os traversodontídeos, e os cinodontes em geral, têm recebido recente atenção em estudos sobre sua taxonomia, biomecânica, biogeografia, fisiologia, ontogenia, comportamento, dieta e substituição dentária (ABDALA; RIBEIRO, 2010; LIU; ABDALA, 2014; KUBO; YAMADA; KUBO, 2017; LAI; BIEWENER; PIERCE, 2018; MELO et al., 2019). Apesar destes avanços no conhecimento sobre o grupo, as relações filogenéticas internas dos traversodontídeos não são ainda bem

compreendidas, com exceção do clado mais derivado, Gomphodontosuchinae (sensu KAMMERER et al., 2008), e grande parte dos dados conhecidos encontra-se concentrada em poucas espécies. Isso é, em parte, decorrente da incompletude dos materiais, com muitas espécies sem esqueleto pós-craniano conhecido e outras necessitando de uma revisão mais abrangente.

Tendo o Rio Grande do Sul (Supersequência Santa Maria) um dos mais abundantes registros de traversodontídeos referente ao período Triássico, a descrição de novos materiais cranianos apresentados nesta Tese, aliada a estudos filogenéticos e paleoecológicos, deve contribuir significativamente na elucidação de parte destas questões.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. Objetivo geral

O objetivo geral desta tese é ampliar o conhecimento sobre os cinodontes traversodontídeos da Supersequência Santa Maria (Triássico Médio e Superior do Rio Grande do Sul, Brasil), através da descrição anatômica de fósseis inéditos e da realização de estudos morfológicos e filogenéticos, contribuindo para as áreas da paleoecologia, bioestratigrafia e taxonomia.

### 2.2. Objetivos específicos

- Realizar a descrição anatômica de materiais cranianos inéditos, provenientes da Zona-Associação de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá;
- Realizar a descrição anatômica de materiais cranianos inéditos de um morfótipo semelhante a *Santacruzodon hopsoni* Abdala e Ribeiro, 2003, provenientes da Zona-Associação de *Santacruzodon* da Sequência Santa Cruz;
- Estudar a dentição pós-canina, microestrutura dentária, implantação e substituição dentária de *Menadon besairiei* Flynn *et al.*, 2000, da Zona-Associação de *Santacruzodon*, através de materiais já descritos (e.g. em Melo *et al.*, 2015) e materiais parcialmente descritos ou inéditos;
- Realizar comparações anatômicas dos materiais estudados com outros traversodontídeos;
- Testar as posições filogenéticas dos materiais descritos através de análises cladísticas;
- Explorar as implicações bioestratigráficas e paleoecológicas das novas descobertas;

### 3. CONTEXTO GEOLÓGICO E BIOESTRATIGRÁFICO

Os únicos fósseis de tetrápodes terrestres triássicos do Brasil afloram em uma estreita faixa no centro-sul do estado do Rio Grande do Sul, nas margens do Escudo Sul-rio-grandense, com poucos registros sobre o Escudo (HORN et al., 2015; BORSA; MIZUSAKI; MENEGAT, 2017; RODRIGUES et al., 2019).

A terminologia tradicionalmente empregada (e.g. SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000; LANGER et al., 2007) para essas camadas é a proposta por Andreis, Bossi e Montardo (1980), em que os níveis fossilíferos explorados por von Huene (e.g. 1942), principalmente pelitos avermelhados maciços ou com laminação incipiente, frequentemente contendo concreções carbonáticas e numerosos fósseis de tetrápodes, são chamados de Membro Alemoa da Formação Santa Maria. Nesta concepção, o Membro Passo das Tropas da Formação Santa Maria, contendo siltitos laminados com fósseis de plantas, particularmente da flora de *Dicroidium*, e também arenitos com estratificação cruzada e intraclastos, seria basal em relação ao Membro Alemoa. As camadas mais superiores à Formação Santa Maria, de natureza predominantemente arenítica, foram formalmente denominadas de Membro Caturrita por Bortoluzzi (1974) e inseridas na Formação Botucatu. Posteriormente, Andreis, Bossi e Montardo (1980) individualizaram este nível como Formação Caturrita.

Dentro da óptica da Estratigrafia de Sequências, a proposta vigente é uma atualização daquelas levantadas primeiramente por Faccinni (1989) e depois por Zeffass *et al.* (2003, 2004) e Horn et al. (2014), em que a deposição dos pacotes triássicos gaúchos passou por duas fases principais, ambas ligadas à orogenia da cadeia de montanhas Gondwanides. A Supersequência Santa Maria teria uma deposição complexa, em pelo menos quatro fases distintas, sendo preservada em grábens formados por forças extensivas durante o Meso e o Neotriássico, concomitantemente com outras bacias no sul da África e na Argentina (ZERFASS et al., 2003). As primeiras sequências de terceira ordem pertencentes à Supersequência Santa Maria correspondem às partes mais inferiores da tradicional Formação Santa Maria (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980), sendo denominadas por Horn et al. (2014), da base para o topo, de sequências Pinheiros-Chiniquá e Santa Cruz. A Sequência Candelária, mais superior, seria composta pela

parte superior da Formação Santa Maria e pela base da Formação Caturrita (HORN; GOLDBERG; SCHULTZ, 2018a, 2018b). No topo da Supersequência há a Sequência Mata, com seus arenitos conglomeráticos, de estratificação cruzada acanalada, portando grandes troncos silicificados de coníferas, mas sem conteúdo de tetrápodes (MINELLO, 1994; HORN et al., 2014) (Figura 1).

Ainda segundo Zerfass et al. (2003, 2004) e Horn et al. (2014), a base das sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária seria composta principalmente de arenitos conglomeráticos, de estratificação cruzada, representando da fase inicial de reativação tectônica. Os lamitos do Membro Alemoa (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980), os quais contêm os fósseis de interesse, se sobreporiam a estes depósitos basais em cada uma dessas sequências. Cabe observar que estes arenitos conglomeráticos eram anteriormente reconhecidos como pertencentes ao nível único Membro Passo das Tropas da Formação Santa Maria (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980) (Figura 2).

	Gamermann 1973	Schneider <i>et al.</i> 1974	Bortoluzzi 1974	Andreis <i>et al.</i> 1980	Faccini 1989	Zerfass <i>et al.</i> 2003	Horn <i>et al.</i> 2014
Jur	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu	Botucatu s.s. Mb. Caturrita	Fm. Botucatu	Sequência IV Botucatu	Fm. Guará	Fm. Guará
Triássico	Fm. Rosário do Sul Fácies Santa Maria (fossilífera) Fácies Fluvial (afossilífera)	Membro Santa Maria	Fácies Alemoa	Fm. Caturrita	Sequência III Mata	Sequência Santa Maria 3	Sequência Mata
		Fm. Rosário do Sul	Fácies Passo das Tropas		Sequência II Santa Maria	Sequência Santa Maria 2	Sequência Candelária
		Fm. Rosário do Sul s.s.	Fm. Sanga do Cabral	Sequência I Rio do Rasto/ Sanga do Cabral	Sequência Santa Maria 1	Sequência Santa Cruz	Sequência Pinheiros-Chiniquá
		Fm. Rio do Rasto	Fm. Rio do Rasto	Supersequência Sanga do Cabral		Supersequência Sanga do Cabral	Supersequência Santa Maria
Per	Grupo Passa Dois				Fm. Rio do Rasto/ Pirambóia	Fm. Rio do Rasto/ Pirambóia	

**Figura 1.** Síntese das propostas litoestratigráficas para o Triássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Soares, Schultz e Horn (2011). Abreviações: Fm., formação; Jur, Jurássico; Per, Permiano; s.s., stricto sensu.

Até recentemente, devido à pouca variação da litologia e à falta de continuidade lateral dos afloramentos da Supersequência Santa Maria, a idade e até a identidade destas camadas só podiam ser determinadas pela comparação dos fósseis nelas presentes (*sensu* ANDREIS; BOSSI; MONTARDO, 1980), o que

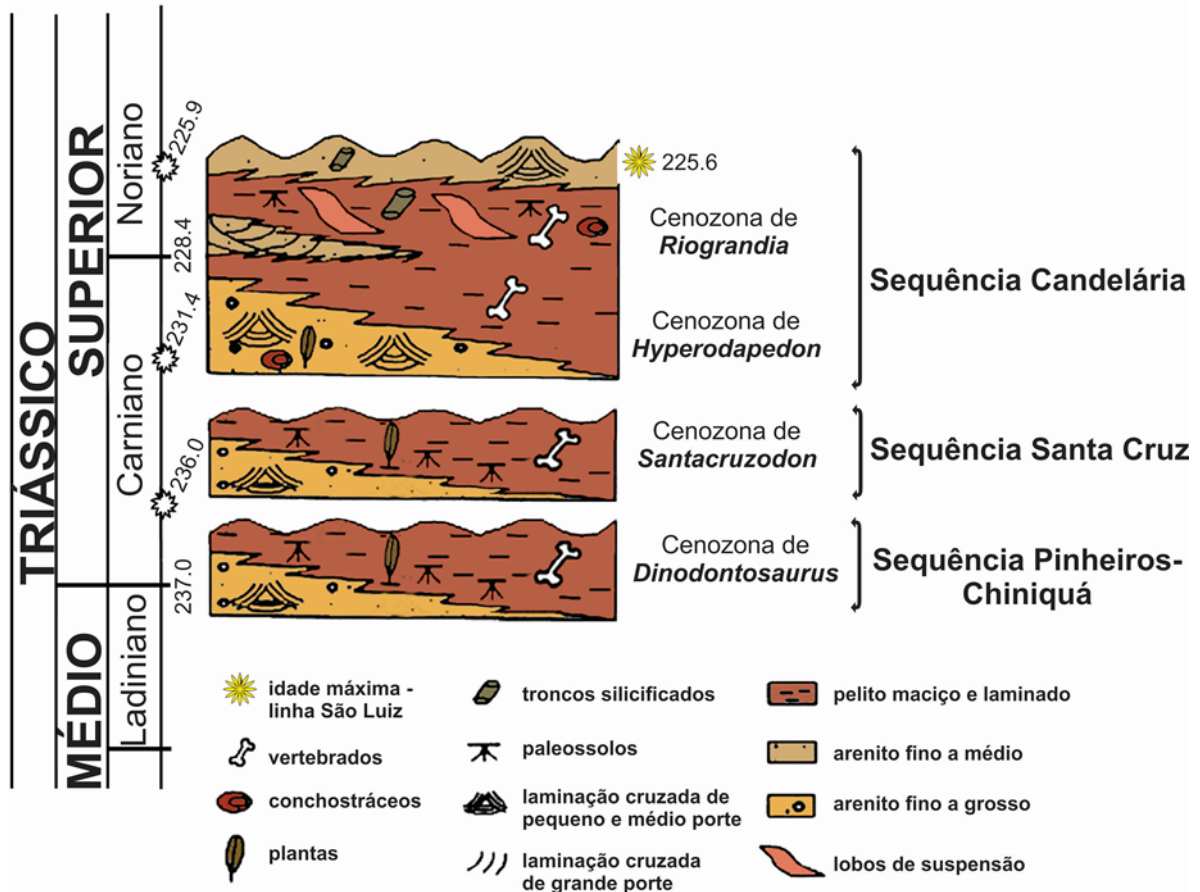
demandou a criação de um arcabouço bioestratigráfico baseado em tetrápodes (SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000).

Atualmente, a Supersequência Santa Maria inclui a Zona-Associação de *Dinodontosaurus* (=Cenozona de Therapsida *sensu* SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000) na Sequência Pinheiros-Chiniquá, abaixo da Zona-Associação de *Santacruzodon* (= Biozona de Traversodontídeos *sensu* ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001) na Sequência Santa Cruz, sobreposta pela Zona-Associação de *Hyperodapedon* (=Cenozona de Rhynchosauria *sensu* SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000) na base na Sequência Candelária, e, após a descrição de diversos táxons e melhor caracterização (RUBERT; SCHULTZ, 2004), a Zona-Associação de *Riograndia*, substituiu o informal Intervalo de *Jachaleria* (SCHERER, 1994) (RUBERT; SCHULTZ, 2004; BONAPARTE; SOARES; SCHULTZ, 2006)(=Cenozona de Ictidosauria *sensu* RUBERT; SCHULTZ, 2004), Mammaliamorfa *sensu* SCHULTZ; SOARES, 2006) no topo da Sequência Candelária (SOARES; SCHULTZ; HORN, 2011; HORN et al., 2014).

A Zona-Associação de *Dinodontosaurus* é correlacionada principalmente com a formação argentina de Chañares, pela presença dos gêneros de cinodontes *Massetognathus* e *Chiniquodon*, do dicinodonte *Dinodontosaurus* e do proterochâmpio *Chanaresuchus* (BONAPARTE, 1966a; HSIU; ABDALA; ARCUCCI, 2002; MANCUSO et al., 2014). Mas também compartilha os táxons *Aleodon*, *Chiniquodon*, *Luangwa* e *Stahleckeria potens* com o topo da Formação Omingonde Superior, da Namíbia (ABDALA; SMITH, 2009; ABDALA et al., 2013; MARTINELLI et al., 2017); *Luangwa* com a Formação Ntawere, da Zâmbia (BRINK, 1963); *Aleodon* e *Scalenodon* com o topo da Formação Manda, da Tanzânia (CROMPTON, 1955; BRINK, 1963; MELO; MARTINELLI; SOARES, 2017); *Chiniquodon*, com a Formação Isalo II de Madagascar (KAMMERER et al., 2010) e Ischigualasto, da Argentina (BONAPARTE, 1966b); e, possivelmente, *Chanaresuchus*, *Chiniquodon* e *Massetognathus* com a Zona-Associação de *Santacruzodon* (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013; SCHMITT et al., 2019). A Formação Chañares, e por consequência, a ZA de *Dinodontosaurus*, foram historicamente consideradas de idade ladiniana com base na bioestratigrafia (BONAPARTE, 1966a; BARBERENA, 1977; LANGER et al., 2007), mas datações absolutas (MARSICANO et al., 2016; EZCURRA et al., 2017) consideram a unidade argentina como eocarniana.

Contrastando com isso, as similaridades com as bacias africanas poderiam indicar uma idade mais antiga, talvez anisiana (ABDALA; SMITH, 2009).

## Supersequência Santa Maria



**Figura 2.** Arcabouço crono- e bioestratigráfico para pacote Triássico do Rio Grande do Sul, mostrando as sequências deposicionais que apresentam vertebrados fósseis, e as cenozonas (zonas de associação) incluídas em cada uma delas. As datações (Ma) seguem a Tabela Cronoestratigráfica Internacional (GRADSTEIN et al., 2012). As datações radiométricas de 236,0 231,4 e 225,9 Ma correspondem à primeira metade da Formação Chañares (MARSICANO et al., 2016; EZCURRA et al., 2017), a base da Formação Ischigualasto e a base da Formação Los Colorados (MARTÍNEZ et al., 2012), respectivamente. A datação radiométrica de 225,6 Ma corresponde ao topo da Sequência Candelária que foi obtida das rochas do afloramento da Linha São Luiz (LANGER; RAMEZANI; DA ROSA, 2018). A datação radiométrica de Philipp et al. (2018) aponta uma idade máxima de 237± 1,5 Ma para a Sequência Santa Cruz. (modificado de HORN et al., 2014; ZERFASS et al., 2003;)

A Zona-Associação de *Santacruzodon* foi reconhecida mais recentemente que as demais e possui menor riqueza de espécies (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; ABDALA; RIBEIRO, 2003; RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013; HORN et



al., 2014; LACERDA; SCHULTZ; BERTONI-MACHADO, 2015; MELO; ABDALA; SOARES, 2015; MARTINELLI; SOARES; SCHWANKE, 2016; MELO et al., 2019; SCHMITT et al., 2019), sendo correlacionada à Formação Isalo II de Madagascar (FLYNN et al., 2000; MELO; ABDALA; SOARES, 2015) devido à presença de *Menadon besairiei* e de *Chiniquodon* sp. (KAMMERER et al., 2010). Também possui componentes da fauna em comum com outras formações: *Massetognathus*, *Chanaresuchus* e *Chiniquodon* com a Formação Chañares, Argentina (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013; SCHMITT et al., 2019); *Chiniquodon* com a Formação Ischigualasto, Argentina (MARTÍNEZ; FORSTER, 1996); *Chiniquodon* com a Formação Omingonde, da Namíbia (ABDALA; SMITH, 2009); e *Massetognathus*, *Chiniquodon* e *Chanaresuchus* com a ZA de *Dinodontosaurus* (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013). Entretanto, revisões recentes colocam em dúvida as identificações de *Chanaresuchus* e *Chiniquodon* nesta zona (EZCURRA; DESOJO; RAUHUT, 2015; MARTINELLI et al., 2017; ver artigo 3 da Tese). Baseado na posição estratigráfica entre as ZAs de *Dinodontosaurus* e *Hyperodapedon* e na composição da fauna estipula-se que a ZA de *Santacruzodon* tenha sido depositada no final do Ladiniano ou início do Carniano (ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001). Mais recentemente, Philipp et al. (2018), através da datação de zircões detríticos, estabeleceram uma idade máxima de deposição de  $236,6 \pm 1,5$  Ma para essa zona, correspondente ao Eocarniano.

A Zona-Associação de *Hyperodapedon* possui semelhanças faunísticas marcantes com a fauna da contemporânea Formação Ischigualasto (SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000), principalmente o rincossauro *Hyperodapedon*, o traversodontídeo *Exaeretodon*, o aetossauro *Aetosauroides scagliai* e o proterochâmpsi *Proterochampsia*, mais as espécies próximas de cinodontes (e.g. Ecteniniidae) e dinossauros Herrerasauridae (MARTÍNEZ et al., 2012), e com as formações indianas Maleri e Tiki, que também apresentam a associação *Exaeretodon/Hyperodapedon* (CHATTERJEE, 1982; MUKHERJEE; RAY, 2014; RAY, 2015). Datações radiométricas (Ar-Ar) posicionam a Formação Ischigualasto como tendo sido depositada no final do Carniano (~231 a 226 Ma; ROGERS et al., 1993; MARTÍNEZ et al., 2011), enquanto que a datação recente dos zircões detríticos da ZA de *Hyperodapedon* no Cerro da Alemoa aponta para uma idade máxima de 233,2 Ma (LANGER; RAMEZANI; DA ROSA, 2018).

Na Zona-Associação de *Riograndia*, o dicinodonte *Jachaleria* é indicativo da correlação com a fauna de La Chilca, do topo da Formação Ischigualasto e base da Formação Los Colorados (MARTÍNEZ et al., 2012), enquanto o rincocefálio *Clevosaurus* ocorre em diversos depósitos Triássico-Jurássicos no mundo todo (HSIOU; FRANÇA; FERIGOLO, 2015). A presença dos pequenos cinodontes ictidossauros/triteledontídeos (e.g. *Irajatherium hernandezii*, *Riograndia guaibensis*) e dinossauros “prossaurópodes” (e.g. *Unaysaurus tolentinoi*; *Macrocollum itaquii*) encontra paralelos nas faunas de La Esquina, do topo da Formação Los Colorados (e.g. *Chaliminia musteloides*, *Riojasaurus incertus*) e da base da Formação Elliot, da África do Sul (e.g. *Elliotherium kersteni*, *Melanorosaurus readi*), indicando uma idade noriana ou até retiana (LANGER et al., 2007; SOARES; SCHULTZ; HORN, 2011). Recentes dados magnetoestratigráficos (KENT et al., 2014) apontam para uma idade totalmente noriana (227 a 213 Ma) para a Formação Los Colorados, o que também confinaria a subjacente Formação Ischigualasto ao Carniano, em concordância parcial com os dados radiométricos. No Brasil, uma datação radiométrica de 225,6 Ma foi obtida a partir de zircões detríticos de rochas do afloramento da Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno, também indicando idade noriana para a ZA de *Riograndia*, incluída no topo da Sequência Candelária (LANGER; RAMEZANI; DA ROSA, 2018).

A publicação dessas novas datações absolutas (mencionadas acima) tem colocado em dúvida algumas das mais aceitas “datações” bioestratigráficas. Os dados radiométricos (236 a 333 Ma) da Formação Chañares (MARSICANO et al., 2016; EZCURRA et al., 2017) indicam que a essa sequência é de 5 a 10 milhões de anos mais jovem do que os dados bioestratigráficos sugerem, levando a biota da mesma e da formação sobrejacente, Los Rastros, do Ladiniano para o Carniano. Essa diferença teria consequências na evolução dos dinossauros, que surgem primeiro na Formação Ischigualasto (~231 a ~226 Ma) e cujos precursores (dinosauriformes) estão presentes na Formação Chañares. Discrepâncias semelhantes acontecem nas datações do Grupo Puesto Viejo, na Argentina, onde a datação absoluta é de ~236 Ma (OTTONE et al., 2014), mas possui componentes das faunas tidas como anisianas na África e Antártica (HAMMER, 1995; HANCOX et al., 1995; ABDALA, 1996; MARTINELLI; FUENTE; ABDALA, 2009), ou seja, aproximadamente 10 Ma mais velhas. A idade proposta também se sobrepõe ao intervalo de deposição da Formação Chañares, apesar das faunas não

apresentarem correspondências. Esses exemplos evidenciam a dificuldade de se utilizar tetrápodes em correlações bioestratigráficas, sobretudo no contexto do Triássico continental, onde os fósseis-guia marinhos largamente utilizados na construção da tabela do tempo geológico não têm aplicabilidade (LANGER, 2005; SCHULTZ, 2005) e pelo fato de os limites dos estágios e eras terem sofrido modificações recentes (e.g. FURIN et al., 2006; GRADSTEIN et al., 2012). Nas datações brasileiras, por serem feitas com zircões detríticos, os resultados serão necessariamente correspondentes à máxima idade de deposição do pacote, portanto, os valores de 236,6 Ma para a ZA de *Santacruzodon* (PHILIPP et al., 2018), 233,2 Ma para a ZA de *Hyperodapedon* e 225,6 Ma para a ZA de *Riograndia* (LANGER; RAMEZANI; DA ROSA, 2018), apesar de aparentemente mais antigos, são completamente congruentes com as formações argentinas correlatas.

#### 4. MATERIAIS, MÉTODOS DE ANÁLISE E TERMINOLOGIA

##### 4.1. Material

###### 4.1.1. Abreviações institucionais

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

**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, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS), 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.

**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.

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

#### **4.1.2. Espécimes**

Os seguintes espécimes fósseis foram analisados e descritos diretamente nos artigos que compõe a presente tese.

*Scalenodon ribeiroae*: UFRGS-PV-0239-T

*Menadon besairiei*: MCN-PV 10140 T; MCN-PV 10216 T; MCN-PV 10217 T; MCN-PV 10218 T; MCN-PV 10219 T; MCN-PV 10220 T; MCN-PV 10221 T; MCN-PV 10339 T; MCN-PV 10340 T; MCN-PV 10342 T; MCN-PV 10343 T; MCN-PV 505 T; UFRGS-PV-01298-T; UFRGS-PV-0434-T; UFRGS-PV-0865-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; UFRGS-PV-1333-T

*Santacruzodon-like*: MACR-002-T; MMACR-004-T; MMACR-005-T; MMACR-006-T; UFRGS-PV-0586-T; UFRGS-PV-0586-T; UFRGS-PV-1268-T

## **4.2. Metodologia**

### **4.2.1. Preparação**

Alguns fósseis exigiram preparação mecânica, realizada no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS, consistindo em desgastar a rocha de natureza pelítica e as concreções carbonáticas nas quais os fósseis estavam inseridos. Para tanto, contou-se com o auxílio de talhadeiras, ponteiras metálicas, pincéis, agulhas histológicas e martelos pneumáticos PaleoTools Micro-

Jack 1, 2 e 5. Para estabilizar e proteger os fósseis durante a preparação e, no caso de evitar eventuais fraturas e colar os fragmentos, utilizou-se a resina Paraloid B72 diluída em diferentes concentrações de acetona, bem como o polímero Polietilenoglicol 6000.

#### **4.2.2. Fotografia e imagem**

Os materiais foram fotografados utilizando câmeras dos modelos Nikon p510 e Canon Rebel EOS T3i. As fotografias foram tratadas e preparadas para publicação com os softwares livres GIMP 2.8 (GNU Image Manipulation Program) e Inkscape 0.92, e com Adobe Photoshop C 2015.

#### **4.2.3. Microscopia**

Três dentes pós-caninos de *Menadon besairiei* foram selecionados para análise de microestrutura dentária. Um pós-canino superior (MCN-PV 10221) e um inferior (MCN-PV-10343) inteiros, assim como fragmentos da porção oclusal de outro pós-canino superior (UFRGS-PV-1333-T) foram impregnados na resina epóxi Araldite GY 279. Os dentes foram seccionados em uma serra diamantada, no Centro de Microscopia e Microanálise da UFRGS (CMM), em planos transversais e longitudinais. Na medida do possível, procurou-se comparar as contrapartes utilizando as duas técnicas de microscopia, ótica e eletrônica de varredura. Os fragmentos de UFRGS-PV-1333-T foram amostrados apenas com microscopia eletrônica de varredura.

##### **4.2.3.1. Microscopia óptica**

Para as amostras de microscopia óptica, seguiu-se o método de confecção de lâminas delgadas. As superfícies polidas foram coladas em lâminas de vidro, passando 20 minutos em câmara de vácuo, e as peças, depois de secas, foram então desbastadas até próximo da espessura apropriada com lixas d'água de granulação 80 a 1000, para depois serem polidas com lixas 2500 a 3000. As lâminas resultantes foram visualizadas em um microscópio óptico Zeiss Axio Scope.A1 sob

luz transmitida e fotografadas através de uma câmera acoplada modelo Zeiss AxioCam ERc5s.

Para compor imagens de secções inteiras a partir de microfotografias parciais, utilizou-se a ferramenta “*photomerge*” do software Adobe Photoshop CC 2015.

#### **4.2.3.2. Microscopia eletrônica de varredura**

As amostras destinadas à microscopia eletrônica de varredura foram polidas até a granulação 3000 e lavadas em cuba de ultrassom por 90 segundos. A corrosão ácida foi realizada com HCl a 1N por 120 segundos, seguida por lavagem em água deionizada por cinco minutos e banho ultrassônico por mais 30 segundos. Depois de secas, as amostras foram metalizadas com ouro no CMM. Algumas amostras foram primeiro recobertas com carbono, devido à falta de ouro, mas geraram resultados pouco satisfatórios, sendo recobertas com ouro quando este metal voltou a estar disponível. A aquisição de imagens se deu em um microscópio JEOL JSM 6060 do CMM-UFRGS, a uma voltagem de 10 kV, com magnificação entre 25 e 3000 vezes.

#### **4.2.4. Tomografia Computadorizada**

Foram realizadas tomografias computadorizadas em parte dos materiais cranianos de *Menadon besairiei* (UFRGS-PV-1164-T, UFRGS-PV-1165-T, UFRGS-PV-0434-T) utilizando-se o aparelho General Electric Lightspeed 16 slice mode na empresa Serpal – Clínica de Diagnóstico, de Porto Alegre. Materiais mais delicados (MCN-PV 10216) também foram submetidos tentativamente à microtomografia de raios-X em um aparelho BrukerSkyScan 1173, no Laboratório de Sedimentologia e Petrologia (LASEPE) do IPR - Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais - da PUC-RS. Para visualização das imagens, utilizou-se os programas Avizo 8.1 e Bruker Dataviewer 1.5.4.0. As imagens geradas não foram diretamente figuradas nos artigos científicos, por não terem atingido resolução ou qualidade adequadas para os padrões de publicação, apesar de terem apoiado o processo de descrição anatômica dos materiais. A perda de detalhes pode ser atribuída à composição química de certas concreções carbonáticas presentes no interior dos fósseis e à

grande densidade das mesmas, que interferiram na aquisição das imagens, causando artefatos nas reconstruções.

#### **4.2.5. Nomenclatura/Terminologia**

Adotou-se a nomenclatura anatômica dentária proposta por Smith e Dodson (2003) e atualizada por Hendrickx, Abdala e Choiniere (2019).

#### **4.2.6. Análise filogenética**

As análises filogenéticas foram realizadas através do programa TNT, versão 1.5 (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008; GOLOBOFF; CATALANO, 2016), sendo as matrizes de dados codificadas utilizando o software Mesquite, versão 3.10.

A matriz filogenética construída foi baseada na matriz de Liu e Abdala (2014) e Melo et al. (2015). Ela pode ser acessada em <<http://dx.doi.org/10.7934/P2579>> ou a partir de Melo et al. (2017).

## 5. ESTADO DA ARTE

### 5.1. Cynodontia

Uma série de características que distinguem os mamíferos (Crown Mammalia) de todos os outros vertebrados atuais surgiu durante o Paleozoico e Mesozoico, em representantes não-mamalianos da linhagem Synapsida. Dentre estas, estão a única fenestra temporal craniana, a diferenciação dos músculos mastigatórios, a redução dos ossos pós-dentários, a dentição heterodonte e difiodonte, as taxas metabólicas mais altas, a postura aduzida dos membros e a noturnidade (KEMP, 2005; LUO, 2011; BENSON, 2012; HOPSON, 2012; ANGIELCZYK; SCHMITZ, 2014; LAUTENSCHLAGER et al., 2017; LUKIC-WALTHER et al., 2018; WERNEBURG, 2019).

O surgimento dos sinápsidos basais remonta ao período Carbonífero, com os parafiléticos “pelicossauros”; alguns deles, como certos caseídeos e esfenacodontídeos, atingindo grande porte (mais de 3 metros). Os “pelicossauros” sofreram uma irradiação adaptativa durante o Permiano e se tornaram importantes participantes das teias tróficas do período (KEMP, 2005; BENSON, 2012; BROCKLEHURST; KAMMERER; FRÖBISCH, 2013).

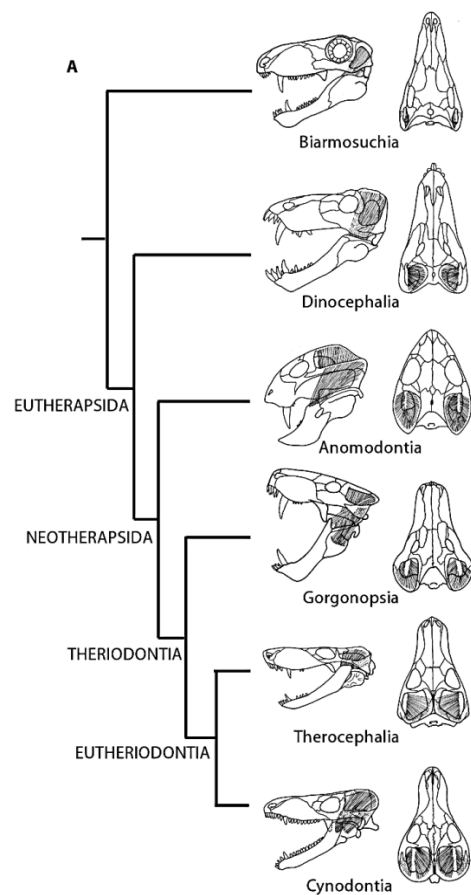
Um subgrupo derivado dos sinápsidos, denominado Therapsida (Figura 3), surgiu no registro fóssil a partir do metade do Permiano e rapidamente se diversificou, alcançando dominância sobre os ambientes terrestres ao final do período, como atesta o riquíssimo registro permo-triássico da Bacia do Karoo, na África do Sul (RUBIDGE; SIDOR, 2001; KEMP, 2012). Este clado é composto por grupos sucessivos, o mais basal sendo Biarmosuchia, seguido por Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, e o clado mais derivado Eutheriodontia, composto por Therocephalia e Cynodontia (WATSON; ROMER, 1956; RUBIDGE; SIDOR, 2001). Algumas sinapomorfias dos terápsidos são (KEMP, 2005):

- Perda do osso supra-temporal;
- Presença de lâmina refletida do angular;
- Fenestra temporal maior que a dos “pelicossauros”;



- Um único canino distinto tanto dos incisivos quanto dos pós-caninos;
- Articulação imóvel entre o palato e neurocrânio;
- Intercentros ausentes nas vértebras truncais;
- Lâmina escapular mais estreita;
- Inflexão medial da cabeça do fêmur;

Na linhagem dos terápsidos, já se nota uma heterodontia incipiente, um aumento do dentário relativo aos outros ossos mandibulares (ossos pós-dentários) e a redução no número de ossos cranianos (SIDOR, 2001, 2003). Diversas linhagens de terápsidos desenvolveram, independentemente, especializações tanto para a herbivoria quanto para a faunivoria durante o período Permiano (HOPSON, 2012; PEARSON et al., 2013).



**Figura 3.** Cladograma simplificado mostrando as relações de Therapsida. (KEMP, 2012)

Os terápsidos foram fortemente afetados pela extinção em massa do limite Permo-Triássico, sobrevivendo no Eotriássico apenas os clados Anomodontia (Dicynodontia) e Eutheriodontia (BOTHA; SMITH, 2006; BOTHA-BRINK et al., 2016).

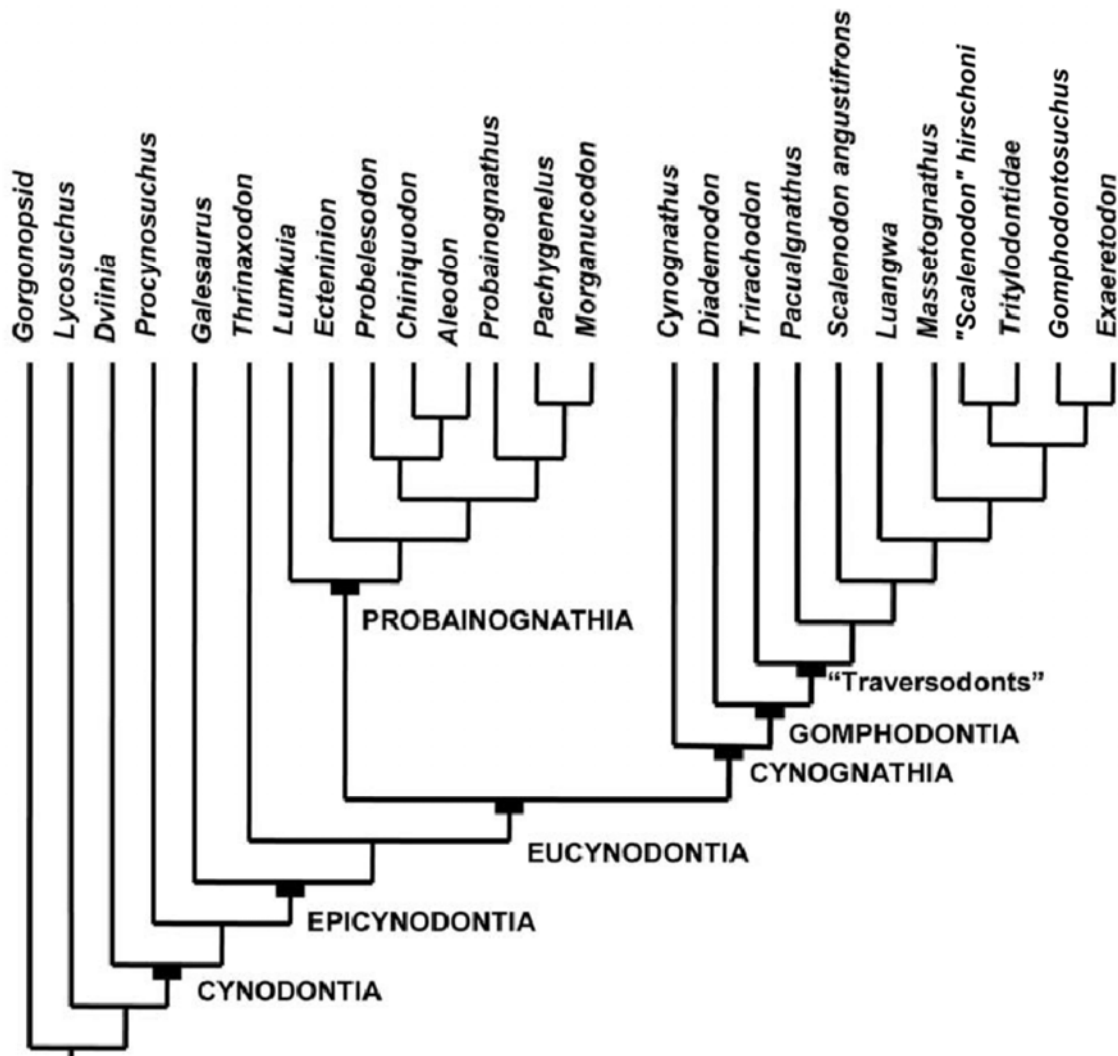
Cynodontia foi o último grupo de Therapsida a surgir no Permiano, primeiro na África do Sul, com *Charassognathus gracilis* e *Abdalodon diastematicus*, e depois com *Cynosaurus suppostus*, *Nanictosaurus kitchingi* e com *Procynosuchus delaharpeae*, reconhecido na África do Sul, Tanzânia, Zâmbia, Alemanha e Rússia, e *Dvinia prima*, na Rússia (BOTHA; ABDALA; SMITH, 2007; KAMMERER, 2016). Foi após o surgimento dos cinodontes que algumas “tendências” (no sentido que já haviam ocorrido na história pregressa dos terápsidos) se intensificaram e modificações estruturais profundas ocorreram (KEMP, 2005). Esses primeiros cinodontes apresentavam um crânio semelhante ao dos terocefálios, com palato secundário aberto, dentição heterodonte e sectorial e ossos pós-dentários compondo parte considerável da mandíbula (KEMP, 1979, 2005; BOTHA; ABDALA; SMITH, 2007). Mas possuíam uma fenestra temporal maior que a dos outros terápsidos, não possuíam as vacuidades palato-suborbitais presentes nos terocefálios e apresentavam côndilo occipital duplo, características estas exclusivas dos cinodontes (HUTTENLOCKER, 2014).

Segundo Hopson e Kitching (2001), algumas das sinapomorfias dos Cynodontia são:

- Contato entre o nasal e o lacrimal;
- Pós-frontal ausente;
- Processo ascendente do epiptergoide mais desenvolvido;
- Proótico e epiptergoide parcialmente sobrepostos;
- Nervo trigêmeo passando pelo forame entre o proótico e o epiptergoide;
- Côndilos occipitais duplos;
- Dentes ausentes no pterigoide;
- Pós-caninos com duas ou mais cúspides alinhadas;

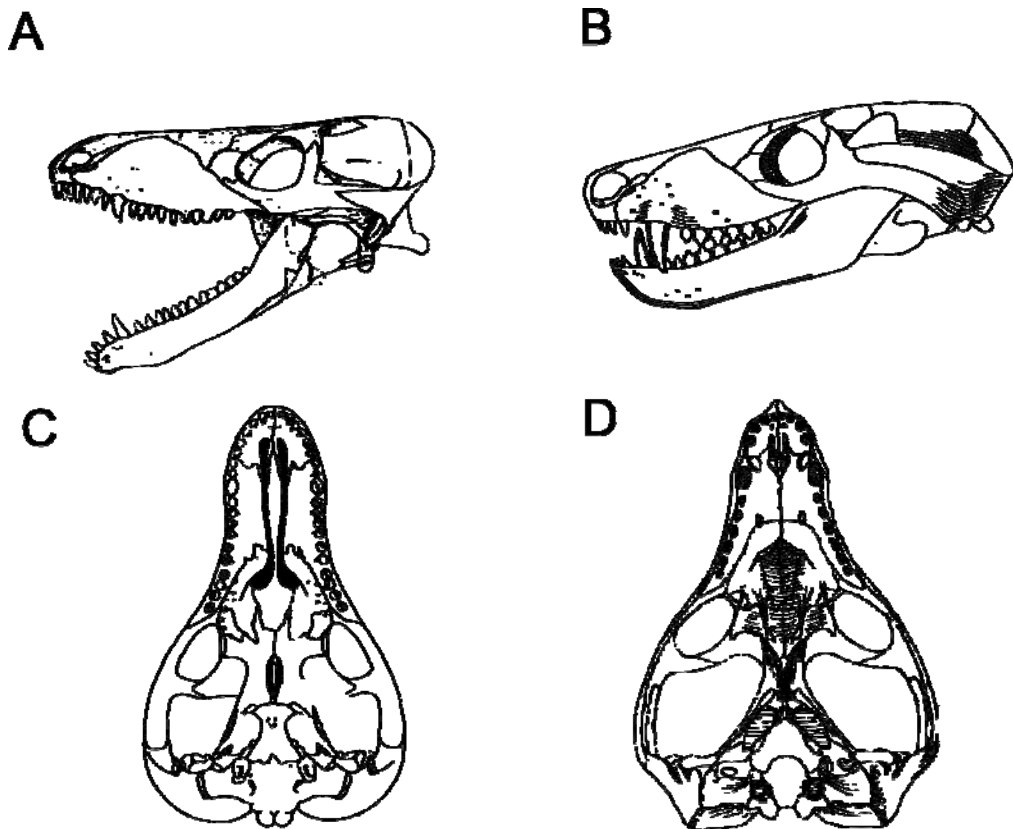
- Fossa adutora no osso coronoide;
- Plataformas palatais dos ossos maxilar e palatino formando um palato secundário aberto;
- Forame estapedial com orientação dorso-ventral.

No final do Permiano, os cinodontes sofrem uma radiação evolutiva, resultando nos Epicynodontia (HOPSON; KITCHING, 2001), cujos membros mais basais se limitaram ao final do Permiano e ao Eotriássico (Figura 4).



**Figura 4.** Cladograma mostrando as relações de Cynodontia (HOPSON; KITCHING, 2001). Nesta proposta Tritylodontidae está posicionado dentro de Cynognathia e "Traversodonts" compõem um clado parafilético.

Nos epicinodontes, nota-se principalmente que a fossa massetéica, rudimentar nos cinodontes primitivos (BARGHUSEN, 1968; BOTHA; ABDALA; SMITH, 2007; mas veja KEMP, 1979), se estende até a base do dentário; o processo angular do dentário começa a se definir; o processo coronoide se torna mais alto; e a região suborbital do arco zigomático deixa de ser reta, possuindo uma flexão dorsal. Esses pontos são, respectivamente, os pontos de inserção dos músculos masseter e zigomático e o ponto de origem do músculo masseter, em posições comparáveis à de alguns mamíferos atuais (TURNBULL, 1970; LAUTENSCHLAGER et al., 2017, 2018). Essas feições indicam que a musculatura adutora da mandíbula já havia migrado para o dentário e o padrão muscular mamaliano, com a musculatura adutora subdividida em massetéica (superficial e profunda) e temporal, já estava presente em cinodontes que ainda não possuíam oclusão dos pós-caninos (ABDALA e DAMIANI, 2004). Entre o final do Permiano e o início do Triássico, o grupo Epicynodontia (HOPSON; KITCHING, 2001), desenvolveu um palato secundário fechado, número reduzido de dentes, fenestra temporal ampla, processo coronoide mais desenvolvido e ossos pós-dentários ainda mais reduzidos (Figura 5).



**Figura 5.** Crânios de cinodontes basais. A, *Procynosuchus delaharpeae* em vista lateral e C, palatal; B, *Thrinaxodon liorhinus* (epicinodonte), em vista lateral e D, palatal. (OLIVEIRA et al., 2010; KEMP, 2005). Figuras sem escala.

Outras sinapomorfias dos Epicynodontia são, segundo Hopson e Kitching (2001):

- Vacuidades interptergoides ausentes em adultos;
- Sulco no esquamosal (para o “meato auditivo externo”) moderadamente profundo;
- Contato dorsal entre dentário e supra-angular no meio do caminho entre a barra pós-orbital e a articulação crânio-mandibular;
- Lâmina refletida do angular em forma de gancho, com a altura maior do que metade do comprimento;
- Quatro incisivos superiores;
- Três incisivos inferiores;
- Placas expandidas nas costelas;
- Comprimento do processo posterior do ílio maior que o diâmetro do acetábulo;
- Comprimento do púbis menor que o diâmetro do acetábulo;

A partir do final do Triássico inicial, surgem no registro os Eucynodontia, com representantes de hábitos carnívoros/insetívoros (Probainognathia) e omnívoros-herbívoros especializados (Cynognathia; com a exceção de *Cynognathus*) (HOPSON; KITCHING, 2001; KEMP, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010; RUTA et al., 2013). Estimativas recentes posicionam o surgimento destes clados logo após o evento de extinção Permo-Triássico (LUKIC-WALTHER et al., 2018).

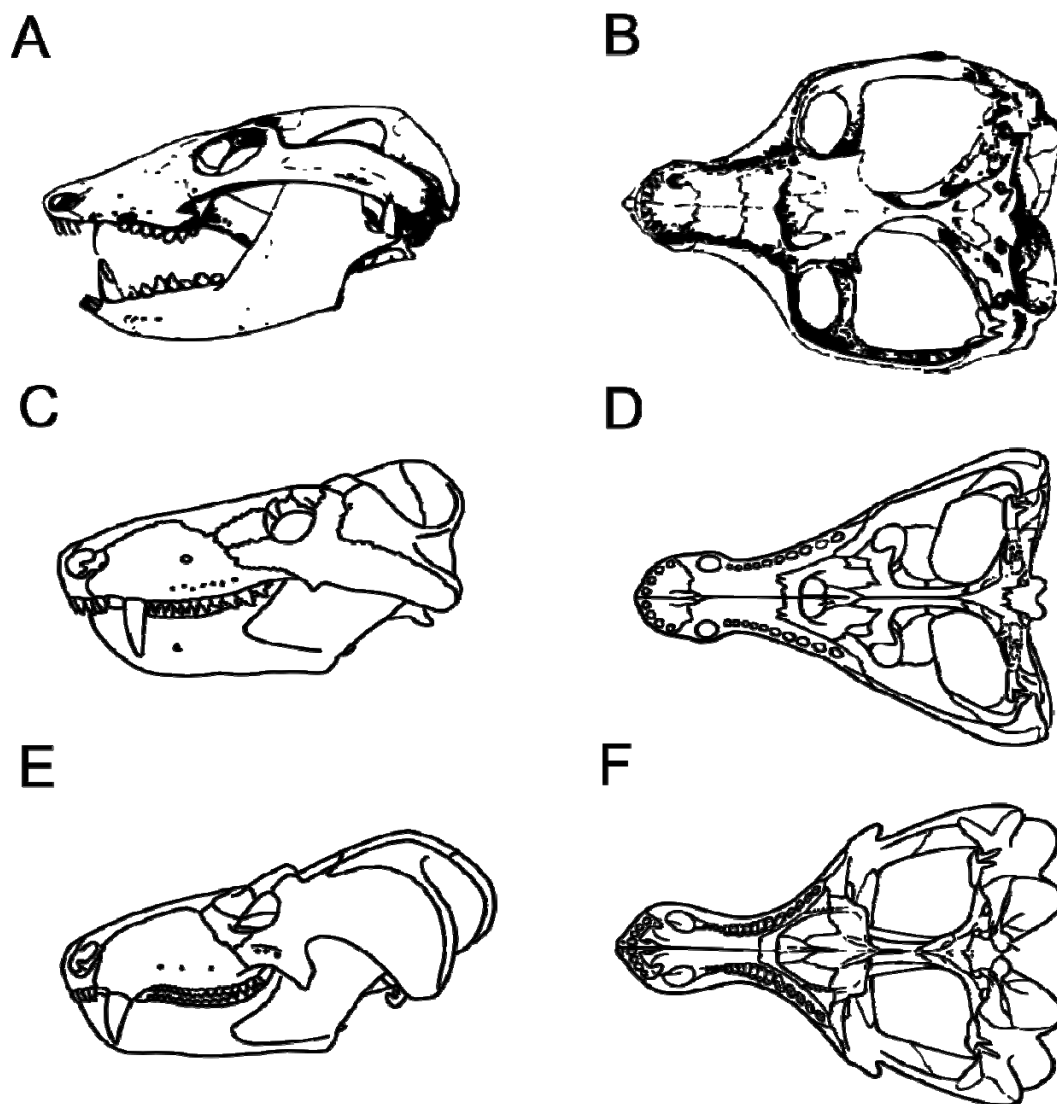
Quando do surgimento dos cinodontes avançados (Eucynodontia), os pré-requisitos ósseos e musculares, assim como a implantação dentária mamaliana, tecodonte, com *periodontium* composto de *cementum*, ligamento periodontal e osso alveolar (novas evidências sugerem que esta forma de implantação dentária possa ser plesiomórfica em Amniota; LEBLANC; REISZ, 2013), que possibilitariam a oclusão em mamíferos, já estavam estabelecidos (LEBLANC et al., 2016, 2018; LAUTENSCHLAGER et al., 2017).

Nos eucinodontes se acentuam as seguintes características: as fossas temporais e o processo coronoide aumentam ainda mais de tamanho; o dentário cresce em proporção aos ossos pós-dentários, que se fundem em uma pequena barra na parte medial do dentário, mas ainda realizando a articulação entre o articular (e, em alguns casos, o supra-angular) e o quadrado no crânio (e, ocasionalmente também o esquamosal) (KEMP, 2005). A lista completa de sinapomorfias dos eucinodontes segundo Hopson e Kitching (2001) é:

- Processo descendente do esquamosal contatando o supra-angular;
- Ramo quadrado do pterigoide ausente;
- Sínfise do dentário fusionada;
- Contato dorsal entre dentário e supra-angular mais próximo da articulação crânio-mandibular do que da barra pós-orbital;
- Altura da barra pós-dentária menor do que a metade do comprimento da distância entre a base da lâmina refletida e articulação crânio-mandibular;
- Lâmina refletida do angular menor que a metade da distância entre o ângulo do dentário (processo angular) e a articulação crânio-mandibular;
- Lâmina refletida do angular em forma de gancho, com altura menor que a metade do seu comprimento;
- Substituição dos pós-caninos em ondas espaçadas (três ou mais dentes por onda);
- Processo acrômio na escápula;
- Dígito manual III com três falanges;
- Dígito manual IV com três falanges;

Os dois grandes grupos de eucinodontes, Cynognathia e Probainognathia (HOPSON e KITCHING, 2001), pareceram tomar estratégias evolutivas diferentes entre si (Figura 6). Os cinognátios são, em sua esmagadora maioria,

herbívoros/onívoros de médio a grande porte, com arcos zigomáticos altos, muitas vezes portando um processo suborbital no jugal e um processo angular no dentário, alguns com forame pineal presente, e um sulco profundo do esquamosal. Os probainognátios, por outro lado, costumam ser carnívoros/insetívoros de menor porte, portando arcos zigomáticos mais gráceis, palato secundário fechado até quase ou mais posteriormente do que o último pós-canino, e nunca apresentando forame pineal (HOPSON; KITCHING, 2001; KEMP, 2005; ABDALA; RIBEIRO, 2010; HUTTENLOCKER, 2014; BENOIT et al., 2016) .



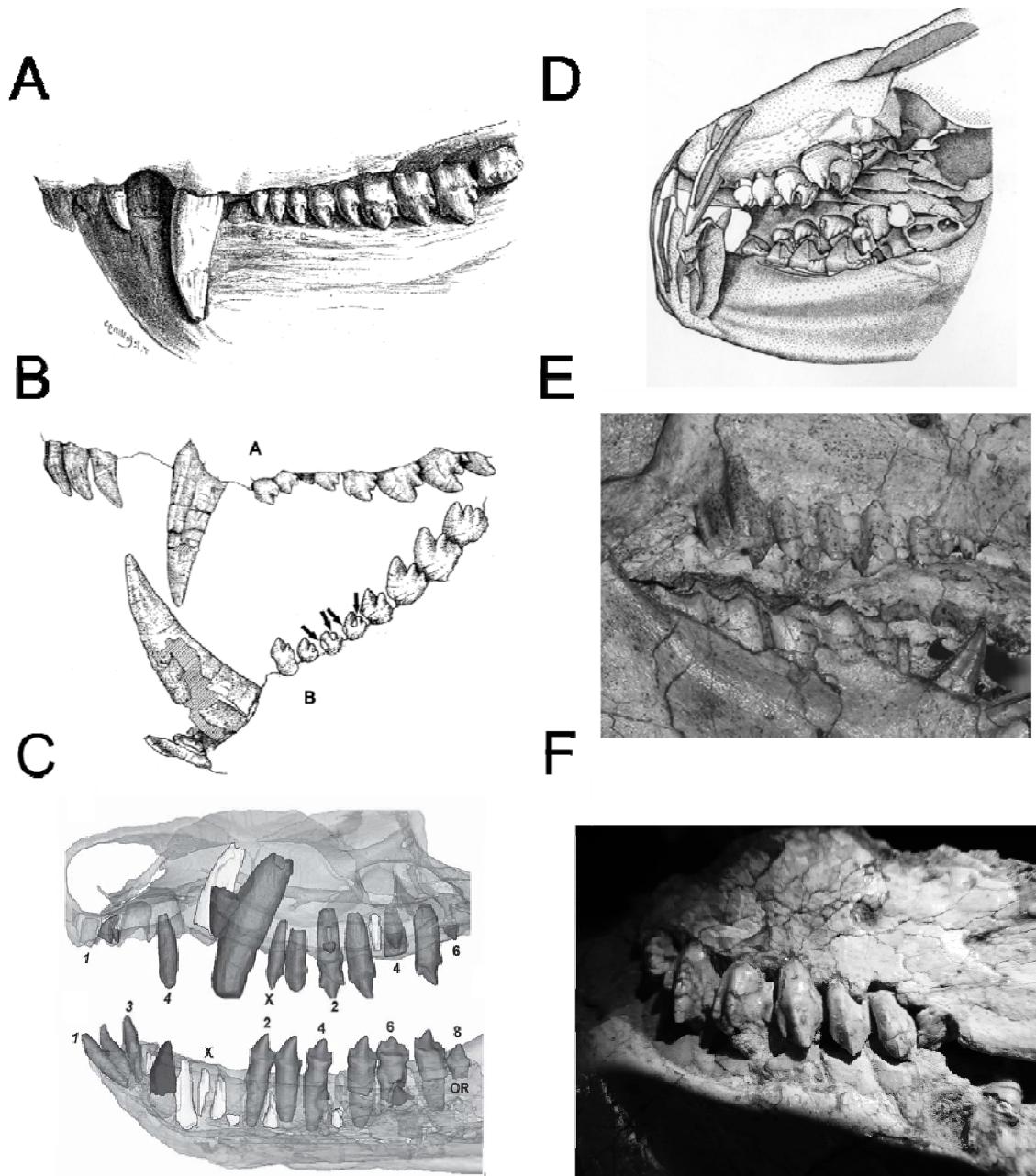
**Figura 6.** Crânios de eucinodotes. O probainognátio *Probainognathus jenseni*, A, em vista lateral e B, palatal; e os cinognátios, *Cynognathus crateronotus*, C, em vista lateral e D, palatal e *Diademodon tetragonus*, E, em vista lateral e F, palatal. (ROMER, 1970; HOPSON; KITCHING, 2001). Figuras sem escala.

Na base da linhagem mamaliana dos eucinodontes Probainognathia, a dentição sectorial multi-cuspidada dos epicinodontes (presente em *Thrinaxodon*, por exemplo), supostamente faunívora, manteve-se conservativa, sem que houvesse contato direto entre os pós-caninos superiores e inferiores, ou seja, sem oclusão verdadeira (CROMPTON; JENKINS, 1968; CROMPTON, 1995) (Figura 7). Nos menos inclusivos Prozostrodontia, como tritheledontídeos e brasilodontídeos, um tipo inicial de oclusão começa a ocorrer, o que é comprovado pelas facetas de desgaste, preservadas nas faces labiais dos pós-caninos inferiores e linguais dos superiores (GOW, 1980; BONAPARTE et al., 2003). Essas facetas mostram que a oclusão ocorria unilateralmente, como nos Mammaliaformes e mamíferos atuais, apesar do contato (e o desgaste) ainda não ser tão preciso (CROMPTON; JENKINS, 1968; MARTINELLI; BONAPARTE, 2011).

Na base de Cynognathia, *Cynognathus crateronotus* é o único integrante do clado com dentição sectorial (Figura 7). Em contrapartida, todos os cinodontes integrantes de Gomphodontia possuíam pós-caninos multi-cuspidados expandidos lábio-lingualmente, que realizavam oclusão mais ou menos precisa, os quais são conhecidos como “dentes gonfodontes” (SEELEY, 1895; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). O subgrupo mais diverso de gonfodontes foi Traversodontidae, alcançando grande nível de especialização com a sua versão de dente gonfodonte (LIU; ABDALA, 2014)(ver 5.2.2.1. Crânio e Mandíbula).

Outro grupo que chama a atenção por sua dentição é Tritylodontidae. Trata-se de cinodontes herbívoros extremamente especializados (mas veja KALTHOFF et al., 2019), os mais longevos cinodontes não-mammaliaformes, sobreviventes até o Eocretáceo (LOPATIN; AGADJANIAN, 2008; MATSUOKA; KUSUHASHI; CORFE, 2016), muito semelhantes aos mamíferos. Os incisivos dos tritylodontídeos são longos e procumbentes, como em roedores, e os dentes caninos são ausentes. Seus dentes pós-caninos são transversalmente alargados, como os dos traversodontídeos, exibindo formato quadrangular, mas com duas ou três fileiras longitudinais de cúspides (CROMPTON; ELLENBERGER, 1957; CUI; SUN, 1987). Entretanto, as semelhanças entre os dois grupos parecem ser convergentes, estando os tritylodontídeos mais próximos dos mamíferos, dentro de Probainognathia (LIU e OLSEN, 2010; ver 5.2.1. Relações Filogenéticas).

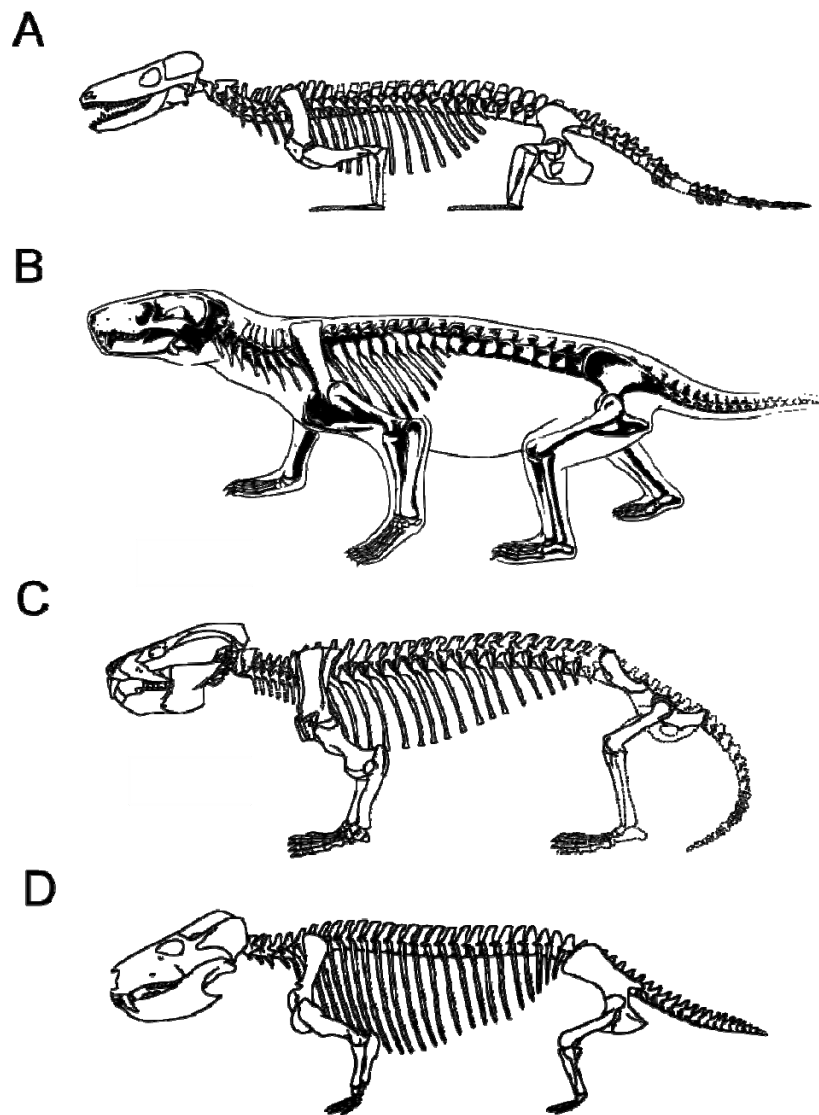




**Figura 7.** Dentição dos cinodontes, em vista bucal (exceto em D). A, o carnívoro de grande porte *Cynognathus crateronotus* (retirado de SEELEY, 1895); B, o carnívoro de médio porte *Trucidocynodon riograndensis*, as setas indicam facetas de desgaste (retirado de OLIVEIRA et al., 2010); C, o pequeno carnívoro/insetívoro *Thrinaxodon liorhinus* (retirado de ABDALA et al., 2013); D, o onívoro/herbívoros *Trirachodon* sp. (retirado de HOPSON, 2005); E, o traversodontídeo herbívoro *Menadon besairiei* (UA-10601, fotografia cedida por F. Abdala); F, o traversodontídeo herbívoro *Exaeretodon riograndensis* (MCP 3843 PV). Região anterior à esquerda em A, B, C e D, e à direita em E e F. Figuras sem escala.

O esqueleto pós-craniano dos primeiros cinodontes, como *Procynosuchus*, é semelhante ao de outros terápsidos (Figura 8A). Há uma diferenciação incipiente entre as vértebras torácicas e lombares, as costelas são simples e estão presentes em todas as vértebras pré-sacrais; na cintura escapular, o coracoide começa a se reduzir e a escápula é levemente côncava na face lateral; os membros anteriores apresentam postura abduzida (*sprawling*); na cintura pélvica, o íleo desenvolve uma porção anterior; o fêmur possui a cabeça voltada medialmente e os trocânteres maior e menor mais desenvolvidos denotam a postura semiereta facultativa dos membros posteriores (JENKINS, 1971; KEMP, 1980a, 2005). Nos cinodontes do Triássico, desde os epicinodontes, a maioria desses traços é acentuada e a postura dos membros anteriores se torna semiereta e a dos posteriores completamente aduzida (ou ereta; BLOB, 2001) (Figura 8B-D). Essas características são levadas ao extremo pelos Probainognathia, em especial Tritylodontidae (Figura 8C) e Mammaliaformes, capazes de manter posturas eretas; os elementos da cintura escapular são menos robustos e a fossa glenoide é ampla; o úmero se torna mais delgado, menos torcido; suas cinturas pélvicas são essencialmente mamalianas, os íleos são quase que completamente anteriores ao acetábulo e os púbis, muito reduzidos; o fêmur tem uma depressão separando a cabeça dos trocânteres; e as costelas lombares são reduzidas ao extremo ou desaparecem, sugerindo a presença de um diafragma muscular (CROMPTON; JENKINS JR, 1973; KEMP, 2005; GAETANO; ABDALA; GOVENDER, 2017). No pós-crânio dos traversodontídeos, encontra-se um mosaico de características, sem fugir da variação conhecida nos demais cinodontes (BONAPARTE, 1963; JENKINS, 1970a; KEMP, 1980b; LIU; SCHNEIDER; OLSEN, 2017).

Tanto os epicinodontes quanto alguns membros do clado Cynognathia possuem costelas com expansões ântero-posteriormente sobrepostas na parte proximal, formando placas costais. *Thrinaxodon* (Figura 8B), por exemplo, possui expansões na porção proximal de quase todas as costelas dorsais (JENKINS, 1970b; BUTLER et al., 2019), enquanto em *Cynognathus* e *Diademodon*, e na maioria dos os traversodontídeos, estas se limitam à parte “lombar” do tronco (JENKINS, 1971; GAETANO; MOCKE; ABDALA, 2018).



**Figura 8.** Esqueletos de cinodontes. A, o cinodonte basal *Procynosuchus delaharpeae* (KEMP, 2005); B, o epicinodonte *Thrinaxodon liorhinus* (KEMP, 2005); C, o tritlodontídeo *Kayentatherium wellsi* (KEMP, 2012); D, o traversodontídeo *Exaeretodon argentinus* (KEMP, 2005). Figuras sem escala.

Cabe ressaltar que o pós-crânio dos cinodontes é conhecido em apenas uma minoria das espécies, sendo em pouquíssimas conhecidas o esqueleto total (e.g. *Procynosuchus delaharpeae*, *Galesaurus planiceps*, *Exaeretodon argentinus*, *Massetognathus pascuali*, *Diademodon tetragonus*, *Trucidocynodon riograndensis*). Talvez como consequência, muitas das características diagnósticas e filogeneticamente importantes se encontram no crânio, o que também se traduz na dificuldade de identificar elementos isolados. Somando-se a isso certo conservatismo morfológico e convergências, o estudo do pós-crânio dos cinodontes é tão desafiador quanto necessário. Um exemplo desse descompasso no conhecimento é a quantidade de caracteres codificados em matrizes filogenéticas,

como, por exemplo, a de Liu e Abdala (2014) que reuniu uma das mais completas listas de caracteres dos cinodontes gonfodontes, e mesmo assim sessenta e sete destes se encontram no crânio e apenas 10 no pós-crânio.

## 5.2. Traversodontidae: filogenia e anatomia crânio-dentária

### 5.2.1. Relações Filogenéticas

Euteriodontes com pós-caninos molariformes já eram conhecidos ao final do século XIX, quando Seeley (1895) criou o grupo Gomphodontia para agrupar os que possuíam “dentes molares transversalmente expandidos, com coroas mais ou menos tuberculadas, do tipo apresentado por *Diademodon*”. Essa definição, no entanto, incluía cinodontes tritilodontídeos, diademodontídeos e triracodontídeos, bem como terocefálios baurídeos.

Originalmente, a família Traversodontidae foi criada por von Huene (1936) para abrigar os táxons recém descritos do Triássico brasileiro. Para o autor, as características mais diagnósticas dos traversodontídeos seriam os “molares” lateralmente expandidos e a raiz do zigoma alto em relação à fileira dentária, o que diferenciaria os seus componentes do grupo de *Diademodon tetragonus*. Desde a criação da família, a definição de Traversodontidae (que, por vezes, passou a ser considerada uma subfamília), e suas relações dentro de Gomphodontia, mudaram da perspectiva linneana inicial (e.g. WATSON; ROMER, 1956; HOPSON; KITCHING, 1972) para a da sistemática filogenética (e.g. HOPSON, 1985; GODEFROIT; BATTAIL, 1997). A atual definição filogenética para Traversodontidae é de clado mais inclusivo contendo *Traversodon stahleckeri*, e não incluindo *Trirachodon kannemeyeri* ou *Diademodon tetragonus* (KAMMERER et al., 2008).

Inicialmente, houve certa dúvida sobre as relações entre os traversodontídeos. Watson e Romer (1956), por exemplo, incluíram *Traversodon* na família Diademodontidae, *Exaeretodon* foi considerado *incertae sedis*, e a família Gomphodontosuchidae foi criada para acomodar *Gomphodontosuchus*. Porém, conforme novos táxons foram sendo descobertos na África, como *Scalenodon angustifrons* (Parrington, 1946), *Scalenodontoides macrodentes* Crompton e Ellenberger, 1957 e *Luangwa drysdalli* Brink, 1963, e na América do Sul, como *Exaeretodon argentinus* (Cabrera, 1943), “*Ischignathus sudamericanus*” Bonaparte, 1963, “*Proexaeretodon vincei*” Bonaparte 1963, *Pascualgnathus polanskii*

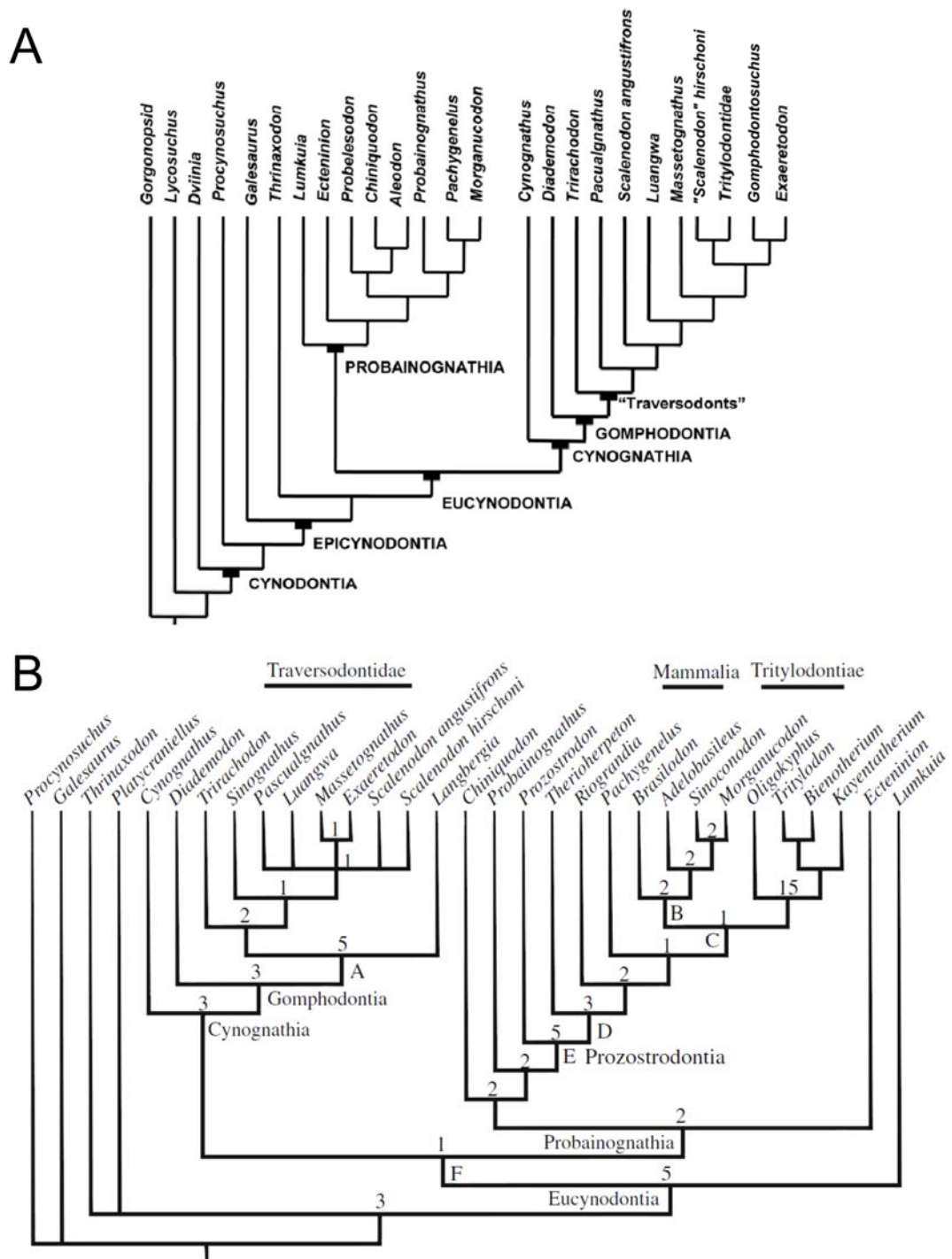
Bonaparte, 1966, *Massetognathus pascuali* Romer, 1967 e *Andescynodon mendozensis* Bonaparte 1969, as características dos traversodontídeos foram sendo melhor delimitadas.

Uma das propostas pré-cladísticas mais aceitas foi a de Hopson e Kitching (1972), que incluía as subfamílias Traversodontinae, Diademodontinae e Trirachodontinae na família Diademodontidae (equivalente a Gomphodontia *sensu* HOPSON; KITCHING, 2001), e esta mais Tritylodontidae na superfamília Tritylodontoidea (mais detalhes sobre a relação Traversodontidae e Tritylodontidae a seguir).

Em 1985, Hopson se faz valer dos princípios cladísticos (inclusive não considerando Traversodontidae um grupo natural) e, reestudando o holótipo de *Gomphodontosuchus brasiliensis*, apresenta um cladograma em que esta espécie é considerada táxon-irmão do clado formado por *Exaeretodon* e *Scalenodontoides* (HOPSON, 1985). O trabalho de Godefroit e Battail (1997) também foi um dos primeiros a utilizar a cladística em uma análise com 14 gêneros, utilizando apenas caracteres dos pós-caninos superiores, para tentar posicionar os gêneros recém descritos *Rosiera* e *Maubergia* (não considerados traversodontídeos na presente tese) dentro de Traversodontidae. Hopson e Kitching (2001) realizaram uma análise filogenética dos cinodontes em geral, incluindo traversodontídeos, recuperando pela primeira vez a dicotomia Probainognathia-Cynognathia; neste caso, Cynognathia compreenderia *Cynognathus crateronotus* mais o clado Gomphodontia, contendo *Diademodon tetragonus*, *Trirachodon berryi* e traversodontídeos (como parafiléticos) incluindo os tritylodontídeos (Figura 9A).

Flynn *et al.* (2000) apresentarem uma análise filogenética reduzida de alguns traversodontídeos, com seis táxons e 11 caracteres. A tendência, nos trabalhos subsequentes dedicados ao grupo, foi o incremento do tamanho das matrizes de dados. A análise de Abdala e Ribeiro (2003) contava com 13 táxons e 21 caracteres; a de Abdala, Neveling e Welman (2006), com 18 táxons e 43 caracteres; Gao *et al.* (2010) usaram 20 táxons e 50 caracteres; Sues e Hopson (2010), 20 táxons e 36 caracteres; Ranivoharimanana *et al.* (2011), 18 táxons e 44 caracteres; Kammerer *et al.* (2012), 23 táxons e 57 caracteres; Liu e Abdala (2014), 30 táxons e 77 caracteres; Melo, Abdala e Soares (2015), 30 táxons e 78 caracteres; Gaetano e Abdala (2015), 30 táxons e 90 caracteres; Melo, Martinelli e Soares (2017), 31

táxons e 78 caracteres; Pavanatto et al. (2018), 32 táxons e 78 caracteres; e Schmitt et al. (2019), 33 táxons e 78 caracteres. Estes trabalhos analisam prioritariamente as relações entre os gonfodontes, não se preocupando com o parentesco destes com os outros cinodontes, com algumas exceções (Figura 10).



**Figura 9.** Hipóteses alternativas das relações dos cinodontes. A, Traversodontidae parafilético, tritilodontídeos como gonfodontes (HOPSON; KITCHING, 2001), e B, Traversodontidae monofilético, tritilodontídeos mais estreitamente próximos dos mamíferos, no clado Probainognathia (LIU; OLSEN, 2010).

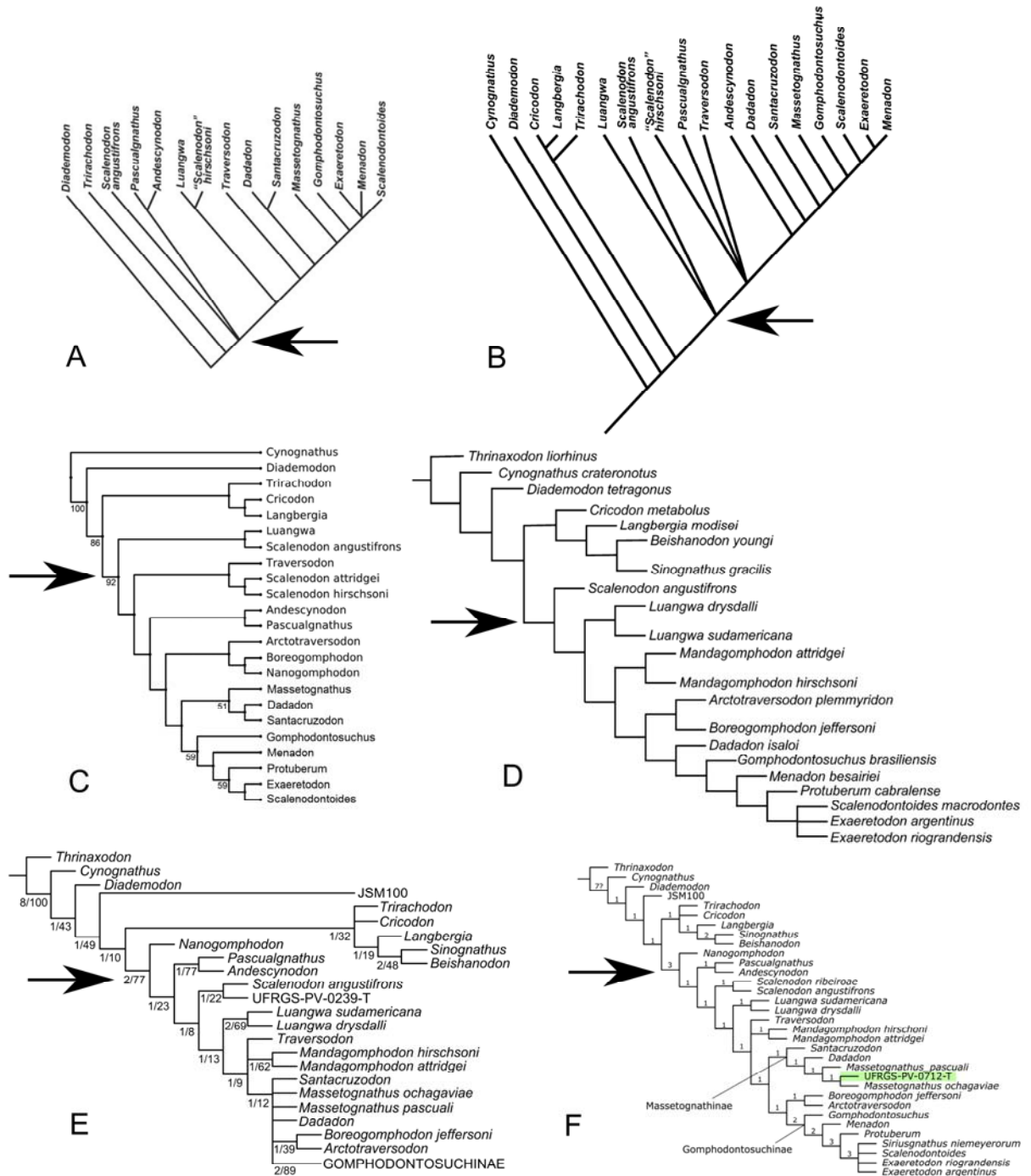
Nas análises citadas, a topologia dos táxons basais costuma ser mal resolvida, apesar dos traversodontídeos, em geral, serem monofiléticos em relação aos demais gonfodontes. Usualmente, o clado que aparece mais consistentemente é o composto por *Gomphodontosuchus*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*, *Menadon*, *Protuberum* e *Siriusgnathus* (e.g. REICHEL; SCHULTZ; SOARES, 2009, Fig. 16; KAMMERER et al., 2012, Fig. 13; LIU; ABDALA, 2014, Fig. 15.1; SCHMITT et al., 2019, Fig. 8), como havia sido proposto (para as espécies descritas na época) por Hopson (1985, Fig. 6). Kammerer et al. (2008) definiram este grupo como o clado mais inclusivo contendo *Gomphodontosuchus brasiliensis*, mas não *Massetognathus pascuali*, chamando-o de Gomphodontosuchinae (Figura 10C-D). Algumas análises também recuperam o clado composto por *Dadadon*, *Massetognathus* e *Santacruzodon* (e.g. RANIVOHARIMANANA et al., 2011, Fig. 6; KAMMERER et al., 2012, Fig. 13; SCHMITT et al., 2019, Fig. 8; Figura 10C-F), chamando-o Massetognathinae (*sensu* KAMMERER et al., 2012). Este foi definido como o clado mais inclusivo contendo *Massetognathus pascuali* mas não *Gomphodontosuchus brasiliensis*. Outras análises excluem *Dadadon* do clado (KAMMERER et al., 2008, Fig. 15; GAO et al., 2010, Fig. 7; SUES; HOPSON, 2010, Fig. 12 B; LIU; ABDALA, 2014, Fig. 15.1; Figura 10D).

Os traversodontídeos laurásicos (e.g. *Boreogomphodon*, *Nanogomphodon* e *Arctotraversodon*) tendem a se agrupar em um grupo monofilético (e.g. KAMMERER et al., 2012, Fig. 13; Figura 10C), sendo os únicos a possuírem os pós-caninos inferiores com três cúspides na crista transversa, mas algumas vezes *Nanogomphodon* assume uma posição fora desse clado, basal a todos os demais traversodontídeos, (e.g. LIU; ABDALA, 2014, Fig. 15,1; MELO; ABDALA; SOARES, 2015, Fig. 8), o que se deve à incompletude do material, um único pós-canino inferior (HOPSON; SUES, 2006).

Como mencionado anteriormente, as posições mais basais dentro da família são mais incertas quando comparadas a outros parentescos menos inclusivos. No entanto, com a exclusão de *Nanogomphodon*, o clado (*Pascualgnathus* + *Andescynodon*) frequentemente é encontrado como grupo-irmão de ((*Scalenodon angustifrons* + *Scalenodon ribeiroae*) + todos os outros traversodontídeos) (e.g. MELO; MARTINELLI; SOARES, 2017, Fig. 4; Artigo 1 da Tese, Figura 10E). Alternativamente, *Scalenodon* pode ser recuperado na base de Traversodontidae (LIU; ABDALA, 2014, Fig. 15.3; Figura 10D), ou dividindo essa posição com



Luangwa (KAMMERER et al., 2012, Fig. 13; Figura 10C) ou com *Pascualgnathus* e *Andescynodon* (GAETANO; ABDALA, 2015, Fig. 3).



**Figura 10.** Hipóteses filogenéticas das relações dos traversodontídeos. A, Abdala e Ribeiro (2003); B, Abdala, Neveling e Welman (2006); C, Kammerer et al. (2012); D, Liu e Abdala (2014); E, Melo, Martinelli e Soares (2017); F, Schmitt et al. (2019). Setas indicam base do clado Traversodontidae.



A posição dos traversodontídeos (e Gomphodontia como um todo) dentre os cinodontes varia relativamente pouco, com duas propostas mutuamente excludentes sendo mais aceitas. Uma delas, sugerida por Crompton e Ellenberger (1957), já mencionada, é de que os Tritylodontidae se originaram a partir dos traversodontídeos (Figura 9A), o que tornaria o grupo parafilético (normalmente referido como “traversodontes”). Outra consequência dessa proposta seria que a série de características de crânio e no esqueleto pós-craniano compartilhadas entre Tritylodontidae e Mammaliaformes devem ser interpretadas como convergentes (CROMPTON, 1972; HOPSON; KITCHING, 1972; HOPSON; BARGHUSEN, 1986; HOPSON; KITCHING, 2001; SUES; HOPSON, 2010; SIDOR; HOPSON, 2017). A proposta alternativa (KEMP, 1982), mais aceita hoje (HOFFMAN; ROWE, 2018; LUKIC-WALTHER et al., 2018; KALTHOFF et al., 2019), é que os traversodontídeos e tritylodontídeos seriam mais distantemente relacionados entre si, e as características compartilhadas entre os tritylodontídeos e os mamíferos realmente corresponderiam (na maioria) a sinapomorfias, sendo os dentes alargados transversalmente convergentes com os dos traversodontídeos (Figura 9B). De fato, esta hipótese tem recebido suporte nos trabalhos de Luo (1994), Abdala (2007) e Liu e Olsen (2010) e é a adotada nesse trabalho.

## 5.2.2. Aspectos Anatômicos

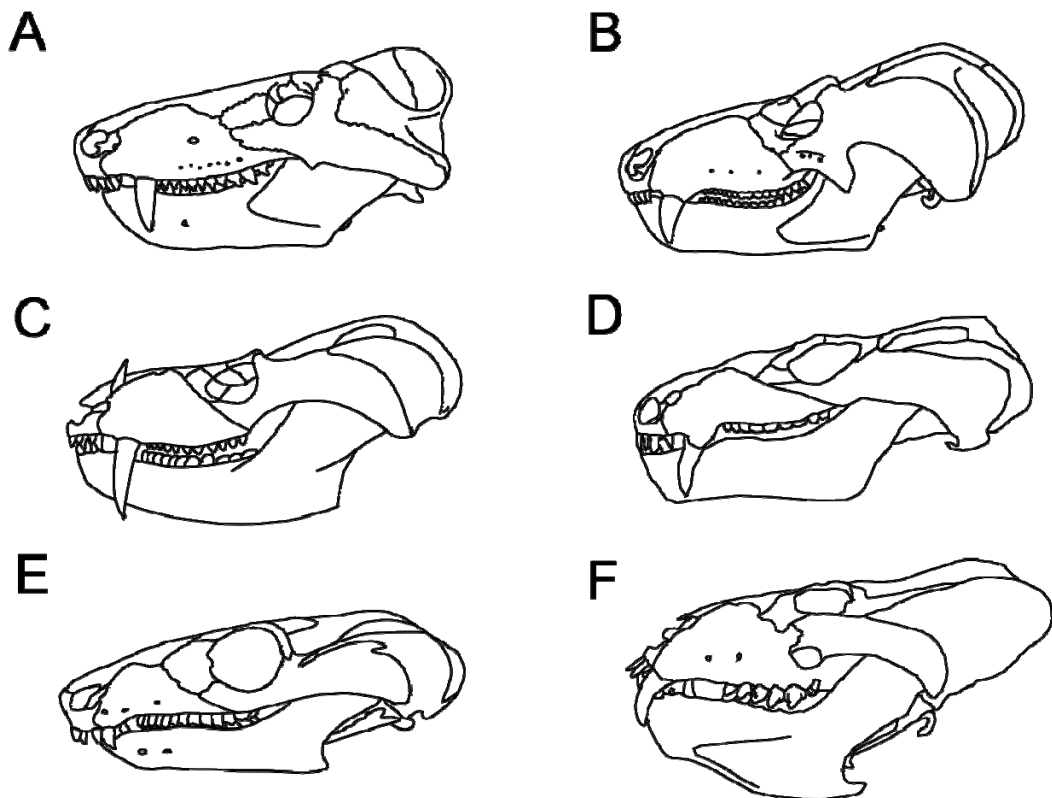
### 5.2.2.1. Crânio e Mandíbula

*Cynognathus crateronotus* (Figura 11A), o integrante mais basal de Cynognathia, e o único com dentição completamente sectorial, possui o crânio robusto e alto, de forma triangular em vista dorsal, com o arco zigomático também bastante alto e um processo suborbital do jugal projetado. A crista parietal também é alta, mas pouco extensa em função do tamanho reduzido da fenestra temporal, (Figura 6). O palato secundário se estende até aproximadamente a metade da fileira pós-canina. A mandíbula também é robusta e alta, com a sínfise fusionada e o processo coronoide bem desenvolvido, a fossa massetérica é ampla e avançada anteriormente. Como nos demais eucinodontes, os ossos pós-dentários já estão reduzidos a uma barra alojada no sulco pós-dentário do dentário (ABDALA, 1996; WYND et al., 2017). Nos gonfodontes basais, *Diademodon tetragonus* (Figura 11B) e triracodontídeos, as mesmas características se aplicam, a não ser no que diz

respeito à fenestra temporal, que é mais ampla, habitualmente com formato retangular, devido aos arcos zigomáticos paralelos, e terminando posteriormente com um recorte na junção entre o arco zigomático e a crista lambdoide (MARTINELLI; FUENTE; ABDALA, 2009).

Os traversodontídeos (Figura 11C-F) modificam pouco as características cranianas plesiomórficas dos gonfodontes mais basais, com exceção às da dentição. O crânio em si é em geral robusto e largo, com a crista sagital projetada; há uma plataforma maxilar lateral aos dentes maxilares. A mandíbula muitas vezes é alta, com grandes processos coronoide e angular, e fossa massetéica é ampla. Os traversodontídeos podem ser diferenciados dos demais gonfodontes pela ausência dos ectopterigoides, pelo contato entre epipterigoide e quadrado, e pela plataforma lateral do jugal (LIU; ABDALA, 2014).

É na dentição pós-canina que se encontram as maiores especializações e diferenças entre os traversodontídeos, e também entre todos os cinodontes.



**Figura 11.** Crânios e mandíbulas dos Cynognathia. A, *Cynognathus crateronotus* (HOPSON; KITCHING, 2001); B, *Diademodon tetragonus* (HOPSON; KITCHING, 2001); C, *Pascualgnathus polanskii* (MARTINELLI, 2010); D, *Andescynodon mendozensis* (LIU; POWELL, 2009); E, *Massetognathus pascuali* (ROMER, 1967); F, *Exaeretodon riograndensis* (modificado de ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002). Figuras sem escala.

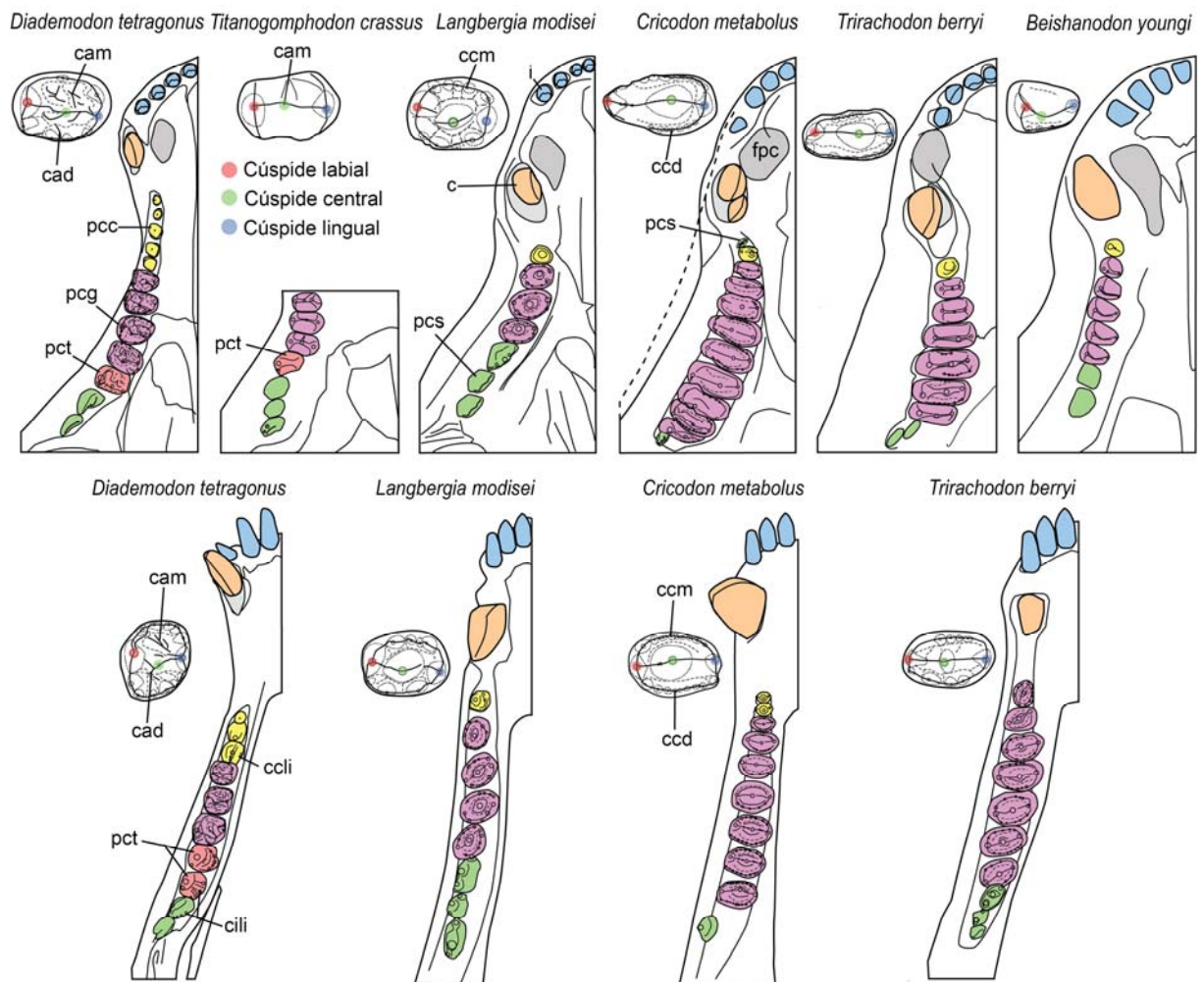
### 5.2.2.2. Dentição e oclusão

Pode-se traçar um paralelo entre as histórias evolutivas dos traversodontídeos e mamíferos, uma vez que, ao menos, parte do sucesso alcançado por esses grupos é atribuída ao seu complexo sistema oral de processamento dos alimentos, com dentes especializados para uma oclusão precisa, musculatura cefálica e estruturas cranianas condizentes (CROMPTON; JENKINS, 1968; CROMPTON, 1972; LAUTENSCHLAGER et al., 2017; MELO et al., 2019).

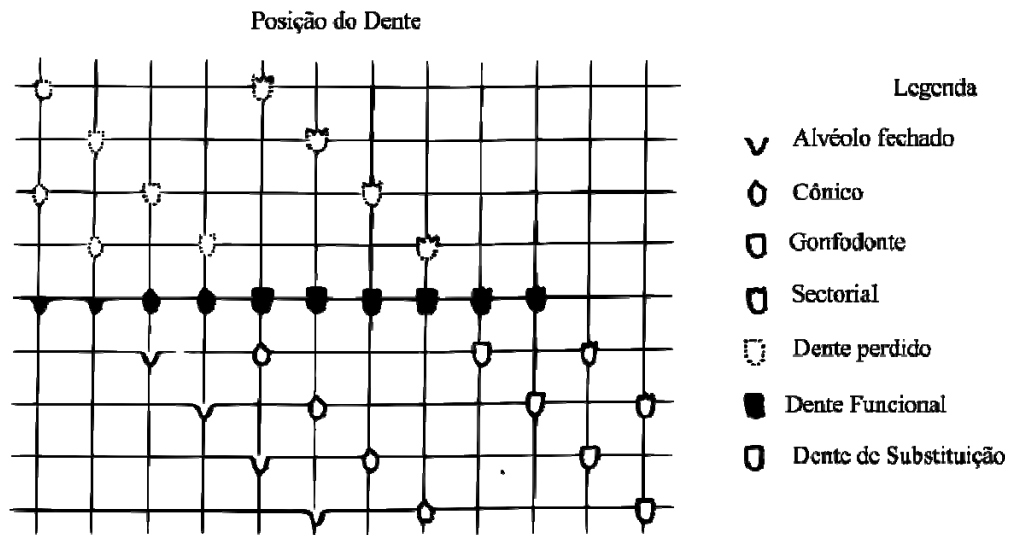
Os dentes pós-caninos do gonfodonte basal *Diademodon tetragonus*, contemporâneo de *Cynognathus crateronotus*, e de pós-crânio muitíssimo semelhante (BOTHÁ; CHINSAMY, 2000), possuíam uma morfologia mais complexa: variavam de cônicos anteriormente, passando por gonfodontes, depois transicionais (ou semi-gonfodontes) e, finalmente, sectoriais na extremidade posterior (SEELEY, 1894; CROMPTON, 1955; FOURIE, 1963; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). A morfologia delicada de cristas e cúspides das dentições gonfodontes inferior e superior era rapidamente obliterada por desgaste; sendo as cristas transversas, na região central dos dentes, as últimas a serem desgastadas (CROMPTON, 1972; GRINE, 1977). Previamente a este desgaste, as morfologias oclusais não eram complementares, impossibilitando uma oclusão perfeita (GRINE, 1977). Durante a mastigação (com movimento totalmente oral), os pós-caninos gonfodontes inferiores eram contidos pelas bacias oclusais dos dentes superiores, mais lábio-lingualmente expandidos (CROMPTON, 1972; GRINE, 1977) (Figura 12).

Como em outros cinodontes (e.g. *Thrinaxodon*, *Tritylodon*), e no mamaliaforme *Sinoconodon*, a fileira dentária de *Diademodon* sofria deslocamento posterior, conforme o animal crescia, através do fechamento dos alvéolos anteriores e adição de dentes posteriores (ABDALA; JASINOSKI; FERNANDEZ, 2013; MELO et al., 2019). Assim, a cada geração, os pós-caninos cônicos não eram substituídos; o pós-canino gonfodonte mais anterior era substituído por um cônico; os transicionais eram substituídos por gonfodontes; o sectorial mais anterior era substituído por um transicional; os sectoriais mais posteriores eram substituídos por outros sectoriais e novos dentes sectoriais erupcionavam em novos alvéolos na extremidade posterior (HOPSON, 1971; OSBORN, 1974; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). Esse tipo de substituição garantia que o tamanho dos dentes

umentasse junto com o crescimento do animal, mantendo-se a ordenação dos tipos, sem que os dentes gonfodonte fossem substituídos por outros gonfodonte, o que colocaria dentes desgastados em contato com dentes intactos, prejudicando uma oclusão precisa (FOURIE, 1963; ZIEGLER, 1969; HOPSON, 1971; CROMPTON, 1972). Outra consequência dessa forma de substituição é que os pós-caninos anteriores são sempre mais antigos, e desgastados, que os posteriores (SIDOR; HOPSON, 2017; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIÈRE, 2019) (Figura 13).



**Figura 12.** Dentição de gonfodonte diademodontídeos (*Diademodon* e *Titanogomphodon*) e triracodontídeos (*Langbergia*, *Cricodon*, *Trirachodon* e *Beishanodon*). Acima, dentição superior e pós-canino gonfodonte superior; abaixo, dentição inferior e pós-canino gonfodonte inferior. Legenda: c, canino (em laranja); cad, crista acessória distal; cam, crista acessória mesial; ccd, cúspules cingular distal; ccm, cúspules cingular mesial; fpc, fossa paracanina; i, incisivo (em azul); pcc, pós-canino cônico (em amarelo); pcg, pós-canino gonfodonte (em violeta); pcs, pós-canino sectorial (em verde); pct, pós-canino transicional (em vermelho). Modificado de Hendrickx, Abdala e Choiniere (2019). Figura sem escala.



**Figura 13.** Modelo de substituição simplificado em *Diademodon* segundo Grine (1977). As linhas verticais marcam posições dentárias dos pós-caninos e as linhas horizontais marcam os eventos de substituição dentária. Abaixo da dentição funcional estão os dentes que virão a erupcionar e os alvéolos que não receberão mais dentes, acima (quadrante superior à esquerda) estão os dentes que foram perdidos nos eventos anteriores.

Os Trirachodontidae possuíam dentes pós-caninos gonfodontes anteriores e sectoriais na parte posterior, mas, ao contrário de *Diademodon*, não havia uma zona de transição com dentes intermediários (CROMPTON, 1972; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIÈRE, 2016, 2019). Os dentes gonfodontes, tanto superiores quanto inferiores, em geral eram ovoides em vista oclusal, com três grandes cúspides na região central do dente, ligadas por uma crista transversa e múltiplas cúspides nos cíngulos mesiais e distais. O desgaste da crista transversa e dos cíngulos indica algum grau de oclusão (SIDOR; HOPSON, 2017), mas, mesmo nos dentes mais desgastados (os anteriores), as características da coroa não eram apagadas, contrastando com *Diademodon*, onde o próprio desgaste permitia a oclusão completa (CROMPTON, 1955; GRINE, 1977) (Figura 12). Novos dados sobre a substituição dentária dos triracodontídeos mostram que os dentes eram adicionados posteriormente, com os novos gonfodontes substituindo os pós-caninos sectoriais mais anteriores, mas também com pós-caninos gonfodontes substituindo gonfodontes em juvenis, e rápida sucessão de gerações de pós-caninos nas fases iniciais (HOPSON, 2005; ABDALA; NEVELING; WELMAN, 2006; SIDOR; HOPSON, 2017; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIÈRE, 2019).

Os traversodontídeos são os mais diversos dos Gomphodontia, com dentes sectoriais (quando presentes) apenas na fase juvenil, sendo estes totalmente

substituídos por dentes gonfodonte até a idade adulta, exceto pela reversão secundária em *Boreogomphodon* (SUES; HOPSON, 2010; LIU; ABDALA, 2014). Uma vez que não se conhece a série ontogênica completa da maioria das espécies, os dentes sectoriais juvenis foram reportados apenas em alguns táxons: *Andescynodon mendozensis* (= *Rusconiodon*) (GOÑI; ABDALA, 1989) e *Massetognathus pascuali* (LIU; SUES, 2010).

A dentição generalizada (mas nem sempre primitiva) em Traversodontidae envolve quatro incisivos superiores não procumbentes e três inferiores procumbentes, com margens ornamentadas ou não; caninos tão desenvolvidos quanto em outros cinodontes; pós-caninos superiores elipsoides a retangulares/trapezoidais, com a crista transversa posterior portando três cúspides, uma crista labial (também chamada sectorial) e uma bacia oclusal profunda; e pós-caninos inferiores quadrangulares com a crista transversa anterior portando duas cúspides e com uma crista posterior (*heel*) (ABDALA; RIBEIRO, 2003) (Figuras 14 a 17).

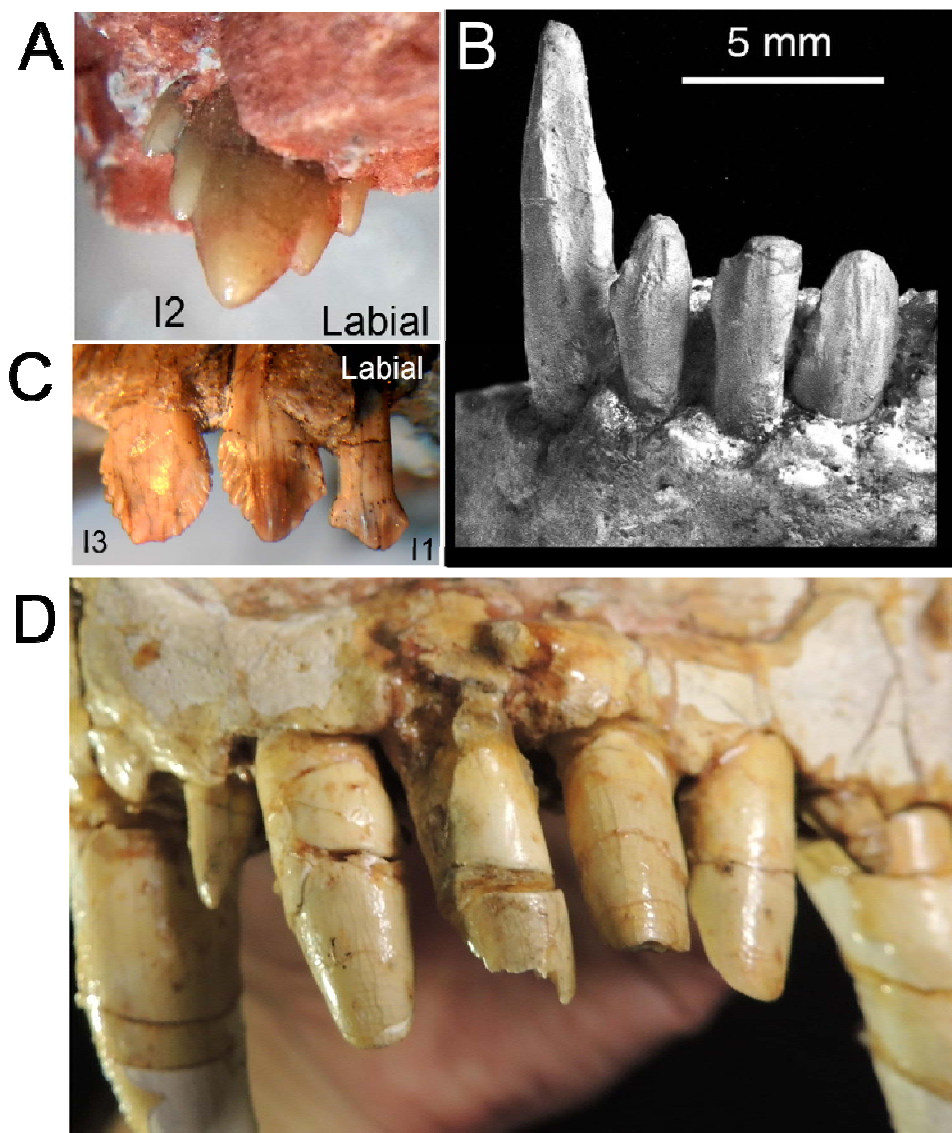
As homologias entre os pós-caninos de diademodontídeos, triracodontídeos e traversodontídeos não são bem estabelecidas (ABDALA; RIBEIRO, 2003; MARTINELLI, 2010; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). Em *Diademodon* e nos traversodontídeos, o desenvolvimento labiolingual dos pós-caninos parece ser resultado da expansão do cíngulo lingual, sendo as cúspides da borda labial homólogas às cúspides dos dentes sectoriais dos cinodontes mais primitivos (e.g. *Thrinaxodon*). Nos pós-caninos dos triracodontídeos, onde não há uma crista labial desenvolvida, as cúspides da crista transversa dos pós-caninos sectoriais são semelhantes às cúspides dos pós-caninos sectoriais posteriores. A expansão labiolingual seria, neste caso, resultado da rotação destes dentes, a exemplo do que ocorre em alguns ictidossauros/tritheledontídeos (e.g. *Pachygenelus*, *Tritheledon*, *Riograndia*; GOW, 1980; BONAPARTE; FERIGOLO; RIBEIRO, 2001), ou a origem seria homóloga à da dentição de *Diademodon* e a cúspide central da crista transversa seria o neomorfismo (HOPSON, 2005; HENDRICKX; ABDALA; CHOINIERE, 2019). A possibilidade de uma condição não homóloga entre os dentes pós-caninos de diferentes táxons pode ter implicações para a monofilia de Gomphodontia, com Trirachodontidae sendo agrupado aos probainognátios ao invés dos cinognátios (MARTINELLI, 2010).

Durante a história evolutiva dos traversodontídeos, do Triássico Médio (Anisiano) até o tardio (Noriano), as suas estruturas cranianas e dentárias (as partes mais conhecidas) sofreram algumas mudanças, ainda que o entendimento da evolução destes caracteres seja prejudicado pela falta de resolução filogenética na base do clado. Como mencionado, a condição primitiva em Traversodontidae é possuir quatro incisivos superiores, porém, a redução para três ocorre em alguns Gomphodontosuchinae (*Protuberum*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*) e, independentemente, em *Mandagomphodon* e *Pascualgnathus*. *Mandagomphodon hirschsoni* adicionalmente reduz o número de incisivos inferiores de três para apenas dois (não se conhece a mandíbula de *M. attridgei*). Algumas poucas formas desenvolvem incisivos superiores procumbentes (*Menadon*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides* e *Mandagomphodon hirschsoni*; LIU; ABDALA, 2014), mas a maioria possui algum grau de procumbência nos inferiores, o que nunca recebeu devida atenção na literatura e não é utilizado na sistemática (observação do autor). Os incisivos também aumentam em tamanho em alguns táxons (*Menadon*, *Protuberum*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*, *Arctotraversodon* e *Mandagomphodon hirschsoni*; FLYNN et al., 2000; LIU; ABDALA, 2014), mas, considerando que a maioria destas espécies é também de grande porte corporal (crânio com mais de 20 cm), e este caráter deveria ser definido em termos proporcionais, o que ainda não foi feito, essa característica talvez não seja válida.

Pouca atenção foi dada à ornamentação dos incisivos dos traversodontídeos até recentemente (ABDALA; RIBEIRO, 2003; MARTINELLI et al., 2014a, 2014b), quando se descobriu uma maior diversidade de formas presentes no grupo. As espécies mais basais (como *Pascualgnathus polanskii*, *Scalenodon angustifrons*) possuem, presumivelmente, incisivos simples de coroas cônicas (muitos não possuem incisivos descritos em detalhe ou bem preservados), enquanto os Gomphodontosuchinae e *Luangwa* possuem incisivos espatulados com coroas auto-afiantes, com bordas lisas ou levemente serrilhadas e portando esmalte apenas na face labial (BONAPARTE, 1962; KEMP, 1980b; MARTINELLI, 2010) (Figura 14D). Mais incomuns são os táxons que possuem incisivos cuspidados (MARTINELLI et al., 2014a), *Dadadon isaloi* (cúspules distais apenas), *Santacruzodon hopsoni* (poucas cúspides bem definidas em alguns espécimes, várias cúspules em outros), *Arctotraversodon plemmyridon* (muitas cúspides) e *Massetognathus pascuali* (múltiplas cúspules) (Figura 14A-C) (MARTINELLI et al., 2014b; ver Artigo 3 da



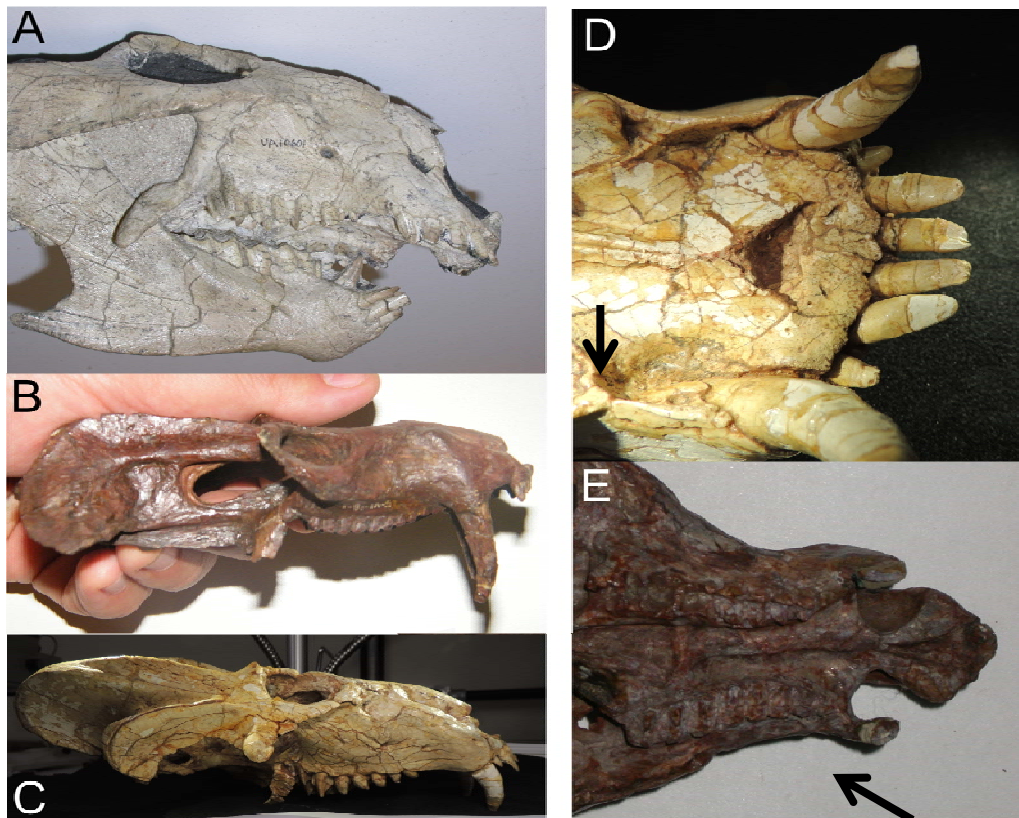
Tese). A presença de dentes cuspidados “em forma-de-folha” (*leaf-shaped* = lanceolados ou romboidais) lábio-lingualmente achatados, como os encontrados em *S. hopsoni*, *A. plemmyridon* e *M. pascuali* também são encontrados em arcossauromorfos (e.g. *Azendohsaurus*, ornitísquios e sauropodomorfos), pararrépteis (Pareiasauria), sinápsidos (e.g. Caseidae, Edaphosauridae, *Riograndia guaibensis*) e lepidossauros (Iguanidae) (SUES, 2000; BONAPARTE; FERIGOLO; RIBEIRO, 2001; FLYNN et al., 2010). Surpreendentemente, o neótipo de *Massetognathus ochagaviae* (MCP 3871 PV), do Rio Grande do Sul, não parece ter os incisivos cuspidados como na espécie argentina, e sim dentes cônicos mais simples (Martinelli com. pess.) (Figura 14).



**Figura 14.** Incisivos dos traversodontídeos. A, Incisivo superior cuspidado de *Santacruzodon hopsoni*, B, inferiores (i1-i3) de *Dadadon isaloi* e C, superiores de *Massetognathus pascuali*, D, Incisivos superiores espatulados com a borda lisa de *Exaeretodon riograndensis*. A e C de Martinelli et al. (2014a), B de Kammerer et al. (2012). Figuras A, C e D sem escala.



Os caninos sofrem relativamente poucas mudanças em relação ao padrão primitivo. À exceção de algumas formas com caninos hipertrofiados (*Pascualgnathus* e *Andescynodon*), a tendência de Gomphodontosuchinae é de reduzir o tamanho, principalmente, do canino superior; e em *Massetognathus pascuali*, ambos os caninos são reduzidos. Como em outros cinodontes, durante o fechamento da mandíbula, os caninos inferiores se alojam nas fossas para-caninas, no palato secundário. Essas fossas são descritas conforme sua posição em relação ao canino superior, o que está relacionado à presença ou ausência de um diastema entre este e os pós-caninos superiores: em posição ântero-medial nas formas mais basais; em posição medial na maioria dos traversodontídeos; e nos gonfodontosuquinos mais derivados (*Protuberum*, *Scalenodontoides*, *Exaeretodon*), em posição póstero-ventral (LIU; ABDALA, 2014) (Figura 15).

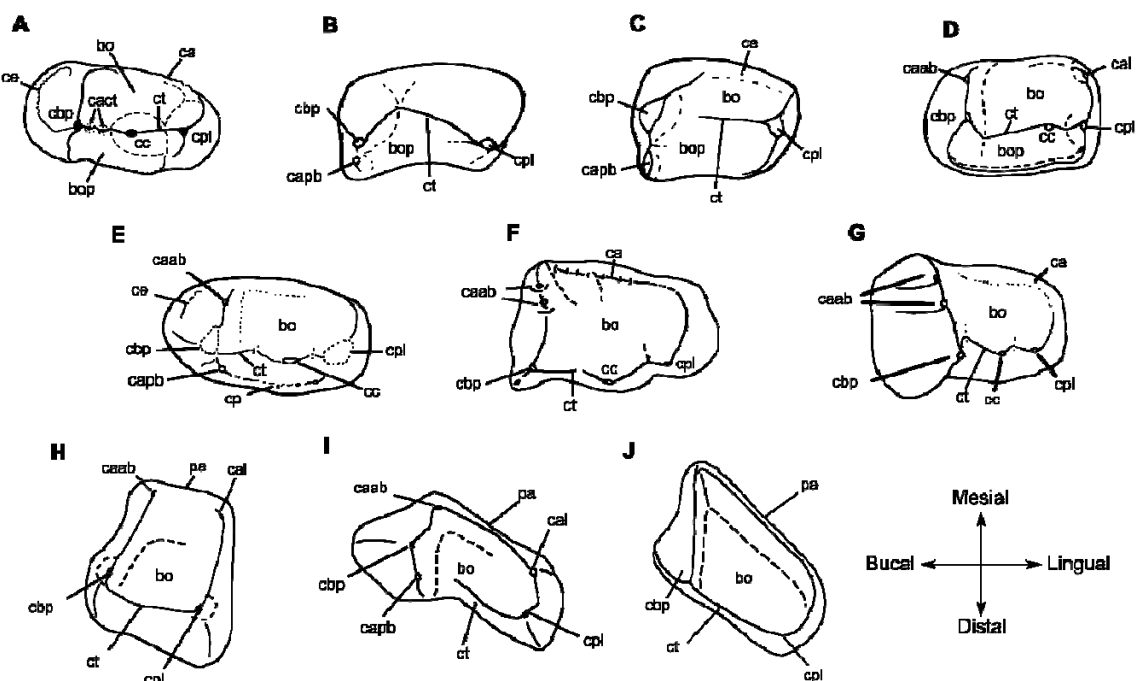


**Figura 15.** Caninos dos traversodontídeos em vista lateral: A, reduzidos, em *Menadon besairiei*; B, hipertrofiados, em *Pascualgnathus polanskii* e C, “normais”, em *Exaeretodon riograndensis*. Fossas paracaninas (setas): D, póstero-mediais aos caninos superiores, em *Exaeretodon riograndensis* e E, mediais aos caninos superiores, em *Andescynodon mendozensis* (“*Rusconiodon*”). Figuras sem escala. Fotos A, B e E cedidas por F. Abdala.

Outra explicação possível para esse câmbio de posição poderia ser uma mudança de estratégia na aquisição de alimentos, para uma alimentação menos

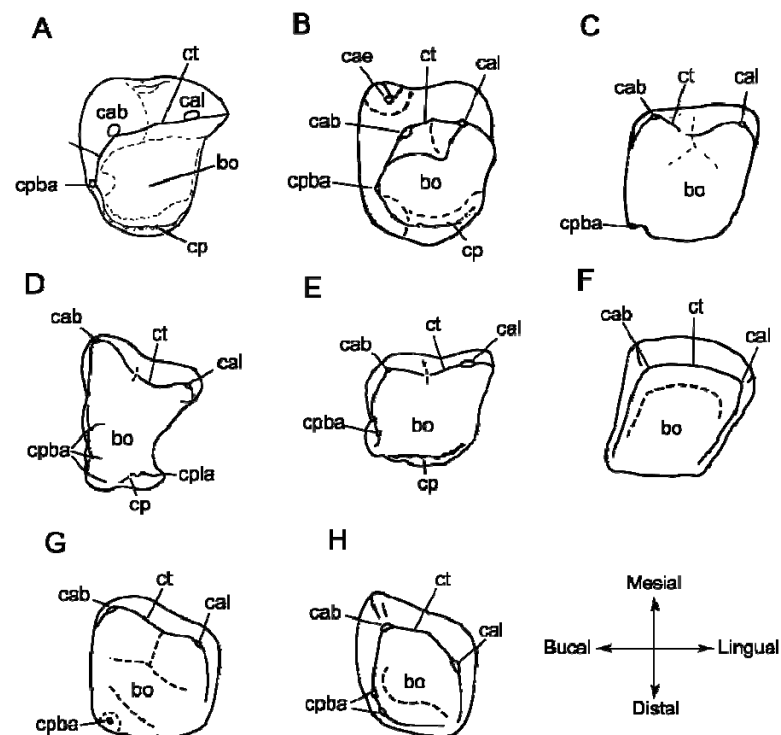
carnívora, com o canino inferior se tornando reduzido ou posicionado mais posteriormente por não ter mais funcionalidade na captura de presas).

Os pós-caninos, como seria de se esperar, foram os elementos que sofreram as maiores modificações durante a história do grupo. As formas mais basais normalmente possuem pós-caninos superiores mais elipsoides em vista oclusal (mas mais quadrangulares que os dos triracodontídeos), com pouco *shouldering* (*sensu* ROMER, 1967; a imbricação entre dentes da mesma fileira dentária), e com a presença da crista transversa central ou centro-posterior (*Scalenodon*, *Luangwa*). A maioria das formas subsequentes desenvolveu dentes com a crista transversa posterior, e em apenas duas espécies cristas anteriores evoluíram (*Andescynodon* e *Pascualgnathus*) (Figuras 16-17).



**Figura 16.** Pós-caninos superiores dos traversodontídeos. A, *Scalenodon angustifrons* (HOPSON, 2005); B, *Andescynodon mendozensis* (MARTINELLI, 2010); C, *Pascualgnathus polanskii* (MARTINELLI, 2010); D, *Mandagomphodon hirschsoni* (HOPSON, 2014); E, *Luangwa sudamericana* (ABDALA; SA-TEIXEIRA, 2004); F, *Massetognathus pascuali* (HOPSON, 1985); G, *Santacruzodon hopsoni* (ABDALA; RIBEIRO, 2003); H, *Menadon besairiei* (MELO; ABDALA; SOARES, 2015); I, *Exaeretodon argentinus* (HOPSON, 1985); J, *Gomphodontosuchus brasiliensis* (HOPSON, 1985); Legenda: bo, bacia oclusal; bop, bacia oclusal posterior; ca, cíngulo anterior; caab, cúspide acessória ântero-bucal; cact, cúspide acessória da crista transversa; cal, cúspide ântero-lingual; capb, cúspide acessória póstero-bucal; cbp, cúspide bucal principal; cc, cúspide central; ce, cíngulo externo; cp, cíngulo posterior; cpl, cúspide posterior labial; ct, crista transversa; pa, parede anterior. Figuras sem escala.

As cúspides sectoriais dos pós-caninos superiores podem aparecer em número de uma (*Scalenodon*), duas (*Pascualgnathus*, *L. drysdalli*, *Menadon*) ou três (*L. sudamericana*, *Santacruzodon*, *Dadadon*, *Massetognathus*, *Exaeretodon*, *Scalenodontoides*), nem sempre homólogas. Há também as cúspides da crista transversa, normalmente três, mas por vezes em número de duas (*Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Protuberum*, *Menadon*) e até quatro ou mais (três principais, mais acessórias; *L. drysdalli*, *Scalenodon*). Essa variação é complicada ainda pela presença de cíngulos (ântero-labial, anterior, posterior), angulação póstero-medial dos dentes posteriores, e variações de forma segundo a posição e o desgaste (LIU; ABDALA, 2014) (Figura 16).



**Figura 17.** Pós-caninos inferiores dos traversodontídeos. A, *Scalenodon angustifrons* (HOPSON, 2005); B, *Mandagomphodon hirschsoni* (HOPSON, 2014); C, *Luangwa sudamericana* (ABDALA; SA-TEIXEIRA, 2004); D, *Santacruzodon hopsoni* (ABDALA; RIBEIRO, 2003); E, *Massetognathus pascuali* (HOPSON, 1985); F, *Menadon besairiei* (MELO; ABDALA; SOARES, 2015); G, *Gomphodontosuchus brasiliensis* (HOPSON, 1985); H, *Exaeretodon argentinus* (HOPSON, 1985). Legenda: bo, bacia oclusal; cab, cúspide ântero-bucal; cae, cúspide anterior externa; cal, cúspide ântero-lingual; cp, cíngulo posterior; cpba, cúspide póstero-bucal acessória; cpla, cúspide póstero-labial acessória; ct, crista transversa. Figuras sem scala.

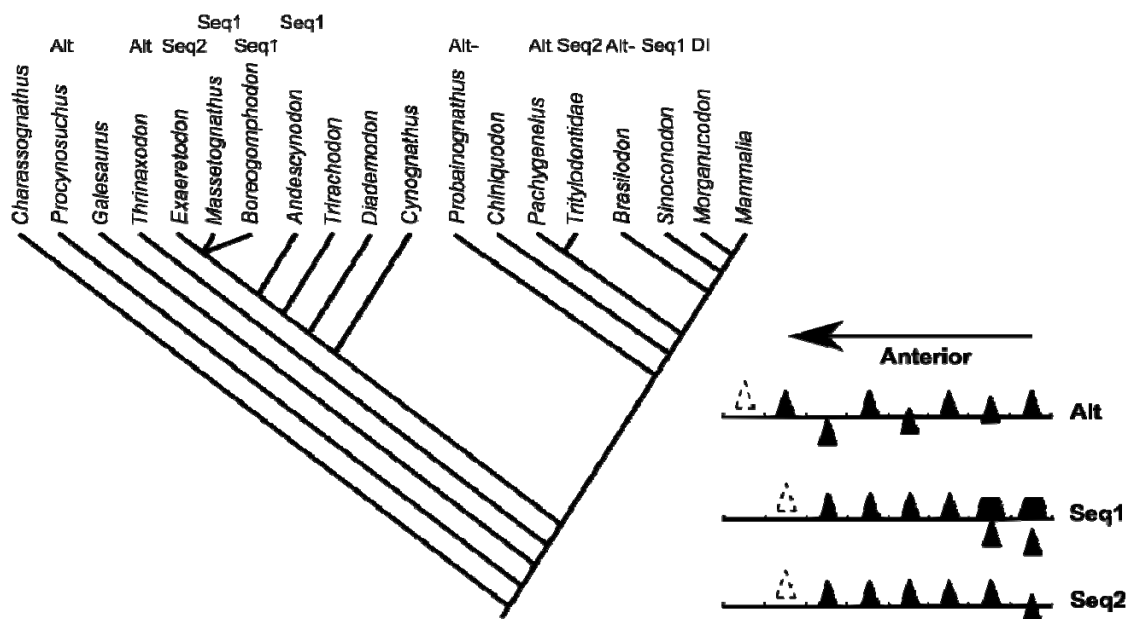
A dentição pós-canina inferior é mais conservativa. O formato em norma oclusal permanece quadrangular, e as duas cúspides na crista transversa (sempre anterior) estão presentes em quase todas as espécies, exceto em *Nanogomphodon*, *Boreogomphodon* e *Arctotraversodon*, que possuem três. Algumas espécies apresentam também cúspides anteriores cingulares, ou seja, fora da crista transversa (*Boreogomphodon*, *Nanogomphodon*, *Luangwa*, *Mandagomphodon hirschsoni*). Usualmente, os pós-caninos inferiores possuem uma crista sectorial que vai da cúspide labial da crista transversa à crista posterior, também chamada “heel”; tanto a crista sectorial quanto o “heel” podem possuir cúspides (e.g. *Dadadon*; KAMMERER et al., 2012). Mesmo nos dentes muito desgastados, a parte labial do dente (onde se localizava a crista sectorial) permanece mais alta que a lingual (Figura 17).

A substituição dentária em Traversodontidae é sequencial e contínua, semelhante à que ocorre em outros gonfodontes, onde os dentes são adicionados posteriormente (CROMPTON, 1955; MELO et al., 2019). Essa característica parece ser comum a quase todas as espécies, como indicado pela presença ubíqua de um pós-canino em erupção nas extremidades posteriores das fileiras dentárias e o desgaste mais acentuado anteriormente. As únicas exceções são *Menadon besairiei* e, possivelmente, *Gomphodontosuchus brasiliensis* (ver a seguir).

Como já mencionado, nas espécies que possuem pós-caninos sectoriais em algum momento da vida (*Massetognathus*, *Andescynodon*, *Boreogomphodon*), esses seriam substituídos por dentes gonfodontes, como observado em *Diademodon* (padrão Sequencial 1 de ABDALA; JASINOSKI; FERNANDEZ, 2013). Nos demais traversodontídeos, supõe-se, os pós-caninos gonfodontes nunca são substituídos, podendo ser perdidos anteriormente (padrão Sequencial 2 de ABDALA; JASINOSKI; FERNANDEZ, 2013). (Figura 18).

A perda dos pós-caninos mais antigos anteriormente, somada à erupção de novos dentes posteriormente, resultaria na migração posterior da fileira dentária e no aumento do diastema entre o canino e os pós-caninos durante o desenvolvimento, como ocorre em *Tritylodon* (JASINOSKI; CHINSAMY, 2012; HOFFMAN; ROWE, 2018). Nota-se, porém, que isso não ocorre nas espécies em que se tem uma série ontogenética minimamente conhecida (e.g. *Andescynodon*, *Massetognathus*, *Dadadon*, *Exaeretodon*, *Scalenodon*), nem são comuns diastemas longos em

indivíduos adultos (exceto nos gonfodontosuquinos *Protuberum*, *Exaeretodon* e *Scalenodontoides*, os quais possuem a fossa paracarina nesta posição). *Menadon* é uma provável exceção, por possuir pós-caninos anteriores muito pequenos e simples, que são perdidos após a erupção do último pós-canino e já estão ausentes na maioria dos espécimes (KAMMERER et al., 2008; MELO; ABDALA; SOARES, 2015; MELO et al., 2019; Artigo 2 da Tese) deixando um diastema na mesma posição, mesma com a fossa paracarina em posição mais anterior (medial ao canino superior).



**Figura 18.** Cladograma simplificado com os tipos de substituição dentária em cinodontes (ABDALA; JASINOSKI; FERNANDEZ, 2013). Legenda: Alt, substituição alternada; Alt-, substituição alternada, onde a substituição cessa durante a vida do animal; Di, difiodontia; Seq1, substituição sequencial, com substituição dos pós-caninos sectoriais e migração posterior da fileira dentária via erupção posterior e perda anterior; Seq2, migração posterior da fileira dentária, sem substituição dos pós-caninos.

Para manter o tamanho aproximado do diastema durante a ontogenia, como parece ocorrer, os dentes mais antigos não devem ser perdidos anteriormente, (como ocorre em *Massetognathus*; ABDALA; GIANNINI, 2000), ou o espaço deve ser preenchido pelo aumento sucessivo do tamanho dos caninos superiores (como acontece, em parte, com *Diademodon*; FOURIE, 1963), ou a fileira dentária inteira pode ser deslocada anteriormente ("*mesial drift*" sensu ENLOW; MCNAMARA, 1973) (reportado em *Exaeretodon* e *Boreogomphodon jeffersoni*; LIU; SUES, 2010) ou, mais provavelmente, uma combinação destes fatores. A chance de quebra acidental

aumenta com o tempo de uso e desgaste do dente, portanto, mesmo sem a queda “programada” (isto é, com reabsorção da raiz) dos pós-caninos mais antigos, os anteriores seriam mais propensos à perda, o que pode explicar a assimetria no número de dentes nos dois lados de um mesmo indivíduo.

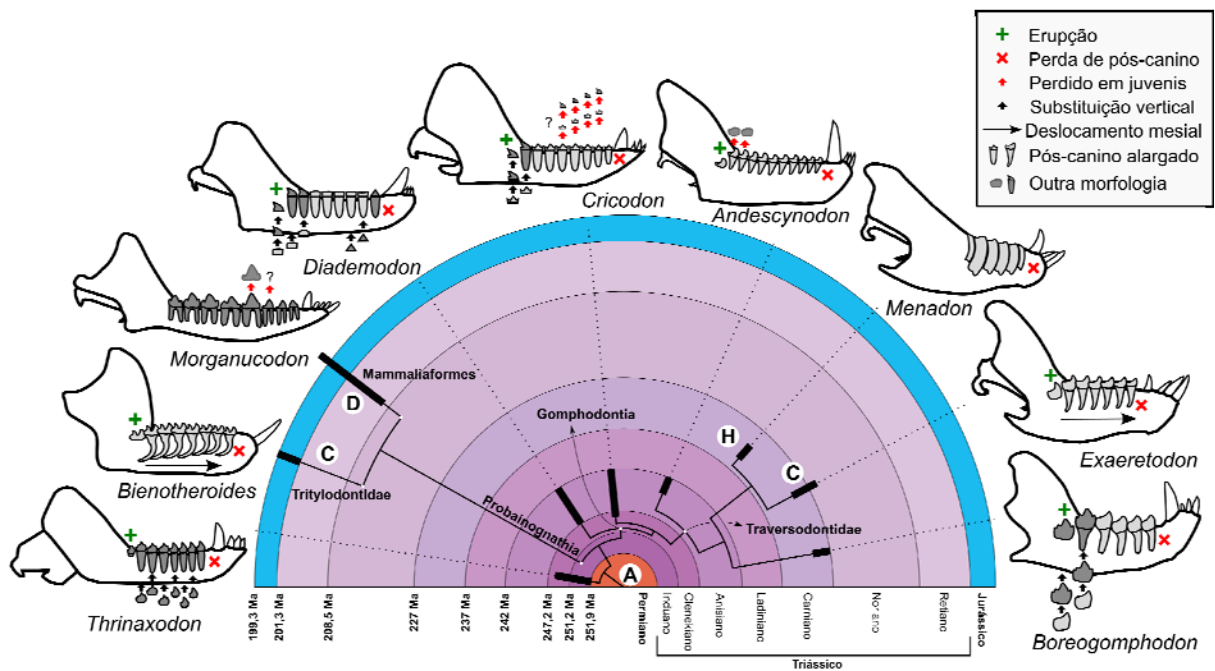
Em todas as espécies de traversodontídeos, os pós-caninos anteriores tendem a ser menores que os subsequentes (esse fato é melhor observado nos dentes maxilares). Porém, algumas possuem os dentes mais posteriores menores que os da região central, como *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Dadadon*, *Massetognathus*, *Mandagomphodon attridgei*, nos quais, por exemplo, o antepenúltimo pós-canino é o mais largo. Isso poderia ser devido ao tamanho absoluto dos dentes erupcionados aumentarem durante parte da ontogenia e depois diminuir gradativamente, refletindo a taxa de crescimento do animal no momento da erupção (BOTHABRINK; ABDALA; CHINSAMY, 2012; O’MEARA; ASHER, 2016; VEIGA; BOTHABRINK; SOARES, 2018)

No entanto, algumas espécies não mantêm muitos dos dentes anteriores, como é o caso de *Exaeretodon*, no qual a diferença de tamanho entre os primeiros pós-caninos e os últimos costuma ser pequena e a quantidade de dentes decresce com a idade do indivíduo (ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002; LIPARINI et al., 2013). Isso contrasta com outros táxons com ontogenias estudadas (*Scalenodon*, *Massetognathus*, *Dadadon*, *Santacruzodon* e *Andescynodon*), nos quais o número de pós-caninos tende a aumentar (ABDALA; GIANNINI, 2000; KAMMERER et al., 2012; Artigo 3 da Tese). Em juvenis e subadultos de *Exaeretodon riograndensis*, nota-se o aumento progressivo do tamanho dos pós-caninos no sentido posterior, enquanto que indivíduos adultos possuem fileiras de dentes praticamente de tamanho idêntico. Isso indica que *Exaeretodon* substituía seus dentes com maior frequência do que os demais traversodontídeos. Para tanto, os pós-caninos teriam que sofrer deslocamento (*drift*) mesial e serem descartados anteriormente, como indicado pelo remodelamento do osso alveolar e alvéolos anteriores vazios (ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002).

*Menadon besairiei* foge do padrão traversodontídeo por não apresentar sinais de substituição sequencial em nenhum espécime adulto conhecido e manter um número e formato dos dentes aproximadamente estável durante a ontogenia (KAMMERER et al., 2008; MELO; ABDALA; SOARES, 2015). Os pós-caninos

isolados e aqueles dentro de alvéolos não parecem possuir distinção entre raiz e coroa, por não apresentarem esmalte (o que também talvez ocorra em *Gomphodontosuchus*), indicando que são hipsodontes (MELO et al., 2019: Artigo 2 da Tese). Analisando a série ontogenética disponível, percebe-se que os pós-caninos são adicionados posteriormente em juvenis, com coroas com esmalte (nos inferiores), até que, em determinada idade, a substituição é completamente interrompida, sendo as coroas originais totalmente desgastadas durante a mastigação, e restando apenas resquícios do esmalte nos pós-caninos inferiores de alguns espécimes (Figura 19). A fim de manter o dente funcional, o desgaste é compensado pela formação e erupção prolongada dos pós-caninos, com a oclusão sendo realizada pela dentina e cimento, que previamente estava dentro do alvéolo (MELO et al., 2019). Em conjunto, essas evidências apontam para uma diversidade maior de estratégias de reposição dentária do que se supunha, com traversodontídeos que substituem ou não dentes sectoriais por gonfodontes, possuem ou não algum grau de hipsodontia, realizam ou não o deslocamento mesial da arcada dentária e perdem ou não os pós-caninos anteriormente (e.g. CHATTERJEE, 1982; GOÑI; ABDALA, 1989; LIU; SUES, 2010; ABDALA; JASINOSKI; FERNANDEZ, 2013; MELO et al., 2019).

A plasticidade anatômica dos traversodontídeos se deve, em parte, à implantação dentária do tipo gonfose, caracterizada pela presença de um ligamento periodontal ancorando o cimento dentário do dente ao osso alveolar, atualmente encontrada em mamíferos e crocodilianos (ZAHER; RIEPPEL, 1999; BERTIN et al., 2018). Recentemente descobriu-se que a gonfose está presente em todos os amniotas, ainda que de forma passageira, como uma fase da fixação dentária, depois da qual o ligamento pode mineralizar-se, anquilosando o dente ao osso (LEBLANC; REISZ, 2013; LEBLANC et al., 2017; LEBLANC; LAMOUREUX; CALDWELL, 2017). Dentre os sinápsidos, os cinodontes parecem ter gonfoses mais duradouras (LEBLANC et al., 2016, 2018), mas o único traversodontídeo amostrado até o momento foi *Menadon*, que não sofria anquilose, dada a hipsodontia da espécie (MELO et al., 2019). O tipo de substituição comum aos traversodontídeos (assim como a hipsodontia) indica a provável permanência da gonfose, necessária para os movimentos sofridos pelos pós-caninos (NANCI, 2012).



**Figura 19.** Cladograma simplificado com os tipos de substituição dentária em cinodontes, exemplificados por mandíbulas de indivíduos maduros. Legenda: A, substituição alternada; C, substituição horizontal contínua; D, difiodontia; H, hipsodontia. Modificado de Melo et al. (2019).

Os padrões mastigatórios foram estudados em relativamente poucos traversodontídeos: *Scalenodon*, *Mandagomphodon* e *Massetognathus* (CROMPTON, 1972; HOPSON, 2014); Luangwa (KEMP, 1980b); *Exaeretodon* (CHATTERJEE, 1982; GOÑI; GOIN, 1990; KUBO; YAMADA; KUBO, 2017); *Dadadon* (GOSWAMI et al., 2005; RANIVOHARIMANANA, 2012) e *Menadon* (RANIVOHARIMANANA, 2012). Esses trabalhos tiveram como enfoque principalmente facetas macroscópicas de desgaste (CROMPTON, 1972; KEMP, 1980b; CHATTERJEE, 1982; GOÑI; GOIN, 1990; HOPSON, 2014), análise de micro-desgaste (*microwear*, GOSWAMI et al., 2005; KUBO; YAMADA; KUBO, 2017) e anatomia funcional (KEMP, 1980b; RANIVOHARIMANANA, 2012)

Enquanto os gonfodontes basais possuíam uma oclusão principalmente ortal (GRINE, 1977; HOPSON, 2005), os traversodontídeos desenvolveram algum grau de movimento ântero-posterior (propalinia) (CROMPTON, 1972) e lingual (GOÑI; GOIN, 1990), o que também se reflete nas diferentes morfologias dentárias do clado.

Em um dos primeiros trabalhos sobre mastigação em cinodontes, Crompton (1972) nota que os pós-caninos inferiores de *Mandagomphodon hirschsoni* apresentam facetas de desgaste nas faces ântero-labial, pósterio-labial e nas partes

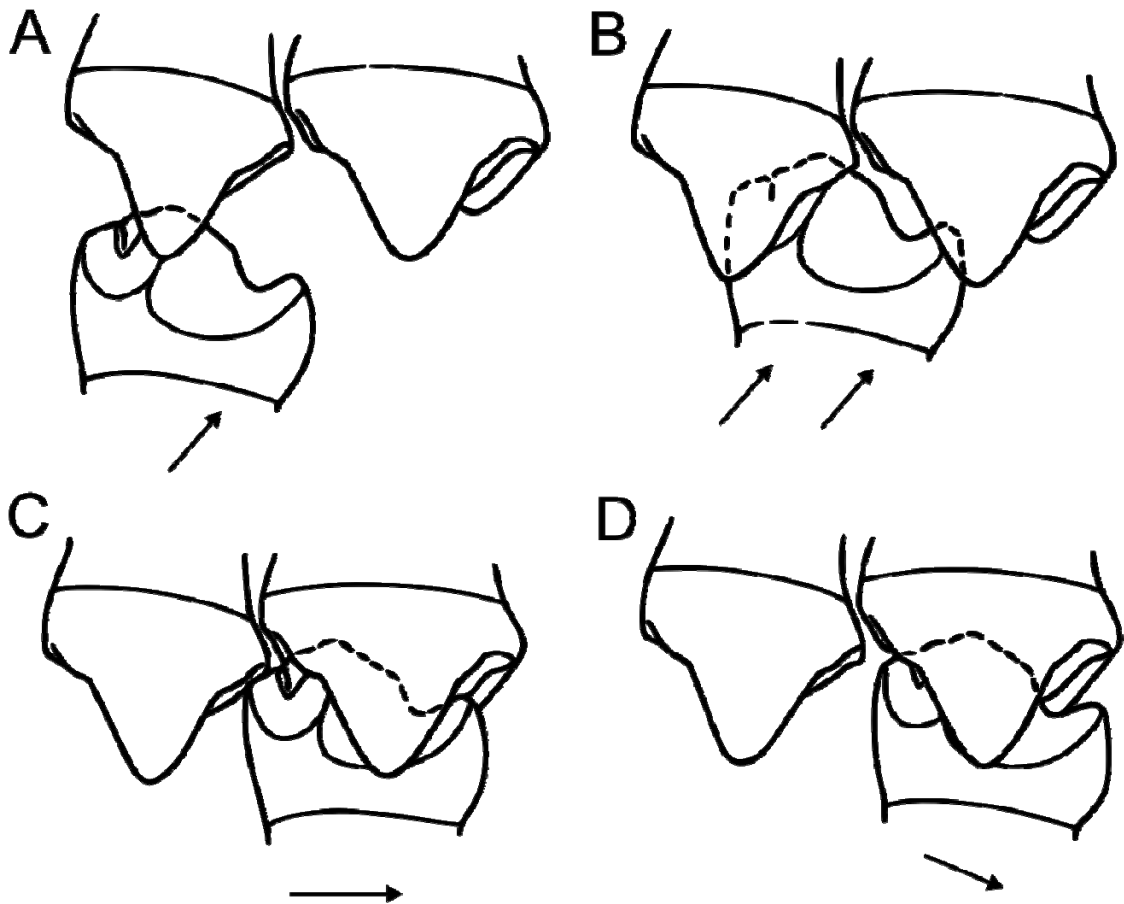


mais apicais das cúspides das cristas transversas; e nos pós-caninos superiores as facetas ocorriam na face interna da cúspide labial principal e na região posterior da crista transversa. A partir disso, se concluiu que, durante a oclusão, o pós-canino inferior iniciaria o movimento dorso-posterior no nível do pós-canino superior de posição anterior à sua própria, causando o atrito entre a superfície ântero-labial do dente inferior e a face interna da cúspide labial principal do superior. No final do movimento, as cúspides labial inferior e ântero-labial acessória (presente somente em *M. hirschsoni*) fariam contato com a parte posterior da crista transversa superior. Em *M. hirschsoni*, a faceta de desgaste no lado póstero-labial do pós-canino inferior sugere ainda a continuação do movimento em sentido posterior (até ficar contido na bacia oclusal do superior) e depois póstero-ventral, causando fricção com a face interna da cúspide labial principal do pós-canino superior posterior e da crista transversa inferior com a parte anterior da crista transversa superior (CROMPTON, 1972; HOPSON, 2014). Cabe notar que Crompton (1972) expressou dúvidas quanto ao movimento póstero-ventral, optando por um movimento ântero-dorsal, por não acreditar que a crista transversa inferior fosse "arrastada em um plano inclinado ventralmente", mas como discutido por Hopson (2014) e por Goswami et al. (2005), o movimento póstero-ventral é aqui considerado mais parcimonioso (Figura 20).

Os movimentos póstero-dorsal, e, depois, posterior, são inferidos para os demais traversodontídeos, incluindo *Scalenodon angustifrons*, *Mandagomphodon attridgei*, "*Scalenodon charigi*" e fragmentos de *Massetognathus* sp., sendo o padrão de desgaste do último considerado diferente do de *Massetognathus pascuali* por possuir facetas passando por cima da crista transversa superior, ao invés de na face posterior (CROMPTON, 1972). Essa observação foi feita através de uma porção indeterminada da fileira dentária, o que pode ter prejudicado as conclusões, devido a particularidades da mastigação dos traversodontídeos.

Kemp (1980b) concordou com o modelo de Crompton (1972) no que se refere à *Luangwa drysdalli*, ressaltando, entretanto, que o potencial para corte era limitado aos pós-caninos mais posteriores. Enquanto estes mantinham as coroas relativamente sem desgaste, as superfícies dos dentes anteriores eram tomadas por grandes facetas de desgaste, com pouca correspondência entre pós-caninos superiores e inferiores, onde a trituração do alimento no espaço entre as cristas transversas superiores e inferiores era favorecida pelo movimento posterior da

mandíbula. O autor também considerou que a anatomia funcional do crânio favorecia a movimentação póstero-dorsal da mandíbula.



**Figura 20.** Sequência dos movimentos oclusais pós-caninos de *Mandagomphodon hirschsoni* (HOPSON, 2014). A, o pós-canino inferior inicia o movimento dorso-posterior, causando o atrito entre a superfície ântero-labial do dente inferior e a face interna da cúspide labial principal do superior. B, no final do movimento dorso posterior, as cúspides labial inferior e ântero-labial acessória (presente somente em *M. hirschsoni*) fariam contato com a parte posterior da crista transversa superior. C, continuação do movimento em sentido posterior (até ficar contido na bacia oclusal do superior do dente posterior). D, movimento póstero-ventral, causando fricção da face póstero-labial do pós-canino inferior com a face interna da cúspide labial principal do pós-canino superior posterior, e da crista transversa inferior com a parte anterior da crista transversa superior. Figuras sem escala.

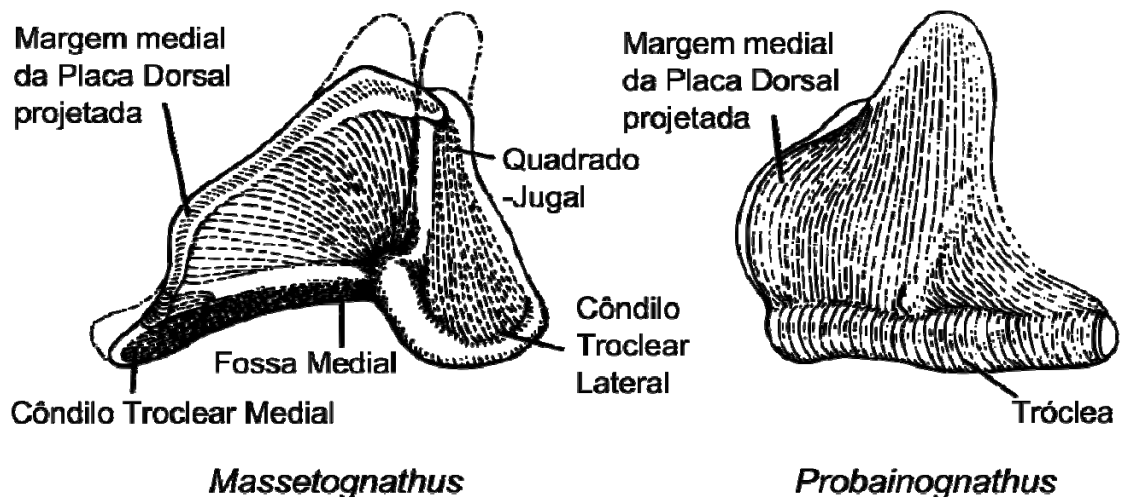
Um dos únicos trabalhos que avaliam as características microscópicas do desgaste dos traversodontídeos (GOSWAMI et al., 2005) foi realizado no cinodonte malgaxe *Dadadon isaloi* (FLYNN et al., 2000; RANIVOHARIMANANA et al., 2011). Os resultados apontam fortemente para o modelo acima, com a direção do microdesgaste predominantemente dorso-posterior e ântero-posterior (ou propalinal), enquanto não oferecem evidência para o movimento ântero-dorsal preferido por

Crompton (1972). Outros parâmetros do desgaste (poucos “*pits*” e comprimento pequeno e pouca consistência na orientação dos “*scratches*”) sugerem uma dieta com poucos elementos duros, como sementes e ossos, mas resistentes e fibrosos. É interessante que Ranivoharimanana (2012), utilizando uma análise de anatomia funcional, comparou os simpátricos *Menadon* e *Dadadon*, chegando à conclusão que *Menadon*, por exercer maior força durante a oclusão, provavelmente se alimentava de materiais mais resistentes que *Dadadon*.

As interpretações sobre a mastigação em *Exaeretodon* são conflitantes, apesar da quantidade de material craniano disponível. Chatterjee (1982) discute brevemente a adução mandibular com base em espécimes argentinos e traça conclusões semelhantes às de Crompton (1972): movimento póstero-dorsal e posterior da mandíbula; desgaste devido ao contato da crista transversa inferior com a superior e a bacia oclusal; e da face labial do pós-canino inferior com a face interna da crista sectorial do superior. Por outro lado, Goñi e Goin (1990), baseados nas facetas de desgaste dos pós-caninos superiores, defendem um movimento lingual dos pós-caninos inferiores após os movimentos póstero-dorsal e posterior. A proposta de Goñi e Goin (1990) apresenta um problema principal, a sínfise mandibular fusionada, comum a todos os gonfodontes, permite apenas a oclusão bilateral dos pós-caninos. Portanto, a não ser que a mandíbula seja capaz de sofrer uma deformação considerável (o que é improvável dada a robustez da estrutura), o movimento oclusal lingual em um dos lados acarretaria obrigatoriamente no movimento labial no lado contrário, o que não é observado. Recentemente, Kubo, Yamada e Kubo (2017) analisaram o microdesgaste dos pós-caninos de *Exaeretodon argentinus* através de métodos de imagem 2D e 3D, e não encontraram evidências de movimentos laterais na mastigação, reforçando o hipótese do movimento palinal.

O movimento propalinal estabelecido em Traversodontidae seria permitido pela articulação crânio-mandibular primitiva (quadrado-articular), que nas espécies estudadas da família apresenta certas diferenças com os outros cinodontes (LUO; CROMPTON, 1994). Em geral, a articulação quadrado-articular cinodontiana apresenta as superfícies articulares inversas à dos mamíferos, sendo que a parte craniana, o quadrado, apresenta uma tróclea (em oposição à fossa glenoide do esquamosal) e a parte mandibular, o articular e parte do supra-angular, forma uma fossa articular (ao contrário do côndilo mandibular do dentário dos mamíferos).

Comumente, os crânios de mamíferos carnívoros, que são capazes de movimentos praticamente ortais, possuem um processo pós-articular posterior à cavidade glenoide, a fim de restringir o movimento propalinal. Da mesma forma, nos cinodontes carnívoros/insetívoros (e.g. *Cynognathus*; *Probainognathus*; *Trucidocynodon*; e no mamaliaforme *Morganucodon*), a fossa articular forma um semicírculo e “abraça” a tróclea do quadrado, que tem formato cilíndrico em orientação transversal ao eixo do crânio (SEELEY, 1895; ROMER, 1970; KERMACK; MUSSETT; RIGNEY, 1981; OLIVEIRA; SOARES; SCHULTZ, 2010). Nos traversodontídeos (isto é, em *Massetognathus*, *Protuberum* e *Exaeretodon*), o quadrado não possui a tróclea propriamente dita, mas uma fossa medial e um côndilo troclear lateral formado em parte pelo quadrado-jugal, ambos orientados ântero-posteriormente (REICHEL; SCHULTZ; SOARES, 2009), e a fossa articular também é alongada ântero-posteriormente (LIPARINI et al., 2013), não limitando de forma alguma movimentos propalinalis (Figura 21). Apesar de haver sido sugerido na literatura que o quadrado seria móvel em relação ao esquamosal, como em outros cinodontes (ALLIN, 1975 para *Exaeretodon* contra BONAPARTE, 1962; contra CHATTERJEE, 1982; REICHEL; SCHULTZ; SOARES, 2009 para *Protuberum*; KEMP, 1980b para *Luangwa drysdalli*), isso não seria necessário para permitir o movimento ântero-posterior da mandíbula.



**Figura 21.** Quadrados esquerdos dos cinodontes *Massetognathus pascuali* e *Probainognathus jenseni* em vista anterior. (Modificado de LUO; CROMPTON, 1994).

A mastigação efetuada nos traversodontídeos é por vezes comparada à dos mamíferos com dentes tribosfênicos (CROMPTON, 1972), nos quais a combinação

de movimentos mandibulares e superfícies oclusais complexas criam planos de corte, perfuração e trituração entre os pós-caninos. Nestes mamíferos a direção dos movimentos oclusais tende a ser ortal, medial e unilateral, enquanto que nos traversodontídeos ela é ortal, posterior, e ocorre bilateralmente. Um paralelo interessante é mostrado por Hopson (2014), entre a espécie de primata atual *Saimiri sciureus* e *Mandagomphodon hirschsoni*, nos quais a oclusão parece ocorrer de forma similar: uma primeira fase de movimento dorso-posterior (dorso-medial no mamífero), com função cortante, causado pelo atrito entre cristas ou cúspides; e uma fase póstero-ventral (ou ventro-medial), com componente triturante, forçando o alimento entre as cristas transversas superior e inferior (ver também KAY; HIIEMAE, 1974).

Uma diferença fundamental entre os modelos de oclusão descritos acima é que o traversodontídeo executa a oclusão entre um dente inferior e dois superiores, enquanto o mamífero a realiza dente a dente (HOPSON, 2014). Isso tem consequências importantes devido às diferenças de substituição dentária dos dois grupos. A substituição sequencial dos traversodontídeos resulta, em geral, em dentes anteriores menores (mais velhos, erupcionados quando o animal era menor) e posteriores maiores e menos desgastados. A combinação desses fatores faz com que os pós-caninos dos traversodontídeos sejam mais eficientes em suas funções nas porções posteriores dos maxilares, onde também se concentram as maiores forças da adução mandibular (KEMP, 1980b). A extensão do movimento ântero-posterior deve ser bem ajustada para permitir os contatos precisos entre as cúspides destes dentes. O resultado para os dentes anteriores menores é a disrupção da oclusão precisa e a perda acentuada das características das coroas dentárias. As superfícies desses dentes costumam ser arredondadas e polidas, sem facetas definidas de desgaste, indicando que perderam a função cortante e desempenham apenas papel de trituração com contato apenas dente-alimento-dente, semelhante a um pilão e almofariz (HOPSON, 2014).

As especializações microestruturais do esmalte dos traversodontídeos são pouco conhecidas (ABDALA; MALABARBA, 2007). As espécies amostradas (*Massetognathus pascuali*, *Boreogomphodon* e *Exaeretodon riograndensis* e *E. argentinus*) parecem possuir o “Esmalte Colunar Sinápsido” (*Synapsid Columnar Enamel*), como a maioria dos cinodontes e sinápsidos em geral (STERN; CROMPTON, 1995; SANDER, 1997; ABDALA; MALABARBA, 2007). Este tipo de

esmalte aprismático é caracterizado pela presença de estruturas de comprimento variável, poligonais transversalmente, por vezes com limites pouco visíveis, de cristalitos de esmalte divergentes, chamadas “unidades de divergência colunar” (*columnar divergence units*; SANDER, 1997, 2000). Nestes trabalhos, deu-se atenção primariamente ao esmalte, enquanto a microestrutura dos outros tecidos dentários foi pouco explorada. Melo et al. (2019; Artigo 2 da Tese) descreveu os incomuns pós-caninos hipsodontes de *Menadon besairiei*, cujo esmalte era rapidamente perdido para o desgaste. Nesta espécie, a dentina apresenta camadas definidas (interna e externa), com diferenças microestruturais de calcificação, visíveis tanto a olho nu, quanto em microscopia eletrônica de varredura e óptica. O cimento dentário, cuja função é a fixação do dente ao alvéolo, está presente até as extremidades das cúspides, preservando Fibras de Sharpey (pontos de ancoragem do ligamento periodontal) e numerosas lacunas de células do cimento (cementócitos). Além disso, tanto a dentina quanto o cimento apresentam linhas incrementais, registrando a mineralização periódica desses tecidos (MELO et al., 2019; Artigo 2 da Tese).

O corpo de conhecimento sobre a anatomia dentária dos cinodontes gonfodontes sugere um aumento sucessivo da durabilidade funcional da dentição, o que está fortemente relacionado à herbivoria. Segundo Janis e Fortelius (1988), há duas formas principais de se alcançar esse objetivo: (1) aumentar a resistência ao desgaste do tecido dental (como vimos, não há evidência dessas especializações; BOTHA; LEE-THORP; SPONHEIMER, 2004) e (2) aumentar a quantidade deste tecido, sendo aumentados o número, o tamanho e/ou a altura dos dentes.

A dieta herbívora, além de ser mais abrasiva do que a carnívora, ainda requer um processamento maior para disponibilizar os nutrientes, através da quebra das paredes celulares e pela digestão da própria celulose, a qual só ocorre na presença de endossimbiontes especializados, mesmo assim requerendo um maior tempo no trato digestivo do que alimento animal. Diferentes partes dos vegetais podem possuir diferentes propriedades no que diz respeito à facilidade de digestão: alguns frutos e néctar precisam de menos processamento que sementes e raízes, enquanto que folhas e ramos são pouco nutritivos e precisam ser mecanicamente muito reduzidos (JANIS; FORTELIUS, 1988).

Muitas vezes, os gonfodontes são classificados como herbívoros/onívoros (GRINE, 1977; GOÑI; ABDALA, 1989; ABDALA; NEVELING; WELMAN, 2006), e os sinais morfológicos para o reconhecimento de espécies onívoras não são muito claros, talvez porque as adaptações para uma dieta herbívora (dentes alargados, musculatura adutora desenvolvida, aumento de durabilidade dentária) não muito abrasiva não impeçam o consumo de matéria animal (HERREL; VANHOOYDONCK; VAN DAMME, 2004; REISZ, 2006). Ainda, a presença de dentes sectoriais junto com os gonfodontes, e da complicada substituição dentária necessária para manter esse arranjo (vide *Diademodon*), podem ser considerados como evidências da importância destas diferentes fontes de alimentos para diademodontídeos, triracodontídeos e alguns traversodontídeos, como ocorre em muitos generalistas (MATTSON, 1998). Em traversodontídeos, sabe-se que os dentes sectoriais ocorrem em juvenis, assinalando uma possível mudança de dieta, de mais faunívora na juventude e menos na idade adulta, como observado em alguns lagartos (e.g. POUGH, 1973; BALLINGER; NEWLIN; NEWLIN, 1977; FIALHO; ROCHA; VRCIBRADIC, 2000).

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F. Redescrición del cráneo y reconsideración de la validez de *Cynognathus minor* (eucynodontia-cynognathidae) del triásico inferior de Mendoza. **Ameghiniana**, v. 33, p. 115–126, 1996.

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

ABDALA, F. et al. Strengthening Western Gondwanan correlations: A Brazilian Dicyodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. **Gondwana Research**, v. 23, n. 3, p. 1151–1162, 2013.

ABDALA, F.; BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. June, p. 313–325, 8 jul. 2002.

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, 25 set. 2000.

ABDALA, F.; JASINOSKI, S. C.; FERNANDEZ, V. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 6, p. 1408–1431, nov. 2013.

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

ABDALA, F.; NEVELING, J.; WELMAN, J. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationships of Gondwanan gomphodonts. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 147, n. 3, p. 383–413, jul. 2006.

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



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, fev. 2010.

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 Fur Geologie Und Palaontologie-Monatshefte**, v. 2001, n. 11, p. 669–687, 2001.

ABDALA, F.; SA-TEIXEIRA, A. M. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. **Palaeontologia Africana**, v. 40, p. 11–22, 2004.

ABDALA, F.; SMITH, R. M. H. R. 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, 12 set. 2009.

ALLIN, E. Evolution of the mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, 1975.

ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 1980, **Anais...SBGeo Camboriú**, 1980.

ANGIELCZYK, K. D.; SCHMITZ, L. Nocturnality in synapsids predates the origin of mammals by over 100 million years. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1793, p. 20141642, 22 out. 2014.

BALLINGER, R. E.; NEWLIN, M. E.; NEWLIN, S. J. Age-specific shift in the diet of the crevice spiny lizard, *Sceloporus poinsetti* in southwestern New Mexico. **American Midland Naturalist**, v. 97, n. 2, p. 482–484, 1977.

BANDYOPADHYAY, S.; SENGUPTA, D. P. Middle Triassic vertebrates of India. **Journal of African Earth Sciences**, v. 29, n. 1, p. 233–241, 1999.

BARBERENA, M. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, v. 14, n. 14, p. 181–195, 1981.

BARBERENA, M. C. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. **Pesquisas**, v. 7, p. 111–129, 1977.

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

BATTAIL, B. Late Triassic traversodontids (Synapsida: Cynodontia) in southern Africa. **Palaeontologia Africana**, v. 41, p. 67–80, 2005.

BENOIT, J. et al. The Sixth Sense in Mammalian Forerunners: Variability of the Parietal Foramen and the Evolution of the Pineal Eye in South African Permo-Triassic Eutheriodont Therapsids. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 61, n. 4, p. 777–789, mar. 2016.

BENSON, R. B. J. Interrelationships of basal synapsids: cranial and postcranial morphological partitions suggest different topologies. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 10, n. 4, p. 601–624, dez. 2012.

BERTIN, T. J. C. et al. Current Perspectives on Tooth Implantation, Attachment, and Replacement in Amniota. **Frontiers in Physiology**, v. 9, 21 nov. 2018.

BININDA-EMONDS, O. R. P. et al. The delayed rise of present-day mammals. **Nature**, v. 446, n. 7135, p. 507–512, 29 mar. 2007.

BLOB, R. W. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. **Paleobiology**, v. 27, n. 1, p. 14–38, 2001.

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

BONAPARTE, J. F. Descripción del esqueleto postcraniano de *Exaeretodon* (Cynodontia-Traversodontidae). **Acta Geológica Lilloana**, v. 4, p. 5–52, 1963.

BONAPARTE, J. F. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. **Breviora**, v. 251, p. 1–13, 1966a.

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

BONAPARTE, J. F. et al. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de paleontologia**, v. 5, n. 1, p. 5–27, 2003.

BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 44, n. 4, p. 623–635,

2001.

BONAPARTE, J. F.; SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of Southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. ... **Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. New ...**, 2006.

BORSA, G. N. O.; MIZUSAKI, A. M. P.; MENEGAT, R. The Triassic belt preserved in Arroio Moirão Graben, southernmost Brazil: Depositional system, sequence stratigraphy and tectonics. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 77, p. 123–140, ago. 2017.

BORTOLUZZI, C. A. Contribuição à Geologia da Região de Santa Maria Rio Grande do Sul Brasil. **Pesquisas em Geociências**, v. 4, n. 4, p. 7, 31 dez. 1974.

BOTHA-BRINK, J. et al. Breeding young as a survival strategy during Earth's greatest mass extinction. **Scientific Reports**, v. 6, p. 24053, 2016.

BOTHA-BRINK, J.; ABDALA, F.; CHINSAMY, A. The radiation and osteohistology of nonmammaliaform cynodonts. In: **Forerunners of mammals: Radiation, histology, biology**. [s.l.] Indiana University Press Bloomington, 2012. p. 223–246.

BOTHA, J.; ABDALA, F.; SMITH, R. M. H. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 147, p. 477–492, 2007.

BOTHA, J.; CHINSAMY, A. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 4, p. 705–711, 2000.

BOTHA, J.; LEE-THORP, J.; SPONHEIMER, M. An examination of triassic cynodont tooth enamel chemistry using fourier transform infrared spectroscopy. **Calcified tissue international**, v. 74, n. 2, p. 162–9, fev. 2004.

BOTHA, J.; SMITH, R. M. H. Rapid vertebrate recuperation in the Karoo Basin of South Africa following the end-Permian extinction. **Journal of African Earth Sciences**, v. 45, n. 4–5, p. 502–514, 2006.

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

BROCKLEHURST, N.; KAMMERER, C. F.; FRÖBISCH, J. The early evolution of synapsids, and the influence of sampling on their fossil record. **Paleobiology**, v. 39, n. 3, p. 470–490, maio 2013.

BUTLER, E. et al. Postcranial morphology of the Early Triassic epicynodont *Galesaurus planiceps* (Owen) from the Karoo Basin, South Africa. **Papers in Palaeontology**, v. 5, n. 1, p. 1–32, 7 jun. 2019.

CÉSARI, S. N.; COLOMBI, C. Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: paleoecological and paleogeographic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 449, p. 365–384, 2016.

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

COHEN, K. M. et al. The ICS international chronostratigraphic chart. **Episodes**, v. 36, n. 3, p. 199–204, 2013.

CROMPTON, A. W. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 125, p. 617–669, 20 ago. 1955.

CROMPTON, A. W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. **Bulletin of the British Museum of Natural History - Geology**, v. 21, n. 2, p. 29–71, 1972.

CROMPTON, A. W. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals. **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**, p. 55–75, 1995.

CROMPTON, A. W.; ELLENBERGER, F. On a new cynodont from the Molteno Beds and the origin of the tritylodontids. **Annals of the South African Museum**, v. 44, n. 1, p. 1–14, 1957.

CROMPTON, A. W.; JENKINS, F. A. Molar occlusion in Late Triassic mammals. **Biological Reviews**, v. 43, n. 4, p. 427–458, 1968.

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

CUI, G. H.; SUN, A. L. Postcanine root-system in tritylodonts. **Vertebrata Palasiatica**, v. 25, n. 4, p. 245, 1987.

ENLOW, D. H.; MCNAMARA, J. A. J. Varieties of in vivo tooth movements. **The Angle Orthodontist**, v. 43, n. 2, p. 216–217, 1973.

EZCURRA, M. D. Biogeography of Triassic tetrapods: evidence for provincialism and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1693, p. 2547–2552, 22 ago. 2010.

EZCURRA, M. D. et al. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. **Nature ecology & evolution**, v. 1, p. 1477, 2017.

EZCURRA, M. D.; DESOJO, J. B.; RAUHUT, O. W. M. Redescription and Phylogenetic Relationships of the Proterochampsid *Rhadinosuchus gracilis* (Diapsida: Archosauriformes) from the Early Late Triassic of Southern Brazil. **Ameghiniana**, v. 52, n. 4, p. 391–417, ago. 2015.

FACCINI, U. F. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais**. 1989. Dissertação de Mestrado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.

FIALHO, R. F.; ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus*: ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet. **Journal of Herpetology**, v. 34, n. 2, p. 325–330, 2000.

FLYNN, J. J. et al. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 3, p. 422–427, 25 set. 2000.

FLYNN, J. J. et al. A new species of Azendohsaurus (Diapsida: Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. **Palaeontology**, v. 53, n. 3, p. 669–688, maio 2010.

FOURIE, S. Tooth replacement in the gomphodont cynodont, *Diademodon*. **South African Journal of Science**, v. 59, p. 211–213, 1963.

FURIN, S. et al. 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**, v. 34, n. 12, p. 1009–1012, 1 dez. 2006.

GAETANO, L. C.; ABDALA, F. The Stapes of Gomphodont Cynodonts: Insights into the Middle Ear Structure of Non-Mammaliaform Cynodonts. **PloS one**, v. 10, n. 7, p. e0131174, 2015.

GAETANO, L. C.; ABDALA, F.; GOVENDER, R. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaevus* from southern Africa. **Ameghiniana**, v. 54,

n. 1, p. 1–36, 2017.

GAETANO, L. C.; MOCKE, H.; ABDALA, F. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 38, n. 3, p. e1451872, 4 maio 2018.

GAO, K. et al. nonmammalian eucynodont (Synapsida: Therapsida) from the Triassic of northern Gansu Province, China, and its biostratigraphic and biogeographic implications. **American Museum Novitates**, n. 3685, 2010.

GODEFROIT, P. New traversodontid (Therapsida: Cynodontia) teeth from the Upper Triassic of Habay-la-Vieille (southern Belgium). **Paläontologische Zeitschrift**, v. 73, p. 385–394, 1999.

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

GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, n. 3, p. 221–238, 2016.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774–786, out. 2008.

GOÑI, R.; ABDALA, F. Consideraciones sobre la morfología craneodentaria de *Rusconiodon mignonei* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae): diagnosis, afinidades y variaciones ontogenéticas. **Ameghiniana**, v. 25, n. 3, p. 237–244, 1989.

GOÑI, R.; GOIN, F. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico Argentino: II. *Exaeretodon frenguelli* Cabrera (Traversodontidae). **Ameghiniana**, v. 27, n. 3–4, p. 327–336, 1990.

GOSWAMI, A. et al. Dental microwear in Triassic amniotes: implications for paleoecology and masticatory mechanics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 2, p. 320–329, 2005.

GOW, C. E. The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 208, n. 1173, p. 461–481, 1980.

GRADSTEIN, F. M. et al. **The geologic time scale 2012**. [s.l.] Elsevier, 2012.

GRINE, F. E. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont

cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologia Africana**, v. 20, p. 123–135, 1977.

GROSSNICKLE, D. M.; SMITH, S. M.; WILSON, G. P. Untangling the Multiple Ecological Radiations of Early Mammals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 34, n. 10, p. 936–949, out. 2019.

HAMMER, W. R. New therapsids from the upper Fremouw Formation (Triassic) of Antarctica. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, n. 1, p. 105–112, 1995.

HANCOX, P. J. et al. **A threefold subdivision of the Cynognathus Assemblage Zone (Beaufort Group, South-Africa) and its paleogeographic implications** *South African Journal of Science* BUREAU SCIENTIFIC PUBL PO BOX 1758, PRETORIA 0001, SOUTH AFRICA, , 1995. .

HENDRICKX, C.; ABDALA, F.; CHOINIÈRE, J. Postcanine microstructure in *Cricodon metabolus*, a Middle Triassic gomphodont cynodont from south-eastern Africa. **Palaeontology**, v. 59, n. 6, p. 851–861, 2016.

HENDRICKX, C.; ABDALA, F.; CHOINIÈRE, J. N. A proposed terminology for the dentition of gomphodont cynodonts and dental morphology in Diademodontidae and Trirachodontidae. **PeerJ**, v. 7, p. e6752, 2019.

HERREL, A.; VANHOOYDONCK, B.; VAN DAMME, R. Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint? **Journal of evolutionary biology**, v. 17, p. 974–984, 2004.

HOFFMAN, E. A.; ROWE, T. B. Jurassic stem-mammal perinates and the origin of mammalian reproduction and growth. **Nature**, v. 561, n. 7721, p. 104–108, 2018.

HOLZ, M. Mesozoic paleogeography and paleoclimates—a discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 61, p. 91–107, 2015.

HOPSON, J. A. Postcanine replacement in the gomphodont cynodont, *Diademodon*. In: KERMAK, D. M.; KERMAK, K. A. (Ed.). **Early Mammals**. London: Academic Press, 1971. p. 1–21.

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

HOPSON, J. A. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus*

*brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte**, v. 1985, n. 5, p. 285–299, 1985.

HOPSON, J. A. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus* Assemblage Zone of South Africa : implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. **Palaeontologia Africana**, v. 41, p. 53–66, 2005.

HOPSON, J. A. The role of foraging mode in the origin of therapsids: implications for the origin of mammalian endothermy. **Fieldiana Life and Earth Sciences**, n. 5, p. 126–148, 2012.

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 Netherlands, 2014. p. 233–253.

HOPSON, J. A.; BARGHUSEN, H. R. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON, N. . et al. (Ed.). **The ecology and biology of mammal-like reptiles**. [s.l.] Smithsonian Institution Press Washington, DC, 1986. p. 83–106.

HOPSON, J. A.; KITCHING, J. W. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologia Africana**, v. 14, p. 71–85, 1972.

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

HORN, B. L. D. et al. 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, nov. 2014.

HORN, B. L. D. et al. Recognition of the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Late Triassic) in a relictual occurrence over the Sul-rio-grandense Shield. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 18, n. 1, p. 91–96, 2015.

HORN, B. L. D.; GOLDBERG, K.; SCHULTZ, C. L. 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**, v. 81, p. 108–121, 2018a.

HORN, B. L. D.; GOLDBERG, K.; SCHULTZ, C. L. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 81, p. 189–203, 2018b.

HORN, B. L. D.; PEREIRA, V. P.; SCHULTZ, C. L. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, Middle Triassic, Rio Grande do Sul, Brazil: Classification, genesis and paleoclimatic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 376, p. 39–47, 2013.

HSIOU, A. S.; ABDALA, F.; ARCUCCI, A. Novo registro de proterocampsídeo (Reptilia-Archosauriformes) do Triássico médiosuperior do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 3, p. 48–55, 2002.

HSIOU, A. S.; FRANÇA, M. A. G. de; FERIGOLO, J. New Data on the Clevosaurus (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. **PLOS ONE**, v. 10, n. 9, p. e0137523, 10 set. 2015.

HUTTENLOCKER, A. K. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the end-Permian mass extinction. **PloS one**, v. 9, n. 2, p. e87553, 2014.

JANIS, C. M.; FORTELIUS, M. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. **Biological Reviews**, v. 63, n. 2, p. 197–230, 1988.

JASINOSKI, S. C.; CHINSAMY, A. Mandibular histology and growth of the nonmammaliaform cynodont Tritylodon. **Journal of Anatomy**, v. 220, n. 6, p. 564–579, 12 jun. 2012.

JENKINS, F. A. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). **Breviora**, v. 352, p. 1–28, 1970a.

JENKINS, F. A. Cynodont Postcranial Anatomy and the "Prototherian" Level of Mammalian Organization. **Evolution**, v. 24, p. 230–252, 1970b.

JENKINS, F. A. The postcranial skeleton of African cynodonts: problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 36, p. 1–126, 1971.

KALTHOFF, D. C. et al. Complementary approaches to tooth wear analysis in

Tritylodontidae (Synapsida, Mammalia) reveal a generalist diet. **PLOS ONE**, v. 14, n. 7, p. e0220188, 25 jul. 2019.

KAMMERER, C. F. et al. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 6, p. 445–462, 12 jun. 2008.

KAMMERER, C. F. et al. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 6, p. 1889–1894, 2 dez. 2010.

KAMMERER, C. F. et al. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a Reconsideration of its Phylogenetic Relationships. **Fieldiana Life and Earth Sciences**, v. 5, p. 112–125, 2012.

KAMMERER, C. F. A new taxon of cynodont from the Tropidostoma Assemblage Zone (upper Permian) of South Africa, and the early evolution of Cynodontia. **Papers in Palaeontology**, v. 2, n. 3, p. 387–397, 29 ago. 2016.

KAY, R. F.; HIIEMAE, K. M. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 40, n. 2, p. 227–256, 1974.

KEMP, T. S. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 285, n. 1005, p. 73–122, 1979.

KEMP, T. S. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 288, n. 1027, p. 217–258, 1980a.

KEMP, T. S. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. **Journal of Zoology**, v. 191, n. 2, p. 193–239, 1980b.

KEMP, T. S. **Mammal-like reptiles and the origin of mammals**. London: Academic Press, 1982.

KEMP, T. S. **The origin and evolution of mammals**. 1. ed. Oxford: Oxford University Press, 2005.

KEMP, T. S. The origin and radiation of Therapsids. In: CHINSAMY-TURAN, A. (Ed.). **Forerunners of mammals: Radiation, histology, biology**. Bloomington: Indiana University Press, 2012. p. 3–28.

KENT, D. V. et al. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). **PNAS**, v. 111, n. 22, p. 7958–7963, 2014.

KERMACK, K. A.; MUSSETT, F.; RIGNEY, H. W. The skull of Morganucodon. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 71, n. 1, p. 1–158, 1981.

KUBO, T.; YAMADA, E.; KUBO, M. O. Masticatory jaw movement of *Exaeretodon argentinus* (Therapsida: Cynodontia) inferred from its dental microwear. **PLOS ONE**, v. 12, n. 11, p. e0188023, 29 nov. 2017.

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, p. e0118563, 25 fev. 2015.

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**, v. 232, n. 3, p. 383–406, 1 mar. 2018.

LANGER, M. C. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 19, n. 2, p. 219–239, 2005.

LANGER, M. C. M. et al. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 41, n. 1985, p. 201–218, 2007.

LANGER, M. C.; RAMEZANI, J.; DA ROSA, Á. A. S. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. **Gondwana Research**, v. 57, p. 133–140, 2018.

LAUTENSCHLAGER, S. et al. Morphological evolution of the mammalian jaw adductor complex. **Biological Reviews**, v. 92, n. 4, p. 1910–1940, 2017.

LAUTENSCHLAGER, S. et al. The role of miniaturization in the evolution of the mammalian jaw and middle ear. **Nature**, v. 561, n. 7724, p. 533–537, 2018.

LEBLANC, A. R. H. et al. Mineralized periodontia in extinct relatives of mammals shed light on the evolutionary history of mineral homeostasis in periodontal tissue maintenance. **Journal of clinical periodontology**, v. 43, n. 4, p. 323–332, 2016.

LEBLANC, A. R. H. et al. Evolutionary implications of tooth attachment versus tooth implantation: A case study using dinosaur, crocodylian, and mammal teeth.

**Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. 5, p. e1354006, 3 set. 2017.

LEBLANC, A. R. H. et al. Dental ontogeny in extinct synapsids reveals a complex evolutionary history of the mammalian tooth attachment system. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 285, n. 1890, p. 20181792, 7 nov. 2018.

LEBLANC, A. R. H.; LAMOUREUX, D. O.; CALDWELL, M. W. Mosasaurs and snakes have a periodontal ligament: timing and extent of calcification, not tissue complexity, determines tooth attachment mode in reptiles. **Journal of Anatomy**, v. 231, n. 6, p. 869–885, dez. 2017.

LEBLANC, A. R. H.; REISZ, R. R. Periodontal ligament, cementum, and alveolar bone in the oldest herbivorous tetrapods, and their evolutionary significance. **PLoS One**, v. 8, n. 9, p. e74697, 4 set. 2013.

LIPARINI, A. et al. The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 3, p. 331–337, set. 2013.

LIU, J.; ABDALA, F. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Ed.). **Early Evolutionary History of the Synapsida**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2014. p. 255–279.

LIU, J.; OLSEN, P. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 3, p. 151–176, 13 abr. 2010.

LIU, J.; POWELL, J. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. **American Museum Novitates**, v. 3674, n. 3674, p. 1–19, 30 nov. 2009.

LIU, J.; SCHNEIDER, V. P.; OLSEN, P. E. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. **PeerJ**, v. 5, p. e3521, 2017.

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.

LOPATIN, a. V.; AGADJANIAN, a. K. A tritylodont (Tritylodontidae, Synapsida) from the Mesozoic of Yakutia. **Doklady Biological Sciences**, v. 419, n.

1, p. 107–110, 4 maio 2008.

LUKIC-WALTHER, M. et al. Diversity patterns of nonmammalian cynodonts (Synapsida, Therapsida) and the impact of taxonomic practice and research history on diversity estimates. **Paleobiology**, p. 1–14, 5 dez. 2018.

LUO, Z.-X. Developmental Patterns in Mesozoic Evolution of Mammal Ears. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 355–380, 4 nov. 2011.

LUO, Z. 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, 1994. p. 98–128.

LUO, Z. Transformation and diversification in early mammal evolution. **Nature**, v. 450, n. 7172, p. 1011–1019, 13 dez. 2007.

LUO, Z.; CROMPTON, A. W. A. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 3, p. 341–374, 7 set. 1994.

MANCUSO, A. C. et al. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. **Lethaia**, v. 47, p. 244–265, 2014.

MARSICANO, C. A. et al. The precise temporal calibration of dinosaur origins. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 3, p. 509–513, 19 jan. 2016.

MARTINELLI, A. G. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. **Geobios**, v. 43, n. 6, p. 629–638, nov. 2010.

MARTINELLI, A. G. et al. *Massetognathus pascuali* and *Santacruzodon hopsoni* (Cynodontia, Traversodontidae) from the late Middle–early Late Triassic of South America: new insights on their premaxillary dentition. (T. R. Simões et al., Eds.) In: Boletim de Resumos / Paleontologia em Destaque : Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia - IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Vitória, Brazil. **Anais...** Vitória, Brazil: 2014a.

MARTINELLI, A. G. et al. On the premaxillary dentition of *Massetognathus pascuali* (Cynodontia, Traversodontidae) from the late Middle–early Late Triassic of Argentina. In: XXVIII Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados, **Anais...** 2014b.

MARTINELLI, A. G. et al. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. **PLOS ONE**, v. 12, n. 6, p. e0177948, 14 jun. 2017.

MARTINELLI, A. G.; BONAPARTE, J. F. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. In: *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina, Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Neuquén, 2008), Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, **Anais...**2011.

MARTINELLI, A. G.; FUENTE, M. de la; ABDALA, F. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 852–862, 12 set. 2009.

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, p. e0162945, 2016.

MARTÍNEZ, R. N. et al. A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. **Science (New York, N.Y.)**, v. 311, n. 6014, p. 206–210, 2011.

MARTÍNEZ, R. N. et al. Vertebrate Succession in the Ischigualasto Formation. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. sup1, p. 10–30, 8 nov. 2012.

MARTÍNEZ, R. N.; FORSTER, C. A. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 2, p. 285–291, 5 jun. 1996.

MATSUOKA, H.; KUSUHASHI, N.; CORFE, I. J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 36, n. 4, p. e1112289, 2016.

MATTSON, D. J. Diet and morphology of extant and recently extinct northern bears. **Ursus**, v. 10, p. 479–496, 1998.

MELO, T. P. et al. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 2841, 2019.

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, p. e1002562, 2 nov. 2015.

MELO, T. P.; MARTINELLI, A. G.; SOARES, M. B. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle-Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence. **Palaeontology**, 4 jun. 2017.

MINELLO, L. F. As “florestas petrificadas” da região de São Pedro do Sul e Mata, RS. III—análise morfológica megascópica, afinidades e considerações paleoambientais. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 39, n. 1, p. 75–91, 1994.

MUKHERJEE, D.; RAY, S. A NEW HYPERODAPEDON ( ARCHOSAUIROMORPHA , RHYNCHOSAURIA ) FROM THE UPPER TRIASSIC OF INDIA : IMPLICATIONS FOR RHYNCHOSAUR PHYLOGENY. **Palaeontology**, v. 57, n. 6, p. 1241–1276, 2014.

NANCI, A. **Ten cate’s Oral Histology : development, structure, and function**. 8th Editio ed. St. Louis: Mosby, 2012.

O’MEARA, R. N.; ASHER, R. J. The evolution of growth patterns in mammalian versus nonmammalian cynodonts. **Paleobiology**, v. 42, n. 3, p. 439–464, 2016.

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

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

OSBORN, J. W. On Tooth Succession in *Diademodon*. **Evolution**, v. 28, n. 1, p. 141–157, 1974.

OTTONE, E. G. et al. A new Late Triassic age for the Puesto Viejo Group ( San Rafael depocenter , Argentina ): SHRIMP U - Pb zircon dating and biostratigraphic correlations across southern Gondwana. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 56, p. 186–199, 2014.

PAVANATTO, A. E. B. et al. 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**, v. 88, p. 179–196, 2018.

PEARSON, M. R. et al. Reconstructing the diversity of early terrestrial herbivorous tetrapods. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 372, p. 42–49, 2013.

PHILIPP, R. P. et al. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 88, p. 216–237, 2018.

POUGH, F. H. Lizard energetics and diet. **Ecology**, v. 54, n. 4, p. 837–844, 1973.

PRETO, N.; KUSTATSCHER, E.; WIGNALL, P. B. Triassic climates — State of the art and perspectives. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 290, n. 1, p. 1–10, 2010.

RANIVOHARIMANANA, L. et al. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 6, p. 1292–1302, nov. 2011.

RANIVOHARIMANANA, L. Analyse biomécanique masticatrice chez des traversodontidés eucynodontes du Trias de Madagascar. **Geodiversitas**, v. 34, n. 3, p. 505–515, 2012.

RAUGUST, T.; LACERDA, M.; SCHULTZ, C. L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Parana Basin). **Geological Society, London, Special Publications**, v. 379, n. 1, p. 303–318, 13 jun. 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, jan. 2009.

REISZ, R. R. Origin of Dental Occlusion in Tetrapods : Signal for Terrestrial Vertebrate Evolution ? **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 306, n. 3, p. 261–277, 2006.

RODRIGUES, I. C. et al. Comparative evolution of clay minerals in southern Paraná Basin (Brazil): Implications for triassic paleoclimate. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 90, p. 181–190, mar. 2019.

ROGERS, R. R. et al. The Ischigualasto Tetrapod Assemblage (Late Triassic,



Argentina) and  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  Dating of Dinosaur Origins. **Science (New York, N.Y.)**, v. 260, n. 5109, p. 794–797, 7 maio 1993.

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

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

ROWE, T. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, n. 3, p. 241–264, 1988.

RUBERT, R. R.; SCHULTZ, C. L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências.**, v. 31, n. 1, p. 71–88, 2004.

RUBIDGE, B. S.; SIDOR, C. A. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 449–480, 2001.

RUTA, M. et al. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1769, p. 20131865, 28 ago. 2013.

SANDER, P. M. Non-mammalian synapsid enamel and the origin of mammalian enamel prisms: the bottom-up perspective. In: KOENIGSWALD, W. V; SANDER, P. M. (Ed.). **Tooth enamel microstructure**. Rotterdam: AA Balkema Publishers, 1997. p. 41–62.

SANDER, P. M. Prismless enamel in amniotes: terminology, function, and evolution. In: TEAFORD, M. F.; SMITH, M. M.; FERGUSON, M. W. J. (Ed.). **Development, function and evolution of teeth**. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. p. 92–106.

SCHERER, C. M. S. **Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária-RS**. 1994. Unpublished MSc. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1994.

SCHMITT, M. R. et al. 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**, v. 93, p. 36–50, 2019.

SCHULTZ, C. L. Biostratigraphy of the Non-Marine Triassic: Is a Global Correlation Based on Tetrapod Faunas Possible? In: KOUTSOUKOS, E. A. M. (Ed.). **Applied Stratigraphy**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2005. p. 123–145.

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 495–498, 2000.

SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictiosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. In: V SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, Santa Maria, RS. **Anais...** Santa Maria, RS: Ciência & Natura, UFSM, 2006.

SEELEY, H. G. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX., Section 3. On *Diademodon*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B**, v. 185, p. 1029–1041, 1894.

SEELEY, H. G. 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**, v. 186, p. 1–57, 1895.

SELLWOOD, B. W.; VALDES, P. J. Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. **Sedimentary geology**, v. 190, n. 1, p. 269–287, 2006.

SIDOR, C. A. Simplification as a trend in synapsid cranial evolution. **Evolution**, v. 55, n. 7, p. 1419–1442, 2001.

SIDOR, C. A. Evolutionary trends and the origin of the mammalian lower jaw. **Paleobiology**, v. 29, n. 4, p. 605–640, 2003.

SIDOR, C. A.; HOPSON, J. A. *Cricodon metabolus* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Triassic Ntawere Formation of northeastern Zambia: patterns of tooth replacement and a systematic review of the Trirachodontidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. sup1, p. 39–64, 2017.

SMITH, J. B.; DODSON, P. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate paleontology**, v. 23, n. 1, p. 1–12, 2003.

SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 329–354, 2011.

STERN, D. N.; CROMPTON, A. W. A study of enamel organization, from reptiles to mammals. In: Aspects of Dental Biology: Paleontology, Anthropology, and Evolution, Florence. **Anais...** Florence: 1995.

SUES, H.-D. et al. A Late Triassic traversodont cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 2, p. 351–354, 14 jun. 1999.

SUES, H.-D. **Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates - Perspectives from the fossil record**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

SUES, H.-D.; HOPSON, J. A. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 4, p. 1202–1220, 14 jul. 2010.

SUES, H.-D.; HOPSON, J. A.; SHUBIN, N. H. Affinities of ? *Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova Scotia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12, n. 2, p. 168–171, 10 jun. 1992.

TURNBULL, W. D. Mammalian masticatory apparatus. **Fieldiana Geology**, v. 18, n. 2, p. 147–356, 1970.

VEIGA, F. H.; BOTHA-BRINK, J.; SOARES, M. B. Osteohistology of the non-mammaliaform traversodontids *Protuberum cabralense* and *Exaeretodon riograndensis* from southern Brazil. **Historical Biology**, p. 1–11, 21 fev. 2018.

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

VON HUENE, F. **Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes**. Munich: C. H. Beck, 1942.

WATSON, D. M. S.; ROMER, A. S. A Classification of Therapsid Reptiles. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 114, n. 2, p. 35–89, 1956.

WERNEBURG, I. **Morphofunctional Categories and Ontogenetic Origin of Temporal Skull Openings in Amniotes** **Frontiers in Earth Science** , 2019. .

WHITESIDE, J. H. et al. Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.

108, n. 22, p. 8972–8977, 2011.

WYND, B. M. et al. The first occurrence of *Cynognathus crateronotus* (Cynodontia: Cynognathia) in Tanzania and Zambia, with implications for the age and biostratigraphic correlation of Triassic strata in southern Pangea. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. sup1, p. 228–239, 29 nov. 2017.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. *American Museum novitates*. **American Museum Novitates**, v. 3271, p. 1–19, 1999.

ZERFASS, H. et al. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: A contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, n. 1–2, p. 85–105, set. 2003.

ZERFASS, H. et al. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. **Sedimentary Geology**, v. 166, n. 3–4, p. 265–292, abr. 2004.

ZIEGLER, A. C. A theoretical determination of tooth succession in the therapsid *Diademodon*. **Journal of Paleontology**, v. 43, n. 3, p. 771–778, 1969.

## PARTE II – CORPO PRINCIPAL DA TESE

São apresentados nesta seção os três artigos científicos produzidos como resultado das pesquisas realizadas durante o desenvolvimento da presente Tese, estando os textos completos disponíveis a seguir.

### ARTIGOS INTEGRANTES DA TESE

**ARTIGO 1.** MELO, T.P.; MARTINELLI, A.G.; SOARES, M.B. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic Dinodontosaurus Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil.

Publicado: **Palaeontology**, v. 60, n. 4, p. 571-582, 2017. doi: 10.1111/pala.12302

[Palaeontology, 2017, pp. 1–12]

## A NEW GOMPHODONT CYNODONT (TRAVERSODONTIDAE) FROM THE MIDDLE–LATE TRIASSIC *DINODONTOSAURUS* ASSEMBLAGE ZONE OF THE SANTA MARIA SUPERSEQUENCE, BRAZIL

by TOMAZ P. MELO , AGUSTÍN G. MARTINELLI  and MARINA B. SOARES

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, Caixa Postal 15001, CEP 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil; tomaz.melo@gmail.com, agustin\_martinelli@yahoo.com.ar, marina.soares@ufrgs.br

Typescript received 29 December 2016; accepted in revised form 24 April 2017

A NEW GOMPHODONT CYNODONT (TRAVERSODONTIDAE) FROM THE  
MIDDLE-LATE TRIASSIC *DINODONTOSAURUS* ASSEMBLAGE ZONE OF THE  
SANTA MARIA SUPERSEQUENCE, BRAZIL

by TOMAZ P. MELO<sup>1</sup>, AGUSTÍN G. MARTINELLI<sup>1</sup> and MARINA B. SOARES<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Av. Bento Gonçalves, 9500, Caixa Postal 15001, CEP 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. tomaz.melo@gmail.com; agustin\_martinelli@yahoo.com.ar; marina.soares@ufrgs.br;

**ABSTRACT** — The tetrapod faunas from the terrestrial Middle-Late Triassic basins in Africa and South America are among the richest in the world, especially in non-mammalian cynodonts. Despite the great abundance of cynodont specimens found in these basins, there are few known taxa that exhibit interbasinal distributions. Here we describe a new species of traversodontid cynodont of the genus *Scalenodon* from the Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, from the state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Scalenodon ribeiroae* sp. nov. is based on a partial skull that possesses a combination of features not observed in any other South American traversodontid: ellipsoid upper postcanines with the transverse crest formed by three cusps, lacking a mesiobuccal accessory cusp, and with lingual cusp projected lingually creating a concave lingual surface on the upper postcanines; the paracanine fossa is positioned medially to the upper canine, and jugal lacks a suborbital process. The phylogenetic analysis indicates a basal position of the new taxon within the Family Traversodontidae, with the African *Scalenodon angustifrons* as sister-taxon. The new specimen of *Scalenodon* represents the first record of this

genus outside of the Manda Beds of Tanzania, and reinforces the biostratigraphic and biogeographic connection between Gondwanan Middle-Late Triassic tetrapod faunas. Although recent advances have been made, our current knowledge of these faunas is limited by the lack of absolute dates for most units and by uncertainties in the taxonomy and stratigraphic provenance of key fossils.

**Key Words:** Scalenodon, Cynodontia, Traversodontidae, Triassic, Tanzania, Brazil

The Santa Maria Supersequence is the source of a rich Triassic tetrapod fossil record (Schultz *et al.* 2000; Zeffass *et al.* 2003; Langer *et al.* 2007) distributed within four formally designated faunal associations, which comprise distinct Assemblage Zones (AZ). They contain diverse remains of stereospondyl amphibians, lepidosauromorphs, parareptiles, non-archosaurian archosauromorphs, archosaurs (including early dinosaurs), dicynodonts, and cynodonts. The distribution of these records is heterogeneous along the Santa Maria Supersequence, the only groups present in all AZ being the archosaurs and particularly cynodonts (von Huene 1942; Barberena 1977; Schultz *et al.* 2000, 2016; Langer *et al.* 2007; Cisneros 2008; Dias-da-Silva *et al.* 2009, 2011; Bonaparte *et al.* 2010; Soares *et al.* 2011a, 2014; Horn *et al.* 2015; Lacerda *et al.* 2015; Martinelli and Soares 2016; Martinelli *et al.* 2016).

Cynodontia is the last clade of therapsids to appear in the fossil record, and includes living and fossil mammals and their closest extinct relatives (Rowe 1988). Cynodont fossils are first known from the early Late Permian of South Africa (Botha *et al.* 2007; Kammerer 2016), but the main burst of cynodont diversification did not occur until the Triassic (*e.g.* Sidor and Hopson 1998; Hopson and Kitching 2001; Abdala and

Ribeiro 2010; Ruta et al. 2013). Non-mammaliaform cynodonts survived until at least the Early Cretaceous, based on finds of relictual tritylodontids in eastern Asia (Tatarinov and Matchenko 1999; Matsuoka *et al.* 2016). In the Santa Maria Supersequence, cynodonts are represented by a diverse array of faunivorous probainognathians and herbivorous (or omnivorous) traversodontid cynognathians (see Abdala and Ribeiro 2010 for an overview).

The family Traversodontidae, and the more inclusive Gomphodontia (Abdala and Ribeiro 2003; Abdala *et al.* 2006, but see Hopson 2005), have labio-lingually expanded postcanines, traditionally called gomphodont teeth, which bear distinct cusps and a transverse ridge (Seeley 1895; Abdala and Ribeiro 2003; Abdala *et al.* 2006, but see Hopson 2005). The oldest taxa were first documented in the Middle Triassic (Anisian) of Africa (Crompton 1955; Brink 1963) and South America (Bonaparte 1966a, 1967). The group become abundant in the Carnian in Brazil, Argentina, India, Madagascar, and North America (Chatterjee 1982; Flynn *et al.* 2000; Sues and Hopson 2010; Martínez *et al.* 2012; Liu and Abdala 2014; Mancuso *et al.* 2014).

Here, we describe a new traversodontid cynodont from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (AZ) of the Santa Maria Supersequence, collected in the municipality of Agudo, state of Rio Grande do Sul. It is based on a partial skull with dentition (UFRGS-PV-0239-T) that possesses a combination of features not observed in any other South American traversodontid. The phylogenetic analysis performed indicates a basal position of the new taxon within the Family Traversodontidae, with the African *Scalenodon angustifrons* as sister-taxon.



## GEOLOGICAL AND BIOSTRATIGRAPHICAL SETTINGS

UFRGS-PV-0239-T was found in 1977 in the Rincão do Pinhal site in Agudo municipality (Fig. 1A), close to the border with Paraíso do Sul municipality, state of Rio Grande do Sul, Brazil, by the pioneering palaeontologist Father Daniel Cargnin (Teixeira 1979; Reichel *et al.* 2009). The cynodonts *Massetognathus ochagaviae* (MCP 3871 PV; Neotype; Liu *et al.* 2008), *Protuberum cabralense* (e.g. UFRGSPV-1009-T; UFRGS-PV-1010-T; UFRGS-PV-1011-T; Reichel *et al.* 2009), *Chiniquodon* (MCP 1600 PV; holotype of '*Probelesodon kitchingi*'; Teixeira 1982; Abdala and Giannini 2002) and the dicynodont *Dinodontosaurus* sp. (UFRGS-PV-0975-T; Machado 1992) were collected from the same locality.

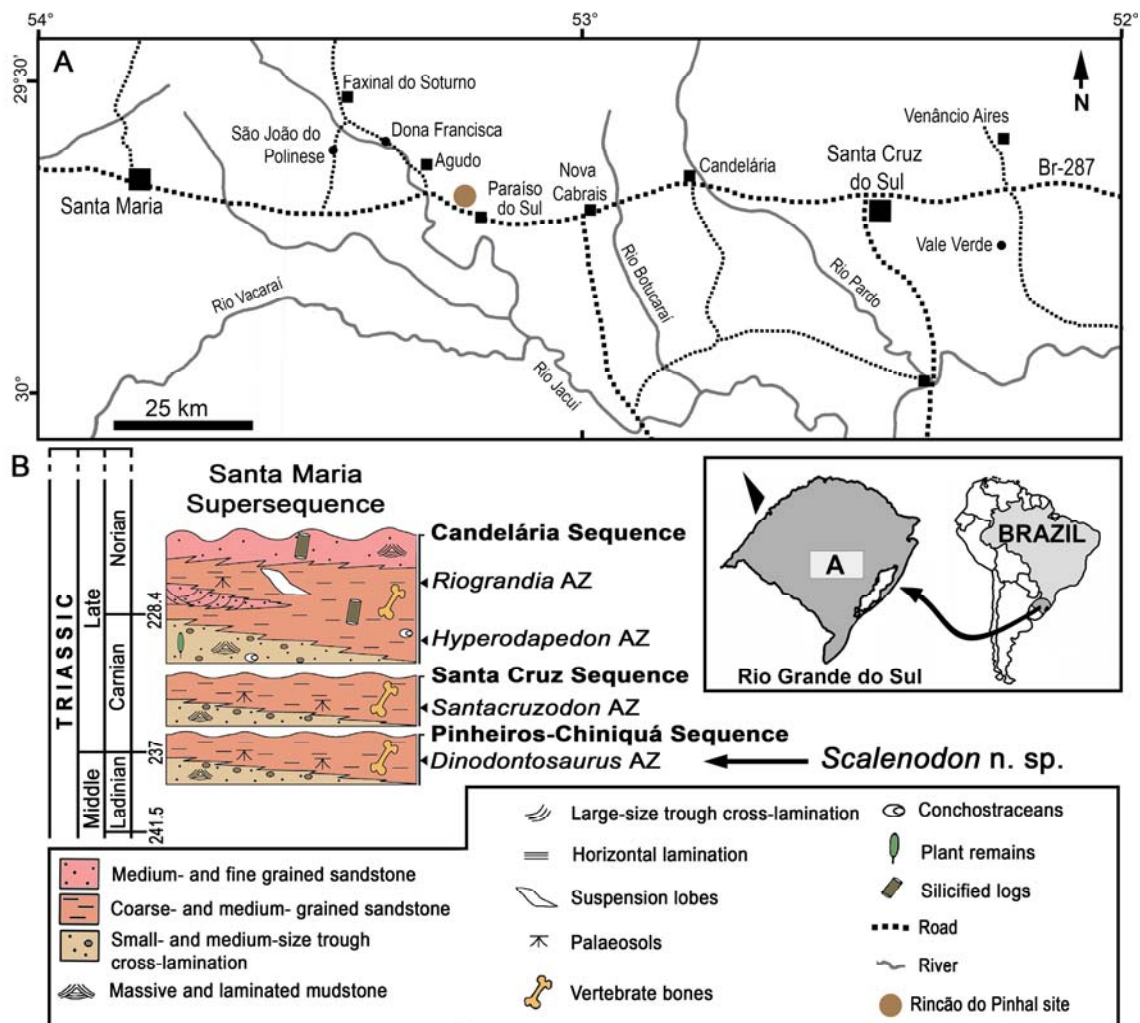


Fig. 1. A, Map showing geographic location of the outcrop (Rincão do Pinhal), modified from Reichel *et al.* (2009). B, Stratigraphy of the Santa Maria Supersequence, modified from Martinelli *et al.* (2016) and Horn *et al.* (2014). Colour online.

The outcrop is composed of layers of massive and laminated siltstone and mudstone, with sparse lenses of fine-grained sandstone, typical of the Alemoa red-bed facies (or Alemoa Member *sensu* Andreis *et al.* 1980) of the Pinheiros-Chiniquá Sequence, Santa Maria Supersequence (Teixeira 1979; Zeffass *et al.* 2003; Reichel *et al.* 2009; Horn *et al.* 2014) (Fig. 1B). According to Teixeira (1979), the fossiliferous level is located in the uppermost meter of siltstone of the section. The outcrop was overgrown with vegetation and is no longer exposed.

The presence of *Massetognathus*, *Dinodontosaurus* and *Chiniquodon* is typical of the *Dinodontosaurus* AZ (=Therapsid Cenozoone; Schultz *et al.* 2000), the lowermost assemblage in the Santa Maria Supersequence (Zeffass *et al.* 2003) (Fig. 1B). It is correlated mainly with the faunal assemblage from the Argentine Chañares Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin by the presence of *Dinodontosaurus*, *Massetognathus*, *Chiniquodon* and possibly *Chanaresuchus* (Hsiou *et al.* 2002; Langer *et al.* 2007; Abdala and Smith 2009; Mancuso *et al.* 2014). The *Dinodontosaurus* AZ also shares taxa with African faunas, including the stahleckeriid dicynodont *Stahleckeria potens*, the traversodontid *Luangwa*, and the probainognathians *Chiniquodon* and *Aleodon* with the Omingonde Formation of Namibia (Abdala and Smith 2009; Abdala *et al.* 2013; Martinelli *et al.* in press), *Luangwa* with the Upper Ntawere Formation of Zambia (Abdala and Sa-Teixeira 2004) and *Aleodon* with the Manda Beds of Tanzania (Crompton 1955; Martinelli *et al.* in press). Notably, the genus *Chiniquodon* occurs in the younger Ischigualasto Formation, Ischigualasto-Villa Unión Basin (Bonaparte 1966*b*; Martínez and Forster 1996), in the Malagasy basal “Isalo II” beds of the Morondava Basin (Kammerer *et al.* 2010), and in the Santa Cruz Sequence (*Santacruzodon* AZ) in the Santa Maria Supersequence (Abdala *et al.* 2001; Horn *et al.* 2014).

Although generally considered to be of Ladinian age based on vertebrate biostratigraphy (Bonaparte 1966c; Barberena 1977; Schultz *et al.* 2000; Lucas 2001; Langer *et al.* 2007; but see Desojo *et al.* 2011), the *Dinodontosaurus* AZ from the Pinheiros-Chiniquá Sequence most probably lies in the lower Carnian (236,1 Ma), by correlation to the newly radioisotopically dated Chañares Formation (Marsicano *et al.* 2015). The occurrences of *Luangwa* (Abdala and Sa-Teixeira 2004), *Aleodon* (Martinelli *et al.* in press) and of the stenaulorhynchine rhynchosaur *Brasinorhynchus mariantensis* Schultz *et al.* 2016, with relationships to Ladinian and Anisian faunas, may suggest a somewhat older age for part of the assemblage (Abdala and Sa-Teixeira 2004; Ezcurra *et al.* 2014; Schultz *et al.* 2016).

*Institutional abbreviations.* UMZC, University Museum of Zoology, Cambridge, UK; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, USA; MCP, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; PULR, Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; UFRGS-PV-T, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

## SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

THERAPSIDA Broom, 1905

CYNODONTIA Owen, 1861

EUCYNODONTIA Kemp, 1982

TRAVERSODONTIDAE Huene, 1936 (*sensu* Kammerer, Flynn, Ranivoharimanana and Wyss, 2008)

Genus *Scalenodon* Crompton 1955

*Type species. Trirachodon angustifrons* Parrington 1946.

*Diagnosis.* Medium-sized traversodontid with transverse crest formed by three cusps, close to middle of the crown in most upper postcanines; upper postcanines ellipsoid in occlusal view; absence of mesiobuccal (=anterolabial) accessory cusp on upper postcanines; absence of suborbital process on the jugal (modified from Liu and Abdala 2014).

*Scalenodon ribeiroae* sp. nov.

Figures 2-3

*LSID.* urn:lsid:zoobank.org:act:3C6603AB-7452-409C-A124-3B300426028B

*Derivation of name.* Named in honour of Dr. Ana Maria Ribeiro, for her work on cynodont and mammal palaeontology.

*Holotype.* UFRGS-PV-0239-T, the anterior portion of a skull with dentition.

*Geographic provenance and age.* *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Pinheiros-Chiniquá Sequence, Santa Maria Supersequence, municipality of Agudo, Rio Grande do Sul, Brazil (Teixeira 1979; Soares *et al.* 2011b; Horn *et al.* 2014).

*Diagnosis.* Can be distinguished from *S. angustifrons* by the concave lingual side of upper postcanines and the paracanine fossa positioned medially to the upper canine.

## DESCRIPTION

UFRGS-PV-0239-T consists of a partial cranium preserved anterior to the parietal crest, bearing most of the teeth. The skull is slightly sheared along the

midline, with one side slightly displaced with respect to the other. The bone surface is marked by small pits, caused by chemical preparation performed around the time of collection, and by a coat of lacquer that could not be completely removed without damaging the fossil. The proportions of the skull are similar to small specimens of *Massetognathus pascuali* (e.g. PULR 13) or to *Dadadon isaloi* (FMNH PR 2232) (Abdala and Giannini 2000; Ranivoharimanana *et al.* 2011). The skull is dorsoventrally flattened and wide laterally, with ample lateral maxillary platforms and a relatively wide snout (Fig. 2).

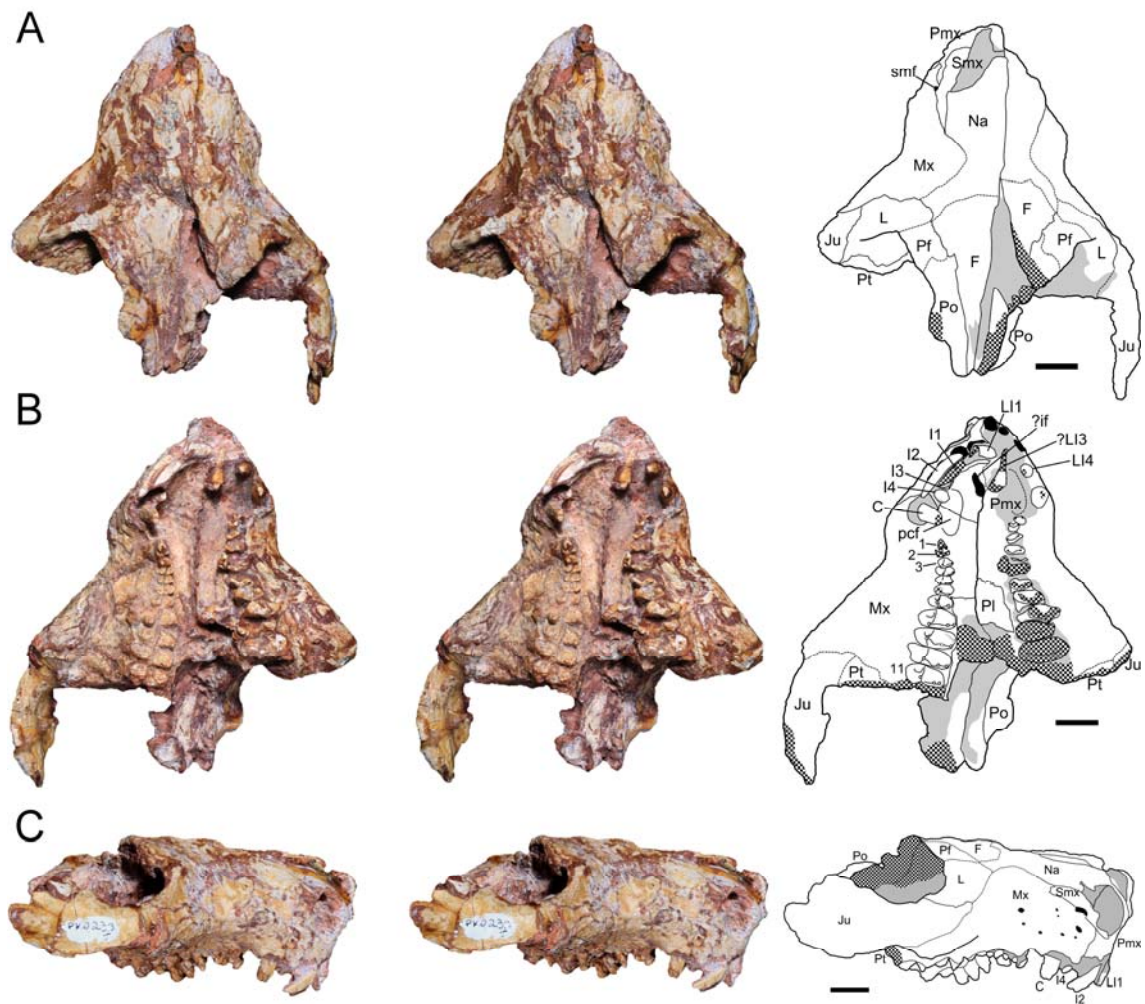


Fig. 2. Cranium of *Scalenodon ribeiroae* sp. nov., UFRGS-PV-0239-T, stereopairs and line drawings. A, dorsal view. B, ventral view. C, right lateral view. Grey areas represent sediment cover and chequered represent broken surfaces. **Abbreviations:** 1–11, postcanine dentition; C, canine; F, frontal; I1–4, right incisors; if, incisive foramen; Ju, jugal; L, lacrimal; LI1–4, left incisors; Mx, maxilla; Na, nasal; Pf, prefrontal; Pl, palatine; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; pcf, paracanine fossa; Pt, pterygoid; smf, septomaxillary foramen; Smx, septomaxilla. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

*Rostrum.* The premaxilla forms a robust internarial bar, which delimits the anterior and anterodorsal rims of the external naris and joins the nasal dorsally. The posterior process of the premaxilla is short and does not reach the septomaxillary foramen. The septomaxilla forms the ventral and posteroventral limits of the naris and the floor of the naris internally. The septomaxillary foramen is located posterior to the naris and ventral to the middle part of the septomaxilla. The maxilla contacts the premaxilla at the anterior margin of the canine alveolus. The facial process of the maxilla is marked by numerous foramina anterior to the level of the first postcanine; at this level the snout is most laterally constricted, flaring to form the lateral maxillary platform posteriorly. In its posteriormost portion, the maxilla contributes to the root of the zygomatic arch and contacts the jugal and the pterygoid, being excluded from the border of the subtemporal fenestra.

*Palate.* The secondary palate extends posteriorly to the level of the penultimate or antepenultimate upper postcanine. The suture of the premaxilla with the maxilla is more clearly visible on the right side, crossing the middle of the paracanine fossa, which is located medially and slightly anteromedially to the upper canine. Anteriorly, not contacting the suture, there is a diagonal break in the premaxilla, reaching the midline, which probably corresponds to the incisive foramen. Although the suture between maxilla and palatine is visible as a serrated line, the palatine foramen is not preserved. The internal naris and the transverse process of the pterygoid are not preserved.

*Orbit and skull roof.* Most sutures in this region are hard to determine, but some features are discernible. The orbits are dorsolaterally positioned and not entirely preserved, as both postorbital bars are broken and only the right zygomatic arch is present. The nasal-frontal limit is difficult to trace due to the preservation, but

it most probably lies close to the level of the suture between lacrimal and prefrontal. The right jugal is more complete, although fractured posterior to the base of the ascending process, and lacks a suborbital process, as in *Scalenodon* (Abdala and Sa-Teixeira 2004) and *Menadon* (Melo *et al.* 2015). The lacrimal makes the anterior border of the orbit, contacting the anterior projection of the jugal ventrally, the maxilla anteriorly, and the prefrontal and nasal dorsally. Posteriorly, inside the orbit, it contacts the pterygoid, as seen in dorsal view. The postorbital is long anteroposteriorly, bordered by the frontal medially and the prefrontal anteriorly; it delimits the posteromedial rim of the orbit. The prefrontal is small and subrectangular, overhanging the anteromedial rim of the orbit. The medial suture between prefrontal and frontal is markedly interdigitated, but the sutures with the lacrimal, in a more anterior position, are not completely visible.

*Dentition.* The four upper right incisors and the fourth left incisor are preserved in the alveoli, albeit dislocated in some cases, and the left I1 and ?I3 are displaced and adhered to the palate. The incisors were not procumbent and do not bear any discernible accessory cusps or crenulation. The I1 and I2 are subequal, and both are larger than I3 and I4 (Fig. 2B,C). The preserved coronal morphology is chisel-like, as better observed in the right I2 and left I4, which are flatter on the lingual side, with a cross-section approaching a 'D'-shape. This condition differs from the leaf-shaped incisors of *Santacruzodon hopsoni* and *Massetognathus pascuali* (Abdala and Ribeiro 2003; Martinelli unpub. data). There is a small diastema between the I4 and the canine. Both upper canines are preserved with exception of the crown apex. The canine is short (approx. 10 mm) for traversodontids (Liu and Abdala 2014), narrow buccolingually and slightly recurved distally. The right canine shows signs of possible serration in the basal portion of the mesial edge, as occurs in *Scalenodon angustifrons* and *Luangwa* (Crompton 1955; Abdala and Sa-Teixeira 2004), but this



character is considered dubious due to the preservation of the area. There is a small diastema between the canine and PC1, but this area was possibly occupied by a now broken postcanine (Fig. 2).

The upper postcanines are buccolingually expanded, ellipsoid in occlusal view, as in *Scalenodon*, *Luangwa*, and *Pascualgnathus* (Abdala and Sa-Teixeira 2004; Martinelli 2010). The first postcanine is located medially and posteriorly in relation to the upper canine, posterior to the paracanine fossa. The postcanine tooth rows diverge posteriorly. Eleven postcanines were preserved in the right tooth row and ten in the left, although the original number was probably 12 before breakage. In the left tooth row most teeth are broken and partially out of the alveoli. The right postcanine teeth are *in situ* and preserve the occlusal morphology fairly intact (Fig. 3).

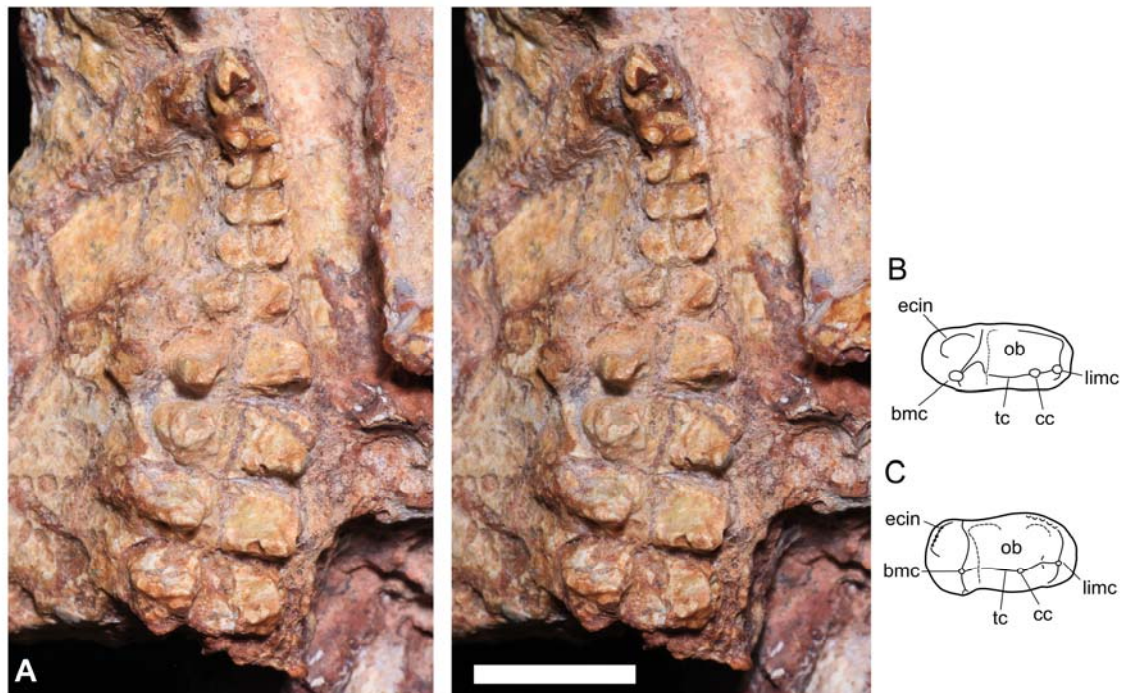


Fig. 3. A–B, *Scalenodon ribeiroae* sp. nov. UFRGS-PV-0239-T; A, stereopair of the right postcanine tooth row of; B, line drawing of the right PC7. C, right postcanine of *Scalenodon angustifrons* (modified from Crompton 1972). **Abbreviations:** bmc, buccal main cusp; cc, central cusp; ecin, external cingulum; limc, lingual main cusp; ob, occlusal basin; tc, transverse crest. Scale bar represents 1 cm. Colour online.



The anterior postcanines are small (PC2 labiolingual width = 3 mm), with a short transverse crest uniting the buccal and lingual main cusps, gradually increasing in size posteriorly in the tooth row (PC11 width = 10 mm). This increase in width is sharper between PC7 and 8 (6 mm to 9 mm on the right side and 7 mm to 9 mm on the left).

The transverse crest is positioned in the distal half of the tooth, the buccal portion being more mesial than the lingual, with a deep depression between the two portions. The main buccal cusp and the main lingual cusp are similar in size; the latter is slender and inclined distally and lingually. The main buccal cusp forms a straight shearing surface lingually, but it is not developed as a ridge, decreasing in height mesially. The central cusp is closer to the lingual cusp and slightly lower. Only the three cusps in the transverse crest are present. Mesially and buccally to the main buccal cusp, there is a shallow depression limited by the buccal cingulum, as in *Scalenodon*, *Traversodon*, and *Luangwa* (Liu and Abdala 2014). The distal cingulum is short and low and does not form a distal occlusal basin.

The upper postcanine morphology is most similar to *Scalenodon angustifrons*, though the lingual inclination of the main lingual cusp gives a concave appearance to the outer lingual surface of the tooth, as opposed to the convex shape in *S. angustifrons*, produced by the more apically directed cusp (Crompton 1955, 1972; Hopson 2005). The differences in the overall lack of definition of the cusps and the more distal position of the transverse crest are considered to be mainly caused by post-mortem alterations (see DISCUSSION).

## PHYLOGENETIC ANALYSIS

A phylogenetic analysis was based on the data matrix of Liu and Abdala (2014) plus the modifications by Melo et al. (2015). Moreover, minor changes were done in scoring characters of some taxa, mostly based on personal observations of selected specimens. The terminal units include the non-eucynodont *Thrinaxodon* as outgroup plus 30 cynognathians, including the holotype specimen of the new species here erected, *S. ribeiroae*. There are 78 morphological cranial, dental and postcranial characters. The terminal taxon JSM100 (Council for Geoscience, Pretoria, South Africa) refers to the juvenile gomphodont, possibly *Trirachodon* sp., described by Hopson (2005).

The final data matrix (Melo et al. 2017) was managed with Mesquite 3.10. The matrix was analyzed using Maximum Parsimony with equally weighted characters with the computer program TNT 1.5 (New Technology Search) (Goloboff et al. 2008; Goloboff and Catalano 2016). The equally weighted parsimony analysis was performed with a heuristic search of Wagner trees with 500 random addition sequences, followed by TBR (Tree Bisection Reconnection), and saving 10 trees per round. The Bremer support (Bremer 1988, 1994) and bootstrap resampling analysis (Felsenstein 1985) were conducted, performing 10,000 pseudoreplications. Four analyses were done: two included the 30 cynognathian taxa with all non-additive (A) and all additive (B) characters, and the other two analyses excluding *Nanogomphodon* due to its incompleteness, with all non-additive (C) and all additive (D) characters. The used additive characters follow the settings of Liu and Abdala (2014).

The phylogenetic analysis of all taxa and non-additive characters (A) resulted in six most parsimonious trees (mpts; Length=218; Ci=0.44; Ri=0.72). These mpts

and the strict consensus tree (Length=228; Ci=0.42; Ri=0.69) nested the holotype UFRGS-PV-0239-T of *Scalenodon ribeiroae* as sister taxon of *Scalenodon angustifrons*, from the Middle Triassic of Tanzania (Fig. 4). The Bremer support is low (=1) for this clade, with only one ambiguous character-state [13(2)] supporting it. The same analysis with all characters as additive (B) resulted in 62mpts (Length=222; Ci=0.43; Ri=0.73) and the consensus strict tree results in a large polytomy at the base of Traversodontidae, only resolving Gomphodontosuchinae: (*Gomphodontosuchus* (*Menadon* (*Protuberum*, (*Scalenodontoides* (*Exaeretodon* spp.)))). On the other hand, the analysis excluding *Nanogomphodon* and with all characters as non-additive (C) resulted in 18 mpts (Length=217; Ci=0.44; Ri=0.72). The strict consensus tree (Length=232; Ci=0.41; Ri=0.68) collapsed three nodes but the clade of both *Scalenodon* species is still maintained, supported by the same

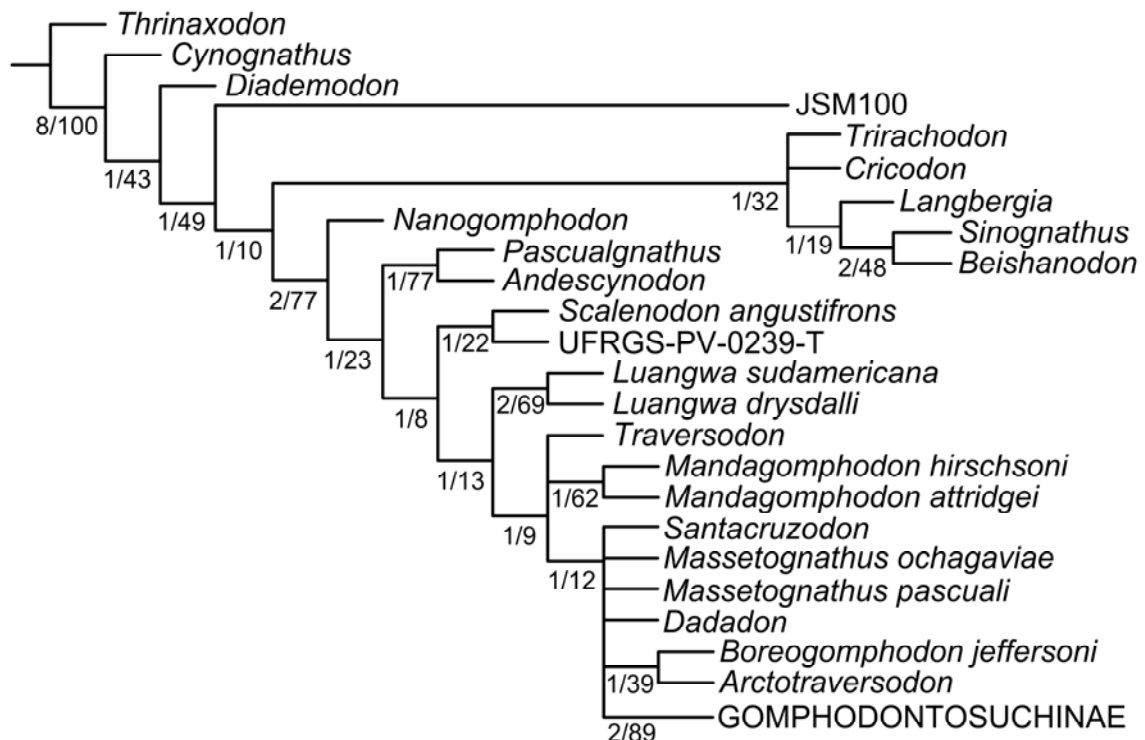


Fig. 4. Cladogram of gomphodont relationships derived from the dataset modified after Melo *et al.* (2015). Strict consensus of six most parsimonious trees, analysis A (all taxa, characters not additive, Length=228; Ci=0.42; Ri=0.69). Numbers at nodes indicate Bremer values and bootstrap values, respectively.

character as in the analysis (A) with a low Bremer support (=1). Finally, the analysis (D; excluding *Nanogomphodon* and all characters as additive) resulted in 3 mpts (Length=220; Ci=0.44; Ri=0.73) and the strict consensus tree (Length=221; Ci=0.43; Ri=0.73) maintained both species of *Scalenodon* grouped in a clade, supported by character-state 13(2), with low Bremer support (=1). In this last analysis the branch containing *Traversodon* collapsed, together with the clade comprising both species of *Mandagomphodon* and a more inclusive clade of *Santacruzodon-Dadadon-Massetognathus* species plus derived traversodontids.

With the exception of analysis B (*i.e.*, with *Nanogomphodon* and all character as additive), all other analyses (*i.e.*, A, C, D) positioned the specimen UFRGS-PV-0239-T as sister taxon of *Scalenodon angustifrons*.

The position of basal traversodontids is known to be volatile among analyses, while more advanced taxa, such as Gomphodontosuchinae, tend to be more consistently recovered (*e.g.* Abdala et al. 2006; Kammerer et al. 2012; Liu and Abdala 2014; Gaetano and Abdala 2015). In our phylogenetic hypotheses, the basal-most traversodontid is *Nanogomphodon* (in A) or the clade containing *Pascualgnathus* and *Andescynodon* (C and D), with the monophyletic group of *Scalenodon* species in a more derived position than the latter and the remaining traversodontids as sister-group. This is most similar to the results of Liu and Abdala (2014).

## DISCUSSION

The high similarity between *Scalenodon angustifrons* and the specimen UFRGS-PV-0239-T permits the attribution of this specimen to a new species of the

genus *Scalenodon* – *Scalenodon ribeiroae*. This conclusion is supported by our phylogenetic analysis, which has placed *S. angustifrons* and *S. ribeiroae* as sister taxa (see PHYLOGENETIC ANALYSIS).

The same specimen was listed by Liu *et al.* (2008) as *Massetognathus ochagaviae*, without further mention. In fact, it differs from *Massetognathus* mainly in having chisel-shaped incisors, ellipsoid postcanines that lack shouldering and mesiobuccal accessory cusps, with a very low anterior wall, and less developed occlusal basin (Romer 1967).

*Scalenodon ribeiroae* exhibits few anatomical differences when compared to *Scalenodon angustifrons*: the paracanine fossa is located more posteriorly, medial to the upper canine; in the upper postcanines, the lingual main cusp is pointed distally and lingually, making the tooth concave on the lingual side (Crompton 1955).

Other differences are more ambiguous. In intact postcanines of *S. angustifrons* (e.g. UMZC T910), the cusps in the transverse crest are very marked, and the mesial, distal and buccal cingula bear distinct cuspules, the transverse crest is also positioned close to the middle of the tooth (Crompton 1972; Hopson 2005). However, worn and acid-etched specimens (e.g. UMZC T912, 913, 914, 916, 918), as in UFRGS-PV-0239-T, have expectedly less distinct cusp and cuspules, and distal transverse crests. In the phylogenetic matrix of Abdala *et al.* (2006), the position of the upper transverse crest (character 9) is considered polymorphic (character 54 in Liu and Abdala 2014 and our analysis), as even in UMZC T910, some variation occurs along the postcanine series. While upper incisors are not known in *S. angustifrons* (Parrington 1946; Crompton 1955), lower incisors are chisel-shaped with serrated borders; the incisors of *S. ribeiroae* are chisel-shaped to conical without evidence of serrations or cusps on the edges.

## Biostratigraphic Implications

The recognition of a new species of *Scalenodon* in the Middle-early Late Triassic *Dinodontosaurus* AZ of Brazil reinforces previous faunal link between South America and Africa. The African species *S. angustifrons* is an abundant taxon in the Lifua Member of the Manda Beds, Tanzania (Crompton 1955; Liu and Abdala 2014). Three other species were erected in this genus coming from the Manda Beds (Crompton 1972). Nonetheless, two species were subsequently allocated into the genus *Mandagomphodon* (*M. hirschsoni* and *M. attridgei*; Hopson 2014; Liu and Abdala 2014) and one (*S. charigi*; Crompton 1972) was considered as junior synonym of *M. attridgei* (Liu and Abdala 2014). Brink (1986) cited the occurrence of *S. angustifrons* in the Upper Omingonde Formation of Namibia, but later those specimens were included in the genus *Luangwa* (Abdala and Smith 2009). In addition, Tatarinov (1973) proposed a Russian species of *Scalenodon*, *S. boreus*, but its holotype specimen proved to belong to a bauriid therocephalian (see Sues and Hopson 2010). Consequently, the Brazilian species constitutes the second valid species of *Scalenodon* and the first record outside Tanzania (Fig. 5).

In addition to this genus, Tanzania and Brazil share the presence of the probainognathian genus *Aleodon*, represented in the Manda Beds by *A. brachyrhamphus* (Crompton 1955) and in Brazil by specimens recently identified, which are still under study (Martinelli *et al.* in press). Close comparisons with other late Middle Triassic units from continental African highlight that Brazil (the *Dinodontosaurus* AZ) and Namibia (the upper Omingonde Formation) share the highest number of tetrapods at genus level. Both countries share the dicynodont *Stahleckeria potens* (Vega-Dias *et al.* 2005; Abdala *et al.* 2013), the chiniquodontids *Aleodon* sp. (Abdala and Smith 2009; Martinelli *et al.* in press) and *Chiniquodon* (*C.*

*theotonicus* in Brazil and *C. sp.* in Namibia; Abdala and Giannini 2002; Abdala and Smith 2009), and the traversodontid *Luangwa* (*L. sudamericana* in Brazil and *L. sp.* in Namibia; Abdala and Sa-Teixeira 2004) (Fig. 5).

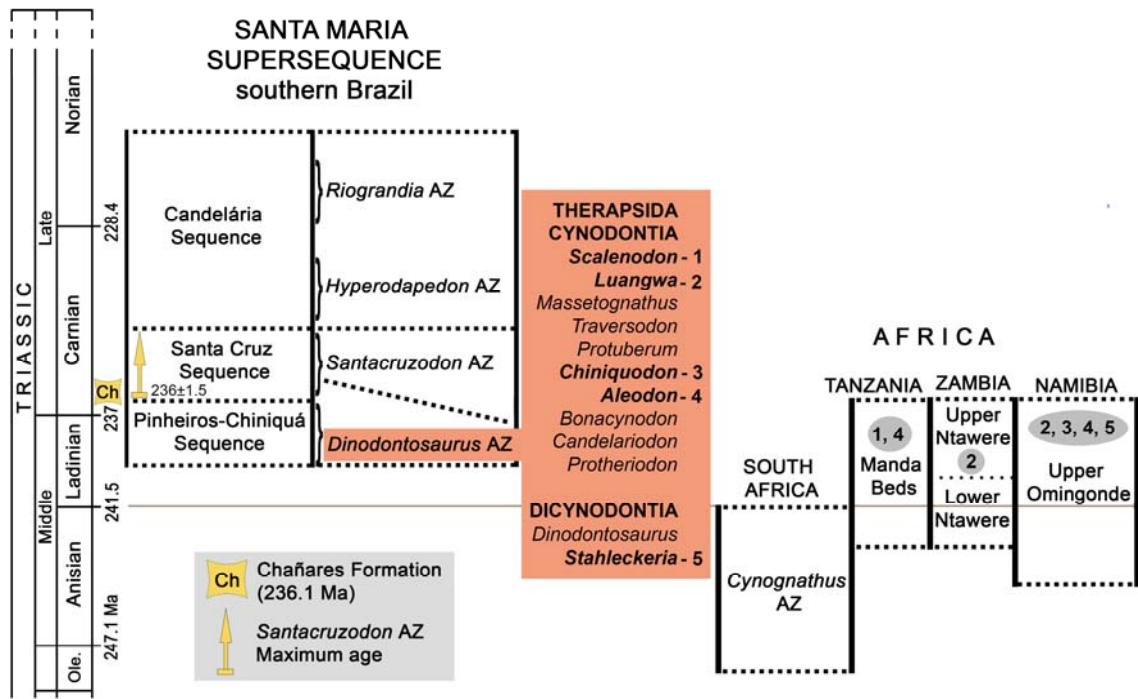


Fig. 5. Therapsid fauna of the *Dinodontosaurus* AZ and biostratigraphic correlation with African units. Radiometric dating based on Marsicano *et al.* (2015) for the Chañares Formation and Philipp *et al.* 2013 for the Santa Cruz Sequence. Colour online.

In addition, a large rousuchian has been recorded in Namibia (Abdala and Smith 2009) that is related to the Brazilian rousuchian *Prestosuchus chiniquensis*. Such close resemblance would be product of their paleogeographic proximity by the Middle Triassic (Smith and Swart 2002; Abdala and Smith 2009). At present, there are no absolute dates for the *Dinodontosaurus* AZ, the Manda Beds, and the upper Omingonde Formation, resulting in a fluctuating chronostratigraphic position for the faunal associations of these units (see Martinelli *et al.* 2009; Abdala and Ribeiro 2010). Moreover, some historical records of cynodonts (*e.g.*, *Cynognathus* and *Diademodon*) of the Manda Beds and upper Omingonde Formation complicate the comparison between faunal associations because these cynodonts seem to

represent elements of an older association comparable to that of the *Cynognathus* AZ of the Karoo Basin, in South Africa. Recent stratigraphic-controlled collections refined this issue in Tanzania (Smith *et al.* 2016) and Namibia (Abdala and Smith 2009). New radiometric data in South America and Africa, detailed taxonomic review of some therapsid taxa (e.g., *Dinodontosaurus*, *Massetognathus*, *Chiniquodon*), and further fieldwork with controlled stratigraphic provenance of specimens will be fundamental to improve biostratigraphic correlation among Triassic Gondwanan assemblages.

*Acknowledgments.* We are indebted to the editor K. Angielczyk, the technical editor S. Thomas and the reviewers J. Hopson and C.F. Kammerer. We also thank L. F. Lopes for the photographs and L. A. Hartmann for advice on the manuscript. For access to collections, we acknowledge M. B. Andrade (MCP), E. Vaccari (PULR), and M. Lowe (UMCZ). Research was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brazil, with scholarships to TPM and AGM, and a research grant to MBS (processo 304143/2012-0), Brazil. We acknowledge the Willi Henning Society for the use of the software TNT.

## **DATA ARCHIVING STATEMENT**

This published work, and the nomenclatural act it contains, have been registered in ZooBank: <http://zoobank.org/References/378FB28C-1553-4C1D-A899-AAA6AC18185B>

The data matrix for this study is available in Morphobank: <https://morphobank.org/permalink/?P2579>.

*Editor.* Kenneth Angielczyk



## LITERATURE CITED

- ABDALA, F. and GIANNINI, N. P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 501–506.
- and ———. 2002. Chiniquodontid cynodonts: Systematic and morphometric considerations. *Palaeontology*, **45**, 1151–1170.
- and RIBEIRO, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**, 529–545.
- and SA-TEIXEIRA, A. M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, **40**, 11–22.
- and 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**, 837–851.
- and RIBEIRO, A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286**, 202–217.
- , ——— and SCHULTZ, C. L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-Monatshefte*, **2001**, 669–687.
- , 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.

———, MARSICANO, C. A., SMITH, R. M. H., SWART, R., MARSICANO, C. A. and ABDALA, F. 2013. Strengthening Western Gondwanan correlations: A Brazilian Dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research*, **23**, 1151–1162.

ANDREIS, R. R., BOSSI, G. E. and MONTARDO, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia*, **31**, 659–673.

BARBERENA, M. C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. *Pesquisas*, **7**, 111–129.

BONAPARTE, J. F. 1966a. Sobre nuevos terapsidos triasicos hallados en el centro de la Provincia de Mendoza, Argentina (Therapsida, Dicynodontia y Cynodontia). *Acta Geológica Lilloana*, **8**, 95–100.

———. 1966b. *Chiniquodon* Huene (Therapsida-Cynodontia) en el Triasico de Ischigualasto, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, **8**, 157–169.

———. 1966c. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. *Breviora*, **251**, 1–13.

———. 1967. Dos nuevas 'faunas' de reptiles triásicos de Argentina. *Gondwana Symposium Proceedings and Papers*, **1**, 283–306.

———, SCHULTZ, C. L., SOARES, M. B. and MARTINELLI, A. G. 2010. The Faxinal do Soturno local fauna, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **13**, 233–246.

- BOTHA, J., ABDALA, F. and SMITH, R. M. H. 2007. The oldest cynodont : new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **147**, 477–492.
- BREMER, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, **42**, 795–803.
- . 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**, 295–304.
- BRINK, A. S. 1963. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. *Palaeontologia africana*, **8**, 77–96.
- BRINK, A. S. 1986. *Illustrated bibliographical catalogue of the Synapsida*. Vol. 10. South African Geological Survey, 35pp.
- BROOM, R. 1905. On the use of the term Anomodontia. *Records of the Albany Museum*, **1**, 266–269.
- CHATTERJEE, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **56**, 203–214.
- CISNEROS, J. C. 2008. Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks on their geological record. *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**, 345–366.
- CROMPTON, A. W. 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **125**, 617–669.
- . 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bulletin of the British Museum of Natural History - Geology*, **21**, 29–71.
- DESOJO, J. B., EZCURRA, M. D. and SCHULTZ, C. L. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle–Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **161**, 839–871.

DIAS-DA-SILVA, S., DIAS, E. V. and SCHULTZ, C. L. 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of southern Brazil. *Gondwana Research*, **15**, 131–136.

———, CABREIRA, S. F. and DA SILVA, L. R. 2011. Occurrence of giant stereospondyl remains in the Santa Maria Formation (Middle/Upper Triassic of southern Brazil). *Alcheringa*, **35**, 11–19.

EZCURRA, M. D., TROTTEYN, M. J., FIORELLI, L. E., VON BACZKO, M. B., TABORDA, J. R. A., IBERLUCEA, M. and DESOJO, J. B. 2014. The oldest rhynchosaur from Argentina: a Middle Triassic rhynchosaurid from the Chañares Formation (Ischigualasto–Villa Unión Basin, La Rioja Province). *Paläontologische Zeitschrift*, **88**, 453–460.

FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**, 783–791.

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

GAETANO, L. C. and ABDALA, F. 2015. The Stapes of Gomphodont Cynodonts: Insights into the Middle Ear Structure of Non-Mammaliaform Cynodonts. *PloS One*, **10**, e0131174.

GOLOBOFF, P. A. and CATALANO, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, **32**, 221–238.

GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J. S. and NIXON, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774–786.

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.

———. 2014. The traversodontid cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. In KAMMERER, C. F., ANGIELCZYK, K. D. and FRÖBISCH, J. (eds.) *Early Evolutionary History of the Synapsida*, Springer Netherlands, Dordrecht, 233–253 pp.

——— and 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.

HORN, B. L. D., SCHULTZ, C. L., DE FIGUEIREDO, A. E. Q. and 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**, 91–96.

HORN, B. L. D., MELO, T. M., SCHULTZ, C. L., PHILIPP, R. P., KLOSS, H. P. and 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.

HSIOU, A. S., ABDALA, F. and ARCUCCI, A. 2002. Novo registro de proterocampsídeo (Reptilia-Archosauriformes) do Triássico Médio-Superior do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **3**, 48–55.

HUENE, F. VON 1936. 2. Cynodontia. 93–159. *Die fossilen Reptilien der südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in*

*Südbrasilien 1928–29*. Franz F. Heine, Tübingen.

——— 1942. 3–4. Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchosauridae und Schlussabschnitt. 161–332. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29*. C. H. Beck, Munich.

KAMMERER, C. F. 2016. A new taxon of cynodont from the *Tropidostoma* Assemblage Zone (upper Permian) of South Africa, and the early evolution of Cynodontia. *Papers in Palaeontology*, **2**, 387–397.

———, FLYNN, J. J., RANIVOCHARIMANANA, L. and WYSS, A. R. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 445–462.

———, ———, ——— and ———. 2010. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1889–1894.

KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., RANIVOCHARIMANANA, L. and WYSS, A. R. 2012. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a Reconsideration of its Phylogenetic Relationships. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, **5**, 112–125.

KEMP, T. S. 1982. *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals*. 2<sup>nd</sup> edn. Academic Press, London, 363pp.

LACERDA, M. B., SCHULTZ, C. L. and 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**, e0118563.

- LANGER, M. C. M., RIBEIRO, A. A. M., SCHULTZ, C. L. and FERIGOLO, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **41**, 201–218.
- LIU, J. and ABDALA, F. 2014. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. In KAMMERER, C. F., ANGIELCZYK, K. D. and FRÖBISCH, J. (eds.) *Early Evolutionary History of the Synapsida*, Springer Netherlands, Dordrecht, 255–279 pp.
- , SOARES, M. B. and REICHEL, M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**, 27–36.
- LUCAS, S. G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. *Albertiana*, **26**, 11–18.
- 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, 126pp.
- MANCUSO, A. C., GAETANO, L. C., LEARDI, J. M., ABDALA, F. and ARCUCCI, A. B. 2014. The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, **47**, 244–265.
- MARSICANO, C. A., IRMIS, R. B., MANCUSO, A. C., MUNDIL, R. and CHEMALE, F. 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *PNAS*, **113**, 509–513.
- MARTINELLI, A. G. 2010. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *Geobios*, **43**, 629–638.

——— and SOARES, M. B. 2016. Evolution of South American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynodontia). *Contribuciones del MACN*, **6**, 183–197.

———, FUENTE, M. de la and 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.

———, SOARES, M. B. and SCHWANKE, C. 2016. Two New Cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and Comments on South American Probainognathians. *PLoS One*, **11**, e0162945.

———, KAMMERER, C. F., MELO, T. P., PAES NETO, V. D., RIBEIRO, A. M., DA ROSA, Á. A. S., SCHULTZ, C. L. and SOARES, M. B. In press. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS One*.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177948>

MARTÍNEZ, R. N. and FORSTER, C. A. 1996. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 285–291.

———, APALDETTI, C., ALCOBER, O. A., COLOMBI, C. E., SERENO, P. C., FERNANDEZ, E., MALNIS, P. S., CORREA, G. A. and ABELIN, D. 2012. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**, 10–30.

MATSUOKA, H., KUSUHASHI, N. and CORFE, I. J. 2016. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliaomorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **36**, e1112289.



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

MELO, T. P., MARTINELLI, A. G. and SOARES, M. B. 2017. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. *MorphoBank*, P2579. doi: 10.7934/P2579.

OWEN, R. 1861. *Palaeontology, or a systematic summary of extinct animals and their geological relations*. Adam and Charles Black, Edinburgh, 463pp.

PARRINGTON, F. R. 1946. On the cranial anatomy of cynodonts. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **116**, 181–197.

PHILIPP, R. P., CLOSS, H., SCHULTZ, C. L., BASEI, M., HORN, B. L. D. and SOARES, M. B. 2013. Proveniência por U-Pb LA-ICP-MS em zircão detrítico e idade de deposição da Formação Santa Maria, Triássico da Bacia do Paraná, RS: evidências da estruturação do Arco do Rio Grande. *Anais do VIII Symposium International on Tectonics & XIV Simpósio Nacional de Estudos Tectônicos*, 154–157.

RANIVOCHARIMANANA, L., KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., WYSS, A. R. and PALEONTOLOGY, V. 2011. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 1292–1302.

REICHEL, M., SCHULTZ, C. L. and SOARES, M. B. 2009. A New Traversodontid Cynodont (Therapsida, Eucynodontia) From the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **52**, 229–250.

- ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, **264**, 1–25.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8**, 241–264.
- RUTA, M., BOTHA-BRINK, J., MITCHELL, S. A. and 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.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. and BARBERENA, M. C. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**, 495–498.
- , LANGER, M. C. and MONTEFELTRO, F. C. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Paläontologische Zeitschrift*, **90**, 593–609.
- 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. and HOPSON, J. A. 1998. Ghost lineages and ‘mammalness’: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, **24**, 254–273.
- SMITH, R. M., SIDOR, C. A., ANGIELCZYK, K. D., NESBITT, S. J. and TABOR, N. J. 2016. Taphonomy and sedimentary environments of Mid-Triassic vertebrate accumulations, Lifua Member (Manda beds), Ruhuhu Basin, Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, 2016, 227.

- and SWART, R. 2002. Changing fluvial environments and vertebrate taphonomy in response to climatic drying in a Mid-Triassic rift valley fill: the Omingonde Formation (Karoo Supergroup) of central Namibia. *Palaios*, **17**, 249–267.
- SOARES, M. B., ABDALA, F. and BERTONI-MACHADO, C. 2011a. A sectorial toothed cynodont (Therapsida) from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. *Geodiversitas*, **33**, 265–278.
- , SCHULTZ, C. L. and HORN, B. L. D. 2011b. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 329–354.
- , MARTINELLI, A. G. and OLIVEIRA, T. V. de. 2014. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **86**, 1673–1691.
- SUES, H.-D. and HOPSON, J. A. 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1202–1220.
- TATARINOV, L. P. 1973. Cynodonts of Gondwanan habit in the Middle Triassic of the USSR. *Paleontological Journal*, **7**, 200–205.
- TATARINOV, L. P. and MATCHENKO, E. N. 1999. A Find of an Aberrant Tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. *Paleontological Journal*, **33**, 422–428.
- TEIXEIRA, A. M. S. 1979. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. Unpublished MSc. thesis,

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 71pp.

——— 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS*, **24**, 1–31.

VEGA-DIAS, C., MAISCH, M. W. and SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**, 221–228.

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

## Figure Captions

**Fig. 1.** A, Map showing geographic location of the outcrop (Rincão do Pinhal), modified from Reichel *et al.* (2009). B, Stratigraphy of the Santa Maria Supersequence, modified from Martinelli *et al.* (2016) and Horn *et al.* (2014). Colour online.

**Fig. 2.** Cranium of *Scalenodon ribeiroae* sp. nov., UFRGS-PV-0239-T, stereopairs and line drawings. A, dorsal view. B, ventral view. C, right lateral view. Grey areas represent sediment cover and chequered represent broken surfaces. *Abbreviations:* 1–11, postcanine dentition; C, canine; F, frontal; I1–4, right incisors; if, incisive foramen; Ju, jugal; L, lacrimal; LI1–4, left incisors; Mx, maxilla; Na, nasal; Pf,

prefrontal; Pl, palatine; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; pcf, paracanine fossa; Pt, pterygoid; smf, septomaxillary foramen; Smx, septomaxilla. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

**Fig. 3.** A–B, *Scalenodon ribeiroae* sp. nov. UFRGS-PV-0239-T; A, stereopair of the right postcanine tooth row of; B, line drawing of the right PC7. C, right postcanine of *Scalenodon angustifrons* (modified from Crompton 1972). *Abbreviations:* bmc, buccal main cusp; cc, central cusp; ecin, external cingulum; limc, lingual main cusp; ob, occlusal basin; tc, transverse crest. Scale bar represents 1 cm. Colour online.

**Fig. 4.** Cladogram of gomphodont relationships derived from the dataset modified after Melo *et al.* (2015). Strict consensus of six most parsimonious trees, analysis A (all taxa, characters not additive, Length=228; Ci=0.42; Ri=0.69). Numbers at nodes indicate Bremer values and bootstrap values, respectively.

**Fig. 5.** Therapsid fauna of the *Dinodontosaurus* AZ and biostratigraphic correlation with African units. Radiometric dating based on Marsicano *et al.* (2015) for the Chañares Formation and Philipp *et al.* 2013 for the Santa Cruz Sequence. Colour online.

**ARTIGO 2.** MELO, T.P., RIBEIRO, A.M., MARTINELLI, A.G., & SOARES, M.B. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal.

Publicado: **Nature communications**, v. 10, n. 1, p. 2841, 2019. DOI: 10.1038/s41467-019-10719-7



ARTICLE

<https://doi.org/10.1038/s41467-019-10719-7>

OPEN

## Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal

Tomaz P. Melo<sup>1</sup>, Ana Maria Ribeiro<sup>2</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>3</sup> & Marina Bento Soares<sup>4</sup>

## Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal

Tomaz P. Melo<sup>1\*</sup>, Ana Maria Ribeiro<sup>2</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>3</sup> & Marina Bento Soares<sup>4</sup>

### Affiliations:

<sup>1</sup>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.

<sup>2</sup>Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Rua Dr Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>3</sup>CONICET- Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ave. Ángel Gallardo 470, C1405DJR CABA, Buenos Aires, Argentina.

<sup>4</sup>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.

\*Corresponding author: e-mail: tomaz.melo@gmail.com

### Abstract

Hypsodonty, the occurrence of high-crowned teeth, is widespread among mammals with diets rich in abrasive material, such as plants or soil, because it increases the durability of dentitions against wear. Hypsodont postcanine teeth evolved independently in multiple mammalian lineages and in the closely related mammaliaforms, since the Jurassic period. Here, we report the oldest record, to our knowledge of hypsodont postcanines in the non-mammaliaform stem-mammal, *Menadon besairiei*, from the early Late Triassic. The postcanines are long and columnar, with open roots. They were not replaced in older individuals and remained functional after the total wear of the crown enamel. Dental histology suggests that, convergently to hypsodont mammals, wear was compensated by the prolonged growth of each postcanine, resulting in dentine hypsodont teeth most similar to extant xenarthran mammals. These findings highlight the constraints imposed by limited tooth replacement and tooth wear in the evolutionary trajectories of herbivorous mammals and stem-mammals.

### Introduction

Mammal reliance on their teeth for the processing of food is unparalleled among living vertebrates. While most other vertebrates have multiple generations of simple teeth, which are replaced continuously throughout the animal's life, mammalian dentitions are exceptionally complex and distinctive, with only two generations, the antemolar dentition being replaced only once, usually early in life (*i.e.* they are diphyodont as opposed to polyphyodont)<sup>1,2</sup>. Diphyodonty first evolved before the origin of crown-group Mammalia, in the closely related mammaliaforms<sup>1,3,4</sup>. It increased food processing efficiency via improved mastication, possibly leading to the evolution of endothermy, but it also exposed the now limited number of teeth to a higher degree of wear, particularly in abrasive herbivorous diets<sup>5</sup>. The necessity of improving dental durability in face of dietary and environmental changes has deeply influenced the evolutionary history of mammaliaforms, with multiple instances of

convergence and parallelism<sup>6</sup>, but other synapsids (stem-mammals) and some other extinct groups of non-mammalian vertebrates have independently acquired comparable adaptations against tooth wear<sup>7</sup>.

Dental durability can be achieved in many ways, including modifications of enamel microstructure and thickness, delayed tooth eruption, addition of supernumerary teeth, increase in tooth height (hypsodonty), and often, a combination of methods<sup>7,8</sup>. While mammals employ all of these adaptations, supernumerary teeth are extremely rare, and hypsodonty is much more frequent<sup>8</sup>. Hypsodont postcanines, or cheek teeth, are associated to grazing, feeding in open habitats or at the ground level, and with diets rich in abrasive material, in which the wear of mineralized tissues is compensated by the ongoing tooth eruption<sup>9</sup>. The main source of the abrasive particles in the food consumed, intrinsic or extraneous, is subject to intense debate<sup>10,11</sup>, although the importance of grit and volcanic ash has been receiving renewed recognition<sup>12</sup>.

Hypsodonty is unknown outside Mammaliaformes, whereas large batteries of occluding teeth (*e.g.* in dinosaurs<sup>13</sup>, captorhinid reptiles<sup>14</sup>) and enlarged molariforms with thick enamel (*e.g.* in diadectid stem-tetrapods<sup>15</sup>, cynodont synapsids<sup>16</sup>) have evolved repeatedly<sup>17–20</sup>. Among stem-mammals, non-mammaliaform cynodonts were one of the most diverse groups to successfully employ dental innovations for oral processing, in the form of complex heterodont dentitions, with occlusion of molariform postcanines evolving in some groups. Non-mammaliaform cynodonts appeared in the Late Permian<sup>21</sup> and became extinct by the Early Cretaceous<sup>16</sup>, with peak diversity during the Triassic<sup>22,23</sup>. The group contains carnivores/insectivores (*e.g.* most probainognathians), omnivores and specialized herbivores<sup>24</sup> (*e.g.* traversodontids, tritylodontids<sup>16</sup>). During the Late Triassic, the first mammaliaforms<sup>25–27</sup> diverged from probainognathian non-mammaliaform cynodonts.

*Menadon besairiei* is nested within the clade Traversodontidae<sup>28</sup>, a group non-mammaliaform cynodonts that developed relatively complex postcanine occlusion and derived tooth replacement independently and earlier than those of other cynodonts and mammals<sup>24</sup>. The labio-lingually expanded postcanines, subjected to extensive wear, are called gomphodont teeth. This dental pattern originated in the Early Triassic in more basal forms, the diademodontids and trirachodontids, which together with traversodontids constitute the clade Gomphodontia<sup>24,28–30</sup>. In the typical replacement pattern of traversodontids (continuous sequential replacement), the occlusion was not disrupted by vertical replacement of the gomphodont postcanines, because new teeth erupted sequentially only at the rear of the dental series, making the replacement primarily horizontal<sup>24,31</sup>.

Based on previously undescribed material belonging to the traversodontid cynodont *Menadon besairiei* (early Late Triassic - Carnian - of Brazil<sup>32</sup> and Madagascar<sup>33</sup>), we report the presence of hypsodont postcanines and show that the patterns of dental growth and replacement were modified from the typical traversodontid pattern (low-crowned teeth with continuous sequential replacement). This unexpected convergence with mammals pulls the record of hypsodonty back in 70 million years. Although the particular conditions that led to the novel adaptation in this taxon cannot be easily determined, the unique cessation in postcanine replacement seems especially significant, in the context



of the highly abrasive diet in the gomphodont lineage as a whole, during the hot and dry Triassic period.

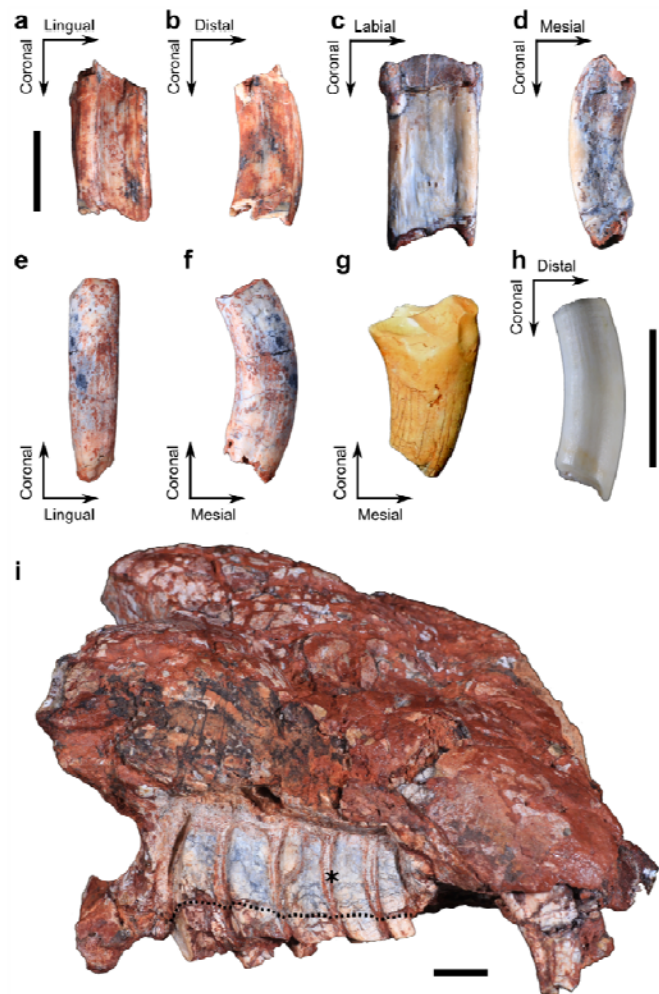
## Results

### Description

The new material of *Menadon* shows that the postcanines are columnar and open-rooted. Each tooth is curved, mesially in the upper and distally in the lower dentition, the same direction of their cant in implantation (Fig. 1; Supplementary Fig. 1). There is little differentiation between crown and root, and no cervix or transition can be found in the base of the extra-alveolar portion the postcanines. The intra-alveolar part of the teeth is about three times deeper than the extra-alveolar one, and the labio-lingual width is two to four times shorter than the coronal-apical height, depending on the tooth position (Supplementary Tables 1, 2). In well preserved teeth, the external surface is slightly rugose and continuous from the coronal wear facets to the edge of the pulp cavity (Fig. 1a-f). This overall morphology is indicative of hypsodonty.

To assess the implantation of postcanines, the intra-alveolar portion of a maxillary tooth row was exposed in the specimen UFRGS-PV-1165-T (Supplementary Note 1). It clearly shows the periodontal space, secondarily filled by minerals, around each tooth, implying a non-mineralized periodontal ligament. The unerupted or erupting distal postcanines, common to other traversodontids, are absent (Fig. 1i; Supplementary Note 2).

The cessation of sequential replacement is also observed in the lower dentition of all except the smallest, presumably youngest, specimens of *Menadon*. The last lower postcanine (but never the



**Fig. 1 | *Menadon besairiei* postcanine dentition.** Upper postcanine UFRGS-PV-1333-T. **a**, distal view; **b**, labial view. Upper postcanine MCN-PV-10221 T. **c**, distal view; **d**, labial view. Lower postcanine MCN-PV-10343 T in, **e**, mesial view; **f**, labial view. **g**, *Exaeretodon riograndensis* MCN-PV-3101 T. Heavily worn right lower postcanine in labial view. **h**, Extant xenarthran, three-toed sloth *Bradypus* sp. MCN-2771. Second upper molariform in lingual view. **i**, *Menadon besairiei* UFRGS-PV-1165-T. Right maxilla with the postcanine dentition exposed. Asterisk marks a location of periodontal space. Dotted line represents the original limits of the alveoli. Scale bars equal 10 mm, **a-g** are in the same scale.

last upper postcanine) is remarkably reduced in size (Supplementary Table 3), marking the stop in eruption of additional distal postcanines.

Moreover, the layer of enamel<sup>34</sup> present in other traversodontids is absent in upper postcanines (PC) and absent or very reduced in lower postcanines (pc) of adult specimens (Fig. 1a-f), while enamel is clearly present in incisors and canines. *Menadon* possessed more extensive enamel in its postcanines at an earlier ontogenetic stage, as seen in the right ?pc5 of a juvenile lower jaw (MCN PV-102016-T; approx. length 90 mm) (Supplementary Notes 1,2; Supplementary Fig. 2c), but it was worn to the very thin band that can be preserved in adults, as on the labial ridges of the right pc2-4 in the larger lower jaw UFRGS-PV-0891-T (approx. length 170 mm) (Supplementary Note 1; Supplementary Figs. 1,2a). This represents the minimal known amount of wear suffered by a mature individual.

### Histological analysis

Histological analysis of the isolated postcanines (Supplementary Notes 3) shows that the same mineralized tissues are distributed along the whole tooth in concentric layers (Fig. 2). Enamel was not found in the sections, instead, the peripheral layer is composed of cellular cementum, possessing abundant Sharpey's fibres, the imbedded portions of extrinsic collagen fibres (Fig. 2d,i), and cell lacunae left by cementocytes (Fig. 2a, d, e, f, g, h), over a thin layer of acellular cementum. The cementum layer extends to the apices of the cusps and ridges in the occlusal surface, and is thicker in the coronal portion. Internal to the cementum, the teeth are filled with orthodentine, which is divided in distinct external and internal portions (Fig. 2b, f). The external dentine is richer in peritubular dentine and the tubules are noticeably more branched and bifurcated, while the internal dentine has more intertubular dentine and less branching (Fig. 2b). The pulp chamber is restricted to the root apical third of the postcanines, flaring apically (Fig. 2). Incremental lines in the dentine mirror the outline of the pulp chamber (Supplementary Fig. 3).

### Discussion

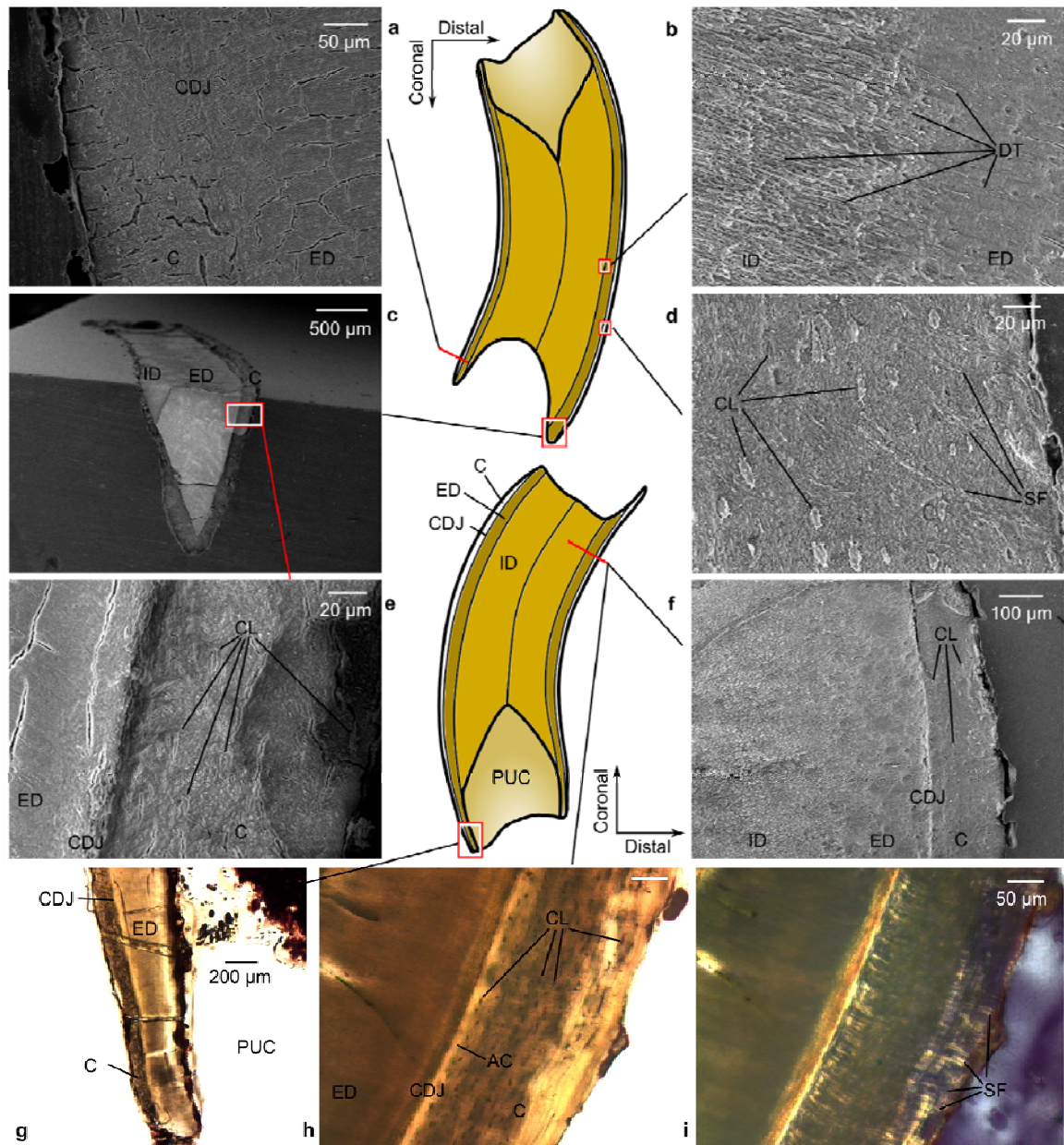
Although *Menadon* is placed, by dental and cranial characters, in the well supported clade of cynodont traversodontids<sup>28,33,35</sup>, grouped with other specialized herbivores (e.g. *Exaeretodon* spp., *Scalenodontoides macrodentes*; Fig. 1g), the columnar morphology of its postcanines is, superficially, more similar to that of dentine hypsodont molariforms of xenarthran mammals<sup>36,37</sup>, such as extant sloths and armadillos (Fig. 1h). Dentine hypsodonty can be defined as a delay in root completion, coupled with prolonged formation of dentine<sup>36,38</sup>, it often results in the fast wear of crown enamel and in lack of distinction between intra- and extra-alveolar portions<sup>36,39</sup>, as occurs in *Menadon*. This interpretation is supported by our histological analysis, which confirms the presence of cementum, a tooth attachment tissue, around the occlusal areas near the tips of cusps and ridges of upper and lower postcanines, as it has long been associated to hypsodonty<sup>37,39</sup>. The small, but wide, pulp chamber and

the incremental lines suggest progressive formation of dentine from coronal to root apical direction, instead of the centripetal infilling of the pulp chamber by secondary dentine of most synapsids<sup>40,41</sup>, resembling the euhyposodont cheek-teeth of xenarthrans<sup>42,43</sup>.

The Sharpey's fibres in the cementum (Fig. 2d,i) indicate a ligamentous attachment, the periodontal ligament, holding the tooth in the alveolus, constituting a gomphosis attachment<sup>44,45</sup>. Permanent gomphosis is regarded as the standard tooth attachment for extant mammals and archosaur reptiles<sup>46</sup>, but has been shown to be a transient phase in the dental development of other tetrapods, before mineralization of the ligament and ankylosis of the tooth to the alveolar bone (*e.g.* refs<sup>2,15,46,47</sup>). Stem-mammals appear to have undergone this transition more than once<sup>40,44,48</sup>, perhaps because the periodontal ligament allows for greater plasticity in the repositioning and migration of teeth<sup>40,41</sup>. The existence of a lasting gomphosis in *Menadon* is supported by the periodontal space between cementum and alveolar bone, which would contain the periodontal ligament in life. Also, crania with empty alveoli and isolated teeth of *Menadon* and other traversodontids are frequently collected<sup>35,49–51</sup>, evidence that the periodontal ligament was decomposed and released the teeth from the sockets before burial<sup>52</sup>. Given the dynamic sequential replacement of the postcanines of traversodontids, in some taxa coupled with mesial drift<sup>53</sup> and extensive remodelling of the alveolar bone<sup>54</sup>, as well as the continuous eruption and presence of cementum in *Menadon*, it is probable that all gomphodontian cynodonts maintained a lasting periodontal ligament throughout the life of each tooth<sup>8,44</sup>.

In *M. besairiei*, differential wear between the softer internal intertubular and the harder external peritubular dentine<sup>55</sup> probably helped maintain the occlusal morphology after the enamel was worn away. Accordingly, almost the entirety of the cusps and ridges are composed of external dentine, plus cementum (Fig. 2). Some xenarthrans have a comparable arrangement of mineralized tissues in dentine hyposodont molariforms, though usually with more types of dentine, other than orthodentine, and cementum<sup>37,56,57</sup>. Other traversodontids and basal gomphodontians (*i.e.* diademodontids) can also lose most of the enamel on the anterior postcanines due to heavy wear, which changed the occlusal surface considerably<sup>24,29,30,49</sup> (Fig 1g). In traversodontids, the postcanines erupted with much thinner enamel inside the occlusal basin than on the exterior, and on the lingual side the canines and incisors than on the labial side<sup>24,49</sup>. This indicates that differential wear was a strategy already being exploited by traversodontids, in which secondary occlusal surfaces were functional for prolonged periods and the incisors and canines were self-sharpening.

The tooth replacement in traversodontids is derived from their gomphodontian precursors. Incisors and canine teeth retained the plesiomorphic alternate pattern of replacement, whereas the postcanines developed a more complex sequential tooth succession. In early gomphodontians, such as diademodontids and trirachodontids, the gomphodont-type postcanines often coexisted with sectorial (cutting) and simpler postcanines. Eruption occurred sequentially from front to back of the tooth row, with the posterior sectorials, when present, being replaced by gomphodont or other sectorial teeth<sup>24,29,31,51</sup>. In the diademodontid *Diademodon*, at least three generations of postcanines were present



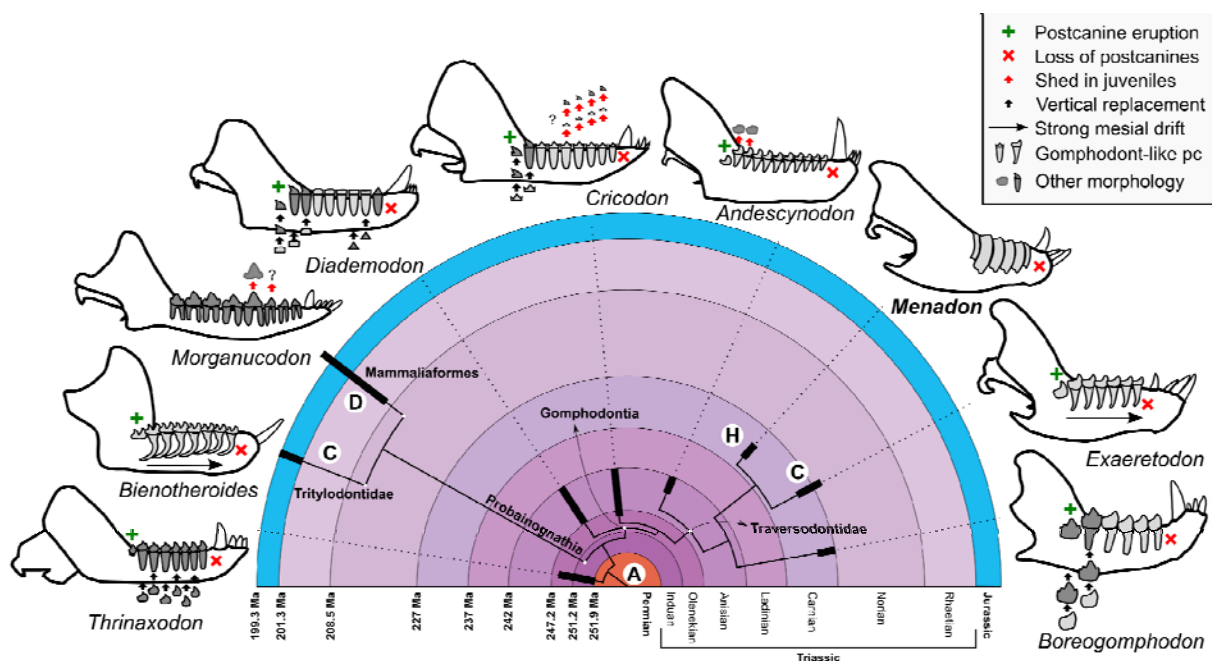
**Fig. 2 | *Menadon besairiei* postcanine dental microstructure.** a, f, h, i, cross sections; b, d, g, longitudinal sections; c, e, longitudinal (labio-lingual) section. Abbreviations: AC, acellular cementum; C, cementum; CDJ, cement-dentine junction; CL, cementocytes lacunae (secondarily filled); DT, dentine tubules; ED, external dentine; ID, internal dentine; PUC, pulp cavity; SF, Sharpey fibres.

at the same time, with distinct morphologies (conical, gomphodont, sectorial), continually replacing each other throughout the animal's life<sup>29,58</sup>. Trirachodontids, such as *Cricodon metabolus*, had sectorial and gomphodont postcanines as adults, but juvenile specimens show that an initial generation of cheek teeth was completely sectorial, followed by several waves of replacement<sup>59,60</sup>. Traversodontids generally lack any sectorial dentition as adults, although some species (e.g. *Andescynodon mendozensis*) had posterior sectorials as small juveniles, later replaced by gomphodont postcanines<sup>61</sup>, and *Boreogomphodon jeffersoni* is the exception in retaining its sectorial postcanines through maturity<sup>31</sup>. In traversodontids with only gomphodont postcanines, the sequential replacement appears to represent a single generation of teeth, despite the potentially indefinite number of added teeth. In



some species, notably *Exaeretodon* spp., the postcanines drifted mesially<sup>49,53</sup>, pressed by the eruption of distal postcanines, causing the oldest anterior postcanine to be lost, a process called Continuous Dental Replacement<sup>8,53,62</sup>. In such context, the stop in the replacement in *Menadon* is highly atypical from the gomphodontian and traversodontid patterns. (Fig. 3)

The dentition of *Menadon besairiei* reveals an unexpected set of dental characters, largely convergent to mammals, despite its precocity and distant phylogenetic relationship between the groups. It combines a very early early example of hypsodont postcanines in the fossil record, with occlusion and heavy wear of tooth crowns, mammal-like gomphosis attachment and limited replacement. This novel record can help shed light on the evolutionary constraints on dental traits that appeared independently in multiple mammalian lineages, but very rarely among all the other vertebrates<sup>7,36</sup>. The oldest records of hypsodont postcanines, in mammaliaforms, date from the possibly euhypsodont Upper Jurassic (150 Ma) *Fruitafossor*<sup>63</sup>, and later, Late Cretaceous (70 Ma) sudamericid gondwanatherians<sup>64</sup> with hypsodont cheek-teeth, and euhypsodont Eocene (55 Ma) xenarthrans<sup>42</sup> and taeniodonts<sup>36</sup>. Eleutherodont mammaliaforms from the Jurassic (165 Ma) and some Cretaceous (130 Ma) tritylodontid cynodonts have “dentine hypsodont” postcanines with high dentine walls formed by proximally fused roots<sup>16,36,65</sup>, but we do not consider them equivalent because they were probably not exposed to wear.



**Fig. 3 | Postcanine replacement of Triassic and Early Jurassic cynodonts.** Lower jaws of mature individuals of selected species. Green cross, addition of new tooth loci in adults; red “x”, loss of older teeth in adults; Horizontal arrow, strong mesial drift<sup>62</sup>; black vertical arrows, continuous vertical replacement; red vertical arrows, deciduous teeth lost at a younger age and not replaced. Abbreviations: A, alternate replacement; C, horizontal continuous sequential dental replacement of postcanines; D, diphyodonty; H, hypsodonty. Not to scale. Phylogeny based on Liu & Abdala(LIU; ABDALA, 2014)and Ruta et al.(RUTA et al., 2013). Chronostratigraphy from Cohen et al.(COHEN et al., 2013)

Regardless of other differences, some lineages of herbivorous mammals became strikingly convergent with certain traversodontids in having a monophyodont dentition with continuous sequential replacement. Furthermore, as in traversodontids and other gomphodontians, related species of mammals often employ different solutions to the problem of dental durability, such as continuous sequential replacement in manatees of the genus *Trichechus*<sup>8</sup> and dentine hypsodonty in the dugong *Dugong dugon*, which also has teeth with enamel when they erupt and some degree of mesial drift<sup>66</sup>. In other cases, the same species employs more than one strategy, as in hypsodont elephantids that also have delayed sequential eruption, and the hypsodont mole-rat *Heliophobius argenteocinereus*, with continuous sequential replacement<sup>8</sup>.

Convergently in early mammaliaforms and gomphodont cynodonts, the evolution of more precise occlusion led to drastic alterations in the replacement pattern (diphyodonty and continuous sequential replacement, respectively), which minimized misalignments between opposing teeth. In conjunction with the herbivorous diet consumed by traversodontids and other gomphodontians, this resulted in increased dental wear. We hypothesize that the determinate number of postcanines in *Menadon*, contrasting to all other traversodontids, constrained its evolutionary trajectory, favouring the appearance of hypsodonty, in detriment of strategies more commonly employed by polyphyodont species.

During the Middle and early Late Triassic, different lineages of gomphodont cynodonts experienced a reduction in postcanine crown complexity, by loss of extra tooth morphologies and simplification of crests, cusps and cingula. At the same time, they developed a more complex interlocking mechanism between postcanines, larger occlusal surfaces by means of central occlusal basins, leaf-shaped or self-sharpening incisors, and optimized craniodental features for muscles related to food processing<sup>24,28</sup>. This period coincided with the diversification of the *Dicroidium* Flora in Gondwana<sup>67</sup>, characterized by more rigid and resistant leaves than those of the preceding *Glossopteris* Flora, and with the strengthening of megamonsoonal climatic regime, marked by strong seasonality<sup>68</sup>. *Menadon* is part of a faunal assemblage (*Santacruzodon* Assemblage Zone; see Methods) older than the Carnian-Norian first occurring dinosaurs,<sup>35,69</sup> after which earlier groups of herbivores, such as traversodontids and dicynodonts, were gradually replaced by dinosaurs, sphenodontians, and mammaliaforms<sup>18,70</sup>. An arid palaeoenvironment is proposed for the unit, with high amounts of wind-blown dust<sup>71,72</sup>, a potential abrasive that could accumulate on the vegetation consumed by *Menadon*<sup>11,12,43</sup>.

In this context, *Menadon besairiei* represents a rare record of hypsodonty outside Mammaliaformes and highlights an unrecorded strategy to face the high dental wear imposed on specialized herbivores by the arid Triassic environments, and by the evolutionary constraints of the unusual mode of tooth replacement of gomphodont cynodonts. The specific conditions that led *Menadon* to develop such divergent morphology from all other traversodontids remain to be further investigated, as it is possible that underlying differences in morpho-functional aspects and dietary

preferences between species might be essential to the explanation. Comparable adaptations would not be documented again for, at least, the next 70 million years, when diphyodont mammaliaforms diversified in dietary habits, during the Jurassic.

## Methods

### Dental terminology

We refer as ‘hypsodont’ to teeth that have prolonged growth, resulting in increased height, particularly when the additional dental tissue is submitted to wear. Since dentine hypsodont teeth often don’t have clearly defined root and crown, we avoided these terms where it could cause confusion, instead using ‘extra-alveolar’ for the exposed coronal portion of the tooth and ‘intra-alveolar’ for the portion inside the alveolus. We followed the dental terminology proposed by Smith & Dodson<sup>73</sup>.

### Material of *Menadon besairiei*

All specimens of *Menadon besairiei* from Brazil were examined. The Brazilian material of *Menadon* derive from the same locality, the Schoenstatt outcrop, in Santa Cruz do Sul city, part of the *Santacruzodon* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence<sup>35,69</sup>. Most fossils in the Schoenstatt outcrop are found disarticulated and isolated in the top five metres of massive and laminated red mudstone, with the predominance of skull and mandibles. Traversodontid cynodonts (*i.e.* *Santacruzodon hopsoni* and *Menadon besairiei*) are numerically dominant in the assemblage, with rare examples of carnivorous cynodonts<sup>74</sup> and archosauromorphs<sup>75,76</sup>.

The Santa Maria Supersequence encompasses four distinct vertebrate associations (*Dinodontosaurus* AZ, *Santacruzodon* AZ, *Hyperodapedon* AZ and *Riograndia* AZ), ranging from ?Ladinian-earliest Carnian to Norian<sup>69</sup>. The *Santacruzodon* AZ was dated as younger than  $236,6 \pm 1.5$  Ma through detrital zircon U-Pb geochronology<sup>32</sup>, which is concordant with the absolute ages for the underlying *Dinodontosaurus* AZ (236-233 Ma by correlation with the Chañares Formation from Argentina<sup>77</sup>) and the overlying *Hyperodapedon* AZ (younger than 233 Ma<sup>78</sup>; 231-225 Ma via correlation with the Ischigualasto Formation from Argentina<sup>79</sup>).

### Histological analysis

One upper and one lower whole postcanines were selected to be microscopically analysed (MCN-PV-10221 and 10343, respectively), as well as three fragments of the coronal portion of an additional upper postcanine (UFRGS-PV-1333-T). The fossils were chosen for their completeness and quality of preservation. They were sectioned in (partial) longitudinal and cross sections and, when possible, the counterparts resulted from the same cut were compared using light microscopy (LM) and scanning

electron microscopy (SEM). The fragments were imaged only in SEM, they included a portion of the mesial wall (cross-section), the mesio-labial cusp (cross section) and the main disto-labial cusp (tangential section). For LM and SEM preparation, the teeth and tooth fragments were embedded in epoxy resin (Araldite GY 279). The material was then cut with a diamond saw and/or wet ground with 80 to 600 grit sandpaper. The samples for LM were glued on glass slides and thinned to approximately 100  $\mu\text{m}$ . Subsequently, they were polished to 2500-3000 grit size to be viewed and imaged in a Zeiss Axio Scope.A1 light microscope using a Zeiss AxioCam ERc5s mounted camera. We used the ‘photomerge’ tool in Adobe Photoshop CC 2015 to reconstruct the entire sections.

The SEM samples were further polished to 3000 grit size and cleaned in an ultrasonic bath. Etching was performed with 1N HCl for 120 seconds, followed by washing in deionized distilled water for five minutes and ultrasonic cleaning for 30 seconds. After drying, the samples were sputter-coated with gold and imaged (at magnifications between 25 and 3000x) in the scanning electron microscope (JEOL JSM 6060) at a voltage of 10kV.

### Data availability

The fossil material and histological sections described are deposited at the palaeontological collections of the Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV) and Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV) in Porto Alegre, Brazil.

The data supporting the findings of this study are available within the paper and its supplementary information.

### References

1. Luo, Z.-X., Kielan-Jaworowska, Z. & Cifelli, R. L. Evolution of dental replacement in mammals. *Bull. Carnegie Museum Nat. Hist.* **36**, 159–175 (2004).
2. Bertin, T. J. C., Thivichon-Prince, B., LeBlanc, A. R. H., Caldwell, M. W. & Viriot, L. Current Perspectives on Tooth Implantation, Attachment, and Replacement in Amniota. *Front. Physiol.* **9**, (2018).
3. Rowe, T. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *J. Vertebr. Paleontol.* **8**, 241–264 (1988).
4. Crompton, A. W. & Jenkins, F. A. Molar occlusion in Late Triassic mammals. *Biol. Rev.* **43**, 427–458 (1968).
5. Damuth, J. & Janis, C. M. A comparison of observed molar wear rates in extant herbivorous mammals. in *Annales Zoologici Fennici* 188–200 (JSTOR, 2014).
6. Luo, Z. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* **450**, 1011–1019 (2007).



7. Janis, C. M. & Fortelius, M. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol. Rev.* **63**, 197–230 (1988).
8. Gomes Rodrigues, H. *et al.* Continuous dental replacement in a hyper-chisel tooth digging rodent. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, 17355–17359 (2011).
9. Williams, S. H. & Kay, R. F. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *J. Mamm. Evol.* **8**, 207–229 (2001).
10. Hummel, J. *et al.* Another one bites the dust: faecal silica levels in large herbivores correlate with high-crowned teeth. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* **278**, 1742–1747 (2011).
11. Jardine, P. E., Janis, C. M., Sahney, S. & Benton, M. J. Grit not grass: concordant patterns of early origin of hypsodonty in Great Plains ungulates and Glires. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **365**, 1–10 (2012).
12. Strömberg, C. A. E., Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J. & Carlini, A. A. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nat. Commun.* **4**, 1478 (2013).
13. Bramble, K., LeBlanc, A. R. H., Lamoureux, D. O., Wosik, M. & Currie, P. J. Histological evidence for a dynamic dental battery in hadrosaurid dinosaurs. *Sci. Rep.* **7**, 15787 (2017).
14. LeBlanc, A. R. H. & Reisz, R. R. Patterns of tooth development and replacement in captorhinid reptiles: a comparative approach for understanding the origin of multiple tooth rows. *J. Vertebr. Paleontol.* **35**, e919928 (2015).
15. LeBlanc, A. R. H. & Reisz, R. R. Periodontal ligament, cementum, and alveolar bone in the oldest herbivorous tetrapods, and their evolutionary significance. *PLoS One* **8**, e74697 (2013).
16. Matsuoka, H., Kusuhashi, N. & Corfe, I. J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. *J. Vertebr. Paleontol.* **36**, e1112289 (2016).
17. Reisz, R. R. Origin of Dental Occlusion in Tetrapods : Signal for Terrestrial Vertebrate Evolution ? *J. Exp. Zool. Part B Mol. Dev. Evol.* **306**, 261–277 (2006).
18. Weishampel, D. B. & Norman, D. B. Vertebrate herbivory in the Mesozoic; jaws, plants, and evolutionary metrics. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.* **238**, 87–101 (1989).
19. Sues, H.-D. *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates - Perspectives from the fossil record.* (Cambridge University Press, 2000).
20. Gow, C. E. The advent of herbivory in certain reptilian lineages during the Triassic. *Palaeontol. Africana* **21**, 133–141 (1978).
21. Botha, J., Abdala, F. & Smith, R. M. H. The oldest cynodont : new clues on the origin and

- early diversification of the Cynodontia. *Zool. J. Linn. Soc.* **147**, 477–492 (2007).
22. Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S. A. & Benton, M. J. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **280**, 20131865 (2013).
  23. Lukic-Walther, M., Brocklehurst, N., Kammerer, C. F. & Fröbisch, J. Diversity patterns of nonmammalian cynodonts (Synapsida, Therapsida) and the impact of taxonomic practice and research history on diversity estimates. *Paleobiology* 1–14 (2018). doi:10.1017/pab.2018.38
  24. Crompton, A. W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bull. Br. Museum Nat. Hist. - Geol.* **21**, 29–71 (1972).
  25. Liu, J. & Olsen, P. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *J. Mamm. Evol.* **17**, 151–176 (2010).
  26. Hopson, J. A. & Kitching, J. W. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bull. Museum Comp. Zool.* **156**, 5–35 (2001).
  27. Martinelli, A. G. & Soares, M. B. Evolution of South American non-mammaliaform cynodonts (Therapsida, Cynodontia). *Contrib. del MACN* **6**, 183–197 (2016).
  28. Liu, J. & Abdala, F. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. in *Early Evolutionary History of the Synapsida* (eds. Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D. & Fröbisch, J.) 255–279 (Springer Netherlands, 2014). doi:10.1007/978-94-007-6841-3
  29. Grine, F. E. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). *Palaeontol. Africana* **20**, 123–135 (1977).
  30. Hopson, J. A. The traversodontid cynodont *Mandagomphodon hirschsoni* from the Middle Triassic of the Ruhuhu Valley, Tanzania. in *Early evolutionary history of the Synapsida* (eds. Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D. & Fröbisch, J.) 233–253 (Springer Netherlands, 2014).
  31. Liu, J. & Sues, H.-D. Dentition and tooth replacement of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA. *Vertebr. Palasiat.* **48**, 169–184 (2010).
  32. Philipp, R. P. *et al.* Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *J. South Am. Earth Sci.* **88**, 216–237 (2018).
  33. Flynn, J. J. *et al.* New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *J. Vertebr. Paleontol.* **20**, 422–427 (2000).
  34. Abdala, F. & Malabarba, M. C. Enamel microstructure in *Exaeretodon*, a Late Triassic South American traversodontid (Therapsida: Cynodontia). *Rev. Bras. Paleontol.* **10**, 71–78 (2007).
  35. Melo, T. P., Abdala, F. & Soares, M. B. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei*

- (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* **35**, e1002562 (2015).
36. von Koenigswald, W. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions — construction and classification. *Palaeontogr. Abteilung A* **294**, 63–94 (2011).
  37. Kalthoff, D. C. Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). *J. Morphol.* **272**, 641–661 (2011).
  38. Renvoisé, E. & Michon, F. An Evo-Devo perspective on ever-growing teeth in mammals and dental stem cell maintenance. *Front. Physiol.* **5**, 1–12 (2014).
  39. White, T. E. The endocrine glands and evolution, no. 3: os cementum, hypsodonty, and diet. *Contrib. from Museum Paleontol. Univ. Michigan* **13**, 211–265 (1959).
  40. LeBlanc, A. R. H., Brink, K. S., Whitney, M. R., Abdala, F. & Reisz, R. R. Dental ontogeny in extinct synapsids reveals a complex evolutionary history of the mammalian tooth attachment system. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**, 20181792 (2018).
  41. Nanci, A. *Ten cate's Oral Histology : development, structure, and function*. (Mosby, 2012).
  42. Ciancio, M. R., Vieytes, E. C. & Carlini, A. A. When xenarthrans had enamel: insights on the evolution of their hypsodonty and paleontological support for independent evolution in armadillos. *Naturwissenschaften* **101**, 715–725 (2014).
  43. Madden, R. H. *Hypsodonty in Mammals: Evolution, Geomorphology, and the Role of Earth Surface Processes*. (Cambridge University Press, 2014).
  44. LeBlanc, A. R. H., Reisz, R. R., Brink, K. S. & Abdala, F. Mineralized periodontia in extinct relatives of mammals shed light on the evolutionary history of mineral homeostasis in periodontal tissue maintenance. *J. Clin. Periodontol.* **43**, 323–332 (2016).
  45. Boyde, A. & Jones, S. J. Scanning electron microscopy of cementum and Sharpey fibre bone. *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* **92**, 536–548 (1968).
  46. LeBlanc, A. R. H., Brink, K. S., Cullen, T. M. & Reisz, R. R. Evolutionary implications of tooth attachment versus tooth implantation: A case study using dinosaur, crocodylian, and mammal teeth. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, e1354006 (2017).
  47. Pretto, F. A., Cabreira, S. F. & Schultz, C. L. Tooth microstructure of the Early Permian aquatic predator *Stereosternum tumidum*. *Acta Palaeontol. Pol.* **59**, 125–133 (2012).
  48. Crompton, A. W. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals. *Funct. Morphol. Vertebr. Paleontol.* 55–75 (1995).
  49. Abdala, F., Barberena, M. C. & Dornelles, J. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* **22**, 313–325 (2002).

50. Kammerer, C. F., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A. R. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *J. Vertebr. Paleontol.* **28**, 445–462 (2008).
51. Crompton, A. W. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proc. Zool. Soc. London* **125**, 617–669 (1955).
52. Brand, L. R., Hussey, M. & Taylor, J. Decay and disarticulation of small vertebrates in controlled experiments. *J Taphon* **1**, 69–95 (2003).
53. Gomes Rodrigues, H. *et al.* Evolutionary and biological implications of dental mesial drift in rodents: the case of the Ctenodactylidae (Rodentia, Mammalia). *PLoS One* **7**, e50197 (2012).
54. Wise, G. E. & King, G. J. Mechanisms of tooth eruption and orthodontic tooth movement. *J. Dent. Res.* **87**, 414–434 (2008).
55. Kinney, J. H., Balooch, M., Marshall, S. J., Marshall, G. W. & Weihs, T. P. Hardness and young's modulus of human peritubular and intertubular dentine. *Arch. Oral Biol.* **41**, 9–13 (1996).
56. Green, J. L. & Kalthoff, D. C. Xenarthran dental microstructure and dental microwear analyses, with new data for *Megatherium americanum* (Megatheriidae). *J. Mammal.* **96**, 645–657 (2015).
57. Ferigolo, J. Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). *Arch. Oral Biol.* **30**, 71–82 (1985).
58. Osborn, J. W. On Tooth Succession in *Diademodon*. *Evolution (N. Y.)*. **28**, 141–157 (1974).
59. Hopson, J. A. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus* Assemblage Zone of South Africa : implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. *Palaeontol. Africana* **41**, 53–66 (2005).
60. Sidor, C. A. & Hopson, J. A. *Cricodon metabolus* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Triassic Ntawere Formation of northeastern Zambia: patterns of tooth replacement and a systematic review of the Trirachodontidae. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, 39–64 (2017).
61. Goñi, R. & Goin, F. J. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico argentino: I *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Traversodontidae). *Ameghiniana* **25**, 139–148 (1988).
62. Gomes Rodrigues, H. & Šumbera, R. Dental peculiarities in the silvery mole-rat: an original model for studying the evolutionary and biological origins of continuous dental generation in mammals. *PeerJ* **3**, e1233 (2015).
63. Luo, Z.-X. & Wible, J. R. A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification. *Science* **308**, 103–107 (2005).
64. Krause, D. W., Prasad, G. V. R., von Koenigswald, W., Sahni, A. & Grine, F. E.

- Cosmopolitanism among Gondwanan late Cretaceous mammals. *Nature* **390**, 504–507 (1997).
65. Zhou, C.-F., Wu, S., Martin, T. & Luo, Z.-X. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations. *Nature* **500**, 163–167 (2013).
  66. Lanyon, J. M. & Sanson, G. D. Degenerate dentition of the dugong (*Dugong dugon*), or why a grazer does not need teeth: morphology, occlusion and wear of mouthparts. *J. Zool.* **268**, 133–152 (2006).
  67. Césari, S. N. & Colombi, C. Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: paleoecological and paleogeographic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **449**, 365–384 (2016).
  68. Preto, N., Kustatscher, E. & Wignall, P. B. Triassic climates—state of the art and perspectives. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **290**, 1–10 (2010).
  69. Horn, B. L. D. *et al.* 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. *J. South Am. Earth Sci.* **55**, 123–132 (2014).
  70. Bernardi, M., Gianolla, P., Petti, F. M., Mietto, P. & Benton, M. J. Dinosaur diversification linked with the Carnian Pluvial Episode. *Nat. Commun.* **9**, 1499 (2018).
  71. Horn, B. L. D., Goldberg, K. & Schultz, C. L. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. *J. South Am. Earth Sci.* **81**, 189–203 (2018).
  72. Horn, B. L. D., Pereira, V. P. & Schultz, C. L. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, Middle Triassic, Rio Grande do Sul, Brazil: Classification, genesis and paleoclimatic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **376**, 39–47 (2013).
  73. Smith, J. B. & Dodson, P. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *J. Vertebr. Paleontol.* **23**, 1–12 (2003).
  74. 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* **11**, e0162945 (2016).
  75. Raugust, T., Lacerda, M. & Schultz, C. L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Parana Basin). *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* **379**, 303–318 (2013).
  76. 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* **10**, e0118563 (2015).
  77. Ezcurra, M. D. *et al.* Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern

- Pangaea. *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 1477 (2017).
78. Langer, M. C., Ramezani, J. & Da Rosa, Á. A. S. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Res.* **57**, 133–140 (2018).
79. Martínez, R. N. *et al.* Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *J. Vertebr. Paleontol.* **32**, 10–30 (2012).
80. Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. & Fan, J.-X. The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes* **36**, 199–204 (2013).

### Acknowledgements

We thank C. Bertoni-Machado, D. Fortier, A. Liparini, T. Oliveira, T. Raugust C. Schultz, and L. Lopes for field and laboratory assistance. We thank J. Ferigolo, C. Schultz, L. Kerber, F. Abdala and V. Pitana (*in memoriam*) for discussion. Funding was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico grants 141006/2015-3 (T.P.M.) and 304143/2012-0 (M.B.S.).

### Author contributions

T.P.M., A.M.R. and M.B.S. conceived the study. T.P.M. and A.M.R. prepared fossils and performed experiments. T.P.M., A.M.R., A.G.M. and M.B.S. contributed to analysis of results and discussion. T.P.M. prepared the manuscript, figures, tables and supplementary information. A.M.R., A.G.M. and M.B.S. commented and revised the text and figures.

### Competing interests

The authors declare no competing interests.

### Figure legends

**Fig. 1 | *Menadon besairiei* postcanine dentition.** Upper postcanine UFRGS-PV-1333-T. **a**, distal view; **b**, labial view. Upper postcanine MCN-PV-10221 T. **c**, distal view; **d**, labial view. Lower postcanine MCN-PV-10343 T in **e**, mesial view; **f**, labial view. **g**, *Exaeretodon riograndensis* MCN-PV-3101 T. Heavily worn right lower postcanine in labial view. **h**, Extant xenarthran, three-toed sloth *Bradypus* sp. MCN-2771. Second upper molariform in lingual view. **i**, *Menadon besairiei* UFRGS-PV-1165-T. Right maxilla with the postcanine dentition exposed. Asterisk marks a location of periodontal space. Dotted line represents the original limits of the alveoli. Scale bars equal 10 mm, **a-g** are in the same scale.

**Fig. 2 | *Menadon besairiei* postcanine dental microstructure.** **a, f, h, i**, cross sections; **b, d, g**, longitudinal sections; **c, e**, longitudinal (labio-lingual) section. Abbreviations: AC, acellular cementum; C, cementum; CDJ,

cement-dentine junction; CL, cementocytes lacunae (secondarily filled); DT, dentine tubules; ED, external dentine; ID, internal dentine; PUC, pulp cavity; SF, Sharpey fibres.

**Fig. 3 | Postcanine replacement of Triassic and Early Jurassic cynodonts.** Lower jaws of mature individuals of selected species. Green cross, addition of new tooth loci in adults; red “x”, loss of older teeth in adults; Horizontal arrow, strong mesial drift<sup>62</sup>; black vertical arrows, continuous vertical replacement; red vertical arrows, deciduous teeth lost at a younger age and not replaced. Abbreviations: A, alternate replacement; C, horizontal continuous sequential dental replacement of postcanines; D, diphyodonty; H, hypsodonty. Not to scale. Phylogeny based on Liu & Abdala<sup>28</sup> and Ruta et al.<sup>22</sup>. Chronostratigraphy from Cohen et al.<sup>80</sup>

## **Supplementary Information**

### **Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal**

Melo et al.



## Supplementary Note 1: Institutional abbreviations

**MCN-PV**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **UA**, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; **UFRGS-PV-T**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

## Supplementary Note 2: Brief anatomical description

**MCN-PV-10216** (Supplementary Fig. 2c)

MCN-PV-10216 is a small-sized lower jaw (estimated 90 mm anteroposterior length; 67 mm from symphysis to base of angular process), found with a vertebra and rib fragments attached to the right dentary. The mandibular rami were pressed together and slightly twisted close to the symphysis. Both rami are also fractured posterior to the postcanine series, causing the left coronoid process to be missing. On the left side, the angle of the dentary is also rotated and crushed against the tooth-row, deforming the posterior-most postcanines. The symphysis is fused and extends posteriorly to the level of the second postcanine. The angular process is strongly projected posteriorly, dorsal to it, is a wide emargination on the posterior border of the dentary leading to the coronoid process. The coronoid process does not hide the last postcanine (pc6) in labial view, although there is a possible alveolus posterior to pc6, indicative of an additional erupting postcanine. The lower dental formula is  $i3, c1, pc6 + ?1$ .

The incisors are procumbent, although most of the crowns are broken at the base and missing. In cross-section,  $i1$  can be characterized as salinon-shaped<sup>1</sup>, but the others are more difficult to assess. The canine is small (estimated crown height of less than 9 mm) and procumbent.

The postcanines are curved and canted distally, with roughly rectangular shape in cross-section, long axis oriented mesio-distally, and a longitudinal sulcus along the middle of the lingual side. Posteriorly in the tooth-row, the teeth are progressively larger and less worn. The anterior-most postcanine (pc1) is broken at the base in both mandibles and differs from the other postcanines by having a round cross-section (approx. 1 mm diameter). Both pc2 and pc3 are more worn on the labial side, resulting in low labial ridges and relatively high lingual cusps of the (mesially positioned) transverse ridge. The central occlusal basin is shallow. The distal heel is very pronounced in all postcanines, contacting the mesial face of the adjacent postcanine almost to the apex of the transverse ridge. The degree of wear is smaller in pc4 and pc5, accordingly, the labial ridge is higher, the labial and lingual cusps of the transverse ridge are subequal in height, and the occlusal basin is deeper. The enamel is not distinguishable in pc1-4, but it can be seen as a thin translucent layer around the crowns of pc5 and pc6. Differing from the generally flat external surfaces of the other postcanines, pc6 has a more convex shape of the outer enamel cover, which gradually thins and transitions to the rugose

aspect of cementum. The maximum height of the enamel band in pc6 is 2.5 mm, at the mesio-lingual cusp and at the labial side of distal heel.

#### **UFRGS-PV-1165-T (Fig. 1i)**

Includes the right side of a snout, found in association with an edentulous lower jaw (Melo *et al.*<sup>2</sup>, Fig. 6A) and cranial fragments of more than one individual. The snout is comparable in size and morphology to the complete skull UFRGS-PV- 1164-T (Melo *et al.*<sup>2</sup>, Figs. 2-5), both having 87 mm maxillary length (between the posterior contact with the transverse process of the pterygoid to the anterior contact to the premaxilla). The lateral face of the maxilla was removed to expose the intra-alveolar portion of the postcanines.

Each of the five postcanines is curved mesially. The teeth are open-rooted and tubular in appearance, with no cervix separating crown and root. The root apex has the same anteroposterior width as the crown. Although the postcanines vary in size and the anterior teeth (pc1-2) are more worn, (as in all specimens of *Menadon*), the intra-alveolar height is approximately constant. Enamel is not present.

Around each postcanine, there is periodontal space, filled with minerals, separating the cementum from the alveolar bone. Well-developed interalveolar septa are present between the postcanines.

### **Supplementary Note 3: Microstructural description**

MCN-PV-10221 – *Menadon besairiei* upper postcanine

#### **Ground section - Middle Longitudinal Section (Supplementary Fig. 3b)**

The upper postcanine, curved mesially, parallel mesial and distal surfaces, with open pulp cavity. Large portions of the outer mineralized tissue were removed during early mechanical preparation, small areas remain in the distal face.

The section is dominated by orthodontine, with characteristically sigmoid tubules. The dentinal tubules start in the coronal direction from the central portion of the tooth, curving gently towards the outer surface, then coronally approximately halfway, and finally perpendicular again to the CDJ. There is a discontinuity in the dentin in the outer ~500 µm, with a lighter band (~150 µm) separating the external and internal layers, in the outer layer, the dentinal tubules are more diffuse and arranged almost perpendicularly to the CDJ. In the periphery of the dentin, there is a brighter, thin (30 µm) layer, where the tubules branch out before fading.

External to the hyaline dentin, a layer of alternating cellular and acellular cementum is approx. 230  $\mu\text{m}$  in the deepest preserved patch, thinning to approx. 100  $\mu\text{m}$  at the level of the pulp chamber. In the coronal region, there are ill-defined incremental lines in the cementum and Sharpey fibres light can be seen in the external layers under polarized.

Dentine structural lines can be seen along the section, perpendicular to the dentinal tubules, markedly in the medial and root apical portion of the tooth, and more faintly in the external layer of dentin. Lighter broad bands coincide with the primary curvature of the dentinal tubules, corresponding to Schreger lines. Contour lines are present in most of the tooth, and incremental von Ebner's lines and longer period Andresen lines can be seen more clearly in the internal dentine, sometimes coincident with the contour lines. The daily lines of von Ebner are 5-7  $\mu\text{m}$  wide, and about 10 are disposed between two Andresen lines.

### **Scanning electron microscope - Middle Longitudinal Section**

The features of orthodentine are clearly recognizable in the SEM micrographs. The internal layer of dentine has a coarser texture compared to the external, becoming smoother abruptly, despite the gradual change in the orientation of the tubules (Fig. 2B). The tubules in the external dentine are more ramified and also seem to be slightly thinner than in the internal dentine. This may indicate a sudden change in the proportion of types of dentine, the inner portion being composed chiefly of intertubular dentine, the outer richer in peritubular dentine.

In all preserved parts of the cementum, there are numerous cementocytes lacunae, but rest lines or internal layers are not clearly defined. The cementum matrix is fibrous in appearance, with small intrinsic fibres arranged disorganizedly and larger extrinsic (Sharpey's) fibres arranged perpendicularly or obliquely to the surface<sup>3</sup>. The Sharpey's fibres are well mineralized, very few lacking a mineralized core, and, although more common in the periphery, can be seen penetrating to the interior of the cementum, in between the cementocytes, usually in an oblique apical direction.

MCN-PV-10343 – *Menadon besairiei* lower postcanine

### **Ground section - Middle Longitudinal Section (Supplementary Fig. 3f)**

The lower postcanine is curved distally, the mesial and distal surfaces are parallel, with open pulp cavity. Part of the mesial side of the tooth did not resist the lamination process, the cementum and exterior dentine are better-preserved in the mesial root apex. The microstructure is also visible on the distal side of the tooth, but it is severely altered by diagenesis.

Orthodentine occupies most of the section, divided in larger internal and narrower external portions, as in the upper postcanines. The external dentine is approx. 250  $\mu\text{m}$  wide on the distal side

and 500  $\mu\text{m}$  on the mesial, thinning in the root apical portion to 300  $\mu\text{m}$ . Large areas of the external dentine were altered in the distal side, making the tubules not visible (also perceptible macroscopically as translucent zones). Curiously, undulating lines of von Ebner are visible in these areas (2.5- 6  $\mu\text{m}$ ). On the whole distal side, along the boundary from the internal to the external dentine, there seems to be a zone of interglobular dentine.

The cementum on the distal side is mostly obscured by diagenetic alteration in the form of coarse dark fibres, sub-parallel to the surface, in certain points penetrating into the dentine (more than 100  $\mu\text{m}$ ). Portions of the underlying cellular cementum can be seen in more apical areas. The average thickness of the cementum in the distal side is 60  $\mu\text{m}$ , and 180  $\mu\text{m}$  in preserved part of the mesial side.

The mesial apical extremity of the tooth is formed by orthodentine comparable to the external dentine of more coronal parts, with von Ebner's lines forming a wavy pattern, and a thin (100  $\mu\text{m}$ ) layer of cellular cementum. In the outer side, striations typical of Sharpey's Fibres are visible under polarized light.

### **Supplementary Discussion: Tooth Replacement in gomphodont cynodonts (Fig. 3)**

From the plesiomorphic, "reptilian", alternate replacement of non-mammalian synsids, both probainognathian and gomphodont cynodonts independently developed slower rates of replacement during the Triassic<sup>4-6</sup>. In the probainognathian lineage, this culminated in diphyodonty in mammaliaforms<sup>4</sup>, and in continuous sequential replacement in tritylodontids<sup>7-9</sup> and, eventually, in mammals<sup>10</sup>.

In the Early and Middle Triassic, gomphodont cynodonts evolved labio-lingually expanded molariform postcanines. These gomphodont-type postcanines often coexisted with sectorial and simpler postcanines, especially in early gomphodonts, such as diademodontids and trirachodontids. Incisor and canine teeth retained the plesiomorphic alternate pattern of replacement, whereas the postcanines developed a more complex tooth succession, which minimized disruptions in the occlusion of gomphodont teeth. Eruption occurred sequentially from front to back of the tooth row, with the posterior sectorials, when present, being replaced by gomphodont or other sectorial teeth<sup>11-13</sup>. Typically, the gomphodont postcanine tooth row shows an anteroposterior increase in size, reflecting ontogenetic growth at the time of eruption.

In the diademodontid *Diademodon*, postcanines of up to six<sup>14</sup> (depending on the interpretation) distinct morphologies were present at the same time, continually replacing each other throughout the animal's life. Sectorial postcanines erupted at the rear of the tooth row and were replaced sequentially by gomphodont teeth. The anterior-most, consequently oldest, gomphodont teeth were, in turn, replaced by conical postcanines anteriorly, which were not replaced. It remains unclear how the teeth

of intermediate morphology (also called subgomphodont) between the sectorial and gomphodont postcanines, fit in this replacement mode<sup>14-17</sup>.

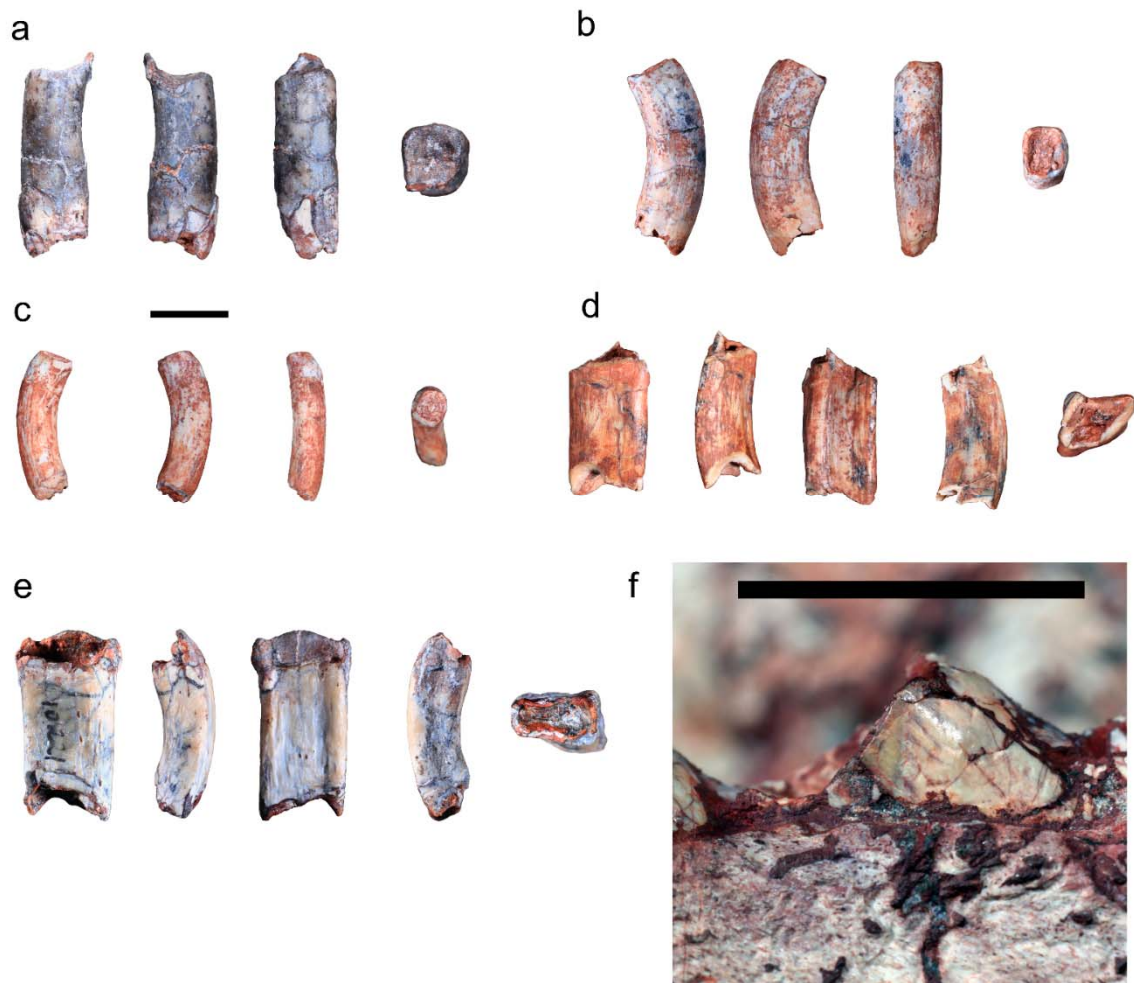
The dental replacement of trirachodontids is possibly the most complex, though it has not been studied in such detail as in diademodontids and traversodontids. Most trirachodontids (except *Trirachodon berryi*) have posterior sectorial postcanines during adult life, which can be replaced by gomphodont or other sectorial teeth<sup>18</sup>, but juvenile specimens show that an initial generation of cheek teeth was completely sectorial, followed by several waves of replacement. The fast rate of replacement in some small juveniles record the only examples of a gomphodont postcanine in the process of being vertically replaced by another gomphodont postcanine<sup>18,19</sup>.

Traversodontids generally lack any sectorial dentition as adults, although some species (*Andescynodon mendozensis*, *Pascualgnathus polanskii* and *Massetognathus pascuali*) had posterior sectorials, as small juveniles, that were replaced by gomphodont postcanines<sup>20,21</sup>. *Boreogomphodon jeffersoni* is the exception in retaining its sectorial postcanines through maturity<sup>11</sup>. Because the completely gomphodont series tends to be established from a very young age, few species have large enough ontogenetic samples as to exclude the possibility of early sectorials. In medium to mature specimens, the least worn and latest to erupt postcanine is invariably the most posterior gomphodont tooth, often with one or more posterior postcanines in process of eruption.

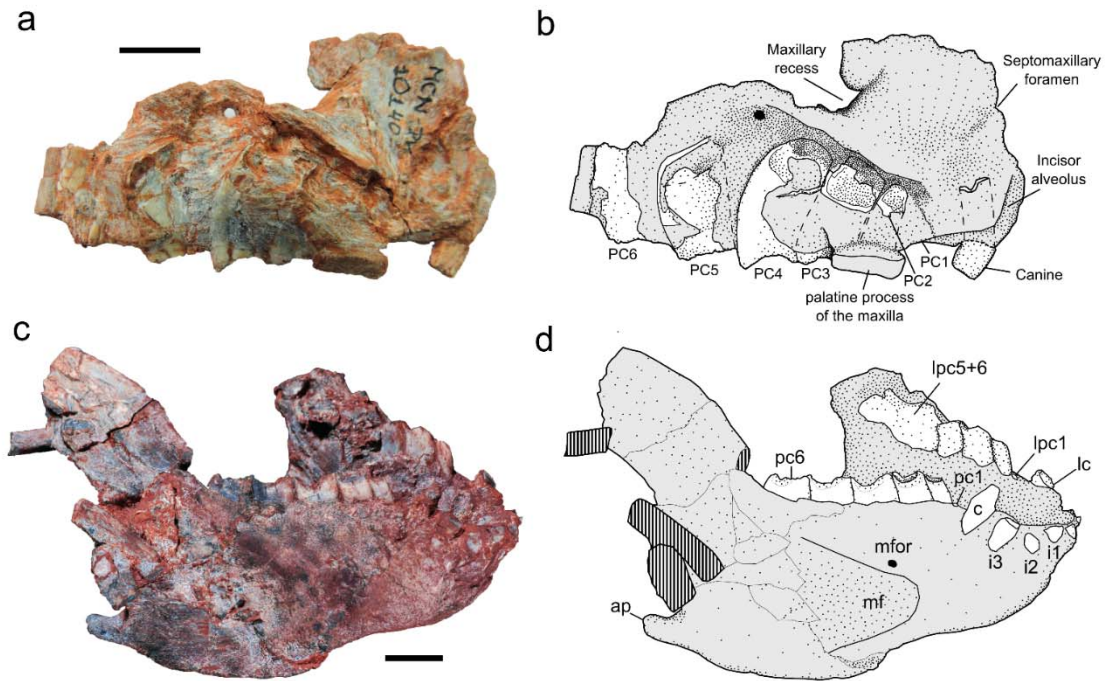
In Traversodontidae, as in other gomphodonts, each new gomphodont postcanine added tends to be larger than the previous one. Most species retain many of the older postcanines as they grow (e.g. *Scalenodon*, *Protuberum*, *Massetognathus*, *Dadadon*, *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Mandagomphodon* spp.), resulting in an increase in the number of teeth in larger specimens (*Massetognathus*, *Dadadon*), while others shed the anterior teeth, which can result in fewer postcanines (as in *Exaeretodon argentinus*) or in a more constant number (in *Exaeretodon riograndensis*, *Menadon besairiei*) during ontogeny<sup>2,22-24</sup>. This “treadmill” type of replacement, in which an indefinite number of teeth are added posteriorly, drift anteriorly and are shed at the anterior end of tooth row, was called Continuous Dental Replacement by Gomes Rodrigues *et al.*<sup>10</sup>. To avoid confusion with alternate replacing polyphyodont dentitions, we used the term “Continuous Sequential Replacement”.

In adult individuals of many species (*Scalenodon*, *Massetognathus*, *Dadadon*, *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Mandagomphodon* spp.), the last postcanine is not the largest in the tooth row, instead, from a certain point, each new postcanine becomes slightly smaller than the previous<sup>13</sup>. This is likely caused by a decrease in the space available to new postcanines, as a result of slower growth rates after reaching reproductive maturity. Histological and morphological evidence show that, contrary to mammaliaforms, most non-mammalian cynodonts had extended (“indeterminate”) growth strategies, with overall slower growth in later ontogeny<sup>4,25-30</sup>. In the early mammaliaform *Morganucodon*, the attainment of truncated (“determinate”) growth coincided with the evolution of

diphyodonty and, possibly, with other mammalian characters<sup>4,29</sup>. *Menadon* differs from all other traversodontids in that the last lower postcanine is exceptionally reduced in relation to the penultimate, marking the stop of horizontal replacement in all but the smallest known mandible (approx. 90 mm; Supplementary Fig. 2c). The reason for such early interruption is unknown, considering that growth continued after the eruption of the last postcanine, as the holotype (UA 10601) is considerably smaller than other specimens (Supplementary Table 3).

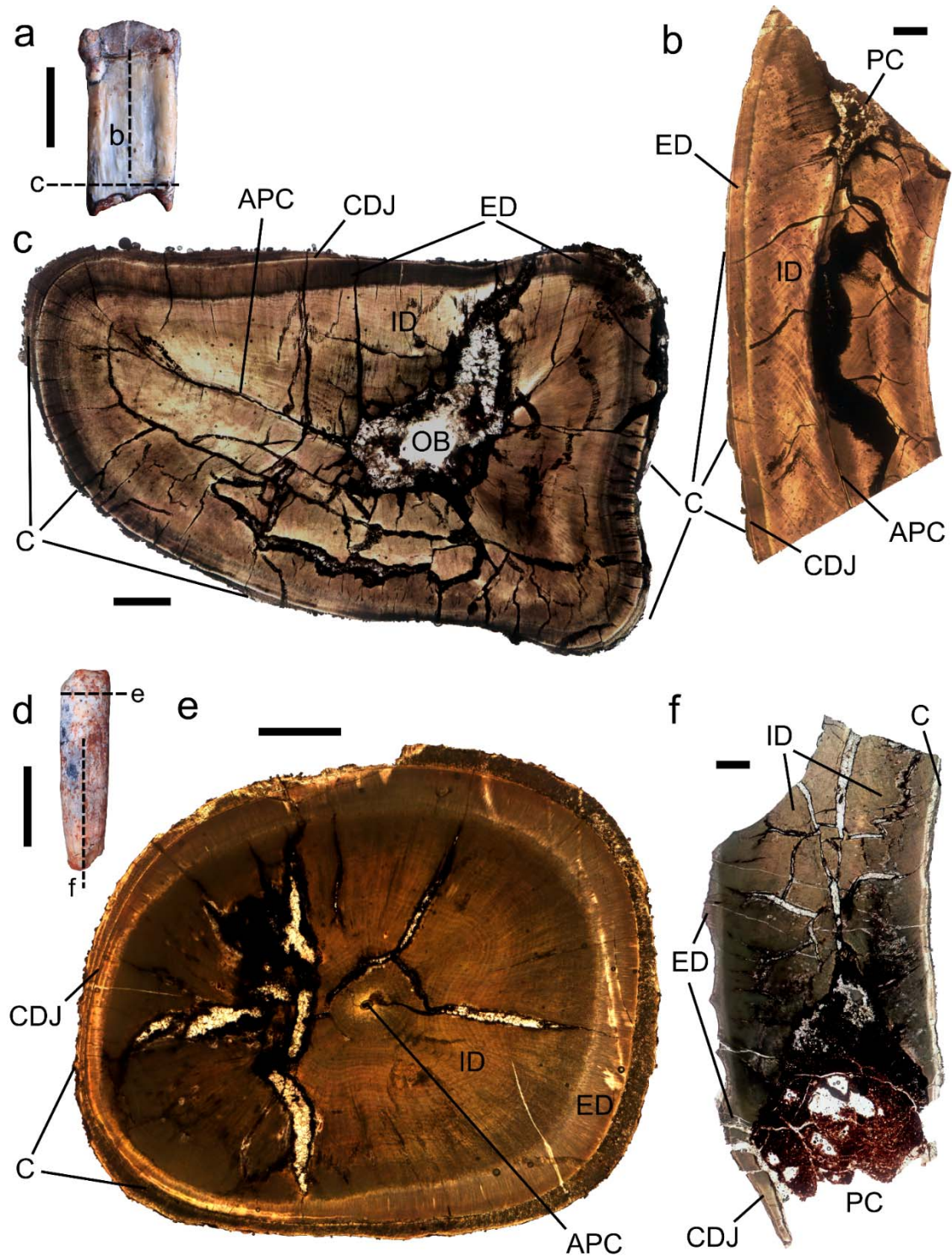


**Supplementary Figure 1 | Postcanines of *Menadon besairiei*.** **a**, left lower postcanine in labial, lingual, mesial and occlusal views (MCN-PV-10217 T); **b**, right lower postcanine in labial, lingual, mesial and occlusal views (MCN-PV-10343 T); **c**, left lower postcanine in labial, lingual, mesial and occlusal views (MCN-PV-10339 T); **d**, left upper postcanine in mesial, lingual, distal, labial and occlusal views (UFRGS-PV-1333-T); **e**, right upper postcanine in mesial, lingual, distal, labial and occlusal views (MCN -PV-10221 T); **f**, right lower postcanine (pc4) with residual enamel on the labial side (UFRGS-PV-891-T). Scale bars equal 10 mm, **a-e** are to the same scale.



**Supplementary Figure 2 | *Menadon besairiei* juvenile individuals. a-b**, left maxilla in medial view (MCN-PV-10140 T); **c-d**, paired mandibles in right lateral view (MCN-PV-10216 T). Abbreviations: ap, angular process; c, right canine; i1-3, right incisors; lc, left canine; lpc1-6, left lower postcanines; mf, masseteric fossa; mfor, mental foramen; pc1-6, right lower postcanines; PC1-6, upper postcanines. Scale bars equal 10 mm.





**Supplementary Figure 3 | *Menadon besairiei* postcanine tooth microstructure.** Upper postcanine (MCN -PV-10221 T). **a**, before sectioning, in distal view, stippled lines indicate position of sections; **b**, longitudinal section; **c**, cross section. Lower postcanine (MCN -PV-10343 T). **d**, before sectioning, in mesial view, stippled lines indicate position of sections; **e**, cross section; **f**, longitudinal section. Abbreviations: APC, atresic pulp chamber; C, cementum; CDJ, cementum-dentine junction; ED, external dentine; ID, internal dentine; OP, occlusal basin; PC, pulp chamber. Scale bars equal 10 mm in a and d and 1mm elsewhere.

**Supplementary Table 1. Lower Postcanine Measurements.**

Number	Position	Side	AP	AAP	LLW	ALLW	TH
MCN-PV 10343 T	?	R	7	~7.3	6	~5.5	25.4
MCN-PV 10339 T	?	L	5.1	5.1	4.5	4.5	19.8
MCN-PV 10217 T	?	L	8.1	~9	8.3	7.3	~27.3
MCN-PV 10219 T	?	L	6.9	7.2	6.1	6.1	~22.6
MCN-PV 10342 T	?	L	6.1	5.9	4.9	3.5	~22.3
MCN-PV 10216 T	1/1	R	~1	-	~1	-	-
	2/2	R	2.8	-	1.8	-	~17.3
	3/3	R	5.4	-	3.5	-	-
	4/4	R	7	-	4.3	-	~17.20
	5/5	R	7.4	-	4.6	-	-
	6/6	R	7.4	-	5.9	-	~14.3
	1/1	L	~1	-	~1	-	-
	2/2	L	2.6	-	1.7	-	-
	3/3	L	4.4	-	3.4	-	-
	4/4	L	6.7	-	5	-	-
UFRGS-PV-0891-T	1/2	R	4.1	-	3	-	-
	2/3	R	~7	-	5.2	-	-
	3/4	R	~7.5	-	6.6	-	-
	4/5	R	~8	-	~8	-	-
	5/6	R	6.6	-	9.5	-	-
	6/7	R	~5	-	~3	-	-
	3/4	L	~7	-	~7	-	-
	4/5	L	6	-	7.8	-	-
	5/6	L	7.7	-	7.2	-	-
	6/7	L	4.5	-	3.6	-	-
UFRGS-PV-1054-T	1/2	R	2.5	-	2.8	-	-
	2/3	R	6.3	-	4.5	-	-
	3/4	R	~8	-	~7	-	-
	4/5	R	7.6	-	8	-	-
	5/6	R	8.5	-	8.3	-	-
	6/7	R	4.3	-	3.7	-	-
UFRGS-PV-0434-T	1/2	R	~5	-	~3.3	-	-
	2/3	R	~5.4	-	4.7	-	-
	3/4	R	8.1	-	7.2	-	-
	4/5	R	~8.5	-	~7.7	-	-
	6/7	R	~3.3	-	3.8	-	-
	1/2	L	~5.5	-	~3	-	-
	2/3	L	6	-	5.1	-	-
	3/4	L	8	-	~6	-	-
	4/5	L	~8.5	-	~5.9	-	-
	5/6	L	~10	-	7	-	-
	6/7	L	4.5	-	3.2	-	-

Abbreviations: AAP, root apical mesiodistal length; AP, coronal mesiodistal length; LLW, coronal labiolingual width; ALLW, root apical labiolingual width; TH, tooth height; R, right side; L, left side; ~, deformation; \*, estimated; Position, anterior-posterior position in the specimen/ homologous position in the holotype.

**Supplementary Table 2. Upper Postcanine Measurements.**

Specimen	Position	Side	AP	AAP	LLW	ALLW	TH
MCN-PV 10221 T	?	R	7	7.4	11.3	~13	25
MCN-PV 10218 T	?	L	8	~7.7	11	~11.2	~30
MCN-PV 10340 T	?	R	~7.3	-	~10	-	~13.5
MCN-PV 10220 T	?	R	6.7	~7.5	12.6	~12	~16.3
UFRGS-PV-1333-T	?	L	7	~5.8	9.5	~9	~20.2
MCN-PV 10140 T	1/?2	L	*1.5	-	*1.5	-	?
	2/3	L	~3.5	-	~3.8	-	~10.5
	3/4	L	~4.7	-	~6	-	~14.5
	4/5	L	~5.5	-	~6.7	-	~17
	5/6	L	~6.5	-	~7.5	-	~15.7
	6/7	L	~10?	-	~3.5	-	-
UFRGS-PV-1164-T	1/4	R	4.5	-	5.3	-	-
	2/5	R	7	-	8.4	-	-
	3/6	R	8	-	10.3	-	-
	4/7	R	8.3	-	11.2	-	-
	5/8	R	6.6	-	12	-	-
	1/4	L	4.9	-	5	-	-
	2/5	L	6.4	-	9.3	-	-
	3/6	L	7.4	-	10	-	-
	4/7	L	8	-	12.6	-	-
	5/8	L	7	-	13	-	-
UFRGS-PV-1165-T	1/4	R	4.4	4.4	4.1	-	18
	2/5	R	5.6	5.5	7	-	20
	3/6	R	7.6	7.3	9	-	22
	4/7	R	7.5	7.6	12.5	-	22
	5/8	R	~7.4	~6.3	12.5	-	24
UFRGS-PV-0865-T	2/5	R	~7.2	-	8	-	-
	3/6	R	~8	-	~7	-	-

Abbreviations: AAP, root apical mesiodistal length of the labial side; AP, coronal mesiodistal length of the labial side; LLW, coronal labiolingual width on the distal side; ALLW, , root apical labiolingual width on the distal side; TH, tooth height; R, right side; L, left side; ~, deformation; \*, estimated; Position, position in the specimen/ homologous position in the holotype.

**Supplementary Table 3. Cranial and mandibular dimensions.**

Specimen	DPL	DTL	BSL	PSL	pc6	PC	pc
MCN-PV 10216 T	67	*90	-	-	No	-	-
UFRGS-PV-0891-T	*130	*170	-	-	Yes	-	6
UFRGS-PV-1054-T	125	165	-	-	Yes	-	6
UFRGS-PV-0434-T	150	180	-	-	Yes	-	6
MCN-PV 505 T	~150	~195	-	-	Yes	-	~5-6
UFRGS-PV-0905-T/ 1	*145	*185	-	-	?	-	?
UFRGS-PV-0905-T/ 2	*110	-	-	-	Yes	-	6?
MCN-PV 10140 T	-	-	-	-/57	-	6	-
UFRGS-PV-1164-T	-	-	216	105/86	-	5	-
UFRGS-PV-1165-T/1	-	-	-	*103/87	-	5	-
UFRGS-PV-1165-T/2	130	173	-	-	Yes	-	6
UFRGS-PV-0865-T	-	-	-	/*80	-	5	-
UFRGS-PV-0903-T	-	-	-	/~88	-	5	-
UFRGS-PV-01298-T	-	-	-	*100/~85	-	5	-
UA – 10601 (Holotype)	-	-	158	80.1/?	Yes	8	7
FMNH PR 2444	-	-	-	91.1/?	-	5	-

Abbreviations: DPL, partial dentary length, from the symphysis to base of the angular process; DTL; total dentary length; BSL, basal skull length; PSL, partial skull length (snout/maxilla); pc6, presence of severely reduced sixth lower postcanine; PC, number of upper postcanines or empty postcanine alveoli; pc, number of lower postcanines or empty postcanine alveoli; ~, deformation; \*, estimated. All measurements are in millimetres.

### Supplementary References

1. Hendrickx, C., Mateus, O. & Araújo, R. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *J. Vertebr. Paleontol.* **35**, e982797 (2015).
2. Melo, T. P., Abdala, F. & Soares, M. B. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* **35**, e1002562 (2015).
3. Boyde, A. & Jones, S. J. Scanning electron microscopy of cementum and Sharpey fibre bone. *Zeitschrift für Zellforsch. und mikroskopische Anat.* **92**, 536–548 (1968).
4. Luo, Z.-X., Kielan-Jaworowska, Z. & Cifelli, R. L. Evolution of dental replacement in mammals. *Bull. Carnegie Museum Nat. Hist.* **36**, 159–175 (2004).
5. Romer, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora* **344**, 1–18 (1970).
6. Abdala, F., Jasinowski, S. C. & Fernandez, V. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. *J. Vertebr. Paleontol.* **33**, 1408–1431 (2013).
7. Jasinowski, S. C. & Chinsamy, A. Mandibular histology and growth of the nonmammaliaform cynodont *Tritylodon*. *J. Anat.* **220**, 564–579 (2012).
8. Cui, G. H. & Sun, A. L. Postcanine root-system in tritylodonts. *Vertebr. Palasiat.* **25**, 245 (1987).
9. Gomes Rodrigues, H. & Šumbera, R. Dental peculiarities in the silvery mole-rat: an original model for studying the evolutionary and biological origins of continuous dental generation in mammals. *PeerJ* **3**, e1233 (2015).
10. Gomes Rodrigues, H. *et al.* Continuous dental replacement in a hyper-chisel tooth digging rodent. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, 17355–17359 (2011).
11. Liu, J. & Sues, H.-D. Dentition and tooth replacement of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA. *Vertebr. Palasiat.* **48**, 169–184 (2010).
12. Grine, F. E. Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). *Palaeontol. Africana* **20**, 123–135 (1977).
13. Crompton, A. W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodonts. *Bull. Br. Museum Nat. Hist. - Geol.* **21**, 29–71 (1972).

14. Osborn, J. W. On Tooth Succession in *Diademodon*. *Evolution* (N. Y). **28**, 141–157 (1974).
15. Ziegler, A. C. A theoretical determination of tooth succession in the therapsid *Diademodon*. *J. Paleontol.* **43**, 771–778 (1969).
16. Hopson, J. A. in *Early Mammals* (eds. Kermack, D. M. & Kermack, K. A.) 1–21 (Academic Press, 1971).
17. Fourie, S. Tooth replacement in the gomphodont cynodont, *Diademodon*. *S. Afr. J. Sci.* **59**, 211–213 (1963).
18. Sidor, C. A. & Hopson, J. A. *Cricodon metabolus* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Triassic Ntawere Formation of northeastern Zambia: patterns of tooth replacement and a systematic review of the Trirachodontidae. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, 39–64 (2017).
19. Hopson, J. A. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the *Cynognathus* Assemblage Zone of South Africa : implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. *Palaeontol. Africana* **41**, 53–66 (2005).
20. Goñi, R. & Goin, F. J. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico argentino: I *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Traversodontidae). *Ameghiniana* **25**, 139–148 (1988).
21. Martinelli, A. G. On the postcanine dentition of *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte (Cynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *Geobios* **43**, 629–638 (2010).
22. Abdala, F., Barberena, M. C. & Dornelles, J. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* **22**, 313–325 (2002).
23. Goñi, R. & Goin, F. Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico Argentino: II. *Exaeretodon frenguelli* Cabrera (Traversodontidae). *Ameghiniana* **27**, 327–336 (1990).
24. Abdala, F. & Giannini, N. P. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *J. Vertebr. Paleontol.* **20**, 501–506 (2000).
25. Chinsamy, A. & Abdala, F. Palaeobiological implications of the bone microstructure of South American traversodontids (Therapsida: Cynodontia). *S. Afr. J. Sci.* **104**, 2–7 (2008).
26. O’Meara, R. N., Dirks, W. & Martinelli, A. G. Enamel formation and growth in non-mammalian cynodonts. *R. Soc. open Sci.* **5**, 172293 (2018).

27. Veiga, F. H., Botha-Brink, J. & Soares, M. B. Osteohistology of the non-mammaliaform traversodontids *Protuberum cabralense* and *Exaeretodon riograndensis* from southern Brazil. *Hist. Biol.* 1–11 (2018). doi:10.1080/08912963.2018.1441292
28. Botha-Brink, J., Abdala, F. & Chinsamy, A. in *Forerunners of mammals: Radiation, histology, biology* 223–246 (Indiana University Press Bloomington, 2012).
29. O’Meara, R. N. & Asher, R. J. The evolution of growth patterns in mammalian versus nonmammalian cynodonts. *Paleobiology* **42**, 439–464 (2016).
30. Botha-Brink, J., Bento Soares, M. & Martinelli, A. G. Osteohistology of Late Triassic prozostrodontian cynodonts from Brazil. *PeerJ* **6**, e5029 (2018).

**ARTIGO 3.** MELO, T.P.; MARTINELLI, A.G.; SOARES, M.B. Massetognathine traversodontid and chiniquodontid cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from a fossiliferous outcrop of the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): diversity and biostratigraphic implications.

Submetido: **Palaeontology**

---

### Palaeontology - Manuscript ID PALA-09-19-4611-OA

---

Sally Thomas <onbehalf@manuscriptcentral.com>

26 de setembro de 2019 21:21

Responder a: editor@palass.org

Para: tomaz.melo@gmail.com

Cc: tomaz.melo@gmail.com, agustin\_martinelli@yahoo.com.ar, marinabentosoares@gmail.com

26-Sep-2019

Dear Mr. Melo,

Your manuscript entitled "Massetognathine traversodontid and chiniquodontid cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from a fossiliferous outcrop of the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): diversity and biostratigraphic implications" has been successfully submitted online and will now be considered for publication in either *Palaeontology* or *Papers in Palaeontology*.

Your manuscript ID is PALA-09-19-4611-OA.

Please mention the manuscript ID in all future correspondence or when contacting the editorial office. If there are any changes to your street or e-mail addresses, please log in to Manuscript Central at <https://mc.manuscriptcentral.com/pala> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <https://mc.manuscriptcentral.com/pala>.

Thank you for your submission.

Yours sincerely,  
Sally Thomas

Palaeontology Editorial Office



MASSETOGNATHINE TRAVERSODONTID AND CHINIQUODONTID  
CYNODONTS (SYNAPSIDA, CYNODONTIA) FROM A FOSSILIFEROUS  
OUTCROP OF THE EARLY LATE TRIASSIC *SANTACRUZODON* ASSEMBLAGE  
ZONE (SANTA MARIA SUPERSEQUENCE, SOUTHERN BRAZIL): DIVERSITY  
AND BIOSTRATIGRAPHIC IMPLICATIONS

by TOMAZ PANCERI MELO\*<sup>1</sup>, AGUSTÍN G. MARTINELLI<sup>2</sup>, and MARINA BENTO  
SOARES<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências,  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, prédio  
43127, Caixa Postal 15001, CEP 91501-970, Bairro Agronomia, Porto Alegre, Rio  
Grande do Sul, Brazil. tomaz.melo@gmail.com

<sup>2</sup> CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias  
Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires,  
C1405DJR, Argentina. agustin\_martinelli@yahoo.com.ar

<sup>3</sup> 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. marina.soares@mn.ufrj.br;

\*Corresponding author.

**Key words:** Traversodontidae, Triassic, Carnian, Santa Maria Supersequence,  
*Santacruzodon*, *Chiniquodon*.

ABSTRACT — In this contribution, we describe the Upper Triassic fossil content of the Carolina Soil outcrop in Vera Cruz Municipality, Rio Grande do Sul state, Brazil. It includes numerous specimens of the massetognathine traversodontid *Santacruzodon hopsoni* (Gomphodontia, Traversodontidae) with a broad range of ontogenetic stages, and a new record of the chiniquodontid cynodont *Chiniquodon* sp. (Probainognathia, Chiniquodontidae). This outcrop is considered to belong to the *Santacruzodon* Assemblage Zone of the Santa Cruz Sequence, Santa Maria Supersequence, which was radiometrically dated at a maximum depositional age in the Early Carnian. The new materials of *Santacruzodon* improve the knowledge on the anatomy of this taxon, which was originally based on small-sized specimens collected in the Schönstatt outcrop (Santa Cruz do Sul Municipality). Although *Chiniquodon* occurs alongside with *Santacruzodon* in the Schönstatt outcrop, its presence is not as biostratigraphically significant, as this taxon has a large biochron and geographical distribution, and requires a comprehensive systematic review. *Santacruzodon* remains as an index taxon of the *Santacruzodon* AZ and this outcrop represents one of the few fossiliferous ones known for this AZ.

The Santa Maria Supersequence of the Paraná Basin that crops out in the State of Rio Grande do Sul, southern Brazil, encompasses Middle to Late Triassic continental deposits in three third-order sequences which bear four vertebrate assemblage zones (AZ): the basal Pinheiros-Chiniquá Sequence (*Dinodontosaurus* AZ; Ladinian-early Carnian; e.g. Langer *et al.* 2007; Martinelli *et al.* 2017), the Santa Cruz Sequence (*Santacruzodon* AZ; Carnian; Horn *et al.* 2014; Philipp *et al.* 2018) and the Candelária Sequence (*Hyperodapedon* AZ and *Riograndia* AZ; late Carnian-

Norian and Norian, respectively (Bonaparte *et al.* 2010; Soares *et al.* 2011a; Langer *et al.* 2018).

The tectonically controlled deposition of the Santa Maria Supersequence is related to extensional rifting across western Gondwana, associated with the Gondwanides orogeny (Zerfass *et al.* 2003, 2004). The base of each sequence is generally composed of conglomeratic to coarse grained cross-bedded sandstones with mud clasts, which mark the tectonic lowering of the base level (Zerfass *et al.* 2003), interpreted as ephemeral braided river deposits (Horn *et al.* 2018a). The deposition of the Pinheiros-Chiniquá and Santa Cruz sequences took place in an arid/semi-arid environment, resulting in an upper portion of red massive and laminated mudstones to siltstones, with carbonate concretions and calcretes (Zerfass *et al.* 2003; Horn *et al.* 2013), recently reconstructed as dry mudflats of eolian dust (loess), occasionally reworked by ephemeral streams (Horn *et al.* 2018a). In the lower Candelária Sequence, above the basal-most levels, there are mudstones and fine sandstones of lacustrine sheet flood deltas, indicating more humid climate, overlain by the upper Candelária Sequence (that represents in part the traditional Caturrita Formation *sensu* Andreis *et al.* 1980), dominated by massive fine sandstones from hyper-concentrated ephemeral sheet flood flows, deposited under dry conditions (Horn *et al.* 2018b).

Because of lithological similarities and lack of continuity between outcrops, much of the distinguishing between the sequences and stratigraphic levels is done through tetrapod biostratigraphy (e.g. Barberena 1977; Scherer 1994; Schultz *et al.* 2000; Langer *et al.* 2007; Soares *et al.* 2011a; Martinelli *et al.* 2017). The biostratigraphic framework has been developed mainly by correlations with Argentinean faunas (Bonaparte 1966; Scherer 1994; Schultz *et al.* 2000; Langer

2005a, b; Langer *et al.* 2007; Martinelli *et al.* 2017), and, more recently, with African ones (Brink 1963; Abdala *et al.* 2001, 2013; Abdala and Sá-Teixeira 2004; Abdala and Ribeiro 2010; Kammerer *et al.* 2010; Melo *et al.* 2015, 2017; Martinelli *et al.* 2017).

The Santa Cruz Sequence, which solely encompasses the *Santacruzodon* AZ, was the last to be recognized, being more geographically restricted and less taxonomically diverse than the other assemblage zones (Abdala *et al.* 2001; Abdala and Ribeiro 2003; Soares *et al.* 2011b; Raugust *et al.* 2013; Horn *et al.* 2014; Lacerda *et al.* 2015; Melo *et al.* 2015; Martinelli *et al.* 2016). It was first named 'Traversodontid Biozone' due to predominance of traversodontid cynodonts in the type locality, the Schöenstatt outcrop, in the outskirts of the city of Santa Cruz do Sul (Abdala *et al.* 2001). Of the four traversodontid morphotypes and one chiniquodontid firstly mentioned by Abdala *et al.* (2001), Type 1 has been identified as *Menadon besairiei* (Melo *et al.* 2015) and Type 2 (but also perhaps 3 and 4) has been described as *Santacruzodon hopsoni* (Abdala and Ribeiro 2003), while the chiniquodontid material remains without detailed description (Abdala *et al.* 2001). This fauna has been correlated to the Makay Formation or basal 'Isalo II' levels of Madagascar by the shared presence of the traversodontid cynodont *Menadon besairiei* and the probainognathian genus *Chiniquodon* and also the closely related massetognathine traversodontids, *Santacruzodon hopsoni* and *Dadadon isaloi*, from Brazil and Madagascar, respectively (Flynn *et al.* 2000; Abdala *et al.* 2001; Abdala and Ribeiro 2003; Kammerer *et al.* 2010; Melo *et al.* 2015). However, the genus *Chiniquodon* has a long biochron, being present in apparently older and younger fossil associations, such as in the Chañares and Ischigualasto formations of Argentina (Bonaparte 1966; Martínez and Forster 1996; Abdala and Giannini 2000), in the Omingonde Formation of Namibia (Abdala and Smith 2009), and in the

*Dinodontosaurus* AZ of the Santa Maria Supersequence (von Huene 1936; Abdala and Giannini 2000; Martinelli *et al.* 2017). Recently, Schmitt *et al.* (2019) described the first and only known specimen of *Massetognathus ochagaviae* from the Schöenstatt outcrop. The genus *Massetognathus* was a key element in the Triassic South American biostratigraphy, previously found exclusively in the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ of the Chañares Formation (Romer 1967; Ezcurra *et al.* 2017) and in the *Dinodontosaurus* AZ (Abdala and Giannini 2000; Liu *et al.* 2008). Therefore, neither *Chiniquodon* nor *Massetognathus* contribute effectively to the biostratigraphic refinement of the *Santacruzodon* AZ.

Raugust *et al.* (2013) described a proterochampsid archosauriform, from the Schöenstatt outcrop, as *Chanaresuchus bonapartei*, originally known from the Chañares Formation (Romer 1971), but Ezcurra *et al.* (2015) considered it as an indeterminate Rhadinosuchinae. Moreover, skull fragments of a tusked dicynodont, comparable in morphology to *Dinodontosaurus*, were collected from the lower levels of the Vila Estância Nova outcrop, located near the city of Venâncio Aires. The other species from the *Santacruzodon* AZ, discovered in the Schöenstatt outcrop, the probainognathid cynodont *Santacruzgnathus abdalai*, (Martinelli *et al.* 2016) and the raiisuchian *Dagasuchus santacruzensis* (Lacerda *et al.* 2015), do not add significant biostratigraphic data. In order to help clarify this problem, Philipp *et al.* (2018) provided a maximum depositional age of  $237 \pm 1.5$  Ma (early Carnian) for the Santa Cruz Sequence based on LA-MC-ICPMS U-Pb detrital zircon data. Noteworthy, this date is roughly similar to the ages obtained for the lower member of the Chañares Formation ( $236.1 \pm 0.6$  Ma, Marsicano *et al.* 2016;  $236 \pm 0.3$  Ma for the basal portion; Ezcurra *et al.* 2017). The mixed fauna (*e.g.* *Chiniquodon*, *Massetognathus*) of the *Santacruzodon* AZ, with its unique *Menadon* for South American fossil record, and the roughly similar obtained age with the Chañares Formation, raises the question

that the *Santacruzodon* AZ does not represent a distinct time interval, but a local endemic fauna.

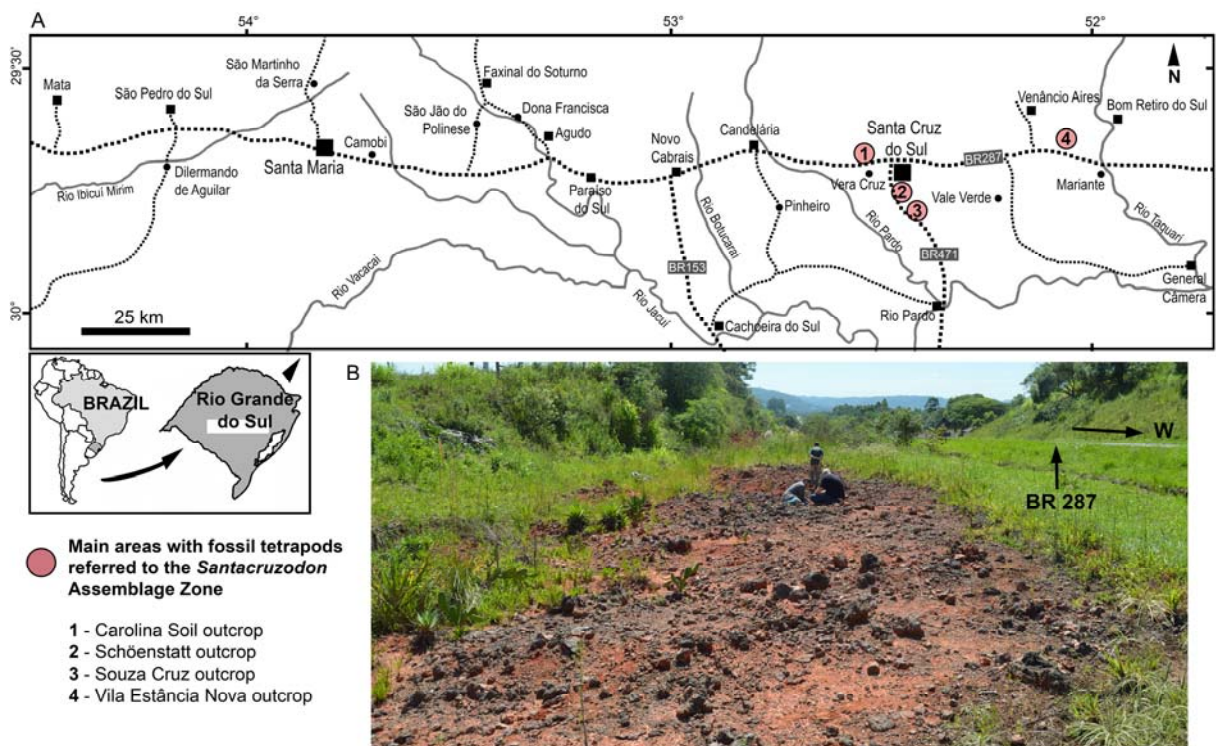
In this contribution, we report the fossils collected from the Carolina Soil outcrop, located in the municipality of Vera Cruz, discussing their affinities with the taxa known for other *Santacruzodon* AZ outcrops. The fossils from this locality are described for the first time and indicate a predominance of the traversodontid *Santacruzodon hopsoni*, with one record of the probainognathian *Chiniquodon*. The specimens of *Santacruzodon hopsoni* importantly expand on the knowledge about the anatomy of the species, which is based on small-sized specimens (e.g. MCN-PV 2768; Table 1), and strengthen the identity of the *Santacruzodon* AZ, in one of its few known fossiliferous outcrops.

#### SANTACRUZODON ASSEMBLAGE ZONE OUTCROPS

Fundamentally, outcrops referred to the *Santacruzodon* AZ of the Santa Cruz Sequence are based upon the occurrence of the traversodontid *Santacruzodon hopsoni*. Outcrops with the presence of this taxon are restricted to four known places (Fig. 1A), of which only three have a significant faunal composition. They are restricted to a small region of central Rio Grande do Sul state, in the municipalities of Venâncio Aires, Santa Cruz, and Vera Cruz (Horn *et al.* 2014).

The type locality for the *Santacruzodon* AZ and richest outcrop in number of specimens and species described, the Schönstatt outcrop (UTM 359767 m E; 6709062 m N; also identified as ‘Schoenstatt’, ‘Santuário Schoenstatt’ and ‘Santa Cruz do Sul outcrop’) is located in Santa Cruz do Sul Municipality, on the roadway BR-471. It is made up of approximately 20 metres of red massive siltstone and interspersed millimetric horizontal lamination, with rootcasts and carbonate nodules.

The vertebrate fossils are concentrated in the upper two metres of mudstone, usually found isolated and disarticulated, occurring together with coprolites and carbonate nodules. Near the top of the fossiliferous portion, there is a horizon of carbonate nodules and calcite filled fractures (Bertoni-Machado and Holz 2006). Overlying the fossiliferous layers, across roadway BR-471, there are 15 metres of fine to very fine sandstones with horizontal and cross-bedded lamination, without fossils, but with abundant carbonate nodules.



**FIG. 1.** Location map of the main localities with fossil tetrapods referred to the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Supersequence, Upper Triassic of Rio Grande do Sul State, southern Brazil (A) and photograph (2017) of Carolina Soil outcrop, near Vera Cruz town, where most of the fossils here described were unearthed (B).

The Carolina Soil site (UTM 355490 m E; 6714386 m N; also known as 'Trevo Vera Cruz', 'Trevo Bender' and 'Juarez') is located in the Vera Cruz municipality. It consists of five closely distributed expositions on both sides of road BR-287, but fossils only are found in one (Fig. 1B). The lower 3 metres of the section are made up

of red massive siltstone with numerous carbonate concretions, with vertebrate fossils concentrated in a strongly concreted level near the base of the section, and overlain by at least 4 metres of alternating decimetric layers of discoloured palaeosol and red massive siltstone with root traces and rare concretions (similar facies are found locally 30 m higher, but might not be continuous) (Horn *et al.* 2013, 2014).

The Vila Estância Nova outcrop (UTM 394997 m E; 6720252 m N; alternatively called 'Caixa de Abelhas' and 'Caixinha de Abelha') is located in the Venâncio Aires Municipality. At the base, there is one metre of red massive siltstone with carbonatic concretions and sparse vertebrate fossils, and centimetric levels of planar bedded sandstone, separated by an angular unconformity from the overlying massive conglomeratic sandstone with mud intraclasts (Horn *et al.* 2014). The conglomeratic sandstone is superimposed by planar bedded very fine sandstone and then by conglomeratic sandstone with carbonate and mud intraclasts. The top two metres are made up of fossiliferous massive red siltstones with levels of abundant carbonatic concretions, intercalated with fine wavy sandstone layers (~5 cm). Most cynodonts fossils, as well as coprolites, were found in the upper concretion horizons, while the fragmentary dicynodont remains were collected from the mudstone below the angular unconformity, suggesting the lower beds could be part of the older *Dinodontosaurus* AZ (Horn *et al.* 2014).

*Institutional Abbreviations.* **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, USA; **MCN PV**, Museu Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica (Paleovertebrate Collection), Porto Alegre, RS, Brazil; **MCP-PV**, Museu de Ciências e Tecnologia (Paleovertebrate Collection), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **MMACR-PV**, Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues



(Paleovertebrate Collection), Candelária, RS, Brazil; **PULR**, Museo de Antropología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; **PVL**, Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **UA**, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; **UFRGS-PV**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Paleovertebrate Collection), Porto Alegre, Brazil.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

THERAPSIDA Broom, 1905

CYNODONTIA Owen, 1861

EUCYNODONTIA Kemp, 1982

TRAVERSODONTIDAE Huene, 1936 (*sensu* Kammerer, Flynn, Ranivoharimanana and Wyss, 2008)

MASSETOGNATHINAE Kammerer *et al.* 2012

Genus *SANTACRUZODON* Abdala and Ribeiro, 2003

*Type species. Santacruzodon hopsoni* Abdala and Ribeiro, 2003

*SANTACRUZODON HOPSONI* Abdala and Ribeiro, 2003

*Holotype.* MCN PV 2768: fragmentary skull with lower jaws.

*Referred Material.* MCN PV 2751, MCN PV 2752, MCP 4044 PV three lower jaws; MCN PV 2770 incomplete maxilla with postcanines; MCP 4034 PV fragmentary skull and lower jaw with postcanines (Abdala and Ribeiro 2003).

*New material.* From Carolina Soil: MMACR-PV-002-T, anterior portion of skull sheared at the midline and associated mandibles; MMACR-PV-004-T, skull and mandibles in occlusion; MMACR-PV-005-T, juvenile partial skull; MMACR-PV-006 T, juvenile 13 sacral and lumbar vertebrae, and left ilium in articulation; MMACR-PV-015 T, semi-articulated, large size skeleton; UFRGS-PV-1268-T, fragmented skull with associated partial right femur and left humerus. From Vila Estância Nova: UFRGS-PV-0457-T, fragmented skull with partial left zygomatic arch; UFRGS-PV-0585-T, partial skull; UFRGS-PV-0586-T, two associated skulls. From Schönstatt: UFRGS-PV-0431-T, paired mandibles adhered to humerus; UFRGS-PV-0544-T, maxilla with canine and postcanines; UFRGS-PV-0576-T, snout with erupting I1 and I3.

*Geographic Provenance and Age.* The holotype specimen comes from the Schönstatt outcrop, as well as the originally referred specimens by Abdala and Ribeiro (2003). The new specimens come from Carolina Soil outcrop (Vera Cruz Municipality) and Vila Estância Nova outcrop (Venâncio Aires municipality) Rio Grande do Sul, Brazil. *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Cruz Sequence of the Santa Maria Supersequence; Early Carnian, Upper Triassic.

*Emended Diagnosis.* Traversodontid characterized by low, flattened skulls a projecting suborbital process of the jugal with round ventral margin and a conspicuous hemispherical boss on the lateral surface; squamosal laterally projected and downturned, overhanging the squamosal sulcus; upper and lower incisors folioid ('leaf-shaped') with a series of 7–9 accessory cusps; upper postcanines present an anterior small crest formed by a series of cingular cuspules; upper postcanines with a distal cingulum; three cusps in the labial margin of the upper postcanines, with the distally positioned labial cusp very large, representing more

than half the length of the labial crest; lingual cusp strongly inclined posteriorly on lower gomphodont teeth (modified from Liu and Abdala 2014 and Kammerer *et al.* 2012).

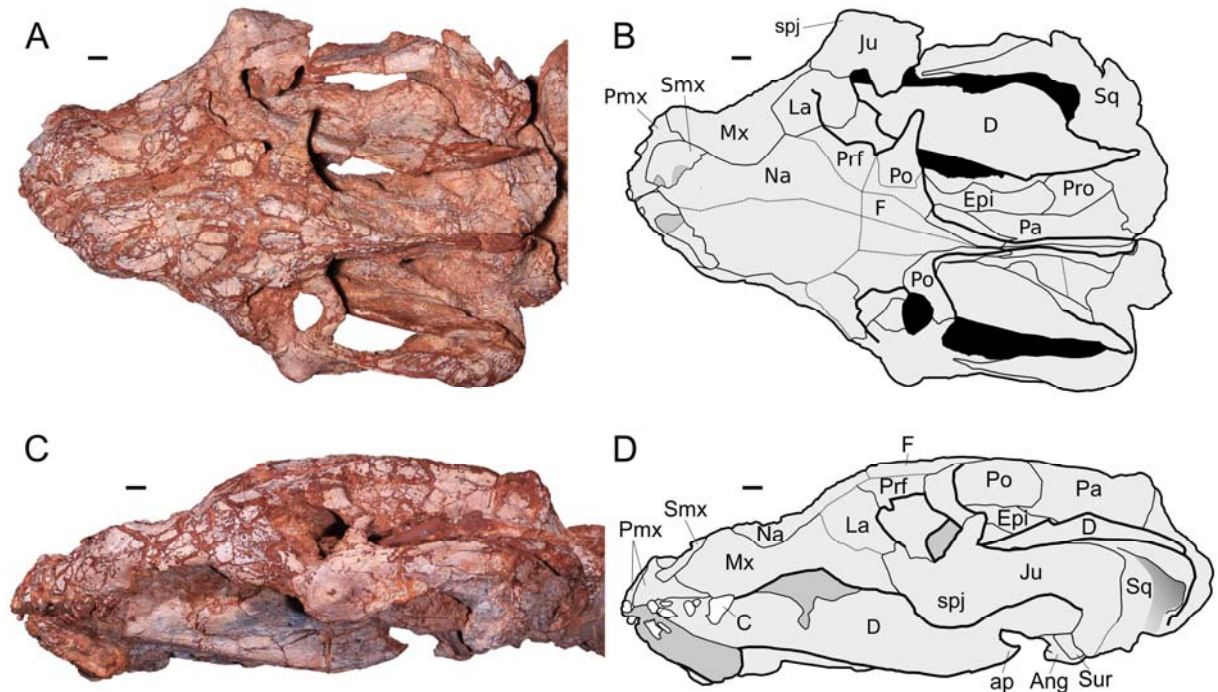
### *Anatomical description*

The description below was based primarily on the crania of MMACR-PV-004-T, MMACR-PV-015 T and UFRGS-PV-1268-T, and on the dentition of the specimens MMACR-PV-015 T and UFRGS-PV-1268-T, unless otherwise stated.

The skull is low, with wide lateral maxillary platforms and parallel zygomatic arches. The orbits face dorsolaterally. The suborbital process of the jugal is slightly projected ventrally, forming a rounded ventral margin below the postorbital bar, as in the massetognathine *Dadadon*, *Santacruzodon*, some specimens of *Massetognathus* (e.g. PVL 3901; PULR 11), and the gomphodontosuchine *Siriusgnathus niemeyerorum* (Abdala and Giannini 2000; Abdala and Ribeiro 2003; Ranivoharimanana *et al.* 2011; Pavanatto *et al.* 2018). Additionally, this process bears a large hemispherical boss on the lateral surface (Figs. 2–3), as in *Santacruzodon* (Abdala and Ribeiro 2003), and differing from all other traversodontids. Posteriorly, the dorsal portion of the zygomatic process of the squamosal is laterally projected and downturned, overhanging the squamosal sulcus (Fig. 2).

The mandibles are fused at the symphysis and shallow anterior to the coronoid process of the dentary. Only one large circular mental foramen is observed, located approximately on the level of the first postcanine. The masseteric fossa is relatively deep and its anteroventral limit reaches the level of the middle of the tooth row. The angular process is projected posterodorsally, but is shorter and more robust

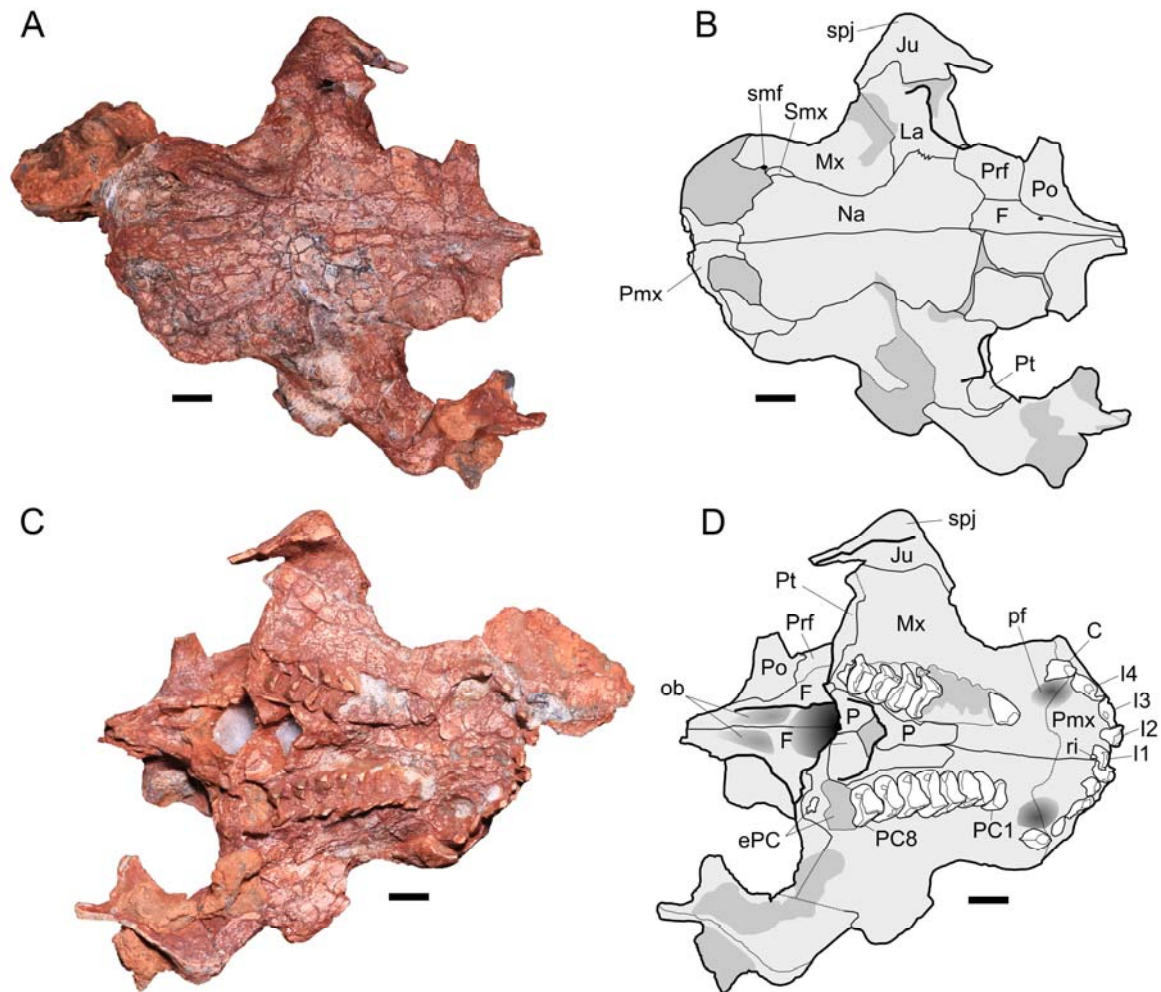
than in *Exaeretodon* and *Menadon*. The lower dentition is not visible or is not preserved in the new specimens (e.g. Fig. 2C–D).



**FIG. 2.** Cranium of *Santacruzodon hopsoni*, MMACR-PV-015-T, photograph and line drawing. A–B, dorsal view. C–D, left lateral view. *Abbreviations:* Ang, angular; C, upper canine; D, dentary; Epi, epipterygoid; F, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Mx, maxilla; Na, nasal; Pa, parietal; ap, angular process of the dentary; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; Prf, prefrontal; Pro, prootic; Smx, septomaxilla; spj, suborbital process of the jugal; Sq, squamosal; Sur, surangular. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

The upper dentition consists of four incisors, one canine, eight to, possibly, thirteen functional postcanines, plus one or two partially erupted postcanines. The canine is procumbent, without serrated carinae. The incisors are leaf-shaped with mesial and distal accessory cusps (Fig. 3C–D, 4).

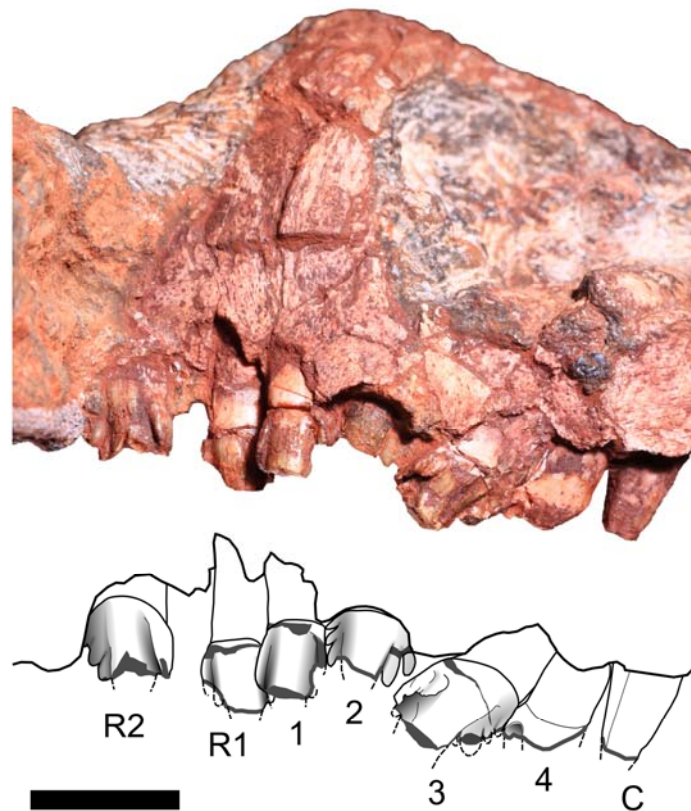
Only the bases of the crowns of both I1 are preserved. The basal accessory cusps on the mesial and distal side are enlarged, projecting lingually and labially in a ridge-like structure. The tooth overall shape is mesiodistally elongated, with flat distal



**FIG. 3.** Cranium of *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T, photograph and line drawing. A–B, dorsal view. C–D, ventral view. *Abbreviations:* C, upper canine; ePC, erupting postcanines; F, frontal; I1–4, upper incisors; Ju, jugal; La, lacrimal; Mx, maxilla; Na, nasal; Ob, impression of olfactory bulb; P, palatine; PC1–8, postcanine dentition; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; Prf, prefrontal; Pt, pterygoid; smf, septomaxillary foramen; Smx, septomaxilla; spj, suborbital process of the jugal. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

and mesial faces. The second upper incisor is mesiodistally wider than I1 and more asymmetrical, the lingual and labial ridge-like projections occur similarly to I1, but only in the mesial side. Apically there are at least two more mesial accessory cusps, and the distal side has three or more accessory cusps. Compared to the first and second incisors, I3 is mesiodistally wider and more asymmetrical, with procumbent

implantation and a curved main cusp. The basal labiomesial cingulum is even more developed, forming a deep cingulum with large bulbous cusps and small denticles in the basal region of the tooth. Apical to the labiomesial cingulum, there appears to be two more tinny accessory cusps. The distal margin is thinner, with four or more accessory cusps, flaring labiodistally without forming a cingulum. The fourth incisor is smaller than I3, with a curved and asymmetric crown. The basal mesial side has a cusp forming a labiomesial cingulum, apically to which the tooth margin thins considerably, with three other accessory cusps. The distal margin is also thin, with three visible cusps. (Fig. 4).



**FIG. 4.** Upper incisors of *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T, photograph and line drawing, labial view. *Abbreviations:* 1–4, left incisors; C, upper canine; R1–2, right incisors. Dark grey areas indicate broken portions. Scale bars represent 1 cm. Colour online.



The postcanine teeth (Fig. 3C–D,5) are progressively larger and less worn posteriorly, with roughly triangular to quadrangular outline, caused by the labial projection of the labial cusp. The transverse crest is positioned in the distal portion of the crown, bearing three cusps. The labial ridge has two small accessory mesial



**FIG. 5.** *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T; stereopair of right postcanine tooththrow. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

cusps and the much larger labial cusp, which corresponds to approximately half of the labial crest and projects labiodistally. The occlusal basin is central, with dentine exposed on the surface, except in the mesial side of the transverse crest in unworn teeth, where a very thin layer of enamel is present. The linguomesial corner is delimited by a mesial cingulum with multiple (i.e. five or more) cuspules. A distal cingulum, without individualized cingular cuspules, is present near the base of the crown, occupying the space between the enlarged bases of labial and lingual cusps (Fig. 5), as in *Santacruzodon* (e.g. MCN PV 2768, MCN PV 2770) and other

massetognathines (Kammerer *et al.* 2012; Schmitt *et al.* 2019; contra Abdala and Ribeiro 2003; contra Liu and Abdala, 2014). The upper postcanine morphology is very similar to massetognathines in general, with roughly rectangular occlusal outline, moderate shouldering, three labial cusps and three cusps in a distally located transverse ridge, with a large main labial cusp.

PROBAINOGNATHIA Hopson, 1990

CHINIQUODONTIDAE von Huene, 1936

Genus CHINIQUODON von Huene, 1936

*Type species.* *Chiniquodon theotonicus* von Huene, 1936

*Diagnosis.* Carnivorous eucynodonts with robust zygomatic arches, flared laterally, angulation (about 110 degrees or more) between the ventral edge of the maxillary zygomatic process and the anteroventral margin of the jugal, pterygoid flanges greatly elongated, ending in a thin projection, directed posteroventrally, sectorial postcanine teeth with backwardly recurved principal cusps, lacking cingula or with tiny lingual cingular cusps (modified from Abdala and Giannini 2002).

*Occurrence.* The genus *Chiniquodon* has been reported in Chañares and Ischigualasto formations (Ischigualasto-Villa Unión Basin) of Argentina (Romer 1969; Martínez and Forster 1996; Abdala and Giannini 2002), *Dinodontosaurus* and *Santacruzodon* AZs (Santa Maria Supersequence) of Brazil (von Huene 1936; Abdala *et al.* 2001; Abdala and Giannini 2002; Martinelli *et al.* 2017), upper Omingonde Formation (Waterberg Basin) of Namibia (Abdala and Smith 2009), and basal 'Isalo II' beds (Morondava Basin) of Madagascar (Kammerer *et al.* 2010).



*CHINQUODON* sp.

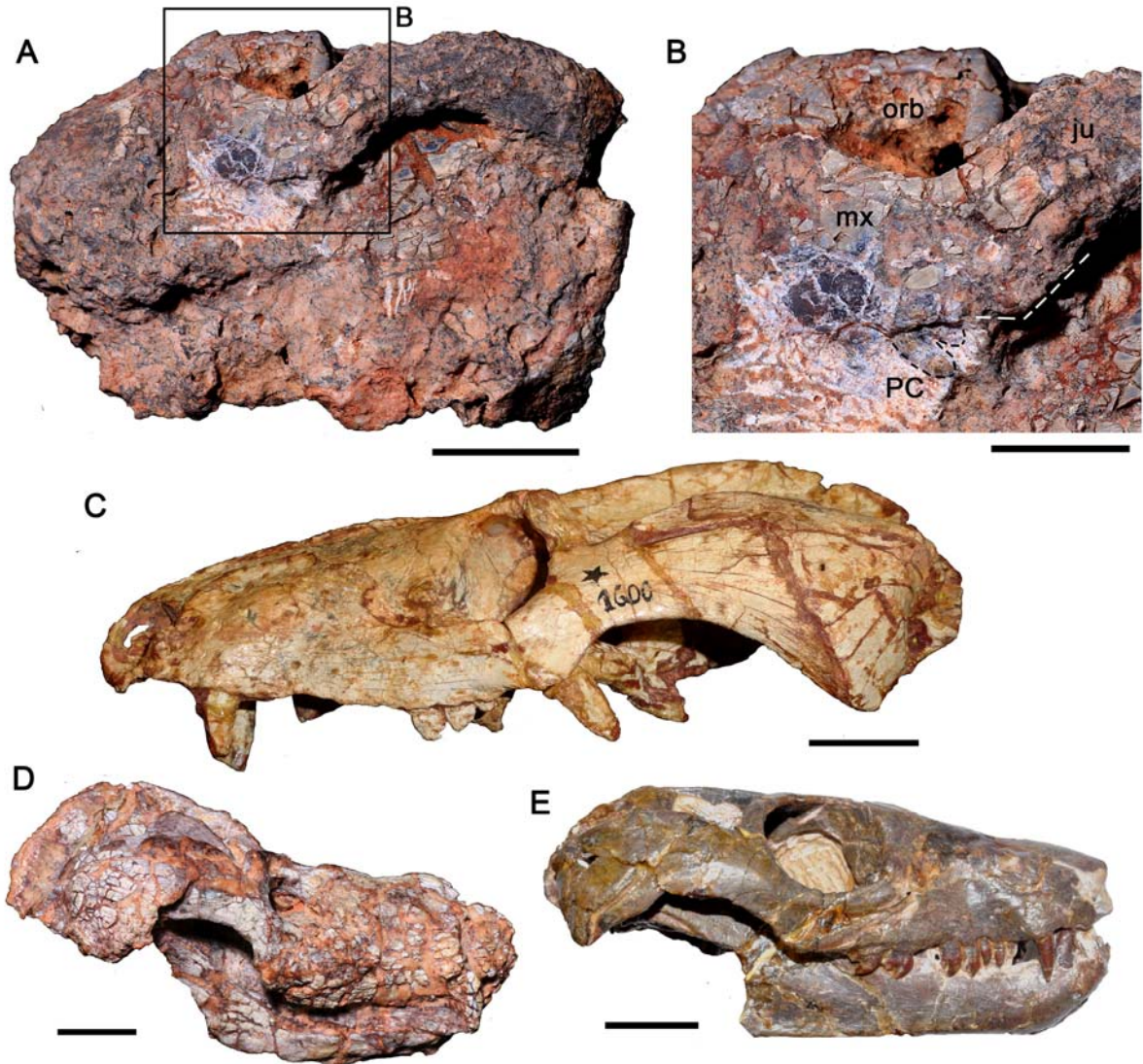
## Figure 6A–B

*New material.* UFRGS-PV-1337-T, skull and jaws in occlusion.

*Geographic Provenance and Age.* Carolina Soil outcrop, Vera Cruz Municipality, Rio Grande do Sul, Brazil. *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Cruz Sequence of the Santa Maria Supersequence; Early Carnian, Upper Triassic.

*Anatomical description*

UFRGS-PV-1337-T is a skull and both jaws in occlusion, with some degree of dorsolateral deformation and bearing several small cracks over the entire surface. It is preserved inside a hard concretion that difficult its preparation (Fig. 6A). It is 84 mm from the snout to the level of the latero-posterior end of the zygomatic arch. Details of sutures and dentition are almost unavailable. However, this specimen has preserved a sectorial last left postcanine tooth with two visible cusps (A and B), strongly curved posteriorly (Figs. 6A–B). There is no indication of serrations neither mesial nor distal edges. This type of tooth is similar to the present in *Chiniquodon* species, recovered in older and younger assemblage zones (e.g. von Huene 1936; Romer 1969; Martínez and Forster 1996; Abdala and Giannini 2002; Martinelli *et al.* 2017). In addition, the angulation between the posteroventral edge of the maxilla and the anteroventral base of the jugal, at the zygomatic arch base (Fig. 6B), is similar to that reported for other chiniquodontids (e.g. *Chiniquodon thetonicus*, *Aleodon cromptoni*; Abdala and Giannini 2002; Martinelli *et al.* 2017) (Figs. 6C–E). The genus *Chiniquodon* was also mentioned for the *Santacruzodon* AZ by Abdala *et al.* (2001), based on some specimens from the Schönstatt outcrop that have not yet been formally described. However, a preliminary survey (Bertoni *et al.* 2016) reports that



**FIG. 6.** Skull and articulated jaws of *Chiniquodon* sp., specimen UFRGS-PV-1337-T, from Carolina Soil outcrop, *Santacruzodon* Assemblage Zone, in left lateral view (A) and detail showing the last upper postcanine and the angle of the zygomatic arch. Selected skull of *Chiniquodon theotonicus* from Brazil and Argentina: skull of specimen MCP-PV-1600-T (former holotype of *Probelesodon kitchingi*) (C), skull and articulated jaws of specimen UFRGS-PV-1331-T (former UFRGS-PV-0066-Tg) (D) and of specimen PVL 4444 (E), all in lateral view. C and D come from the *Dinodontosaurus* AZ (Pinheiros-Chiniquá Sequence) of Brazil and E from the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ (Chañares Formation) of Argentina. Abbreviations: Ju, jugal; Mx, maxilla; orb, orbit; PC, upper postcanine tooth. The dotted lines indicate the shape angle between maxilla and jugal contact at the zygoma. Scale bar equals 20mm.

these specimens could represent a different species than the known from the *Dinodontosaurus* AZ and Chañares Formation, due to the presence of a lingual cingulum in its postcanines (Romer 1969; Abdala and Giannini 2002; Bertoni *et al.* 2016). UFRGS-PV-1337-T seems to represent a robust skull morphotype similar, to some degree, to the observed in some specimens of *Chiniquodon theotonicus* reported for the *Dinodontosaurus* AZ of Brazil (Fig. 6D). Contrarily, the specimens from the *Santacruzodon* AZ at the Schönstatt outcrop seems to be slender built (MCN PV 2757; Abdala *et al.* 2001), but the concretioned nature of UFRGS-PV-1337-T might be hindering this comparison. In the *Dinodontosaurus* AZ, some of the slender-built forms (Figs. 6C, E) were formally grouped in the genus *Probelesodon*, but were later considered as belonging to *Chiniquodon* (Abdala and Giannini 2002). At present, we consider specimen UFRGS-PV-1337-T as *Chiniquodon* sp.

## DISCUSSION AND CONCLUSION

*Traversodontid content.* The new traversodontid specimens from the *Santacruzodon* AZ are comparable to *Santacruzodon hopsoni*, despite some notable differences to the originally described material. The new specimens examined have a slightly projecting suborbital process of the jugal with a rounded ventral border and a protruding dorsolateral boss, as in *Santacruzodon hopsoni*, differing from all other traversodontids. *Massetognathus* is commonly described as not having a suborbital process (*e.g.* Liu and Abdala 2014), but many specimens have a rounded ventrolateral crest in the same region (*e.g.* PULR 11, PULR 13; PVL 3901; PVL 5690). *Dadadon* has a larger crest than *Massetognathus* in that position (*e.g.* UA 10606; FMNH PR 2232), but it lacks the ‘ball-shaped’ boss present in *Santacruzodon*. As discussed in Abdala and Damiani (2004), the presence of a

suborbital process of the jugal can be variable ontogenetically in some species, being absent in the tiniest juveniles. This could be the case of *Massetognathus*. If our new specimens are assigned to *Santacruzodon*, individuals with approximately 30% of the maximum size would have the bossed process (Table 1).

A posteriorly projecting angular process of the dentary is present in the specimens from Vera Cruz, as well as in *Santacruzodon*, *Luangwa* and Gomphodontosuchinae (Abdala and Ribeiro 2003), whereas in *Massetognathus* and *Dadadon* the dentary angle ends more abruptly (Romer 1967; Ranivoharimanana *et al.* 2011; Kammerer *et al.* 2012).

The most obvious difference between the newly presented specimens and *Santacruzodon* is in body size. The majority of the *Santacruzodon* fossils from the type locality are small and fragmentary, with well-preserved dentitions (there are some larger putative specimens, but these have broken teeth), contrasting with the much bigger, although varied in size, individuals from the other outcrops (Table 1), which often have broken or inaccessible teeth. This was probably produced by the particularities in the taphonomic processes involved in the preservation of each fossil association.

Because postcanines are fairly similar across *Massetognathinae*, and because data about ontogenetic variation of dentitions is scarce, the anatomical comparisons of postcanines were not conclusive. We note that the distal (posterior) cingulum of the upper postcanines, found in the new specimens, is also present in the holotype of *Santacruzodon* and in MCN PV 2770 (contra Abdala and Ribeiro, 2003), in *Massetognathus pascuali* (e.g. UFRGS-PV-0968-T, PULR 02), *M. ochagaviae* (UFRGS-PV-0712-T; Schmitt *et al.* 2019), and in *Dadadon* (e.g. UA 10606, FMNH PR 3037). The presence of a distal cingulum in *Dadadon* and *M. ochagaviae* is

Table 4. Cranial and mandibular measurements of *Santacruzodon hopsoni*.

Specimen	BSL	AOL	OL	NPC	URL	LUW	FUW	MPL	Npc	LRL	LLW
<b>Schönenstatt</b>											
<b><sup>1</sup>MCN PV 2768</b>	*80	49.6	22.4	9+1 /9+1	29.2	5.4	2.2	65.1	9+1/	27.6	4.0
<b>MCN PV 2752</b>								60.3	10+1/	25.5	3.8
<b>MCN PV 2770</b>				7+1?/ 6+1							
<b>MCN PV- 2751</b>								*90	11+1/ *11+1		
<b>UFRGS-PV- 0544-T</b>		*55		/7+1?	26	7,5					
<b>UFRGS-PV- 0431-T</b>								64	8?+?/ 9+?	*32	4.3
<b>UFRGS-PV- 0576-T</b>		*75			*50						
<b>Carolina Soil</b>											
<b>MMACR- 002-T</b>		76	*23/	10+1/ 9?+2?	51/	12/	4/	88	9+1/ 9?+1	42	6
<b>MMACR- 004-T</b>	210	90/7 5	/*37	/12- 13+?				*120			
<b>MMACR- 005-T</b>		*75		9?+1/ 9?+1	*45	10	*5				
<b>MMACR- 015-T</b>	*24 0	105	40/4 1					*155			
<b>UFRGS-PV- 1268-T</b>		66/8 0		*8+2/ 8+2	35/39	11	8				
<b>Vila Estância Nova</b>											
<b>UFRGS-PV- 0586-T</b>	175	77	46/4 6	11+1/ 11+1	*62	/11					
<b>Lower UFRGS-PV- 0586-T Upper</b>	*16 0	*75	*35/								

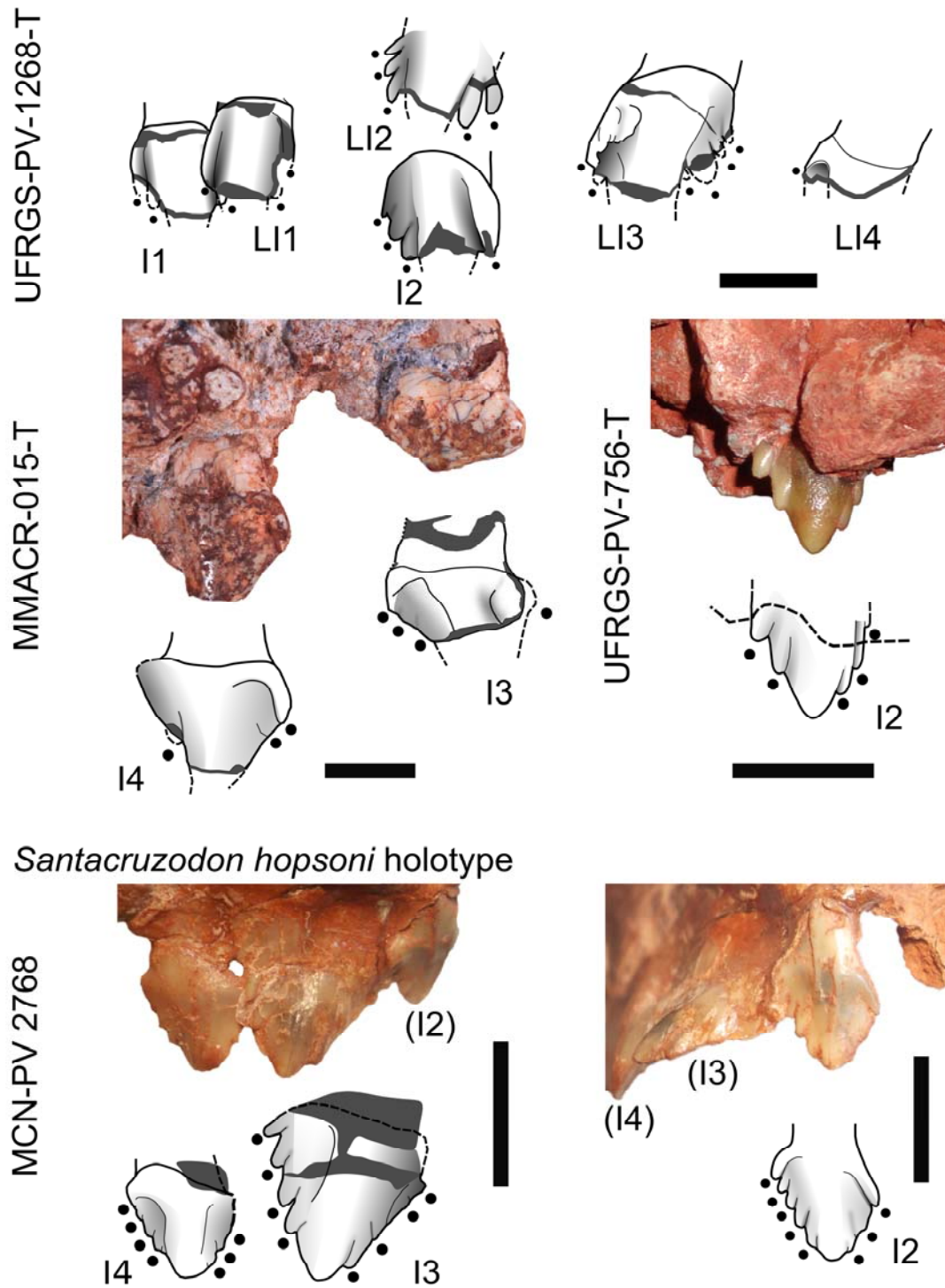
*Abbreviations:* BSL, basal skull length; AOL, anteorbital length, from anterior tip of premaxilla to anterior limit of the orbit (right and left side measurements provided when discrepant); OL, orbital anteroposterior length (Right/Left sides); NPC, number of upper postcanines, functional + erupting or unerupted (Right/Left sides); URL, upper postcanine toothrow length (Right/Left sides, when discrepant); LUW, last functional upper postcanine width; FUW, first upper postcanine width; MPL, mandible partial length, from anterior limit of dentary to base of the angular process; Npc, number of lower postcanines, functional + erupting or unerupted (Right/Left sides); LRL, lower postcanine toothrow length; LLW, last functional lower postcanine width; \*, estimated; <sup>1</sup>, holotype. Specimens in bold letter were described in Abdala and Ribeiro (2003).

mentioned in the text, but not scored in the phylogenetic matrices of Kammerer *et al.* (2012) and Schmitt *et al.* (2019), respectively. This change of character state will likely have consequences for topologies recovered in future analyses.

As in other massetognathines, the upper postcanine number is high, varying from 8 to 12, compared to 7-10 in *Santacruzodon* (Abdala *et al.* 2001; Abdala and Ribeiro 2003), 12-18 in *Massetognathus pascuali* (Romer 1967; Abdala and Giannini 2000), 11-14 in *Massetognathus ochagaviae* (Liu *et al.* 2008; Schmitt *et al.* 2019) and 9-10 in *Dadadon* (Kammerer *et al.* 2012). Similarly to the other species of massetognathines, large individuals tend to have more postcanines than the small, although the traversodontid continuous horizontal replacement precludes an exact correlation between size and number of teeth (Abdala and Giannini 2000; Kammerer *et al.* 2012; Melo *et al.* 2019). Some specimens from Vera Cruz are far larger than the previously described individuals of *Santacruzodon* from the Schönstatt outcrop (Table 1), specially the holotype, which could explain the discrepancy in postcanine count.

Triangular, flattened incisors with cusped margins ('leaf-shaped' teeth) occur in all massetognathines (*Dadadon* only has accessory cusps on the distal margins of lower incisors and one distal cusp on the upper I4), and in *Arctotraversodon* among traversodontids, and in several other groups of tetrapods, generally regarded as herbivorous (Sues 2000; Kammerer *et al.* 2012). The complexity of the incisors of *Santacruzodon* (Fig. 7), with labiolingual projections and labiomesial cingula, is unparalleled in traversodontids, but preliminary studies on the premaxillary dentition of *M. pascuali* indicate that it might have similar features (Martinelli *et al.* 2014). Still, it is hard to evaluate cusp homologies in different teeth (sometimes even for the

same specimen), also, the effects of wear, ontogenetic development and intraspecific variation on incisor morphology are not yet understood.



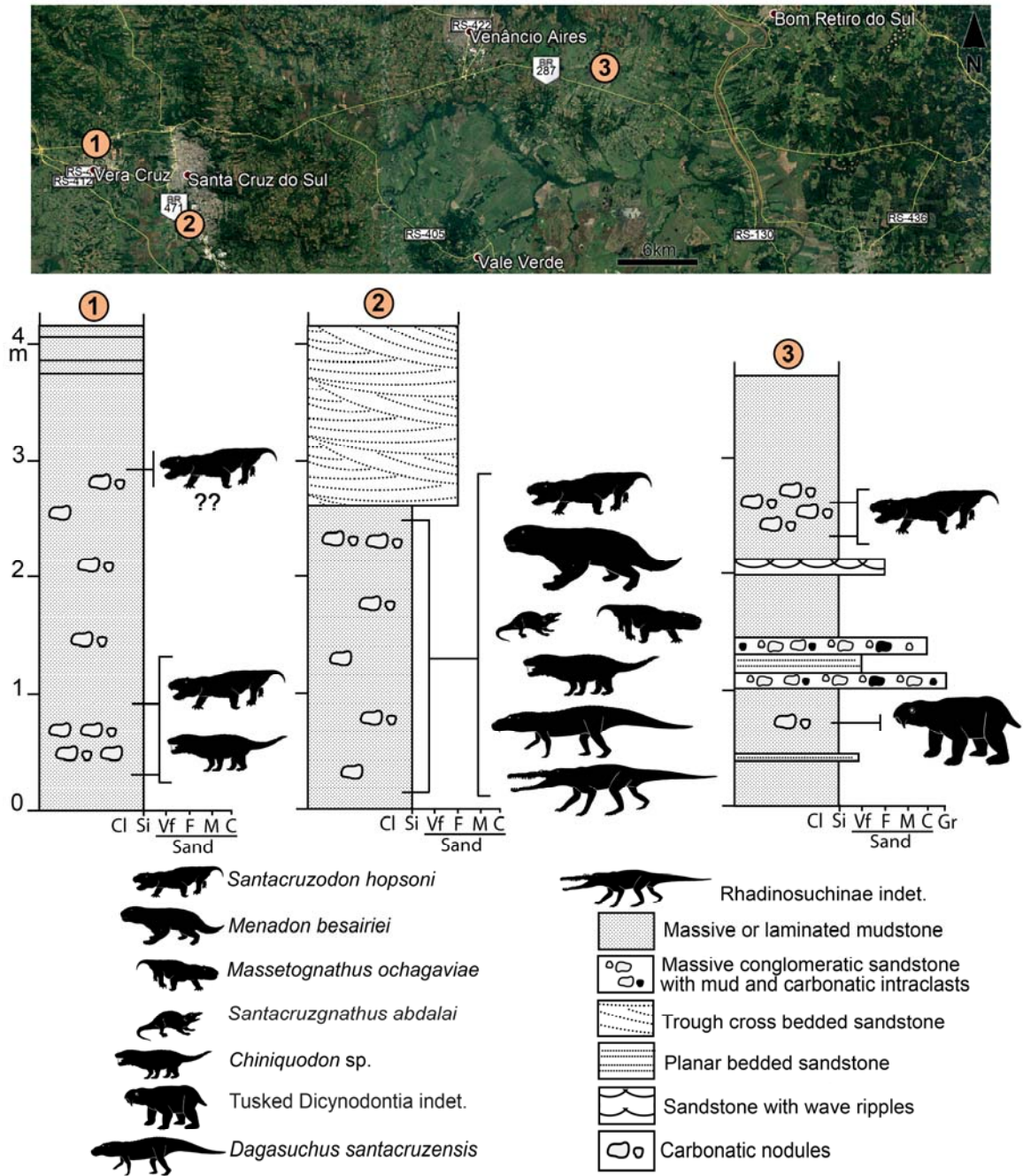
**FIG. 7.** Comparison between upper incisors of *Santacruzodon hopsoni*, labial view. *Abbreviations:* I1–4, right incisors; LI1–4, left incisors. Black dots indicate accessory cusps and dark grey areas are broken portions. Scale bars represent 5 mm. Colour online.

Even though massetognathine traversodontids are distributed virtually from coast to coast of Gondwana, they are strikingly conservative in terms of anatomy. Unlike other traversodontids, postcanine characters are not always reliable enough to differentiate between the species and genera, demanding the use of other morphological characters.

*Biostratigraphy.* The distinctiveness of *Santacruzodon* among massetognathines and other traversodontids, allied to the abundance with which it occurs, supports the taxon's biostratigraphic importance in the recognition of the *Santacruzodon* AZ. Moreover, the identification of *S. hopsoni* in three outcrops (Carolina Soil, Souza Cruz and Vila Estância Nova; Horn *et al.* 2014) related to three different municipalities from the state of Rio Grande do Sul allows to expand geographically the domain of the *Santacruzodon* AZ and to recognize that this fossil association represents in fact a time interval distinct from the older *Dinodontosaurus* AZ and not solely a local endemic fauna (Fig. 8).

The putative specimen of *Chiniquodon* sp. is not well preserved, precluding a clear taxonomy. Additionally, a deeper revision of the genus is needed to better understand the diversity of this taxon (e.g. Martinelli *et al.* 2017), which has a long biochron (from *Dinodontosaurus* AZ/Chañares Formation to the Ischigualasto Formation) and spatial distribution (Argentina, Brazil, Namibia and Madagascar) (von Huene 1936; Romer 1969; Abdala and Smith 2009; Kammerer *et al.* 2010). As a consequence, the taxonomy of the new specimen is still unclear but the Carolina Soil outcrop likely represents the second association of a chiniquodontid with *Santacruzodon hopsoni* material, a condition previously known in Schönstatt outcrop (Abdala *et al.* 2001).





**FIG. 8.** Stratigraphic logs and tetrapod composition of the main *Santacruzodon* AZ outcrops, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil. Locality names: 1, Carolina Soil outcrop; 2, Schönstatt outcrop; 3. Vila Estância Nova. The map was taken from Google Earth.

The record of a tusked dicynodont in the Vila Estância Nova outcrop has been used to mention resemblances with the older *Dinodontosaurus* AZ (Martinelli *et al.* 2017). However, this undescribed specimen is too sparse and fragmentary to indicate a clear biostratigraphic signal at the moment. Additionally, as shown in

Figure 8, the dicynodont material comes from the base of the outcrop, not directly associated to remains of *Santacruzodon*, and could correspond to part of the *Dinodontosaurus* AZ.

Further explorations in the region and studies of the faunal content of the *Santacruzodon* AZ are mandatory to improve the knowledge of each taxa, increase its faunal composition and refine its biostratigraphic relationships.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are indebted to Cesar. L. Schultz for contributing on an earlier draft of this paper, to Belarmino Stefanello and Carlos Nunes Rodrigues for fieldwork assistance, Luiz. Flávio Lopes for the photographs and Pedro H. Morais Fonseca for help with figures. We thank Carlos Nunes Rodrigues for the access and loan of the specimens housed at the Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (MMACR), Candelária, RS, Brazil. For access to collections we acknowledge Ana Maria Ribeiro (MCN), Jorge Ferigolo (MCN), Gabriela Cisterna (PULR), Emilio Vaccari (PULR), Marco Brandalise de Andrade (MCP), Carolina Hoffmann (MCP), Jaime Powell (PVL), and Rodrigo González (PVL). Research was funded by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazil (TPM), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (MBS nº 312387/2016-4), Brazil (MBS), and CONICET, Argentina (AM).

## LITERATURE CITED

- ABDALA, F. and GIANNINI, N. P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 501–506.
- and ———. 2002. Chiniquodontid cynodonts: Systematic and morphometric considerations. *Palaeontology*, **45**, 1151–1170.
- and RIBEIRO, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**, 529–545.
- and SÁ-TEIXEIRA, A. M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, **40**, 11–22.
- and DAMIANI, R. 2004. Early development of the mammalian superficial masseter muscle in cynodonts. *Palaeontologia Africana*, **40**, 23–29.
- and 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**, 837–851.
- and RIBEIRO, A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286**, 202–217.
- , ——— and SCHULTZ, C. L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. *Neues*

*Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-Monatshefte*, **2001**, 669–687.

- , MARSICANO, C. A., SMITH, R. M. H. and SWART, R. 2013. Strengthening Western Gondwanan correlations: A Brazilian Dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research*, **23**, 1151–1162.
- ANDREIS, R. R., BOSSI, G. E. and MONTARDO, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia*, **31**, 659–673.
- BARBERENA, M. C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da formação Santa Maria. *Pesquisas*, **7**, 111–129.
- BERTONI-MACHADO, C. and HOLZ, M. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**, 273–282.
- BERTONI, R. S., MARTINELLI, A. G. and RIBEIRO, A. M. 2016. Novas informações sobre *Chiniquodon* sp. da Zona de Assembleia de Santacruzodon (Sequência Santa Cruz, Supersequência Santa Maria), Triássico Médio-Superior do Brasil. *Boletim de Resumos: X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 42.
- BONAPARTE, J. F. 1966. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. *Breviora*, **251**, 1–13.
- , SCHULTZ, C. L., SOARES, M. B. and MARTINELLI, A. G. 2010. The Faxinal do Soturno local fauna, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **13**, 233–246.

- BRINK, A. S. 1963. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. *Palaeontologia africana*, **8**, 77–96.
- EZCURRA, M. D., FIORELLI, L. E., MARTINELLI, A. G., ROCHER, S., VON BACZKO, M. B., EZPELETA, M., TABORDA, J. R. A., HECHENLEITNER, E. M., TROTTEYN, M. J. and DESOJO, J. B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature ecology & evolution*, **1**, 1477.
- , DESOJO, J. B. and RAUHUT, O. W. M. 2015. Redescription and Phylogenetic Relationships of the Proterochampsid *Rhadinosuchus gracilis* (Diapsida: Archosauriformes) from the Early Late Triassic of Southern Brazil. *Ameghiniana*, **52**, 391–417.
- FLYNN, J. J., PARRISH, J. M., RAKOTOSAMIMANANA, B., RANIVOCHARIMANANA, L., SIMPSON, W. F. and WYSS, A. R. 2000. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 422–427.
- HORN, B. L. D., PEREIRA, V. P. and 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.
- , GOLDBERG, K. and SCHULTZ, C. L. 2018a. 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.
- , ——— and ———. 2018b. 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.
- HORN, B. L. D., MELO, T. M., SCHULTZ, C. L., PHILIPP, R. P., KLOSS, H. P. and 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.
- VON HUENE, F. 1936. Die fossilen Reptilien der südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29. Lieferung 2. *Tübingen: Verlag Franz F. Heine*, 93–159.
- KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., RANIVOHARIMANANA, L. and WYSS, A. R. 2010. The first record of a probainognathian (Cynodontia: Chiniquodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1889–1894.
- KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., RANIVOHARIMANANA, L. and WYSS, A. R. 2012. Ontogeny in the Malagasy Traversodontid *Dadadon isaloi* and a Reconsideration of its Phylogenetic Relationships. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, **5**, 112–125.
- LACERDA, M. B., SCHULTZ, C. L. and 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**, e0118563.
- LANGER, M. C. 2005a. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South*

*American Earth Sciences*, **19**, 219–239.

———. 2005b. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil.

*Journal of South American Earth Sciences*, **19**, 205–218.

LANGER, M. C., RAMEZANI, J. and DA ROSA, Á. A. S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, **57**, 133–140.

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

LIU, J. and ABDALA, F. 2014. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae. In KAMMERER, C. F., ANGIELCZYK, K. D. and FRÖBISCH, J. (eds.) *Early Evolutionary History of the Synapsida*, Springer Netherlands, Dordrecht, 255–279 pp.

———, SOARES, M. B. and REICHEL, M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**, 27–36.

MARSICANO, C. A., IRMIS, R. B., MANCUSO, A. C., MUNDIL, R. and CHEMALE, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *PNAS*, **113**, 509–513.

MARTINELLI, A. G., SOARES, M. B. and SCHWANKE, C. 2016. Two New Cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and Comments on South American Probainognathians. *PloS one*, **11**, e0162945.

———, EZCURRA, M. D., MELO, T. P., GAETANO, L. C., SOARES, M. B.,

- FIGLIOTTI, L. E. and DESOJO, J. B. 2014. *Massetognathus pascuali* and *Santacruzodon hopsoni* (Cynodontia, Traversodontidae) from the late Middle–early Late Triassic of South America: new insights on their premaxillary dentition. *Boletim de Resumos / Paleontologia em Destaque : Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia - IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 80.
- MARTINELLI, A. G., KAMMERER, C. F., MELO, T. P., PAES NETO, V. D., RIBEIRO, A. M., DA-ROSA, Á. A. S., SCHULTZ, C. L. and SOARES, M. B. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLOS ONE*, **12**, e0177948.
- MARTÍNEZ, R. N. and FORSTER, C. A. 1996. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 285–291.
- MELO, T. P., ABDALA, F. and SOARES, M. B. 2015. The Malagasy cynodont *Menadon besairiei* (Cynodontia; Traversodontidae) in the Middle–Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**, e1002562.
- MELO, T. P., MARTINELLI, A. G. and 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**.
- MELO, T. P., RIBEIRO, A. M., MARTINELLI, A. G. and SOARES, M. B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. *Nature Communications*, **10**, 2841.
- PAVANATTO, A. E. B., PRETTO, F. A., KERBER, L., MÜLLER, R. T., DA-ROSA, Á.



- A. S. and 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.
- PHILIPP, R. P., SCHULTZ, C. L., KLOSS, H. P., HORN, B. L. D., SOARES, M. B. and BASEI, M. A. S. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **88**, 216–237.
- RANIVOCHARIMANANA, L., KAMMERER, C. F., FLYNN, J. J., WYSS, A. R. and PALEONTOLOGY, V. 2011. New material of *Dadadon isaloi* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 1292–1302.
- RAUGUST, T., LACERDA, M. and 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 (Parana Basin). *Geological Society, London, Special Publications*, **379**, 303–318.
- ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, **264**, 1–25.
- . 1969. The Chãnares (Argentina) Triassic Reptile Fauna V: A New Chiniquodontid Cynodont, *Probelesodon lewisi* - Cynodont Ancestry. *Breviora*, **333**, 1–24.
- . 1971. The Chãnares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XI. Two New Long-

- snouted Thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, **379**, 1–22.
- SCHERER, C. M. S. 1994. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária–RS. Unpublished MSc. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 100pp.
- SCHMITT, M. R., MARTINELLI, A. G., MELO, T. P. and 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.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. and BARBERENA, M. C. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**, 495–498.
- SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L. and HORN, B. L. D. 2011a. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 329–354.
- , ABDALA, F. and BERTONI-MACHADO, C. 2011b. A sectorial toothed cynodont (Therapsida) from the Triassic Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation, Southern Brazil. *Geodiversitas*, **33**, 265–278.
- SUES, H.-D. 2000. *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates - Perspectives from the fossil record*. In SUES, H.-D. (ed.) Cambridge University Press, Cambridge, .

ZERFASS, H., CHEMALE, F., SCHULTZ, C. L. and LAVINA, E. 2004. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentary Geology*, **166**, 265–292.

———, LAVINA, E. L., SCHULTZ, C. L., GARCIA, A. J. V., FACCINI, U. F. and CHEMALE, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: A contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**, 85–105.

## Figure Captions

**FIG. 1.** Location map of the main localities with fossil tetrapods referred to the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Supersequence, Upper Triassic of Rio Grande do Sul State, southern Brazil (A) and photograph (2017) of Carolina Soil outcrop, near Vera Cruz town, where most of the fossils here described were unearthed (B).

**FIG. 2.** Cranium of *Santacruzodon hopsoni*, MMACR-PV-015-T, photograph and line drawing. A–B, dorsal view. C–D, left lateral view. *Abbreviations:* Ang, angular; C, upper canine; D, dentary; Epi, epipterygoid; F, frontal; Ju, jugal; La, lacrimal; Mx, maxilla; Na, nasal; Pa, parietal; ap, angular process of the dentary; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; Prf, prefrontal; Pro, prootic; Smx, septomaxilla; spj, suborbital process of the jugal; Sq, squamosal; Sur, surangular. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

**FIG. 3.** Cranium of *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T, photograph and line drawing. A–B, dorsal view. C–D, ventral view. *Abbreviations:* C, upper canine; ePC, erupting postcanines; F, frontal; I1–4, upper incisors; Ju, jugal; La, lacrimal; Mx, maxilla; Na, nasal; Ob, impression of olfactory bulb; P, palatine; PC1–8, postcanine dentition; Pmx, premaxilla; Po, postorbital; Prf, prefrontal; Pt, pterygoid; smf, septomaxillary foramen; Smx, septomaxilla; spj, suborbital process of the jugal. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

**FIG. 4.** Upper incisors of *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T, photograph and line drawing, labial view. *Abbreviations:* 1–4, left incisors; C, upper canine; R1–2, right incisors. Dark grey areas indicate broken portions. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

**FIG. 5.** *Santacruzodon hopsoni*, UFRGS-PV-1268-T; stereopair of right postcanine tooththrow. Scale bars represent 1 cm. Colour online.

**FIG. 6.** Skull and articulated jaws of *Chiniquodon* sp., specimen UFRGS-PV-1337-T, from Carolina Soil outcrop, *Santacruzodon* Assemblage Zone, in left lateral view (A) and detail showing the last upper postcanine and the angle of the zygomatic arch. Selected skull of *Chiniquodon theotonicus* from Brazil and Argentina: skull of specimen MCP-PV-1600-T (former holotype of *Probelesodon kitchingi*) (C), skull and articulated jaws of specimen UFRGS-PV-1331-T (former UFRGS-PV-0066-Tg) (D) and of specimen PVL 4444 (E), all in lateral view. C and D come from the *Dinodontosaurus* AZ (Pinheiros-Chiniquá Sequence) of Brazil and E from the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ (Chañares Formation) of Argentina. *Abbreviations:* Ju, jugal; Mx, maxilla; orb, orbit; PC, upper postcanine tooth. The dotted lines indicate the shape angle between maxilla and jugal contact at the zygoma. Scale bar equals 20mm.

**FIG. 7.** Comparison between upper incisors of *Santacruzodon hopsoni*, labial view.

*Abbreviations:* I1–4, right incisors; LI1–4, left incisors. Black dots indicate accessory cusps and dark grey areas are broken portions. Scale bars represent 5 mm. Colour online.

**FIG. 8.** Stratigraphic logs and tetrapod composition of the main *Santacruzodon* AZ outcrops, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil. Locality names: 1, Carolina Soil outcrop; 2, Schöenstatt outcrop; 3. Vila Estância Nova. The map was taken from Google Earth.

## ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE

Três artigos compõem o corpo principal da presente Tese. Aqui são apresentados os principais resultados e conclusões de cada um dos artigos, e as implicações dos dados obtidos no contexto no qual estão inseridos.

**ARTIGO 1.** MELO, T.P.; MARTINELLI, A.G.; SOARES, M.B. A new gomphodont cynodont (Traversodontidae) from the Middle–Late Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone of the Santa Maria Supersequence, Brazil. Publicado: *Palaeontology*, v. 60, n. 4, p. 571-582, 2017. DOI: 10.1111/pala.123020

O artigo apresenta a descrição de uma nova espécie de cinodonte traversodontídeo basal da ZA de *Dinodontosaurus* da Supersequência Santa Maria, baseada no crânio (UFRGS-PV-0239-T) coletado no afloramento Rincão do Pinhal, no município de Agudo. A nova espécie foi batizada *Scalenodon ribeiroae*, em homenagem à paleontóloga Ana Maria Ribeiro.

O fóssil em questão foi coletado em 1977, juntamente com material referente à *Protuberum cabralense*, *Massetognathus ochagaviae*, *Chiniquodon theotonicus*, *Dinodontosaurus* sp. e inúmeros elementos cranianos e pós-cranianos isolados. Por não haver informações sobre a coleta da maioria destes fósseis, optou-se por descrever o crânio sem associá-lo a outros materiais pós-cranianos fósseis de identidade duvidosa. Em trabalhos anteriores, o mesmo material havia sido referido a *Massetognathus*.

O crânio está preservado na porção anterior, a partir do limite posterior das órbitas, com leve deformação dorsoventral, incluindo a dentição completa (i4: c1: pc12), apesar de quebras em alguns dentes. No palato, a fossa para-canina está posicionada medialmente em relação ao canino superior. O arco zigomático não apresenta processo suborbital. Os pós-caninos tem formato elipsoide, sem o imbricamento (*shouldering*) característico da maioria das espécies de traversodontídeo, com uma crista transversa com três cúspides, sendo a cúspide lingual projetada lingualmente, o que forma uma superfície côncava na face lingual

do dente. A cúspide labiomesial acessória está ausente da crista labial, mas há um cingulo labial externamente à cúspide labial.

Estas características anatômicas se assemelham muito ao traversodontídeo *Scalenodon angustifrons*, conhecido do Membro Lifua da Formação Manda, na Tanzânia (Triássico Médio - Anisiano), sendo a posição da fossa para-canina e a projeção da cúspide lingual os caracteres capazes de diferenciar as duas espécies. A análise filogenética conduzida no artigo corrobora a proximidade das espécies, recuperadas como táxons-irmãos.

A presença compartilhada do gênero *Scalenodon* nas bacias africana e brasileira, além do recente registro de *Aleodon* no Brasil, reforça o crescente corpo de conhecimento bioestratigráfico do Triássico gonduânico. A Zona de *Dinodontosaurus* também é correlacionada, através de seus cinodontes, com outras formações africanas da Zâmbia e Namíbia, e com a Formação Chañares da Argentina. No entanto, novas datações radiométricas das unidades sul-americanas, alocando-as no Neotriássico (Carniano), revelam incongruências nas correlações intercontinentais, principalmente quanto a comparações com as faunas clássicas da ZA de *Cynognathus* da Bacia do Karoo, tidas como eotriássicas a mesotriássicas (Olenekiano a Anisiano). Novos dados serão necessários para a solução dessas dificuldades, incluindo coleta, preparação e descrição de novos espécimes e espécies, redescrições e estudos taxonômicos, datações adicionais (principalmente na África) e trabalho de campo com estratigrafia mais detalhada.

**ARTIGO 2.** MELO, T.P., RIBEIRO, A.M., MARTINELLI, A.G., & SOARES, M.B. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. Publicado: Nature communications, v. 10, n. 1, p. 2841, 2019. DOI: 10.1038/s41467-019-10719-7

Neste artigo, abordamos as especializações dentárias do traversodontídeo da ZA de *Santacruzodon* da Supersequência Santa Maria, *Menadon besairiei*, no que tange a anatomia, implantação, desenvolvimento, e substituição dos pós-caninos.

Comparamos a dentição de *Menadon* com as de outras espécies, constatando que o formato dos pós-caninos difere do padrão conhecido para os

demais traversodontídeos, que possuíam dentes com coroas e raízes bem diferenciadas, enquanto que o limite entre raiz e coroa dentárias em *Menadon* é indistinto. Neste aspecto, os dentes de *Menadon* se assemelham aos de certos mamíferos hipsodontes, isto é, com crescimento prolongado. A fim de testar esta hipótese, foram confeccionadas lâminas paleohistológicas para microscopia óptica e amostras metalizadas para microscopia eletrônica de varredura, a partir de dentes isolados.

As imagens mostraram que a microestrutura interna era compatível com um dente hipsodonte e, mais importantemente, que toda a superfície externa destes dentes era recoberta por cimento dentário, inclusive as regiões mais coronais de cristas e cúspides, ao passo que esmalte não foi encontrado. A microestrutura do cimento preservou em detalhe as características dos cementócitos e das fibras de Sharpey, evidenciando a função de ancoragem deste tecido e implicando no crescimento prolongado, associado a desgaste extremo, dos pós-caninos. Indivíduos juvenis demonstram que os pós-caninos originalmente possuíam uma coroa com esmalte, que era totalmente ou majoritariamente perdida por desgaste durante a vida do animal.

Os mamíferos atuais com molares e pré-molares hipsodontes são herbívoros, ou ingerem inadvertidamente partículas abrasivas (e.g. solo, cinza vulcânica), que tendem a causar maior desgaste durante a mastigação. Dessa forma, a hipsodontia é interpretada como uma forma de compensação ou de aumento de durabilidade ao desgaste dentário, uma vez que este pode prejudicar a oclusão.

Até a descoberta da hipsodontia em *Menadon*, esta era uma característica somente conhecida em Mammalia e Mammaliaformes, sendo os registros mais antigos datados do Jurássico Médio, cerca de 70 milhões de anos depois de *Menadon*. Assim como nos mamíferos, o surgimento desse tipo de dentição em *Menadon* provavelmente está ligado a uma dieta herbívora muito abrasiva, relacionada ao ambiente árido em que o animal vivia. Outra característica rara, presente apenas em *Menadon* dentre todos os cinodontes não-mammaliaformes, é a interrupção da substituição dentária, que talvez seja pré-requisito para a evolução da hipsodontia.



Este novo registro de convergência evolutiva entre *Menadon besairiei* e mamíferos (sobretudo xenartros) destaca uma das especializações sem precedentes alcançadas pelos cinodontes traversodontídeos durante o Triássico.

**ARTIGO 3.** MELO, T.P.; MARTINELLI, A.G.; SOARES, M.B. Massetognathine traversodontid and chiniquodontid cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from a fossiliferous outcrop of the early Late Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence, southern Brazil): diversity and biostratigraphic implications

Submetido: *Palaeontology*

Este trabalho apresenta os fósseis de um afloramento recentemente incluído à Zona-Associação de *Santacruzodon* da Supersequência Santa Maria. O Afloramento Carolina Soil se localiza à beira da estrada BR-287, no município de Vera Cruz, RS, onde coletou-se, com o apoio do Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (Candelária), uma série materiais cranianos e pós-cranianos de cinodontes, que foram mencionados em publicações, mas não haviam sido descritos. Também foram analisados espécimes bastante semelhantes aos de Vera Cruz, encontrados no município de Venâncio Aires, no Afloramento Vila Estância Nova, também considerado parte da ZA de *Santacruzodon*.

Depois da preparação, a associação mostrou grande predominância de traversodontídeos, com exceção de um único crânio pertencente a *Chiniquodon* sp., uma proporção semelhante à do Afloramento Schöenstatt, localidade original da ZA de *Santacruzodon*. Ademais, os materiais mais informativos (em geral crânios) são muito semelhantes à *Santacruzodon hopsoni*, com a principal diferença de possuírem um tamanho muito maior do que o esperado para a espécie, até três vezes o comprimento do crânio do holótipo.

A identificação desses fósseis como *Santacruzodon hopsoni* deveu-se à presença da uma característica autapomórfica da espécie, não encontrada em nenhum outro traversodontídeo, o processo suborbital do jugal é levemente projetado, com a borda ventral formando uma curva suave, e com a superfície

externa sendo ocupada por uma grande bossa hemisférica. Outras características diagnósticas importantes incluem: projeção do processo angular do dentário, incisivos superiores e inferiores “em forma de folha” com até nove cúspides mesiais e distais, crista transversa localizada na parte distal dos pós-caninos superiores, três cúspides na margem labial, sendo a distal (a cúspide labial) correspondente a mais da metade da crista labial.

Os novos materiais permitiram também descrever informações inéditas sobre o crânio e dentição de *Santacruzodon*. O esquamosal é projetado lateralmente e ventralmente, fazendo com que o sulco esquamosal se abra ventralmente, diferindo da posição ventrolateral da maioria dos *traversodontídeos*. Como nos outros *traversodontídeos* *massetognatinos* (i.e., *Massetognathus* e *Dadadon*), os incisivos são cuspidados, porém, apresentam estruturas mais complexas, com cíngulos labiomesiais na base da coroa, ou projeções labiolinguais de cúspides acessórias, desconhecidas para outras espécies.

A constatação que os materiais originais de *Santacruzodon* representam indivíduos juvenis, além de incompletos, dificultam certas comparações, visto que as variações ontogenéticas não são bem conhecidas na maioria dos *traversodontídeos*. Os incisivos complexos, apesar de distintivos, também são frágeis, o que pode impedir seu reconhecimento em espécimes pior preservados ou em dentes desgastados, ou até entre pré-maxilas de um mesmo indivíduo. Destaca-se a importância de redescrições de materiais clássicos de *Massetognathus pascuali* da Formação Chañares (Argentina), levando em conta essas e outras problemáticas levantadas nas últimas décadas.

A coocorrência de *Santacruzodon* e *Chiniquodon*, observada no Afloramento Carolina Soil, também acontece no Afloramento Schönstatt, o que parece reforçar a identidade da ZA de *Santacruzodon*. No entanto, sabe-se que o gênero *Chiniquodon* possui uma grande amplitude temporal e necessita uma revisão taxonômica profunda, não sendo ideal como fóssil-guia. Por outro lado, *Santacruzodon* é abundante e facilmente reconhecível, graças à bossa no processo suborbital do jugal. Mesmo assim, mais estudos na região serão necessários para aumentar o conhecimento sobre esta fauna e refinar a bioestratigrafia triássica.

## CONCLUSÕES

Como apresentado na presente tese, o estudo dos cinodontes traversodontídeos é uma área fundamental para o entendimento da evolução dos tetrápodes triássicos, contribuindo com informações relevantes para paleoecologia, paleobiologia, bioestratigrafia e biogeografia em geral. Nesse aspecto, a Supersequência Santa Maria apresenta condições privilegiadas de prover dados importantes, através de sua grande riqueza e diversidade de espécies e abrangência temporal. Os artigos produzidos exemplificam parte desse potencial científico. A descrição de novas espécies expande a já ampla coleção de táxons registrados e abre possibilidades de estudos mais aprofundados dessas formas, como comparações faunísticas e novas correlações bioestratigráficas. Materiais inéditos de espécies já conhecidas, e o escrutínio de fósseis tombados em coleções científicas, também permitem descobertas notáveis, principalmente através de metodologias menos convencionais (e.g. paleohistologia, tomografia computadorizada). Recentemente, novos dados do mundo todo têm desafiado concepções consolidadas sobre as posições estratigráficas de unidades geológicas clássicas, com implicações profundas no entendimento de eventos bióticos, extinções e surgimento de grupos. A construção de um novo consenso sobre esses temas, que ainda estão em aberto, depende, em parte, do estudo de grupos tão representativos quanto os traversodontídeos.

## ANEXO 1



## RESEARCH ARTICLE

# The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance

Agustín G. Martinelli<sup>1\*</sup>, Christian F. Kammerer<sup>2</sup>, Tomaz P. Melo<sup>1</sup>, Voltaire D. Paes Neto<sup>1</sup>, Ana Maria Ribeiro<sup>3</sup>, Átila A. S. Da-Rosa<sup>4</sup>, Cesar L. Schultz<sup>1</sup>, Marina Bento Soares<sup>1</sup>

**1** Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, **2** Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Berlin, Germany, **3** Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, **4** Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia, Departamento de Geociências, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil

\* [agustin\\_martinelli@yahoo.com.ar](mailto:agustin_martinelli@yahoo.com.ar)



## OPEN ACCESS

**Citation:** Martinelli AG, Kammerer CF, Melo TP, Paes Neto VD, Ribeiro AM, Da-Rosa ÁAS, et al. (2017) The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. PLoS ONE 12(6): e0177948. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177948>

**Editor:** Matt Friedman, University of Michigan, UNITED STATES

**Received:** December 8, 2016

**Accepted:** May 2, 2017

**Published:** June 14, 2017

**Copyright:** © 2017 Martinelli et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

**Funding:** This work is supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and the Paleontological Society International Research Program (PalSIRP) - Sepkoski Grant (2016) to AGM. The funders had no role in study design, data collection and

## Abstract

In this contribution we report the first occurrence of the enigmatic African probainognathian genus *Aleodon* in the Middle-early Late Triassic of several localities from the state of Rio Grande do Sul in southern Brazil. *Aleodon* is unusual among early probainognathians in having transversely-expanded postcanine teeth, similar to those of gomphodont cynognathians. This genus was previously known from the Manda Beds of Tanzania and the upper Omingonde Formation of Namibia. The Brazilian record of this genus is based upon multiple specimens representing different ontogenetic stages, including three that were previously referred to the sectorial-toothed probainognathian *Chiniquodon thetonicus*. We propose a new species of *Aleodon* (*A. cromptoni* sp. nov.) based on the specimens from Brazil. Additionally, we tentatively refer one specimen from the upper Omingonde Formation of Namibia to this new taxon, strengthening biostratigraphic correlations between these strata. Inclusion of *A. cromptoni* in a phylogenetic analysis of eucynodonts recovers it as the sister-taxon of *A. brachyrhamphus* within the family Chiniquodontidae. The discovery of numerous specimens of *Aleodon* among the supposedly monospecific *Chiniquodon* samples of Brazil raises concerns about chiniquodontid alpha taxonomy, particularly given the extremely broad geographic distribution of *Chiniquodon*. The discovery of Brazilian *Aleodon* and new records of the traversodontid *Luangwa* supports the hypothesis that at least two subzones can be recognized in the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone.

## Introduction

The South American fossil record of non-mammalian eucynodonts is one of the most diverse known worldwide [1–3] and includes representatives of most of the major Triassic subclades (e.g., cynognathids, gomphognathids, traversodontids, chiniquodontids, ecteniniids,

## ANEXO 2

Journal of South American Earth Sciences 93 (2019) 36–50



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/jsames](http://www.elsevier.com/locate/jsames)

## 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

Maurício Rodrigo Schmitt<sup>a,\*</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>b</sup>, Tomaz Panceri Melo<sup>a</sup>, Marina Bento Soares<sup>c</sup><sup>a</sup> 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<sup>b</sup> CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ave. Ángel Gallardo 470, C1405DJR CABA, Buenos Aires, Argentina<sup>c</sup> Departamento de Paleontología e Estratigrafía, 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

## ARTICLE INFO

## Keywords:

Eucynodontia  
Traversodontidae  
Santa Maria Supersequence  
Late Triassic  
Biostratigraphy

## ABSTRACT

The traversodontid cynodont *Massetognathus ochagaviae* is confirmed for the first time in the *Santacruzodon* Assemblage Zone (Carnian) of the Upper Santa Maria Supersequence of Brazil. Previously to this record, the taxon was known from the *Massetognathus-Chanaresuchus* AZ of the Chañares Formation, in Argentina (early Carnian) and the *Dinodontosaurus* AZ of the Santa Maria Supersequence, Brazil (late Ladinian-early Carnian). The studied material was collected in the Schönstatt outcrop in Santa Cruz do Sul municipality, state of Rio Grande do Sul. The attribution to the species *M. ochagaviae* is based on the labial border of the upper postcanines teeth extending outward to form an isosceles triangle, one of the diagnosis features of the species, the subrectangular shape and the presence of a short lingual ridge in the lower postcanines, and others traits shared with *M. pascuali* and *M. ochagaviae*, as the general morphology of skull, with a lateral platform on the maxilla, 10 to 12 upper postcanine teeth with posterior cingulum, and up to 11 lower postcanine teeth with the transverse mesial width wider than the distal. A cladistic analysis placed the new specimen as sister-group of *M. ochagaviae*. The Schönstatt outcrop is the best-studied fossil-bearing site of the *Santacruzodon* AZ, in which the traversodontid cynodonts are the dominant faunal components, representing 82% of the collected specimens. The *Santacruzodon* AZ, correlated to the Malagasy basal "Isalo II" beds of the Morondava Basin, also shares taxa with the *Dinodontosaurus* AZ and the Chañares and the Ischigualasto formations, representing a unique Triassic association. As a consequence, the *Santacruzodon* AZ represents a faunal association still not recognized in the Ischigualasto-Villa Unión Basin. New data from the *Santacruzodon* AZ is required to further address these questions.

## 1. Introduction

The clade Cynodontia (Synapsida, Therapsida) is the last therapsid group to appear in the fossil record, in the late Permian (Sues and Boy, 1988; Rubidge, 1995, 2005; Abdala and Allinson, 2005; Botha et al., 2007; Botha-Brink and Abdala, 2008; Weide et al., 2009; Kammerer, 2016). By the Early Triassic, cynodonts quickly radiated with occurrences in all continents (Damiani et al., 2003; Kemp, 2005; Abdala et al., 2006a; Ruta et al., 2013). This clade includes the crown-group Mammalia, with thousands of fossils and the extant species (Rowe,

1988; O'Leary et al., 2013) since its origin by the Early-Middle Jurassic (Luo, 2007). Cynodontia is phylogenetically defined as the clade including Mammalia and excluding the therocephalian *Bauria* (Hopson and Kitching, 2001). Particularly, the non-mammaliaform cynodonts (Rowe, 1988) were diverse in the Triassic (Ruta et al., 2013; Martinelli and Soares, 2016; Abdala and Gaetano, 2018). In Gondwanan landmasses, the best-represented groups were cynognathids, diademodontids, trirachodontids, traversodontids, and a broad diversity of non-mammaliaform probainognathians (Abdala and Ribeiro, 2010; Martinelli and Soares, 2016).

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [mauricio.schmitt@yahoo.com.br](mailto:mauricio.schmitt@yahoo.com.br) (M.R. Schmitt), [agustin\\_martinelli@yahoo.com.ar](mailto:agustin_martinelli@yahoo.com.ar) (A.G. Martinelli), [tomaz.melo@gmail.com](mailto:tomaz.melo@gmail.com) (T.P. Melo), [marina.soares@ufrgs.br](mailto:marina.soares@ufrgs.br) (M.B. Soares).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.04.011>

Received 20 December 2018; Received in revised form 13 April 2019; Accepted 17 April 2019

Available online 25 April 2019

0895-9811/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.



**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Área de Concentração: PALEONTOLOGIA

Autor: Tomaz Panceri Melo

Orientador: MARINA BENTO SOARES

Examinador: Dr. Leonardo Rodrigo Kerber Tumeleiro

Data: 30/10/2019

Conceito: A

**PARECER:**

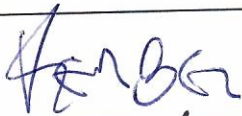
O acadêmico Tomaz Panceri Melo apresentou a Tese intitulada “Novas informações sobre a anatomia craniana e dentária dos cinodontes traversodontídeos da Supersequência Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil”, que trata de novas informações sobre a morfologia e taxonomia de cinodontes traversodontídeos das Zonas de Associação de *Dinodontosaurus* (Sequência Pinheiros-Chiniquá) e *Santacruzodon* (Sequência Santa Cruz), com ênfase em sua morfologia dentária. Em relação a esse quesito, Tomaz Panceri Melo cumpriu todas as exigências das normas vigentes da Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, demonstrando domínio do conhecimento sobre a temática bem como sobre os métodos aplicados (i.e. anatomia comparada, filogenia, histologia e interpretações bioestratigráficas).

A tese encontra-se dividida em duas partes principais. A primeira contém a introdução, com um estado da arte cujo o foco trata da morfologia dentária de cinodontes traversodontídeos e aspectos ontogenéticos e evolutivos. Na segunda parte, encontram-se os três artigos científicos necessários para obtenção do título de doutorado publicados nos periódicos *Palaeontology*, *Nature Communications*, e o último submetido e em avaliação no periódico *Palaeontology*. Sendo que todos encontram-se nos estratos superiores da avaliação da Qualis Capes em Geociências. O primeiro estudo descreve uma nova espécie de traversodontídeo, e analisa suas relações filogenéticas e implicações bioestratigráficas. O segundo, descreve pela primeira vez a presença de hipsodontia (i.e. pós-caninos de

crescimento contínuo) em sinápsidos não-Mammaliaformes. No terceiro, são apresentados novos fósseis de cinodontes traversodontídeos e probainognátios da Zona Assembleia de *Santacruzodon*, e é discutida a validade desta unidade bioestratigráfica. Ressalta-se a relevância do artigo sobre a hipsodontia em cinodontes não-Mammaliaformes, considerando que este é um tema amplamente abordado no estudo da evolução dos mamíferos uma vez que tal característica aparece múltiplas vezes, e é uma adaptação crucial em grupos estritamente herbívoros. Nesse sentido, Melo e colaboradores estudaram a aparição da hipsodontia em fósseis cerca de 70 milhões de anos mais jovens do que o primeiro registro anteriormente documentado, o que caracteriza uma grande novidade para o estudo da evolução de sinápsidos. Além desses artigos, Melo é coautor de outros dois trabalhos sobre sistemática, taxonomia e morfologia de cinodontes não-mammaliaformes.

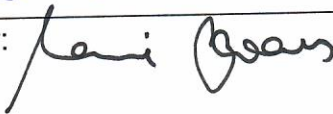
Comentários e sugestões serão apresentados diretamente ao autor.

Assinatura:



Data: 30/10/2019

Ciente do Orientador:



Ciente do Aluno:





ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

"NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL"

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: Tomaz Panceri Melo

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Dra. Bianca Martins Mastrantonio

Data: 30/10/2019

Conceito: A

PARECER:

A TESE DESENVOLVIDA PELO ACADÊMICO CONTRIBUI PARA O CONHECIMENTO SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA.

A ESTRUTURA DA TESE É CLARA E A INTRODUÇÃO APRESENTA OS ASSUNTOS QUE SERÃO ABORDADOS. O ESTADO DA ARTE APRESENTA UMA REVISÃO ATUALIZADA E PERTINENTE AO TEMA PROPOSTO.

OS DOIS PRIMEIROS ARTIGOS FORAM PUBLICADOS EM REVISTAS DE PRESTÍGIO INTERNACIONAL, COM CONTRIBUIÇÃO SIGNIFICATIVA PARA O CONHECIMENTO DO GRUPO.

O ARTIGO SUBMETIDO INCREMENTA O CONHECIMENTO SOBRE CINODONTES DA Z.A. DE SANTACRUZODON, NECESSITANDO DE ALGUMAS CORREÇÕES, PRINCIPALMENTE EM RELAÇÃO AS FIGURAS.

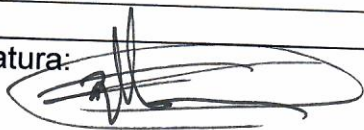
DOS SEIS OBJETIVOS PROPOSTOS, DOIS DELES NÃO FORAM CUMPRIDOS NA SUA TOTALIDADE.

A APRESENTAÇÃO ORAL DEMONSTROU DOMÍNIO DO CONTEÚDO, PORÉM COM ALGUNS PROBLEMAS DE FLUIDEZ NO DESENVOLVIMENTO DAS IDEIAS.

DE FORMA GERAL O ACADÊMICO CUMPRIU COM TODOS REQUISITOS PARA OBTENSÃO DO TÍTULO DE DOUTOR, DEMONSTRANDO GRANDE CONHECIMENTO SOBRE O GRUPO. A TESE PROPORCIONA CONTRIBUIÇÕES IMPORTANTES AO CONHECIMENTO DOS TETRAPODES TRIÁSSICOS DO RIO GRANDE DO SUL.



Assinatura:



Data:

30/10/2019

Ciente do Orientador:

Leni Joan

Ciente do Aluno:

Tomás Melo

<b>ANEXO I</b>	
Título da Dissertação/Tese:	
NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A ANATOMIA CRANIANA E DENTÁRIA DOS CINODONTES TRAVERSODONTÍDEOS DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL	
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA	
Autor: Tomaz Panceri Melo	
Orientador: MARINA BENTO SOARES	
Examinador: Dr. Nestor Fernando Abdala	
Data: 30-10-2019	
Conceito: Excelente	
<b>PARECER:</b>	
<p>Esta tesis es una enorme contribución a la paleontología de Brasil y de Gondwana. Las tres contribuciones presentadas como trabajos científicos promueven un gran avance en el conocimiento de la taxonomía, bioestratigrafía y paleobiología de los cinodontes traversodontidos. Esta por un lado el reconocimiento de un taxón genérico Africano en Brasil lo cual resulta de gran importancia bioestratigráfica. La nueva especie <i>Scalenodon ribeiroae</i> es un justo reconocimiento a la enorme labor en investigación paleontológica realizada por la Dra Ana María Ribeiro de la Fundação Zoobotânica de Rio Grande do Sul. La segunda contribución es sobre la dentición del cinodonte traversodontido <i>Menadon</i>, reportando la existencia de postcaninos de raíz abierta e hipsodoncia más antiguo en el registro fósil. Esta investigación está acompañada por detallados estudios histológicos y también discute el reemplazo dentario. El hallazgo de este trabajo tiene implicancias paleobiológicas muy profundas y resulta un buen punto de partida para evaluar en detalle la dentición del representante de este taxón en Madagascar.</p> <p>La tercera contribución acrecienta notablemente el conocimiento del traversodontido <i>Santacruzodon hopsoni</i> demostrando mucha más variabilidad de la que se reconoció hasta ahora y también tiene importancia bioestratigráfica al presentar en detalle parte de la fauna de afloramientos nuevos o poco conocidos aun donde este taxón está representado.</p> <p>Además de estas contribuciones, en el texto de la tesis se presenta de forma adecuada el estado actual de conocimiento del grupo.</p>	

Assinatura:

Data: 30-10-2019

A handwritten signature in black ink, consisting of a stylized, cursive letter 'A' with a horizontal stroke extending to the right.

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: