

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS DE  
*Massetognathus ochagaviae* BARBERENA, 1981  
(CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) PARA O  
TRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL, COM ÊNFASE NO  
ESQUELETO PÓS-CRANIANO**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**Ane Elise Branco Pavanatto**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2015**

**DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS DE  
*Massetognathus ochagaviae* BARBERENA, 1981  
(CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) PARA O  
TRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL, COM ÊNFASE NO  
ESQUELETO PÓS-CRANIANO**

**Ane Elise Branco Pavanatto**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Área de Concentração em Sistemática e Biologia Evolutiva, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Biológicas - Área Biodiversidade Animal**

**Orientador: Prof. Dr. Sérgio Dias da Silva**  
**Coorientador: Átila Augusto Stock da Rosa**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2015**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Pavanatto, Ane Elise Branco

Descrição de novos materiais *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (*Cynodontia*, *Traversodontidae*) para o Triássico do sul do Brasil, com ênfase na descrição do esqueleto pós-craniano / Ane Elise Branco Pavanatto.- 2015.

81 p.; 30cm

Orientador: Sérgio Dias da Silva

Coorientador: Átila Augusto Stock da Rosa

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2015

1. Zona de Associação de Dinodontosaurus 2. Triássico Médio 3. Eucynodontia I. Dias da Silva, Sérgio II. da Rosa, Átila Augusto Stock III. Título.

**Universidade Federal de Santa Maria  
Centro de Ciências Naturais e Exatas  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal**

**A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação de  
Mestrado**

**DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS DE *Massetognathus  
ochagaviae* BARBERENA, 1981 (CYNODONTIA,  
TRAVERSODONTIDAE) PARA O TRIÁSSICO DO SUL DO  
BRASIL, COM ÊNFASE NO ESQUELETO PÓS-CRANIANO**

Elaborada por  
**Ane Elise Branco Pavanatto**

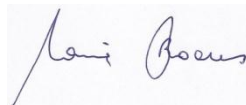
como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências  
Biológicas - Área Biodiversidade Animal**

**COMISSÃO EXAMINADORA:**



---

**Sérgio Dias da Silva, Dr.**  
(Presidente/Orientador)



---

**Marina Bento Soares, Dra. (UFRGS)**



---

**Ana Maria Ribeiro, Dra. (FZB)**

**Santa Maria, 17 de março de 2015.**

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador Dr. Sérgio Dias da Silva, por ter aceitado me orientar e por todos os ensinamentos ao longo desses dois anos de mestrado. Ao meu coorientador Dr. Átila Augusto Stock da Rosa, que tem me acompanhado desde a graduação, por todas as oportunidades e ensinamentos proporcionados.

Aos professores e colegas do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal pelo conhecimento transmitido. Ao secretário Sidnei Cruz pela disponibilidade em responder as minhas dúvidas. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida.

Aos colegas (não vou nomear todo mundo para não correr o risco de esquecer alguém!) que passaram pelo Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia pelas conversas, momentos de descontração e risadas nos campos e reuniões. Ao Rodrigo Temp Müller, que realizou os primeiros estudos sobre o material UNIPAMPA 0625 (objeto de estudo dessa dissertação), por toda a ajuda com o TNT e pelos desenhos do material.

Ao Dr. Cesar Leandro Schultz e à Dra. Marina Bento Soares, pelo acesso a coleção paleontológica da UFRGS. À Dra. Ana Maria Ribeiro pelo acesso a coleção da FZB, pelas bibliografias e imagens disponibilizadas. Ao Agustín Martinelli também pelas bibliografias e imagens disponibilizadas.

Meu agradecimento especial à minha família, em particular meus pais Marinês e Alcedir, que me criaram com todo amor e carinho apesar das dificuldades. Agradeço por todo o incentivo e apoio em todas as minhas decisões. Devo tudo a vocês! À minha avó Julieta, sempre interessada nos assuntos da neta bióloga (apesar de às vezes me olhar e dizer: – Mas isso existe mesmo? ou –*Io non capisco niente!*). Aos meus avós Roque (*in memorian*), Albino (*in memorian*) e Catharina (*in memorian*), apesar de que vocês não estão mais presentes, com toda certeza participaram dessa conquista.

Aos colegas, professores, amigos... enfim, a todos que de alguma forma contribuíram ao longo dessa jornada, o meu muito obrigada!

“Dou respeito às coisas desimportantes e aos seres desimportantes.  
Prezo insetos mais que aviões.  
Prezo a velocidade das tartarugas mais que as dos mísseis.  
Tenho em mim esse atraso de nascença.  
Eu fui aparelhado para gostar de passarinhos.  
Tenho abundância de ser feliz por isso.  
Meu quintal é maior do que o mundo.”

*O Apanhador de Desperdícios*, Manoel de Barros

## RESUMO

Dissertação de Mestrado  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal  
Universidade Federal de Santa Maria

### **DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS DE *Massetognathus ochagaviae* BARBERENA, 1981 (CYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) PARA O TRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL, COM ÊNFASE NO ESQUELETO PÓS-CRANIANO**

AUTOR: ANE ELISE BRANCO PAVANATTO

ORIENTADOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA

Data e Local de Defesa: Santa Maria, 17 de março de 2015.

A presente dissertação apresenta informações sobre novos materiais (UNIPAMPA 0625) atribuídos a *Massetognathus ochagaviae*, com ênfase na descrição de seu material pós-craniano. UNIPAMPA 0625 foi coletado no município de Dona Francisca (Sítio Fogliarini/Posto de Gasolina). A designação a *M. ochagaviae* foi realizada com base na morfologia dos dentes pós-caninos superiores e posteriormente essa designação prévia foi suportada por uma análise filogenética onde o espécime foi incluído. O material consiste de um jugal, e um lacrimal esquerdos associados, um incisivo, quatro pós-caninos superiores e quatro pós-caninos inferiores isolados, nove vértebras pré-sacrais, quatro vértebras sacrais, uma vértebra caudal, vários fragmentos de costelas pré-sacrais, uma escápula esquerda incompleta, uma clavícula esquerda, úmeros direito e esquerdo, um rádio esquerdo, um ílio e um ísquio (ambos direitos), fêmures direito e esquerdo, além de outros fragmentos não identificados. A morfologia *M. ochagaviae* é bastante similar à de *Massetognathus pascuali*, especialmente em relação às vértebras (morfologia do processo transversal); úmero (cabeça inclinada dorsalmente, extremidade distal com formato de “leque”, crista deltoides terminando abruptamente na metade do eixo umeral); fêmur (cabeça bulbosa e dorsomedialmente inclinada, trocanter menor iniciando abruptamente próxima a fossa intertrocanterica e se estendendo até o meio do eixo femoral, côndilo medial mais pronunciado e ventralmente projetado do que o côndilo lateral). Por outro lado, a clavícula de *M. ochagaviae* não é tão alongada quanto em *M. pascuali*, e também a margem dorsal do ílio não é tão côncava. A descrição do material pós-craniano aqui apresentado preenche uma lacuna acerca do conhecimento da anatomia de *M. ochagaviae*, que até então tinha poucos elementos de seu esqueleto pós-craniano conhecido. Além de contribuir para o aumento do conhecimento da família Traversodontidae como um todo.

**Palavras-chave:** Zona de Associação de *Dinodontosaurus*. Cynodontia. Triássico Médio.

## ABSTRACT

Master Dissertation  
Post-Graduation in Animal Biodiversity  
Universidade Federal de Santa Maria

### **NEW INFORMATION OF *Massetognathus ochagaviae* BARBERENA, 1981 (EUCYNODONTIA, TRAVERSODONTIDAE) FROM THE MIDDLE TRIASSIC OF SOUTHERN BRAZIL, WITH EMPHASIS ON THE POSTCRANIAL SKELETON**

AUTHOR: ANE ELISE BRANCO PAVANATTO  
ADVISOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA

This dissertation provides information on new material (UNIPAMPA 0625) assigned to *Massetognathus ochagaviae*, with emphasis in the description of its postcranial material. UNIPAMPA 0625 was collected at the municipality of Dona Francisca (Sítio Fogliarini/Posto de Gasolina). Its assignation to *M. ochagaviae* was based on the upper postcanine morphology. Posteriorly, this previous assignation was supported by a phylogenetic analysis in which the new specimen was included. The material comprises a single incisive tooth, four upper and lower isolated postcanines, an isolated fragmentary portion of a skull comprising a jugal and a lacrimal, nine presacral and four sacral vertebrae, a single caudal vertebra, fragmentary presacral ribs, an incomplete left scapula, left clavicle, both right and left humeri, left radius, left ilium, left ischium, both right and left femora and several undetermined and fragmentary bones. The postcranial morphology of *M. ochagaviae* is quite similar to that of *Massetognathus pasquali*, especially regarding vertebrae, the morphology of the transverse process; humeri, (dorsally deflected head, with a ‘fan-shaped’ distal end; deltopectoral crest that abruptly ends at the middle of shaft); and femora (a bulbous and dorsomedially inclined femoral head; lesser trochanter which abruptly begins near by the intertrochanteric fossa and extends until the middle of the femoral shaft; the medial condyle is more pronounced and ventrally projected than the lateral one). On the other hand, the clavicle of *M. ochagaviae* is less elongated than in *M. pasquali*. Also, the dorsal margin of the ilium is not as concave as in *M. pasquali*. The description of the material herein presented filled a long-term gap in the knowledge regarding the skeletal material of *M. ochagaviae*, and increasing the knowledge not only regarding this taxon, but of traversodontids as well.

**Keywords:** *Dinodontosaurus* Assemblage Zone. Cynodontia. Middle Triassic.



## LISTA DE FIGURAS

### TEXTO INTEGRADOR

- Figura 1 - Relações filogenéticas generalizadas dos Synapsida, com vários clados menores omitidos. Destacado em azul o clado Theriodontiae em vermelho, o clado Eucynodontia (simplificado). Baseado em Abdala, 2007; Oliveira et al., 2010; Reisz et al., 2009 e Rubidge e Sidor, 2001. Modificado de Oliveira (2010).....15
- Figura 2 - Morfologia craniana dos representantes do Clado Theriodontia. A, *Gorgonopsia Sauroctonus* Hartmann-Weinberg, 1955, escala: 30 mm, modificado de Gebauer (2007); B, *Therocephalia Ictidosuchooides* Broom, 1931, escala: 50mm, modificado de Huttenlocker (2009); C, *Cynodontia Thrinaxodon* Seeley, 1894, escala: 50 mm, modificado de Rubidge & Sidor (2001). Imagens não estão em escala.....16
- Figura 3 - Crânios, em vista ventral, A, *Probainognathia (Chiniquodon)*, Huene, 1936; ROMER, 1969), escala: 50 mm e B, *Cynognathia (Massetognathus)* Romer, 1967; LIU et al., 2008), escala: 50 mm. As imagens não estão em escala.....18
- Figura 4 - Diferenças anatômicas entre um esqueleto de um A, Synapsida basal (o “pelicossauro” *Haptodus* Gaudry, 1886) e um B, cinodonte (*Thrinaxodon*)..... 23
- Figura 5 - Sequência estratigráficas do Triássico sul brasileiro, com as modificações propostas por Horn et al. (2014). Modificado de Horn et al. (2014)..... 30
- Figura 6 - Correlação bioestratigráfica entre as faunas do Triássico do Brasil, Argentina e Madagascar. Modificado de Soares et al. (2011b) e Horn et al. (2014)..... 32
- Figura 7 - Localização do Sítio Fogliarini/Posto de Gasolina..... 34

### ARTIGO 1 - New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of southern Brazil

- Figure 1 - UNIPAMPA 0625 general view of all elements, based on reconstruction of *Massetognathus pascuali*, from Jenkins (1970)..... 61
- Figure 2 - UNIPAMPA 0625 jugal-lacrimar left fragment in: (A-B) left lateral; (C-D) dorsal views. Scale bar: 50 mm. Incisive tooth in: (E-G) mesial; (F-H) labial views. Upper postcanine in: (I-J) occlusal view. Lower postcanine in: (K-L) occlusal view. Scale bar: 10mm. Abbreviations: ant, anterior; lab, labial; lin, lingual..... 62
- Figure 3 - UNIPAMPA 0625, anteriormost presacral vertebrae in: (A-C) anterior; (B-D) posterior; (E-G) left lateral; (F-H) right lateral views. Intermediary presacral vertebrae in: (I-K) anterior; (J-L) posterior; (M-O) left lateral; (N-P) right lateral views..... 63
- Figure 4 - UNIPAMPA 0625, posteriormost presacral vertebrae in: (A-D) anterior; (C-E) posterior; (C-F) right lateral views. Caudal vertebrae in: (G-H) right lateral; (I) posterior; (J) anterior views. Sacral vertebrae in: (K-M) anterior; (L-N) posterior; (O-Q) left lateral; (P-R) right lateral views. Presacral rib in: (S-T) dorsal view..... 64
- Figure 5 - UNIPAMPA 0625, left scapula in: (A-B) lateral view. Left clavicle in: (C-G) anterior; (D-H) posterior; (E-I) dorsal; (F-J) ventral views..... 65

- Figure 6 - UNIPAMPA 0625, right humerus in: (A-C) dorsal; (B-D) ventral; (E-I), anterior; (F-J) posterior; (G-K) proximal; (H-L) distal views. Left humerus (M) ventral; (N) posterior views. Left radius in: (O-S) anterior; (P-T) posterior; (Q-U) medial; (R-V) lateral views..... 66
- Figure 7 - UNIPAMPA 0625 right ilium in: (A-B) lateral; (C-D) medial views. Right ischium in: (E-G) medial; (F-H) lateral views. Right femur in: (I-O) anterior; (J-P)lateral; (K-Q) proximal; (L-R) distal; (M-S) medial; (N-T) posterior views..... 67
- Figure 8 - Strict consensus tree of twelve most parsimonious trees resulting of phylogenetic analysis. Tree length of 454 steps (Consistency Index=0.47, Retention Index=0.77). Bremer supports greater than 1 are listed above nodes and Bootstrap values greater than 50% are listed below nodes..... 68

## **LISTA DE TABELAS**

### **TEXTO INTEGRADOR**

Tabela 1 - Distribuição dos gêneros da família Traversodontidae no Triássico do Rio Grande do Sul.....	21
Tabela 2 - Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.....	24
Tabela 3 - Distribuição dos cinodontes entre as zonas de associação.....	31

## SUMÁRIO

<b>APRESENTAÇÃO</b> .....	13
<b>1 MARCO TEÓRICO</b> .....	14
1.1 Synapsida Osborn, 1903.....	14
1.2 Cynodontia.....	16
1.3 Traversodontidae Huene, 1936.....	19
1.4 <i>Massetognathus</i> Romer 1967.....	21
1.5 Breve histórico acerca de estudos sobre o esqueleto pós-craniano em cinodontes.....	22
1.6 Cinodontes do Triássico do Rio Grande do Sul.....	29
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	33
2.1. Objetivos específicos.....	33
<b>3 MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	33
<b>4 ARTIGO 1- New information on the postcranial skeleton of <i>Massetognathus ochagaviae</i> Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of southern Brazil.....</b>	<b>35</b>
<b>5 CONCLUSÕES</b> .....	<b>69</b>
<b>6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>70</b>

## APRESENTAÇÃO

A presente Dissertação está estruturada de acordo com as normas da Universidade Federal de Santa Maria (MDT), sendo composta por um texto integrador, um artigo e conclusões.

O texto integrador apresenta uma breve contextualização dos Synapsida e dos Cynodontia, partindo-se então diretamente para os Traversodontidae (especificamente, *Massetognathus*) objeto de estudo da presente dissertação. Em seguida, é apresentado um breve histórico acerca dos estudos envolvendo o esqueleto pós-craniano dos cinodontes. Finalizando o texto integrador, o novo espécime de *M. ochagaviae* é apresentado.

O Artigo 1 trata da descrição, comparação e análise filogenética de novos materiais pós-cranianos atribuídos a *Massetognathus ochagaviae*. O artigo foi submetido à *Historical Biology* e está formatado de acordo com as normas de publicação do periódico.

Na seção Conclusões é apresentada uma breve recapitulação dos resultados obtidos em relação aos objetivos propostos para esta dissertação.

# 1 MARCO TEÓRICO

Cynodontia é um clado de sinápsidos terápsidos surgidos no final do período Permiano e que se constituíram em um importante componente em ecossistemas durante todo o Triássico e o início do Jurássico (de 252 a 200 milhões de anos atrás). Atualmente são representados pelos mamíferos (OLIVEIRA, 2010).

No Estado do Rio Grande do Sul, Cynodontia é encontrado em rochas das Formações Santa Maria e Caturrita (Triássico Médio e Superior), além do registro de material fragmentário na Formação Sanga do Cabral, do Triássico Inferior (ABDALA et al., 2002b; SCHULTZ & LANGER, 2007; OLIVEIRA et al., 2010). Ao longo do Período Triássico, Cynodontia atingiu grande diversificação, tendo sofrido inúmeras e importantes modificações anatômicas, como por exemplo, a especialização da dentição, do padrão de oclusão dentária e, conseqüentemente, de seus hábitos alimentares. Ao final do Triássico, sofrem drástica diminuição no tamanho corporal. Atualmente a família Brasilodontidae, composta por pequenas formas não-mamalianas derivadas do Triássico sul brasileiro, é apontada como o provável grupo-irmão dos mamíferos, devido a várias características em seu crânio (articulação da mandíbula formada pelo dentário e o esquamosal, ossos pós-dentários bastante reduzidos, presença de promontório no petrosal, entre outras) e dentição “triconodonte” (BONAPARTE et al., 2003; ABDALA, 2007; LUO, 2007; MARTINELLI & ROUGIER, 2007).

## 1.1 Synapsida Osborn, 1903

Synapsida é um clado dentro de Amniota caracterizado pela presença de uma fenestra temporal localizada na região inferior do crânio (KEMP, 2005). Seus primeiros registros são provenientes de Joggins, Nova Escócia, Pennsylvaniano (Carbonífero da América do Norte), entre 311-314 Ma (REISZ, 2014). Até o Neopermiano, formas basais de Synapsida (os parafiléticos “pelicossauros”), foram as mais diversificadas e dominantes nas paleofaunas terrestres, ocupando uma ampla variedade de nichos ecológicos (KEMP, 1982; ABDALA, 2001; RUBIDGE & SIDOR, 2001; Figura 1).

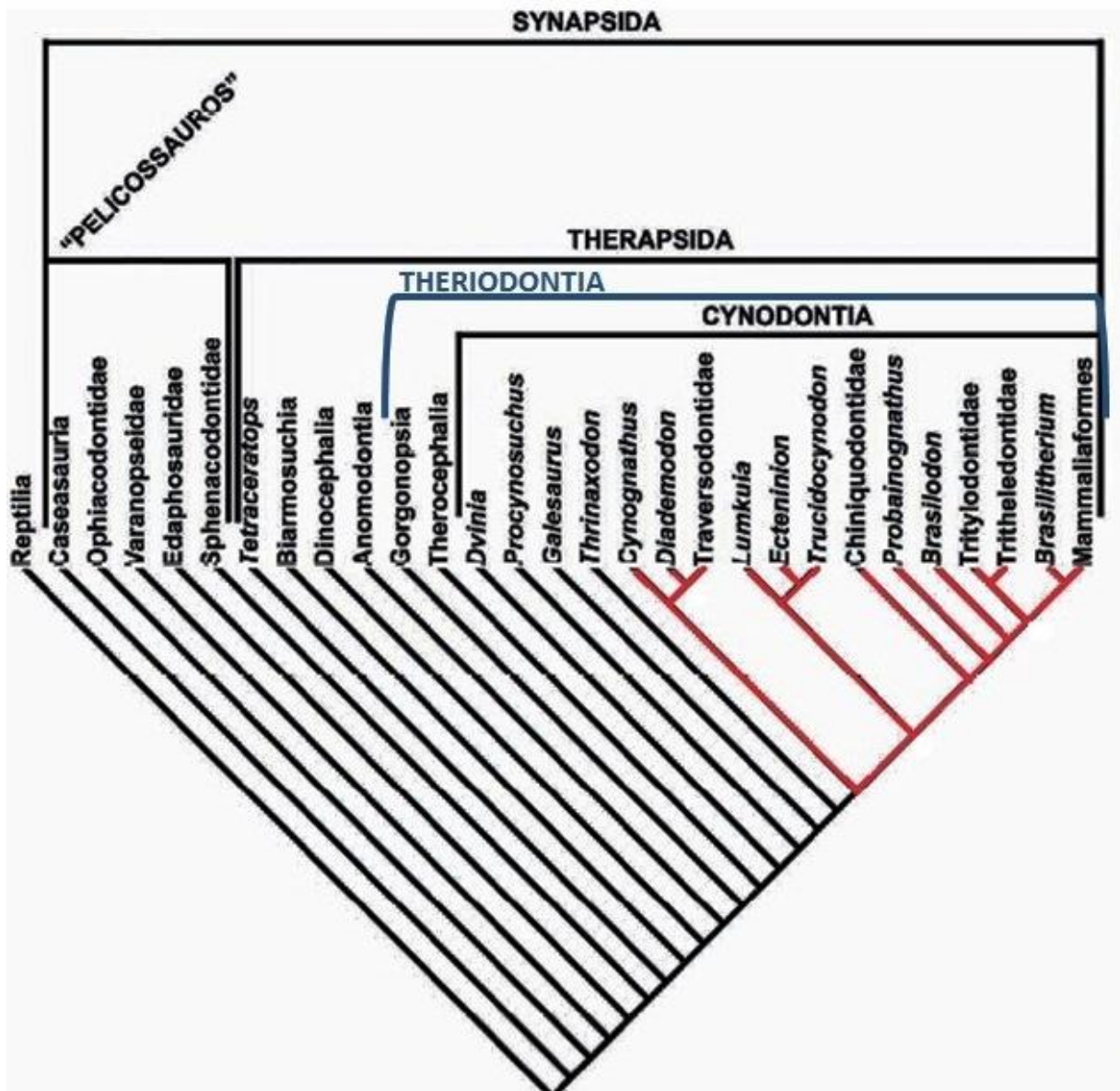


Figura 1 – Relações filogenéticas generalizadas dos Synapsida, com vários clados menores omitidos. Destacado em azul o clado Theriodontia e em vermelho, o clado Eucynodontia (simplificado). Baseado em Abdala, 2007; Oliveira et al., 2010; Reisz et al., 2009 e Rubidge e Sidor, 2001. Modificado de Oliveira (2010).

A grande maioria das espécies de “pelicossauros” conhecidas é oriunda principalmente da América do Norte e na Europa. O registro desse grupo é pouco frequente no Hemisfério Sul. (BOTHÁ-BRINK & MODESTO, 2007; OLIVEIRA, 2010).

Durante o Meso e o Neopermiano, época de grandes mudanças climáticas, há uma grande troca faunística marcada pelo declínio dos “pelicossauros” e ascensão de formas sinápsidas mais avançadas, os Therapsida Broom, 1905 (MODESTO et al., 2011; BENTON, 2012; CISNEROS et al., 2012). Os primeiros registros desse grupo são provenientes da Rússia e da África do Sul (KEMP, 1982; RUBIDGE & SIDOR, 2001). O Clado Therapsida

sofreu uma grande radiação, atingindo grande diversidade taxonômica, e vindo a formar o maior subclado de Synapsida (BENTON, 2012). Assim, no final do Neopermiano Therapsida já estava completamente estabelecido e amplamente distribuído, compondo diferentes grupos como Gorgonopsia Seeley, 1895, Dinocephalia Seeley, 1895, Anomodontia Owen, 1859, Therocephalia Broom, 1903 e Cynodontia Owen, 1861 (KEMP, 2005; BENTON, 2012). Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia compõem o Clado Theriodontia Owen, 1881, grupo avançado de terápsidos primariamente carnívoros, caracterizado pela aquisição de características “mamalianas” (RUBIDGE & SIDOR, 2001; KEMP, 2005; KAMMERER, 2014; Figura 2).

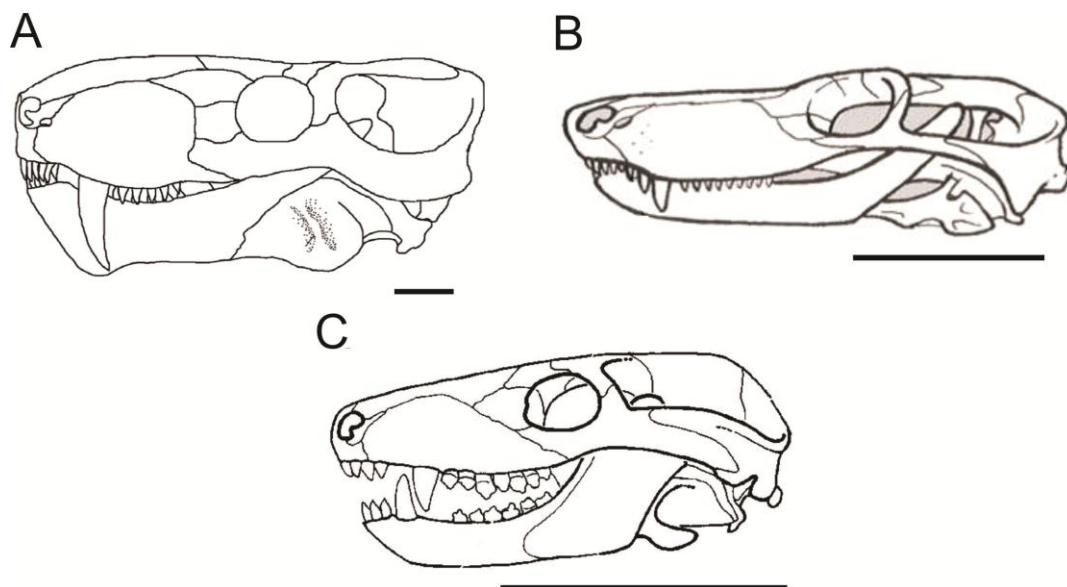


Figura 2 - Morfologia craniana dos representantes do Clado Theriodontia. A, Gorgonopsia *Sauroctonus* Hartmann-Weinberg, 1955, escala: 30 mm, modificado de Gebauer (2007); B, Therocephalia *Ictidosuchoidea* Broom, 1931, escala: 50mm, modificado de Huttenlocker (2009); C, Cynodontia *Thrinaxodon* Seeley, 1894, escala: 50 mm, modificado de Rubidge & Sidor (2001). Imagens não estão em escala.

## 1.2 Cynodontia

Em Cynodontia, subgrupo amplamente diversificado de Therapsida no qual os mamíferos estão incluídos, ocorreu as principais mudanças anatômicas em direção ao padrão mamaliano: heterodontia, desenvolvimento de oclusão dentária, redução dos ossos pós-dentários na mandíbula e aumento de tamanho do dentário, presença de um palato ósseo secundário e postura mais verticalizados membros (JENKINS, 1971; KEMP, 1982;



BATTAIL, 2001). Até recentemente, *Procynosuchus* Broom, 1938 era considerado o mais antigo cinodonte conhecido. Atualmente, *Charassognathus gracilis* Botha et al., 2007, da Zona de Associação de *Tropidostoma*, base do Permiano Superior da Bacia de Karoo, África do Sul é apontado como o mais antigo registro de cinodontes, indicando uma possível origem sul-africana para o grupo (BOTHÁ et al., 2007).

Dentro de Cynodontia, destaca-se o clado Eucynodontia, proposto por Kemp (1982) e constituído por formas mais derivadas que *Thrinaxodon* (HOPSON & KITCHING, 2001; LIU & OLSEN, 2010). Eucynodontia compreende dois clados menos inclusivos: Probainognathia Hopson, 1990 e Cynognathia Hopson & Barghusen, 1986 (HOPSON & KITCHING, 2001; ABDALA, 2007; KAMMERER, 2014). Em Probainognathia estão incluídos, de forma geral, cinodontes que apresentavam dentição carnívora ou insetívora, caracterizada por dentes comprimidos lateralmente (HOPSON & KITCHING, 2001; KEMP, 2005). Nesse grupo se incluem as famílias Chiniquodontidae, Ecteniniidae, Therioherpetidae, Tritylodontidae, Tritheledontidae e Brasilodontidae, além de Mammalia (KEMP, 2005; SOARES & DORNELLES, 2009; MARTÍNEZ et al., 2013). Cynognathia agrupa cinodontes que apresentam dentição predominantemente gonfodonte, ou seja, os dentes são transversamente alargados, típicos de formas herbívoras ou onívoras (HOPSON & KITCHING, 2001; KEMP, 2005). Este clado compreende as famílias Cynognathidae, Diademodontidae, Trirachodontidae, Traversodontidae (KEMP, 2005; ABDALA et al., 2006; SOARES & DORNELLES, 2009).

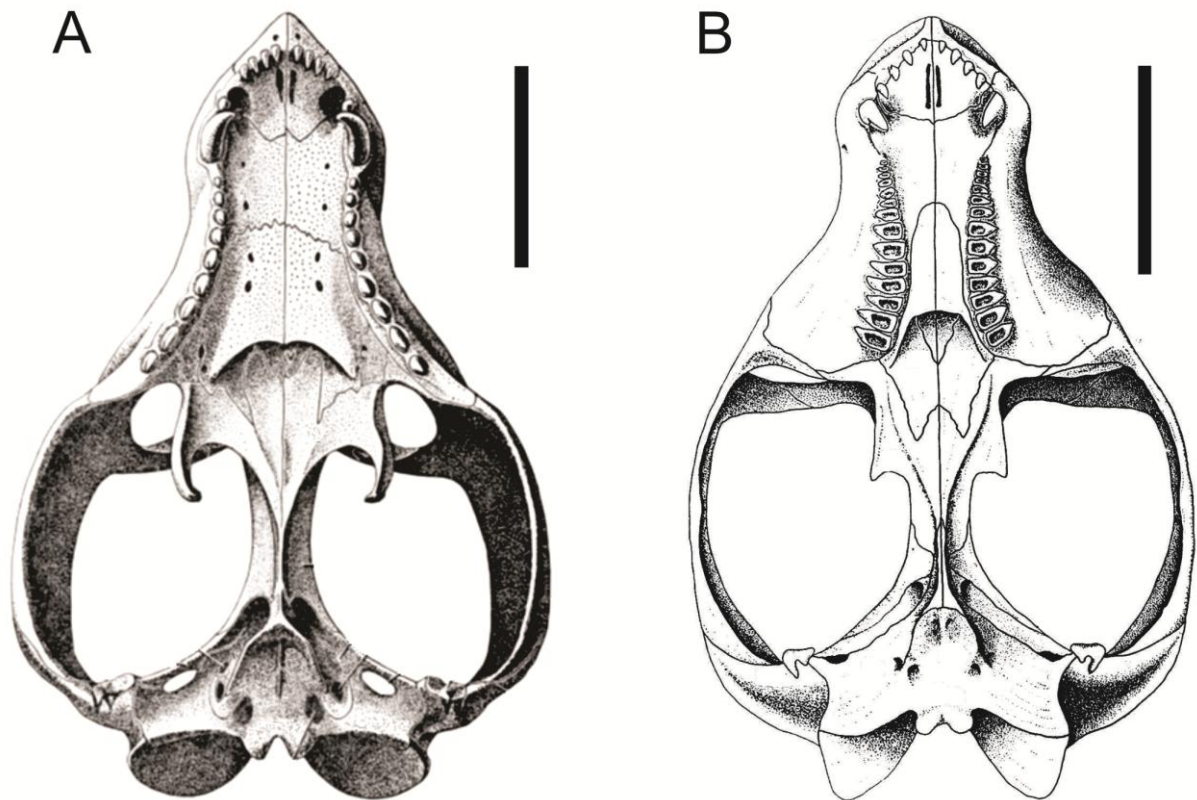


Figura 3 – Crânios, em vista ventral, A, Probainognathia (*Chiniquodon*, Huene 1936; ROMER, 1969), escala: 50 mm e B; Cynognathia (*Massetognathus* Romer, 1967; LIU et al., 2008), escala: 50 mm. As imagens não estão em escala.

Dentre os grupos de Cynodontia que estariam particularmente relacionados com os mamíferos, se destacam Tritylodontidae, Tritheledontidae e Brasilodontidae. A família Tritylodontidae é composta por cinodontes herbívoros especializados que ocorreram do Neotriássico ao Eojurássico (KEMP, 1982). É representada por *Tritylodon* Owen, 1884, *Bienotherium* Young, 1940, *Oligokyphus* Hennig, 1922 e *Kayentatherium* Kermack, 1982. Foi apontada como grupo-irmão dos mamíferos inicialmente por Kemp (1982) e seguido por Kemp (1983), Rowe (1988), Wible (1991), Wible & Hopson (1993), Martínez et al., (1996). Essa assignação surgiu devido a várias características de seu basicrânio: ausência dos ossos pré-frontal e pós-orbital; região interorbital em grande parte preenchida pelo órbitoesfenoide expandido, pelo frontal e pelos ossos palatinos; processo paroccipital bifurcado com o quadrado ligado diretamente na extremidade distal do seu processo anterior, sem a intervenção do esquamosal e dentes pós-caninos com múltiplas raízes (KEMP, 1982, 2005). Segundo alguns autores (i.e., CROMPTON & ELLENBERGER, 1957; CROMPTON, 1972; HOPSON & KITCHING, 2001) Tritylodontidae está incluída dentro de Cynognathia, como um subgrupo derivado da família Traversodontidae, então considerada parafilética, e

consequentemente seriam filogeneticamente distantes dos mamíferos. Contudo, estudos mais recentes posicionam a família dentro de Probainognathia (ABDALA & RIBEIRO, 2003; HOPSON, 2005; ABDALA, 2007; LIU & OLSEN, 2010).

Tritheledontidae é uma família composta por pequenas formas insetívoras, que ocorreram do Meso ao Neotriássico (KEMP, 2005) como *Tritheledon* Broom, 1912, *Diarthrognathus* Crompton, 1958, *Pachygenelus* Watson, 1913e *Chaliminia musteloides* Bonaparte, 1980. No Triássico do Rio Grande do Sul é representada por *Riograndia guaibensis* Bonaparte et al., 2001e *Irajatherium hernandezii* Martinelli et al., 2005. É apontada como grupo irmão dos mamíferos inicialmente por Hopson & Barghusen (1986), e seguida por Shubin et al. (1991), Luo (1994), Luo & Crompton (1994), Sidor & Hopson (1998), Hopson & Kitching (2001), Lou et al. (2002), devido à presença de um segundo ponto de articulação da mandíbula formado pelo dentário e o esquamosal, pelo padrão de oclusão dentária unilateral, dentes com esmalte prismático e pós-caninos superiores com cingulo bucal, palato ósseo secundário mais longo, basicrânio encurtado e fenestra rotunda e forâmen jugular completamente separados (KEMP, 2005).

A família Brasilodontidae, descrita por Bonaparte et al. (2003), é representada por *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte et al., 2003, *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte et al., 2003 e *Minicynodon maieri* Bonaparte et al., 2010, até o momento seus registros provêm apenas do Neotriássico do Rio Grande do Sul. Desde então, a família vem sendo considerada como grupo irmão dos mamíferos devido às seguintes características: a articulação da mandíbula formada pelo dentário e o esquamosal, ossos pós-dentários bastante reduzidos, presença de promontório no petrosal, contato lateral do nasal-frontal, dentição “triconodonte”, sínfise mandibular muito reduzida, expansão da caixa craniana na região parietal (BONAPARTE et al., 2003). Esta hipótese é a seguida por Abdala (2007); Luo (2007), Martinelli & Rougier (2007).

### 1.3 Traversodontidae Huene, 1936

A família Traversodontidae foi estabelecida por Huene (1936) para agrupar os cinodontes do Triássico brasileiro que possuíam pós-caninos transversalmente expandidos: *Traversodon stahleckeri* Huene, 1936, *?Traversodon major* Huene, 1936e *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene, 1928 (LIU & ABDALA, 2014). Representa o mais inclusivo clado contendo *Traversodon stahleckeri*, mas não *Trirachodon kannemeyeri* Seeley

1895 ou *Diademodon tetragonus* Seeley 1894 (KAMMERER et al., 2008; LIU & ABDALA, 2014). Segundo a diagnose mais recente da família, esta é caracterizada pela ausência do ectopterigoide; presença do contato epipterigoide-quadrado; plataforma maxilar lateral à série de pós-caninos; pós-caninos superiores expandidos labiolingualmente com uma profunda bacia oclusal; dentes gonfodontes superiores maiores do que os inferiores com contorno variando de elipsoide a retangular; dentes gonfodontes inferiores com formato quadrangular, com a crista transversa posicionada anteriormente (LIU & ABDALA, 2014, p. 263).

Traversodontidae é a família mais diversificada, bem sucedida de cinodontes possivelmente herbívoros e/ou onívoros, com registro em praticamente todo o mundo, desde o Anisiano da Argentina e mantendo-se como um grupo importante até o Carniano (KEMP, 1982; ABDALA & RIBEIRO, 2010). Atualmente, a família é composta por 22 espécies consideradas válidas, divididas em 17 gêneros (ver LIU & ABDALA, 2014). Exemplos da família já foram encontrados na África (seis gêneros), América do Norte (dois gêneros), América do Sul (dez gêneros), Índia (um gênero) e Europa (um gênero) (LIU & ABDALA, 2014).

Desta família, as seguintes espécies são registradas nas Zonas de Associação (ZA) do Triássico sul brasileiro: *Traversodon stahleckeri*, *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981, *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al., 2002, *Luangwa sudamericana* Abdala & Teixeira, 2004, *Protuberum cabralense* Reichel et al., 2009, *Santacruzodon hopsoni* Abdala & Ribeiro, 2003, *Menadon besairei* Flynn et al., 2002 e *Gomphodontosuchus brasiliensis* (ABDALA & RIBEIRO, 2010; BERTONI, 2014; LIU & ABDALA, 2014, Tabela 1).

Ribeiro et al. (2011) reportam preliminarmente a presença de Traversodontidae para a ZA de *Riograndia*, por registros fragmentários (*c. f. Exaeretodon*), associados a materiais de formas típicas dessa ZA (i. e. *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo & Langer, 2006, *Riograndia guaibensis* e *Brasilitherium riograndensis*). Essa descoberta levanta a possibilidade de que *Exaeretodon* poderia ter sobrevivido até a ZA de *Riograndia* ou até o contato entre as ZAs de *Hyperodapedon* e *Riograndia*. Assim teria sido primeiramente preservado no topo da ZA de *Hyperodapedon*, posteriormente trabalhado e finalmente redepositado na ZA posterior (ZA *Riograndia*).

TABELA 1 - Distribuição dos gêneros da família Traversodontidae no Triássico do Rio Grande do Sul.

Espécies	Zona de Associação	Idade
<i>Exaeretodon riograndensis</i> <i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i>	<i>Hyperodapedon</i>	Carniano
<i>Menadon besairei</i> <i>Santacruzodon hopsoni</i>	<i>Santacruzodon</i>	Neoladiniano- Eocarniano
<i>Luangwa sudamericana</i> <i>Massetognathus ochagaviae</i> <i>Protuberum cabralense</i> <i>Traversodon stahleckeri</i>	<i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano

#### 1.4 *Massetognathus* Romer 1967

O gênero *Massetognathus* foi estabelecido por Romer (1967), com base em materiais coletados na Formação Chañares do Triássico da Argentina. Segundo sua diagnose mais recente, o gênero é caracterizado como uma forma de tamanho médio com extensão posterior do palato secundário além da margem anterior da órbita; plataforma maxilar, lateral a série de dentes pós-caninos extremamente desenvolvidos; ausência do processo zigomático do jugal; incisivos mesio-distalmente alargados com margem cortante denticulada; incisivos superiores próximos aos caninos; caninos pequenos; caninos superiores posicionados lateralmente à fossa paracanina; incipiente “*shouldering*” entre os pós-caninos superiores; pós-caninos superiores, com formato aproximadamente retangular e duas cúspides anterolabiais acessórias; crista transversa alta e aguda nos pós-caninos inferiores; cúspide anterolabial mais ampla do que a cúspide anteroligual nos pós-caninos inferiores (LIU & ABDALA, 2014, p. 266).

Romer (1967) reconheceu duas espécies: *Massetognathus pascuali* Romer, 1967 e *Massetognathus teruggii* Romer, 1967. Posteriormente estabeleceu *Massetognathus major* Romer, 1972 e uma nova espécie distinta, *Megagomphodon oligodens* Romer, 1972 (Romer, 1972). Hopson & Kitching (1972) sugeriram uma sinonimização entre as espécies *M. pascuali* e *M. teruggii*, apontando que o crânio de *M. teruggii* não difere significativamente do crânio

de *M. pascuali*, exceto pelo tamanho, considerando *M. teruggii* com um indivíduo ontogeneticamente mais avançado de *M. pascuali*. Essa hipótese também foi sustentada por Battail (1991) e Abdala & Giannini (2000) com base em uma análise alométrica. Estes autores propuseram que as quatro espécies são sinônimas, sendo *M. pascuali* a única espécie válida.

Barberena (1981) descreveu a espécie *Massetognathus ochagaviae*, para a Formação Santa Maria do Triássico brasileiro. *M. ochagaviae* difere de *M. pascuali* principalmente em relação à morfologia dos pós-caninos superiores, os quais em vista oclusal apresentam a base labial projetando-se lateralmente formando um triângulo isósceles. Em *M. pascuali* esta estrutura apresenta um formato retangular, em vista oclusal. Além disso, *M. ochagaviae* apresenta crânio e mandíbula mais altos e número de pós-caninos menos variável do que em *M. pascuali*, caninos inferiores robustos e pós-caninos com formato sub-retangular (LIU et al., 2008; LIU & ABDALA, 2014).

*M. pascuali* teve seu esqueleto pós-craniano quase completamente descrito por Jenkins (1970). Até o momento apenas um úmero direito incompleto e um pé direito parcialmente completo foram descritos para *M. ochagaviae* (LIU et al. 2008; OLIVEIRA & SCHULTZ, 2008).

### 1.5 Breve histórico acerca de estudos sobre o esqueleto pós-craniano em cinodontes

Os cinodontes não mamalianos apresentam, principalmente no seu pós-crânio, uma tendência ao padrão “mamaliano”. Enquanto os sinápsidos basais conservaram caracteres ancestrais do amniotas (membros curtos com postura abduzida, costelas em todas as vértebras torácicas, cauda longa), já em Cynodontia a postura dos membros tornou-se mais ereta (aduzida), com os membros mais longos (tal como em mamíferos); a coluna vertebral mais resistente, tornando a flexão lateral do esqueleto axial durante a locomoção quase nula, o que levou à redução do tamanho da cauda, já que uma cauda longa não era mais necessária para contrapor a flexão do esqueleto axial durante a locomoção; além da redução de número de costelas (KEMP, 1982, BARBERENA & DORNELLES, 2000, OLIVEIRA, 2010, Figura 4).

A análise de materiais pós-cranianos é importante para compreender melhor a biomecânica, fisiologia, e conseqüentemente o comportamento dos indivíduos desse grupo. Além de que, segundo Oliveira (2006b), a inclusão de caracteres pós-cranianos em análises filogenéticas ajuda a evitar interpretações errôneas que podem ocorrer quando a análise filogenética é feita apenas com base em caracteres cranianos (sincranianos e dentários),

devido a possível convergência morfológica nesses caracteres, em função de hábitos semelhantes, mas entre táxons diferentes e não aparentados.

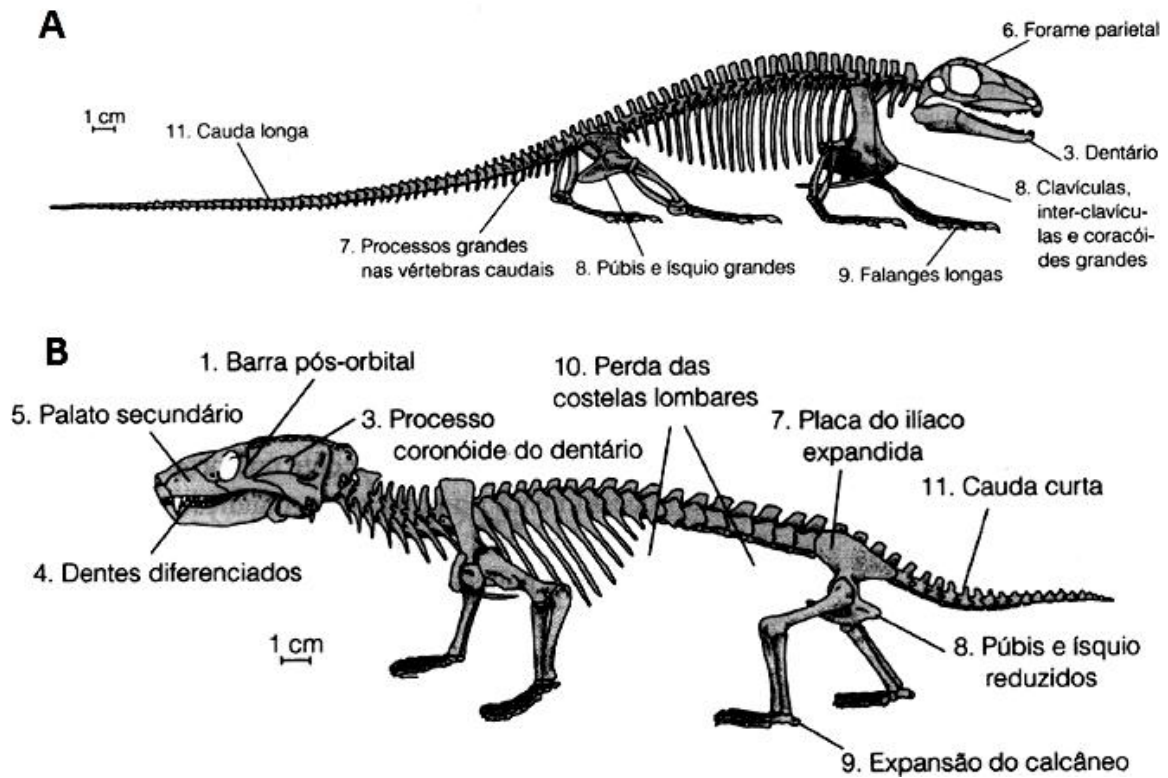


Figura 4 – Diferenças anatômicas entre um esqueleto de um A, Synapsida basal (o “pelicossauro” *Haptodus* Gaudry, 1886) e um B, cinodonte (*Thrinaxodon*). Modificado de Pough et al. (2008).

Vários cinodontes já tiveram seus esqueletos pós-cranianos descritos, como segue abaixo. Infelizmente, em alguns casos, poucos materiais são descritos e figurados em detalhe, sendo que nesses casos grande parte das publicações dá ênfase na descrição de morfologia craniana e dentária.

Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(continua)

Táxon	Material	Procedência	Referência
<i>Procynosuchus delaharpeae</i> Broom, 1937 (TSK 34)	Esqueleto quase completo descrito	Luangwa Valley, Zambia	Brink & Kitching (1953 <i>apud</i> OLIVEIRA, 2006b, p. 18) e Kemp (1980b)
<i>Bolotriodon frerensis</i> Seeley, 1894	Fêmur	Formação Burgersdorp, África do Sul	Seeley (1895 <i>apud</i> JENKINS, 1971)
<i>Progalesaurus lootsbergensis</i> Sidor & Smith, 2004 (SAM-PK-K9954)	Escápula direita e parte do espinho neural do atlas	New Lootsberg Pass, África do Sul	Sidor & Smith (2004)
<i>Galesaurus planiceps</i> Owen, 1859 (UMG R.2733, 2722, 2721, SAM K. 1119)	Esqueleto quase completo descrito	Zona de Associação de <i>Lystrosaurus</i> , África do Sul	Parrington (1934); Jenkins (1971)
<i>Thrinaxodon liorhinus</i> (AMMM 5265, 2228, USNM 22812, BPI 287, 376, NMB G.392, SAM K.1395)	Esqueleto quase completo descrito	Zona de Associação de <i>Lystrosaurus</i> , África do Sul	Brink (1959); Colbert & Kitching (1977); Jenkins (1971)



Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(continuação)

<p><i>Cynognathus crateronotus</i> Seeley, 1895  (PVL 3859, BMNH R.2571; UGMP 42729)</p>	<p>Esqueleto quase completo descrito</p>	<p>Formação Rio Seco de La Quebrada, Argentina  Zona de Associação de <i>Cynognathus</i>, África do Sul</p>	<p>Abdala (1999); Jenkins (1971)</p>
<p><i>Diademodon tetragonus</i> Seeley, 1894  (USNM 23352, NMB 531)</p>	<p>Esqueleto quase completo descrito</p>	<p>Formação Rio Seco de la Quebrada, Argentina  Zona de Associação de <i>Cynognathus</i>, África do Sul</p>	<p>Brink (1955); Gow &amp; Grine (1979); Jenkins (1971)</p>
<p><i>Trirachodon berryi</i> Broom, 1903</p>	<p>Complexo atlas-axis</p>	<p>Associação de <i>Cynognathus</i>, África do Sul</p>	<p>Broom (1903)</p>
<p><i>Cricodon metabolus</i> Crompton, 1955  (MCZ Catálogo de campo, nº 74)</p>	<p>Esqueleto parcialmente descrito</p>	<p>Associação de <i>Cynognathus</i>, África do Sul</p>	<p>Crompton (1955)</p>
<p><i>Andescynodon mendozensis</i> Bonaparte, 1967  (PVL 3890, 3894, 4390, 4423–4428, 4432 6226)</p>	<p>Esqueleto axial, clavícula, úmero, ulna, cintura pélvica e fêmur</p>	<p>Formação Cerro de Las Cabras, Argentina</p>	<p>Liu &amp; Powell (2009)</p>

Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(continuação)

<i>Exaeretodon argentinus</i> Cabrera, 1943  (PVL 2554, 2162, 2548, 1868, 2467, MACN 18063, Mus. La Plata n° 61-VIII-2-1)	Esqueleto quase completo descrito	Formação Ischigualasto, Argentina	Bonaparte (1963)
<i>Exaeretodon riograndensis</i>  (UFRGS PV-0715-T)	Esqueleto axial, rádio, ulna, ílio e ísquio	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i> , Brasil	Oliveira et al. (2007)
<i>Luangwa drysdalli</i> Brink, 1963  (TSK 121)	Esqueleto axial, escapulocoracoid e, úmero, cintura pélvica e fêmur	Formação Ntawere, Zambia	Kemp (1980a)
<i>Massetognathus pascuali</i>  (MCZ 3691)	Esqueleto quase completo descrito	Formação Chañares, Argentina	Jenkins (1970)
<i>Menadon besairei</i>  (FMNH PR 2444, MCN –PV 10011-16, 10118, 10120-23, 10125, 10128, 10130-2, 10133, 10144, 10146-7, 10157- 59, 10193, 10196, 10309-310, 2762)	Esqueleto quase completo descrito	Formação Makay, Madagascar  Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i> , Brasil	Bertoni (2014); Kammerer et al. (2008)

Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(continuação)

<i>Pascualgnathus polanskii</i> Bonaparte, 1967	Esqueleto quase completo descrito	Formação Cerro de Las Cabras, Argentina	Bonaparte (1966; 1967 <i>apud</i> OLIVEIRA, 2006b, p. 19)
<i>Protuberum cabralense</i>  (MGB 368/100, UFRGS PV 0981T, 0983T, 0985T, 0986T, 1009T, 1010T, 1011T)	Esqueleto axial e ílio	Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i> , Brasil	Reichel et al. (2009)
<i>Santacruzodon hopsoni</i>  (MCN-PV 10190, 10173, 10184a-b, 2764)	Úmero e fêmur	Zona de Associação de <i>Santacruzodon</i> , Brasil	Bertoni (2014)
<i>Traversodon stahleckeri</i>	Algumas vértebras, costelas, escápula direita, úmero, fêmur e tíbia	Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i> , Brasil	Huene (1935-1942)
<i>Scalenodon angustifrons</i> Parrington, 1946  (MCZ Catálogo de campo, nº 120A)	Úmero e fêmur	Membro Lifua (“Manda beds”), Tanzania	Crompton (1955)

Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(continuação)

<i>Chiniquodon theotonicus</i>  (UFRGS PV-0146-T, MCZ 3781, 4002, 4164)	Esqueleto quase completo descrito	Zona de Associação de <i>Dinodontosaurus</i> , Brasil  Formação Chañares, Argentina	Huene (1935-1942); Oliveira et al. (2009); Romer & Lewis (1973)
<i>Probainognathus jenseni</i> Romer, 1970  (MCZ 4021)	Cinturas escapular e pélvica e parte dos membros anteriores e posteriores	Formação Chañares, Argentina	Romer & Lewis (1973)
<i>Trucidocynodon riograndensis</i> Oliveira et al., 2010  (UFRGS PV-1051-T, 1053-T, 1069-T, 1070-T, 1071-T)	Esqueleto quase completo descrito	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i> , Brasil	Oliveira et al. (2010)
<i>Prozostrodon brasiliensis</i> Bonaparte & Barberena, 1987  (UFRGS PV-0248T)	Vértebras, costelas, cintura escapular, úmero, ílio e pé	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i> , Brasil	Bonaparte & Barberena (2001)
<i>Therioherpeton cargini</i> Bonaparte & Barberena, 1975  (MVP 05.22.04)	Vértebras, costelas, escápula, úmero, cintura pélvica e membro posterior	Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i> , Brasil	Bonaparte & Barberena (2001), Oliveira, 2006a

Tabela 2 – Cinodontes cujos elementos do esqueleto pós-craniano são conhecidos.

(conclusão)

<i>Oligokyphus</i> sp.	Esqueleto quase completo descrito	Formação Exter, Alemanha	Kühne (1956 <i>apud</i> OLIVEIRA, 2006b, p.19)
<i>Kayentatherium wellesi</i> (MCZ 8812)	Esqueleto quase completo descrito	Formação Kayenta, EUA	Sues & Jenkins (2006)
<i>Irajatherium hernandezii</i> (UFRGS PV-0599-T, 1068-T, 1172-T)	Úmero e fêmur	Zona de Associação de <i>Riograndia</i> , Brasil	Martinelli et al. (2005); Oliveira et al.(2011a)
<i>Brasilitherium riograndensis</i> (UFRGS-PV-1043-T)	Úmero, ulna, rádio, fêmur e tíbia	Zona de Associação de <i>Riograndia</i> , Brasil	Bonaparte et al. (2013)

### 1.6 Cinodontes do Triássico do Rio Grande do Sul

Os cinodontes foram membros abundantes das paleofaunas do Triássico Médio e Superior do Rio Grande do Sul. Tradicionalmente, seu conjunto litológico era composto pelas Formações Santa Maria (Triássico Médio/Superior) e Caturrita (Triássico Superior) as quais apresentam uma grande diversidade de vertebrados fósseis (ANDREIS et al., 1980). Essas unidades foram agrupadas na Supersequência Santa Maria e subdivididas em três sequências estratigráficas, denominadas, da base para o topo, Sequências Santa Maria 1, 2 e 3, (ZERFASS et al., 2003). Recentemente, Horn et al. (2014) propuseram uma quarta sequência entre as Sequências 1 e 2 originais, denominada Sequência Santa Cruz. Novos nomes também foram propostos para as demais sequências da base para o topo: Sequência Pinheiros-Chiniquá, Sequência Santa Cruz, Sequência Candelária e Sequência Mata (Figura 5).

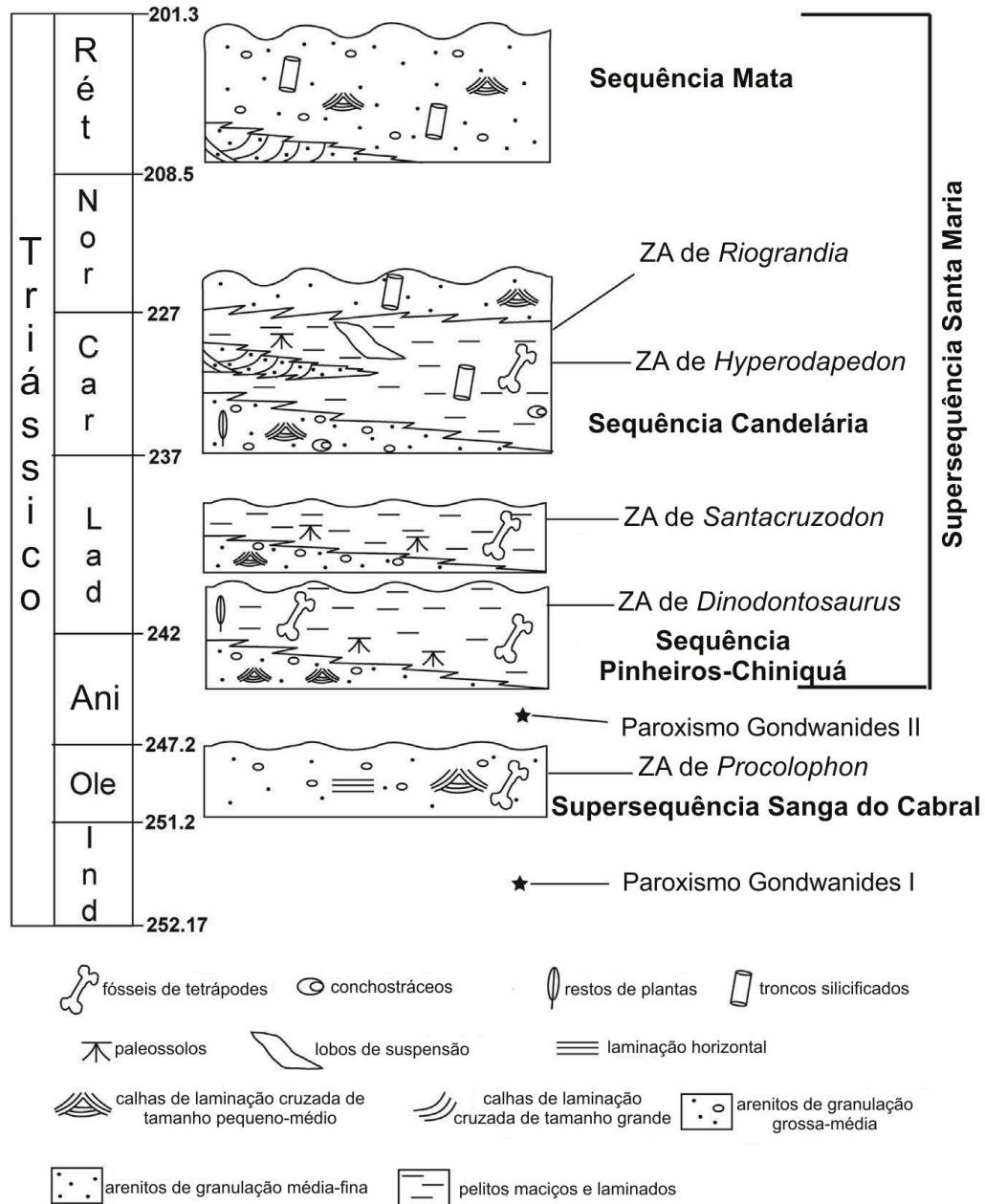


Figura 5 – Sequência estratigráfica do Triássico sul brasileiro, com as modificações propostas por Horn et al. (2014). Modificado de Horn et al. (2014). Abreviações: Ani, Anisiano; Car, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Nor, Noriano; Ole, Olenekariano; Rét, Rético.

Sendo assim, dentro das Sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária foram identificadas quatro zonas de associação com base em tetrápodes fósseis, onde o conteúdo de cinodontes é apresentado abaixo (BARBERENA et al., 1985; SOARES et al., 2011a).

Tabela 3 – Distribuição dos cinodontes entre as zonas de associação.

Táxon	Zona de associação	Idade
<i>Botucaraitherium belarminoi</i> <i>Brasilitherium riograndensis</i> <i>Brasilodon quadrangularis</i> <i>Irajatherium hernandezii</i> <i>Minicynodon maieri</i> <i>Riograndia guaibensis</i>	<i>Riograndia</i>	Carniano/Noriano
<i>Charruodon tetracuspидatus</i> <i>Exaeretodon riograndensis</i> <i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i> <i>Prozostrodon brasiliensis</i> <i>Therioherpeton cagnini</i> <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	<i>Hyperodapedon</i>	Carniano
Chiniquodontidae indet. <i>Massetognathus</i> sp. <i>Menadon besairiei</i> <i>Santacruzodon hopsoni</i>	<i>Santacruzodon</i>	Neoladiniano/Eocarniano
<i>Candelariodon barberenai</i> <i>Chiniquodon theotonicus</i> <i>Luangwa sudamericana</i> <i>Massetognathus ochagaviae</i> <i>Protheriodon estudianti</i> <i>Protuberum cabralensis</i> <i>Traversodon stahleckeri</i>	<i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano

Fonte: Abdala & Ribeiro (2010); Oliveira et al. (2010; 2011b); Soares et al. (2011a; 2011c; 2014).

Estas Zonas de Associação podem ser correlacionadas com associações faunísticas da Argentina e Madagascar (Figura 6). A Zona de Associação de *Dinodontosaurus* pode ser correlacionada com a Formação Chañares da Argentina, cuja fauna é composta por cinodontes, principalmente do gênero *Massetognathus*, além de dicinodontes e arcossauros similares às formas brasileiras (ROGERS et al., 2001; OLIVEIRA et al., 2011b; SOARES et

al., 2011a). A Zona de Associação de *Santacruzodon* apresenta semelhanças com fauna da Formação Isalo II de Madagascar pela presença do gênero *Menadon* (MELO et al., 2009; BERTONI, 2014), além de similaridades entre as espécies de cinodontes encontradas em ambas as faunas (ver ABDALA & RIBEIRO, 2003; SOARES et al., 2011a). A Zona de Associação de *Hyperodapedon* pode ser correlacionada com a Formação Ischigualasto, na qual também há a predominância de rincossauros e de cinodontes do gênero *Exaeretodon* (ROGERS et al., 1993). E por fim a Zona de Associação de *Riograndia* pode ser correlacionada com a Formação Los Colorados devido à presença do dicinodonte *Jachaleria Bonaparte, 1971* (SOARES et al., 2011b).

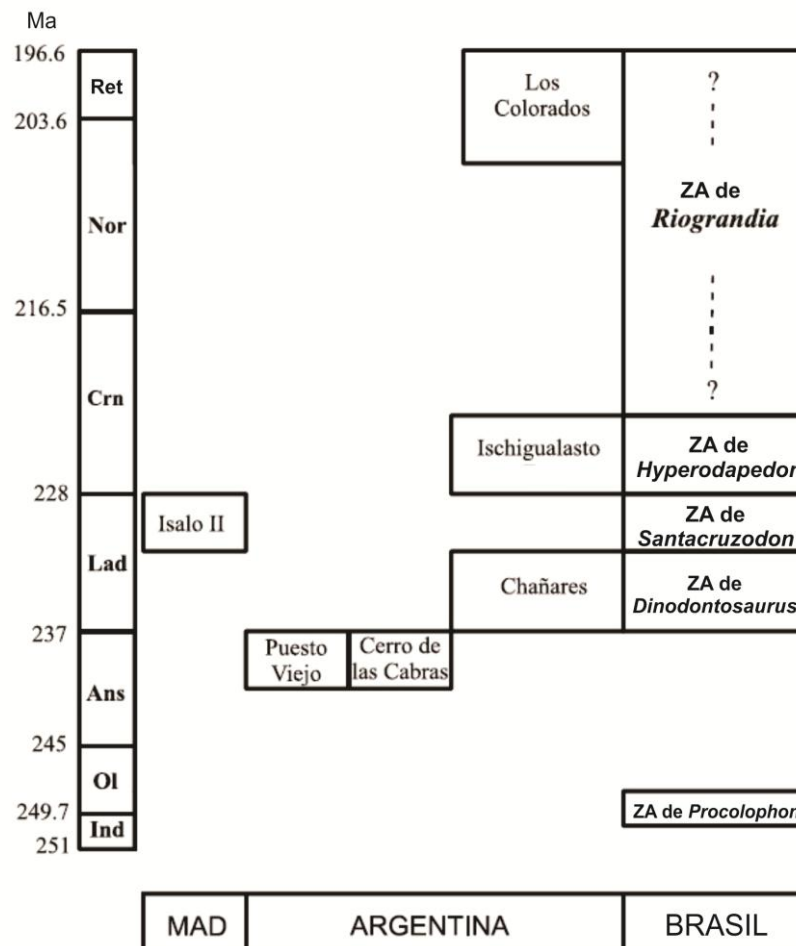


Figura 6 – Correlação bioestratigráfica entre as faunas do Triássico do Brasil, Argentina e Madagascar. Modificado de Soares et al. (2011b) e Horn et al. (2014). Abreviações: Ans, Anisiano; Crn, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Mad, Madagascar; Nor, Noriano; Ol, Olenekariano; Ret, Rético.



## 2 OBJETIVOS

Esta Dissertação de Mestrado tem por objetivo geral conhecer a morfologia de novos materiais de um exemplar de cinodonte não-mamaliano, UNIPAMPA 0625, atribuído a *Massetognathus ochagaviae*, com enfoque nos materiais pós-cranianos, uma vez que descrições de esqueleto pós-cranianos do gênero são escassas da literatura especializada.

### 2.1 Objetivos específicos

- 1- Verificar a validade da designação prévia específica do material descrito;
- 2- Descrever a morfologia craniana e pós-craniana de UNIPAMPA;
- 3- Comparar o material de estudo com materiais pós-cranianos de outros gêneros de cinodontes do Triássico, no país e exterior.

## 3 MATERIAS E MÉTODOS

O objeto de estudo da presente dissertação, UNIPAMPA 0625 está depositado na coleção do Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Pampa (Campus São Gabriel) e foi coletado no Município de Dona Francisca (Sítio Fogliarini/Posto de Gasolina, Figura 7), Rio Grande do Sul. O referido sítio está incluído na Sequência Santa Maria 1 (ZERFASS et al., 2003) recentemente redenominada Sequência Pinheiros-Chiniquá (HORN et al., 2014) (Triássico Médio, Ladiniano) e inserido na Zona de Associação de *Dinodontosaurus*, devido à presença do dicinodonte *Dinodontosaurus*, de arcossauros rauissúquios e do cinodonte *Massetognathus* (OLIVEIRA & SCHULTZ, 2008; FRANÇA et al., 2011; 2013; MASTRANTONIO et al., 2013).



Figura 7 – Localização do Sítio Fogliarini/Posto de Gasolina. Fonte: Google Earth

O material consiste de nove vértebras pré-sacrais, quatro vértebras sacrais, uma vértebra caudal, vários fragmentos de costelas pré-sacrais, uma escápula esquerda incompleta, uma clavícula esquerda, úmeros direito e esquerdo, um rádio esquerdo, um fúio e um ísquio (ambos direitos), fêmures direito e esquerdo, além de outros fragmentos não identificados. Junto ao material pós-craniano também foram coletados alguns materiais cranianos: um jugal, e um lacrimal esquerdos associados, um incisivo, quatro pós-caninos superiores e quatro pós-caninos inferiores isolados.

## 4 ARTIGO 1

Historical Biology



**New information on the postcranial skeleton of  
Massetognathus ochagaviae Barberena, 1981  
(Eucynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic  
of southern Brazil**

Journal:	<i>Historical Biology</i>
Manuscript ID:	GHBI-2015-0026
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	20-Feb-2015
Complete List of Authors:	Pavanatto, Ane Elise; Universidade Federal de Santa Maria, Müller, Rodrigo; Universidade Federal de Santa Maria, Da-Rosa, Átila A.; Universidade Federal de Santa Maria, Dias-da-Silva, Sérgio; Universidade Federal de Santa Maria,
Keywords:	Cynodontia, Traversodontidae, Dinodontosaurus Assemblage Zone, Western Gondwana, Middle Triassic

SCHOLARONE™  
Manuscripts

URL: <http://mc.manuscriptcentral.com/ghbi>

**New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of southern Brazil**

Ane Elise Branco Pavanatto <sup>a,\*</sup>; Rodrigo Temp Müller<sup>a</sup>; Átila Augusto Stock Da-Rosa<sup>b</sup> & Sérgio Dias da Silva<sup>c</sup>

<sup>a</sup> *Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, Brazil;* <sup>b</sup> *Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia, Departamento de Geociências, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, Brazil;* <sup>c</sup> *Laboratório de Paleobiodiversidade Triássica, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, Brazil.*

\*Corresponding author. E-mail: anepavanatto@hotmail.com

**Acknowledgements**

The authors thank Cesar L. Schultz; Marina B. Soares (UFRGS); and Ana Maria Ribeiro (FZB) for kindly allowing access to the collections under their care.

**Funding**

This work was supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the scholarship to AEBP (number 371215/2012-9) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research grant to SDS (number 301801/2012-6).

**Financial disclosure statement**

The authors have no financial interests relating to this paper.

## **New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae) from the Middle Triassic of southern Brazil**

New postcranial remains of *Massetognathus ochagaviae* are described, based on a specimen collected at the *Dinodontosaurus* AZ from the Middle Triassic of southern Brazil. It comprises nine presacral and four sacral vertebrae, a single caudal vertebra, fragmentary presacral ribs, an incomplete scapula, clavicle, humeri, radius, ilium, ischium, femora and several undetermined and fragmentary bones. Several isolated teeth collected together with the postcranial skeleton allowed a secure taxonomic assignation of the specimen to *M. ochagaviae*. Its postcranial morphology is quite similar to *Massetognathus pasquali*, especially regarding vertebrae, the morphology of the transverse process; humeri (dorsally deflected head with a ‘fan-shaped’ distal end; deltopectoral crest that abruptly ends at the middle of shaft; and femora (a bulbous and dorsomedially inclined femoral head; lesser trochanter which abruptly begins nearby the intertrochanteric fossa and extends until the middle of the femoral shaft; the medial condyle is more pronounced and ventrally projected than the lateral one). On the other hand, the clavicle of *M. ochagaviae* is less elongated than in *M. pasquali*. Also, the dorsal margin of the ilium is not as concave as in *M. pasquali*. A phylogenetic analysis was also performed and fully supported the taxonomic assignation of the material to *M. ochagaviae*.

Keywords: Cynodontia, Traversodontidae, *Dinodontosaurus* Assemblage Zone, Western Gondwana, Middle Triassic.

### **1. Introduction**

Traversodontidae is the most diverse family among triassic cynodonts, with the majority of its record coming from the Gondwana (Kemp 1982; Abdala and Ribeiro 2010) and ranging from Anisian to Carnian (Abdala and Ribeiro 2010). It is characterized by the morphology of its upper postcanine teeth, which are labiolingually expanded, with a deep

occlusal basis and rectangular in shape. Lower postcanine elements are quadrangular (Liu and Abdala 2014).

Romer (1967) described *Massetognathus* based upon specimens from the Chañares Formation (Middle Triassic of Argentina), recognizing two different species for this genus: *Massetognathus pascuali* and *Massetognathus teruggi*. Posteriorly, Romer (1972) also erected *Massetognathus major* and a distinct species, *Megagomphodon oligodens*. Hopson and Kitching (1972) suggested that *M. pascuali* and *M. Teruggii* were synonymous, Battail (1991) also suggested the synonymization of these species and Abdala and Giannini (2000) performed an investigation based upon their allometric parameters. As a result, they corroborated the synonymy of all species, considering only *M. pascuali* as a valid taxon.

Barberena (1981) described *Massetognathus ochagaviae*, from the Santa Maria Formation (*Dinodontosaurus* Assemblage Zone, Ladinian of Southern Brazil). *M. ochagaviae* differs from *M. pascuali* mainly regarding the morphology of upper postcanine teeth as, in occlusal view, the lateral basis of the labial margin extends outwards to form an isosceles triangle. In *M. pascuali* its shape is rectangular in occlusal view (Liu et al. 2008).

Based on an almost complete individual and four disarticulated specimens, Jenkins (1970) described the postcranial skeleton of *Massetognathus pascuali*. Regarding the Brazilian taxon, prior to the present contribution only a few postcranial remains were described to *Massetognathus ochagaviae*. Liu et al. (2008) described an isolated right humerus, which lacks its proximal end. Oliveira and Schultz (2008) described a partial right pes tentatively attributed to *M. ochagaviae*.

In this contribution we provide novel and significant information regarding the postcranial skeleton of *M. ochagaviae* through the description of new postcranial remains housed at the Universidade Federal do Pampa under acronym UNIPAMPA 0625. The

material comes from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone, Middle Triassic of southern Brazil.

### **1.1. Institutional abbreviation**

UNIPAMPA, Laboratório de Paleobiologia - Universidade Federal do Pampa.

## **2. Geological Setting**

UNIPAMPA 0625 was collected at the locality known as “Posto de Gasolina” or “Sítio Fogliarini” (S 29°37’35.65’’; W 53°22’02.62’’), located nearby the main access to the municipality of Dona Francisca, Rio Grande do Sul State, Brazil.

The locality is composed of reddish mudstones and belongs to the Santa Maria 1 Sequence (Zerfass et al. 2003), recently renamed as Pinheiros-Chiniquá Sequence (Horn et al. 2014) of the Santa Maria Supersequence. Due to the presence of large rauisuchian archosaurs, (França et al. 2011, 2013; Mastrantonio et al. 2013), the dicynodont *Dinodontosaurus* (França et al. 2013), and the cynodont *Massetognathus* (Oliveira and Schultz, 2008) the locality “Posto de Gasolina” is dated from Early to Middle Ladinian. Due to the overall predominance of *Dinodontosaurus*, outcrops with this particular faunal content belong to the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (AZ) (Abdala and Ribeiro 2010; França et al. 2011; Soares et al. 2011).

The “Posto de Gasolina/Sítio Fogliarini” is located within the Faxinal do Soturno Block, one of the structural blocks delimited by Da-Rosa and Faccini (2005) to the sedimentary rocks from the central region of the Rio Grande do Sul State. Besides this locality, at the moment, only a few other fossiliferous outcrops are included in this structural block: “Sítio Linha São Luiz”, in the municipality of Faxinal do Soturno, (Carnian/Norian, *Riograndia* AZ; Abdala and Ribeiro 2010; Bonaparte et al. 2010; Soares et al. 2011) and

“Sítio Bortolin” in the municipality of Dona Francisca (*Dinodontosaurus* AZ; Da-Rosa et al. 2008).

The *Dinodontosaurus* AZ is correlated to the Chañares Formation, Triassic of Argentina, due to its similar faunal content: dicynodonts, large rauisuchian archosaurs and cynodonts, this last group mainly represented by *Massetognathus pascuali* (Rogers et al. 2001).

### **3. Material**

UNIPAMPA 0625 consists of a single incisive tooth, four upper and four lower isolated postcanine teeth, an isolated fragmentary portion of a skull comprising a jugal and a lacrimal, nine presacral and four sacral vertebrae, a single caudal vertebra, fragmentary presacral ribs, an incomplete left scapula, a left clavicle, both right and left humeri, a left radio, a left ilium, a left ischium, both right and left femora and several undetermined fragmented bones (Figure 1). For the sake of objectivity, only those better preserved and more informative of repeated elements are figured in detail in this contribution.

(Figure 1)

### **4. Systematic Paleontology**

Cynodontia Owen, 1861

Eucynodontia Kemp, 1982

Traversodontidae von Huene, 1936

*Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981



UNIPAMPA 0625 was assigned to *Massetognathus ochagaviae* due its upper postcanine tooth morphology, in which the lateral basis of the labial margin extends outwards to form an isosceles triangle in occlusal view, presence of a short lingual ridge on the upper postcanines, and subrectangular shaped lower postcanines (Figure 2). In addition, the deltopectoral crest of humerus forms ventrally a free edge that abruptly ends at the middlength of the shaft, the supracondylar flange is distinctly convex, presence of ectepicondylar foramen, and the ectepicondyle is thicker than the one described in Liu et al. (2008) for *M. ochagaviae*.

(Figure 2)

## 5. Description

Left jugal-lacrimal. The fragment is composed of a jugal articulated with the lacrimal, both incomplete, but part of orbit is preserved (Figure 2 (A-D)). Only half of the lacrimal is preserved, lacking the region that contactsthe prefrontal. The jugal is fractured at the level of the contact with the postobital. The jugal deflects ventrally, given the zygomatic arch a convex shape. The jugal suborbital process is absent.

Teeth. Only one inciseive is preserved (Figure 2 (E-H)). It is slight curved backwards, somewhat compressed, with chisel shape. Four upper postcanines are preserved (Figure 2 (I-J)). They are labiolingually expanded with a deep occlusal basin, oval shaped, in occlusal view. The lateral basis of the labial margin extends outwards to form an isosceles triangle in occlusal view. The posterolabial cusp extends slight forward. The lingual ridge is short. The posterolingual cusp is prominent and developed, slight directed forward. There are four lower postcanines preserved (Figure 2 (K-L)). They have a subrectangular shape, the anterior margin have two cups, forming a high transverse ridge. The labial cusp is more prominent and

the lingual cusp is slight curved backwards. The posterior margin also is composed of two cusps that form a ridge, which is lower than the anterior transverse ridge, with a shallow basin between them.

Presacral vertebrae. The division of vertebral series in cynodonts is usually based on morphology and specialization of the ribs (Oliveira et al. 2009). As none of the preserved vertebrae possess associated ribs, they were tentatively positioned by the size of vertebral centra, morphology of transverse process and neural spine. Accordingly, they were dorsal due to their neural spines are not tapered on this apex, as occurs in the cervical series. According to Jenkins (1970), in *M. pascuali*, in which, the size of vertebral centra increase in size posteriorly. Vertebral centra with smaller size were considered more anterior and those with larger size, more posterior. Regarding the transverse process, those vertebrae with a laminar transverse process were considered more anterior and those with a rounded transverse process were considered more posterior.

Nine presacral isolated vertebrae are preserved. In the anteriormost elements (Figure 3(A-H)), the vertebral centrum is circular, amphicoelus in anteroposterior view, and, in ventral view, it does not present keels. In the remaining elements, the neural spines are posteriorly inclined; the anterior edge is sharp and thicker at the apex than in the basis (not tapered). The transverse processes are short, laminar and dorsoposteriorly oriented. The pre and postzygapophyses are fractured; the prezygapophyses are dorsally oriented and the postzygapophyses are ventrally, almost horizontally oriented. The probable intermediary element (Figure 3(I-P)) has a similar morphology of anteriormost ones. Except by the morphology of the transverse processes, which is more robust than in the anteriormost element, but not rounded as it is in the posteriormost one, and the neural spine is larger (e. g. more anteroposteriorly expanded). In the posteriormost element (Figure 4 (A-F)), the vertebral centrum is similar to the preceding vertebra. The neural spine is taller than that from

the anteriormost element. The transverse process is short and stout, with a more rounded shape than in the anterior elements. The pre and postzygapophyses are also fractured and its features are similar to the anteriormost presacral vertebra, excepting that the postzygapophyses are more vertically oriented in comparison.

(Figure 3)

Sacral vertebrae (Figure 4 (K-R)). There are four sacral vertebrae preserved which gradually decrease in size anteroposteriorly. The following description is based in the better preserved element. The vertebral centrum is similar to that of presacral elements, however more dorsoventrally compressed and laterally extended in comparison. The neural spine is posteriorly inclined and more expanded anteroposteriorly than that from the presacral vertebra. The prezygapophyses are somehow fractured. They are slightly oriented upwards and anteriorly. Also they are more horizontally oriented and widely separated from each other than in observed in presacral elements. The postzygapophyses are badly preserved. In spite of this, it is possible to observe that transverse process and parapophyses are fused to each other forming laterally oriented synapophyses.

Caudal vertebra (Figure 4 (G-J)). Only one caudal vertebra comprising the vertebral centrum is preserved. As the remaining vertebrae, it is amphicoelus. Its anterior diameter is slightly greater than posterior.

Presacral ribs (Figure 4 S-T). The preserved presacral ribs are mainly composed of fragments. Four proximal ends are preserved and only one preserves the shaft. Therefore, only the most complete element is described here. Its proximal end has triangular shape, with two well defined areas of articulation, capitulum and tuberculum. The capitulum, anteroventrally placed, is more elongated than the tuberculum, posterodorsal. In anterior view, below the

tuberculum, there is a laterally extended crest. The shaft extends from the proximal end and curves ventrally. Expanded costal plates are present, but they are significantly reduced.

(Figure 4)

Left scapula (Figure 5 (A-B)). Only part of the scapular blade is preserved, which is broken at the level of the acromion process. Still, it is possible to observe that the scapular blade is short and thin. Its anterior margin is laterally inflected abruptly and the posterior margin is more slightly inflected in comparison. The infraspinous fossa is not very deep, probably due to taphonomic deformation. Below the scapular blade, the element is strongly constricted, also probably due to some degree of taphonomic deformation.

Left clavicle (Figure 5 (C-J)). This element is short and thin. Its medial half is almost straight with the lateral half abruptly deflected posterodorsally. The medial end forms a broad plate for articulation with the interclavicle, as it has a greater width than rest of the element. The lateral end has a concave articulation area with the acromion process.

(Figure 5)

Humeri (Figure 6 (A-N)). The proximal extremity of the left humerus is fractured at the level of the humeral head, but the greater and lesser tuberosities are preserved. The humeral head, preserved in the right humerus, is rounded, dorsally reflected, and forms a sigmoidal flange in dorsal view. The lesser tuberosity is rounded, whereas the greater tuberosity is more developed and bulbous in comparison. The bicipital groove in the left humerus is broad, whereas in the right humerus it is narrower, exhibiting angles of almost 90 degrees. This difference between both elements is probably diagenetic suffered by the left

humerus during fossilization. Ventrally, the deltopectoral crest forms a free edge that abruptly ends at the midlength of the shaft. Both entepicondylar and ectepicondylar foramina are present, with the last one visible only in ventral view. The distal extremity possesses a distinctly convex supracondylar flange, which gives to it a 'fan' shape. The ectepicondyle is slightly thicker than the entepicondyle in comparison.

Left radius (Figure 6 (O-V)). It is slender, slightly sigmoid; the proximal articular surface is circular in shape with shallow concavity. Lateroproximally, the diaphysis bears a crest to articulation with the ulna, which extends distally towards about half of the radial length. The articular area of its distal extremity has an elliptic shape, also with a shallow concavity. Lateroanteriorly, there is a distal flange that extends proximally until about one third of the radial length.

(Figure 6)

Right ilium (Figure 7 (A-D)). A portion of the iliac blade is dorsomedially fractured. Yet, it is possible to observe it is thin, 'spoon-shaped' in anterior view, and lanceolate in posterior view. The preacetabular portion is slightly greater in length than the postacetabular one. In lateral view, the iliac blade is concave, mainly over its anteriormost portion. Its basis is constricted, forming a short neck above the acetabular area, which is posteroventrally oriented and slightly lateralized. The supracetabular buttress is developed and, from the acetabulum, it is anterodorsally oriented.

Right ischium (Figure 7 (E-G)). Consists of a thin, short, and ventrally oriented broad plate, in which the acetabular portion is thicker in comparison. Posteriorly to the acetabular portion there is a constriction. The dorsal margin deflects abruptly medially, forming almost an acute angle in relation to the ischial blade in dorsal view, and has a longitudinal sulcus

ending at the level of a slightly pronounced ischial tuberosity. The ventral margin is fractured. The acetabular region is anterolaterally oriented and the ischial buttress is poorly developed.

Femora (Figure 7 (I-T)). These elements are slender with an expanded and ‘fan-shaped’ proximal end, which is broader in the left femur than in right femur, probably due to the fractures suffered by the left femur during fossilization. A neural spine is fused to the posterior border of the left femur. The femoral head is bulbous, hemispherical, and dorsomedially inclined. The greater trochanter is robust and protuberant, whereas the lesser trochanter is a distinct flange, which abruptly begins near to the intertrochanteric fossa and extends until the middle of the femoral shaft. In cross section (at the midpoint), the femoral shaft is subrectangular. The distal end bears two well-defined condyles. The anterior (medial) condyle is more pronounced and ventrally projected than the posterior (lateral) one.

(Figure 7)

## 6. Phylogenetic Analysis

The phylogenetic analysis was performed in order to verify the phylogenetic relationships of UNIPAMPA 0625 within Traversodontidae and other eucynodontids as well. In order to do so, the data matrix published by Liu and Olsen (2010) was used in the present study, as it embraces a significant number of postcranial characters, with modifications performed by Martínez et al. (2013). Additionally, two taxa were added besides UNIPAMPA 0625: *Massetognathus ochagaviae* and *Exaeretodon riograndensis* (Appendix 3). Also, in the character 102 by Liu and Olsen (2010) we added a fourth new state (Appendix 1). The resultant data matrix has 148 characters and 36 taxa.

The phylogenetic analysis was run using T.N.T version 1.1 (Goloboff et al. 2008), with the following parameters: traditional search (10 replications, tree bisection reconnection

– TBR) with all characters unordered and unweighted. The values of decay index (Bremer support) were calculated, as well as Bootstrap values to 1000 replications (see Figure 8). The analysis recovered twelve most parsimonious trees (MPT) of 454 steps (Consistency Index=0.47, Retention Index=0.77). UNIPAMPA 0625 is nested within Traversodontidae, in a sister-group relationship with *Massetognathus ochagaviae*, both constituting a clade, that in turn, are close related to *Massetognathus pascuali*. The two nodes of this genus are supported by one and five synapomorphies (Appendix2), respectively. The monophyly of this genus was recovered in all twelve MPTs, and also corroborated the preliminary taxonomic assignation of UNIPAMPA 0625, solely based upon morphologic features. The strict consensus tree, however polytomic in some extent, fully supports the monophyletic status of the Traversodontidae, which includes two less inclusive monophyletic groups, and has *Sinognathus* as its sister-taxon (Figure 8). The non-resolved Traversodontidae was also recovered by Liu and Olsen (2010) and Martínez et al. (2013).

Overall, the topology of the strict consensus tree does not differ significantly from those by Liu and Olsen (2010) and Martínez et al. (2013). The dichotomy of Eucynodontia (Cynognathia and Probainognathia) was recovered as in Liu and Olsen (2010), Martínez et al. (2013) and other authors (see also Hopson and Kitching 2001; Bonaparte et al. 2005; Martinelli et al. 2005; Martinelli and Rougier 2007; Ruta et al. 2013). In the present analysis (and also in Liu and Olsen, 2010 and Martínez et al. 2013) the family Tritylodontidae is included within the clade Probainognathia, contrasting with the proposal of Hopson and Kitching (2001), in which this family is included within Cynognathia, as a derived subgroup of traversodontids, considered paraphyletic.

(Figure 8)

## 7. Comparison and Discussion

Vertebrae. The ventral keel on the dorsal vertebral centra is absent as in *M. pascuali*, *Luangwa*, and *Menadon* (Jenkins 1970; Kemp 1980b, Kammerer et al. 2008). The neural spine is thickened at its apex, a similar condition present in *Luangwa*, *Menadon*, *Exaeretodon argentinus*, and *Protuberum* and different from *Andescynodon* and *Exaeretodon riograndensis*, that do not exhibit this thickening on the apex of neural spine, where the apex is sharp (Bonaparte 1963; Kemp 1980b; Oliveira et al 2007; Kammerer et al. 2008; Liu & Powell 2009; Reichel et al. 2009). The morphology of the transverse process is similar to that observed in *M. pascuali*. In more anterior vertebrae, the transverse processes are laminar, but rounded in the more posterior ones (Jenkins 1970).

In sacral vertebrae, the neural spine is posteriorly inclined as in *Exaeretodon*, contrasting with *Menadon* in which the neural spine is vertically directed (Bonaparte 1963; Oliveira et al. 2007; Kammerer et al. 2008).

Ribs. The presacral ribs of *Massetognathus ochagaviae* have costal plates as other traversodontids, such as *Massetognathus pascuali*, *Andescynodon*, *Luangwa*, *Menadon*, *Protuberum*, *Traversodon* (Jenkins 1970; Kemp 1980a; von Huene 1990; Kammerer et al. 2008; Liu and Powell 2009; Reichel et al. 2009). Conversely, costal plates are absent in the traversodontid *Exaeretodon* (Bonaparte 1963; Oliveira et al. 2007) and also in probainognathian cynodonts as *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, *Procynosuchus*, *Chiniquodon*, and *Trucidocynodon* (Kemp 1980b; Bonaparte and Barberena 2001; Oliveira et al. 2009; Oliveira et al. 2010). According to Jenkins (1971), the costal plates served to significantly strengthen the vertebral column, due to the lack of specializations in the lumbar region that provide strength to the vertebral column, for instance, in mammals (Kemp 1980a). Hopson and Kitching (2001) consider the absence of specialization on ribs a synapomorphy of Probainognathia. Based upon characteristics of the ribs *M. pascuali*'s ribs (see Jenkins, 1970),



and the presence of less developed costal plates in comparison, the ribs of *M. ochagaviae* are probably placed in an anterior or medial position of the dorsal series.

Scapula. In this element, both anterior and posterior margins are laterally inflected, a condition also found in other traversodontids such as *Massetognathus pascuali*, *Exaeretodon*, *Luangwa*, *Menadon* (Jenkins 1970; Kemp 1980a; Bertoni 2014; Kammerer et al. 2008).

Clavicle. The general morphology is similar to that observed in other traversodontids like *M. pascuali* (although less elongated than in this taxon, see Oliveira 2010), *Andescynodon*, and *Exaeretodon* (Bonaparte 1963; Liu and Powell 2009).

Humeri. The humeral head is dorsally deflected similarly to *M. pascuali*, *Luangwa*, *Santacruzodon*, and *Andescynodon* (Jenkins 1970; Kemp 1980a; Liu and Powell 2009; Bertoni 2014). The distal end is ‘fan-shaped’ as described by Liu et al. (2008) to *Massetognathus ochagaviae*. Also, it is similar to *M. pascuali*, *Luangwa*, *Exaeretodon*, *Andescynodon*; differing from *Santacruzodon* in which the distal end is triangular (Bonaparte 1963; Jenkins 1970; Kemp 1980a; Liu and Powell 2009; Bertoni 2014). The deltopectoral crest that abruptly ends at the middle of the shaft was also observed in *M. pascuali*, *Luangwa*, and *Santacruzodon* (Jenkins 1970; Kemp 1980a; Bertoni 2014). The deltopectoral crest extends more than the half of the shaft in *Andescynodon* and *Exaeretodon*, in the last the crest is more robust than in *M. ochagaviae* (Bonaparte 1963; Liu and Powell 2009). The entepicondylar and ectepicondylar foramina are present as in *M. pascuali*, *Andescynodon*, *Luangwa*, *Exaeretodon*, and *Santacruzodon* (Bonaparte 1966; Jenkins 1970; Kemp 1980a; Bertoni, 2014). In *Cynognathus*, *Trucidocynodon*, advanced cynodonts as *Bienotheroides*, *Kayentatherium*, and basal mammals like *Morganucodon* only the entepicondylar foramen is present (Jenkins and Parrington 1976; Sun and Li 1985; Abdala 1999; Maisch et al. 2004; Sues and Jenkins 2006; Oliveira et al. 2010). Overall, the humerus is quite similar to that of *M. pascuali* (Jenkins 1970; Liu et al. 2008).

Radius. The radius is slender and slightly sigmoid as in *M. pascuali* and *Menadon* but, in the latter, the radius is less sigmoid in comparison (Jenkins 1970; Bertoni 2014). The radii of *Exaeretodon*, *Trucidocynodon*, *Thrinaxodon*, and *Chiniquodon* are more robust than in *M. ochagaviae* (Bonaparte 1966; Jenkins 1971; Romer and Lewis 1973; Oliveira et al. 2007; Oliveira et al. 2010).

Ilium. The preacetabular region is larger than the postacetabular one, as in *M. pascuali*, *Luangwa*, and *Andescynodon* (Jenkins 1970; Kemp 1980a; Liu and Powell 2009), contrasting with *Cynognathus* and *Procynosuchus* in which the postacetabular area is larger than the preacetabular one (Jenkins 1971; Kemp 1980b). It also differs from *Exaeretodon*, *Menadon*, and *Protuberum*, in which the preacetabular region is much longer than the postacetabular one (Bonaparte 1963; Kammerer et al. 2008; Reichel et al. 2009). Besides, in *Prozostrodon* (Bonaparte and Barberena 2001), whose ilium has a more advanced condition, the postacetabular region was lost. The orientation of the supracetabular buttress is similar to that of *Menadon* and *Luangwa* and different from *Cynognathus*, in which is dorsally oriented (Jenkins 1971; Kemp 1980a; Kammerer et al. 2008). In spite of being fractured, the dorsal margin of iliac blade does not appear to be as convex as illustrated by Jenkins (1970) to *M. pascuali*.

Ischium. Its general morphology resembles that of other traversodontids such as *Luangwa* (Kemp, 1980a) and *Menadon* (Kammerer et al., 2008), despite in these taxa the proximal portion is broader than in *M. ochagaviae*. The ischial buttress does not form a “lip” as in *M. pascuali*, *Exaeretodon*, *Luangwa*, and *Menadon*, perhaps due to preservation or taphonomy (Bonaparte 1963; Kemp 1980a; Oliveira et al. 2007; Kammerer et al. 2008; Oliveira 2010).

Femora. The bulbous and dorsomedially inclined femoral head is similar to observed in *M. pascuali*, *Luangwa*, *Exaeretodon*, *Santacruzodon*, and *Menadon* (Bonaparte 1963;

Jenkins 1970; Kemp 1980a; Bertoni 2014). These features in the femoral head suggest that the hind limb of *M. ochagaviae* have an upright posture *in vivo*, closer to a mammalian pattern (Jenkins 1970; Oliveira 2010). Upright posture for the hind limb is also observed in other traversodontids: *M. pascuali*, *Exaeretodon*, *Luangwa*, and also in the ecteniid *Trucidocynodon* (Bonaparte 1963; Jenkins 1970; Kemp 1980a; Oliveira, 2010; Oliveira et al. 2010). The morphology of the lesser trochanter is similar to that observed in *M. pascuali*, *Luangwa*, *Menadon*, and *Santacruzodon*, despite that, in this last taxon, the lesser trochanter is more gentle in comparison (Jenkins 1970; Kemp 1980a; Bertoni 2014). The anterior condyle more projected ventrally is observed in several cynodonts (e.g. *M. pascuali*, *Exaeretodon*, *Menadon*, and *Santacruzodon* (Bonaparte 1963; Jenkins 1970; Bertoni 2014). As the humerus, the femur is quite similar to that of *M. pascuali* (Jenkins 1970).

## 8. Conclusions

The phylogenetic position of UNIPAMPA 0625 confirms the morphological assignation to *Massetognathus ochagaviae*. The general morphology of *M. ochagaviae* shows many similarities with *Massetognathus pascuali*, mainly in features of the vertebrae, similarities in the transverse process; humeri (humeral head, deltopectoral crest, ‘fan-shaped’ distal end); and femora (femoral head, lesser trochanter, condyles). On the other hand, the morphology of clavicle, the less elongated ilium with a less concave dorsal margin, demonstrates that the postcranial skeleton of *M. ochagaviae* is slightly different from that of *M. pascuali*. Those similarities and differences are not unexpected in the case of two distinctive but close related taxa. The femoral morphology points to an upright posture of *M. ochagaviae*, in the same fashion observed in mammals. On the other hand, the presence of costal plates on the ribs indicates a less advanced skeletal musculature. The postcranium of *M. ochagaviae* possesses a combination of plesiomorphic and apomorphic characters; and not

even a single autapomorphic character was observed that could support the assignation of a new traversodontid.

Concluding, the description of the material herein presented filled a long-term gap in the knowledge regarding the skeletal anatomy of *M. ochagaviae*, increasing the knowledge not only regarding this taxon, but of traversodontids as well.

### **Acknowledgements**

The authors thank Cesar L. Schultz; Marina B. Soares (UFRGS) and Ana Maria Ribeiro (FZB) who kindly allowed access to the collections under their care.

### **Founding**

This work was supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the scholarship to AEBP (process number 371215/2012-9), and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research grant to SDS (process number 301801/2012-6).

### **References**

- Abdala F. 1999. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología de húmero em cinodontes. *Rev Esp Paleontol.* 14(1):13-24.
- Abdala F, Giannini NP. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *J Vertebr Paleontol.* 20(3): 501–506.
- Abdala F, Ribeiro AM. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeogr Palaeoclimatol.* 286:202-217. doi:10.1016/j.palaeo.2010.01.011.
- Barberena MC. 1981. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp.nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas.* 14(14):181-195.

- Battail B. 1991. Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogénie. *Bull Mus Hist Natl Paris*. 13:17–105.
- Bertoni RS. 2014. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil [master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 2014.
- Bonaparte JF. 1963. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geol Lilloana*, 4:5–52.
- Bonaparte JF, Barberena MC. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern of Brazil. *Bull Mus Comp Zool*, 156(1):59-80.
- Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL. 2005. New information on the sister-group of mammals: *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Non-mammalian cynodontia, Probainognathia) from the Later Triassic of Southern Brazil. *Rev Bras Paleontol*. 8(1):25-46.
- Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB, Martinelli A. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triássico Tardío de Rio Grande do Sul, Brazil. *Rev BrasPaleontol* 13(3): 1–14.
- Brink AS. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontol Afric*. 3:3–39.
- Da-Rosa AAS, Faccini UF. 2005. Delimitação de blocos estruturais de diferentes escalas em seqüências mesozóicas do Estado do Rio Grande do Sul: implicações bioestratigráficas. *Gaea*, 1:16-23.
- Da-Rosa AAS, Feltrin FF, Argenta G. 2008. Sítio Bortolin, uma nova localidade fossilífera para o Triássico Médio do sul do Brasil. In: Congresso Brasileiro de Geologia. 44. Curitiba, Anais. Curitiba (PA): Soc Bras Geol, p. 805.
- França MAG, Ferigolo J, Langer MC. 2011. Associated skeletons of a new middle Triassic “Rauisuchia” from Brazil. *Naturwissenschaften*. 98(5):389-395. doi 10.1007/s00114-011-0782-3.
- França MAG, Langer MC, Ferigolo J. 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonia* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brasil. *Geol Soc Spec Publ*. 379:469-501. doi: 10.1144/SP379.8.
- Goloboff P, Farris J, Nixon K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24:774-786. doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x.
- Hopson JA, Kitching JW. 2001. A probainognathian cynodonts from South Africa and the phylogeny of non-mammalian cynodonts. *Bull Mus Comp Zool*. 156:5-35.

- Hopson JA, Kitching JW. 1972. A revised classification of cynodont (Reptilia-Therapsida). *Palaeontol Afric.* 14:71–85.
- Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, 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. *J South Amer Earth Sci.* 55:123-132. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2014.07.007>.
- Jenkins FA. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora.* 352:1-28.
- Jenkins FA. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts. *Bull Peabody Mus Na. Hist.* 36:1-216.
- Kammerer CF, Flynn JJ, Ranimoharimanana L, Wyss AS. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *J Vertebr Paleontol.* 28(2):445-462. doi: 10.1671/0272-4634(2008)28[445:NMOMBC]2.0.CO;2.
- Kemp TS. 1980a. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodonts *Luangwa*. *J Zool.* 191:193-239. doi: 10.1111/j.1469-7998.1980.tb01456.x.
- Kemp TS. 1980b. The primitive cynodont *Procynosuchus*: Structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philos T Roy Soc B.* 288(1027):217-258.
- Kemp TS. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals.* 1st ed. New York & London: Academic Press.
- Liu J, Abdala F. 2014. The taxonomy and phylogeny of Traversodontidae. In: Kammerer C, Angielczyk K; Frobisch J, editors. *Early Evolutionary History of the Synapsida - Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series.* Dordrecht: Springer; p. 255-279. doi: 10.1007/978-94-007-6841-3\_15,.
- Liu J, Olsen P. 2010. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *J Mamm Evol.* 17(3):151–176. doi: 10.1007/s10914-010-9136-8.
- Liu J, Powell J. 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *Am Mus Novit.* 3674:1-19.
- Liu J, Soares MB, Reichel M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brasil. *Rev Bras Paleontol.* 11(1):27-36.
- Maisch MW, Matze AT, Sun G. 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Xinjiang, Nw China). *J Vertebr Paleontol.* 24(3):649-656. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0649:ANTFTU]2.0.CO;2.

- Martinelli AG, Bonaparte JF, Schultz CL, Rubert R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*. 42(1):191-198.
- Martinelli AG, Rougier GW. 2007. On *Chalimonia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *J Vertebr Paleontol*. 27(2):442–460. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[442:OCMETF]2.0.CO;2.
- Martínez RN, Fernandez E, Alcober OA. 2013. A new non-mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, northwestern Argentina. *Rev Bras Paleontol*. 16(1):61-76. doi:10.4072/rbp.2013.1.05.
- Mastrantonio BM, Schultz CL, Desojo JB, Garcia JB. 2013. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). *Geol Soc Spec Publ*. 379:425-440. doi: 10.1144/SP379.10.
- Oliveira TV. 2010. Postura e locomoção em cinodontes do Triássico sul-americano: um estudo de caso baseado em *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Soares e Schultz, 2010 (Triássico Superior, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; do Rio Grande do Sul, Brasil) [dissertation]. [Porto Alegre (RS)]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 2010.
- Oliveira TV, Schultz CL. 2008. A cynodont pes from Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation, Therapsida Cenozone): probable new data on *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981. In: Congresso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. 3. Neuquén, Libro de Resúmenes. Neuquén(NE): Univ Nac del Comahue; p. 185.
- Oliveira TV, Schultz CL, Soares MB. 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Rev Bras Paleontol*. 10(2):79-84.
- Oliveira TV, Schultz CL, Soares MB. 2009. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Rev Bras Paleontol*. 12(2):113-122. doi:10.4072/rbp.2009.2.02.
- Oliveira TV, Soares MB, Schultz CL. 2010. *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.

- Reichel M, Schultz CL, Soares MB. 2009. A new traversodontid cynodonts (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*. 52(1):229-250. doi: 10.1111/j.1475-4983.2008.00824.x.
- Rogers RR, Arcucci AB, Abdala F, Sereno PC, Forster CA, May CL. 2001. Paleoenvironment and Taphonomy of the Chañares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. *Palaios*. 16:461–481.
- Romer AS. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. III. Two New Gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*. 264:1-25.
- Romer AS. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVII. The Chañares Gomphodonts. *Breviora*. 396:1-9.
- Romer AS, Lewis AD. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora*. 407:1-26.
- Ruta M, Botha-Brink J, Mitchell SA, Benton MJ. 2013 The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proc R Soc B*. 280:1-10. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1865>.
- Soares MB, Schultz CL, Oliveira TV, Melo TP. 2011. Os cinodontes não-mammaliaformes e sua contribuição para o refinamento bioestratigráfico do Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Congresso Brasileiro De Paleontologia. 22. Natal, Atas. Natal (RN): Soc Bras Paleontol; p. 731-735.
- Sues H.-D, Jenkins FA. 2006. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. In: Carrano MT, Gaudin TJ, Blob, RW, Wible JR, editors. *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press; p. 114–152.
- Sun A, Li Y. 1985. The postcranial skeleton of the late tritylodont *Bienotheroides*. *Vertebrat Palasiatic*. 23(2):135-150.
- von Huene FF. 1990. Répteis Fósseis do Gondwana Sul-Americano – Resultados das escavações no Brasil Meridional em 1928/29. 1st ed. Santa Maria (BR): Editora UFSM.
- Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale F Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sediment Geol*. 161:85-105. doi: 10.1016/S0037-0738(02)00397-4.



**Appendix 1.**

The character 102 of Liu & Olsen (2010) was modified, a new state (fourth) was added, as follow:

102. Upper postcanine: sectorial, lacking cingulum or with incipient lingual cingulum (0); sectorial, with well-developed lingual cingulum (1); buccolingually expanded (2); buccolingually expanded with labial margin extending outward to form an isosceles triangle in occlusal view (3).

**Appendix 2- Synapomorphies**

Node *Massetognathus pascuali* + *Massetognathus ochagaviae* + UNIPAMPA 0625:4 (0 →1), 19 (2 →0), 35 (1→2), 98 (0→2), 99 (0→2).

Node *Massetognathus ochagaviae* + UNIPAMPA 0625: 102 (2→3).



### Figure captions

Figure 1. UNIPAMPA 0625 general view of all elements, based on reconstruction of *Massetognathus pascuali*, from Jenkins (1970). The elements are not in scale.

Figure 2. UNIPAMPA 0625 jugal-lacrimal left fragment in: (A-B) left lateral; (C-D) dorsal views. Scale bar: 50 mm. Incisive tooth in: (E-G) mesial; (F-H) labial views. Upper postcanine in: (I-J) occlusal view. Lower postcanine in: (K-L) occlusal view. Scale bar: 10mm. Abbreviations: ant, anterior; lab, labial; lin, lingual.

Figure 3. UNIPAMPA 0625, anteriormost presacral vertebrae in: (A-C) anterior; (B-D) posterior; (E-G) left lateral; (F-H) right lateral views. Intermediary presacral vertebrae in: (I-K) anterior; (J-L) posterior; (M-O) left lateral; (N-P) right lateral views. Abbreviations: fr, fragments; ns, neural spine; po, postzygapophysis; pr, prezygapophysis; tp, transverse process. Scale bar: 50mm.

Figure 4. UNIPAMPA 0625, posteriormost presacral vertebrae in: (A-D) anterior; (C-E) posterior; (C-F) right lateral views. Caudal vertebrae in: (G-H) right lateral; (I) posterior; (J) anterior views. Sacral vertebrae in: (K-M) anterior; (L-N) posterior; (O-Q) left lateral; (P-R) right lateral views. Presacral rib in: (S-T) dorsal view. Abbreviations: aar, anterior articulation area; ca, capitulu; cp, costal plate; fr, fragments; ns, neural spine; par, posterior articulation area; po, postzygapophysis; pr, prezygapophysis; prr, proximal region of another rib; sh, shaft; sp, synapophysis; tp, transverse process; tu, tuberculum. Scale bar: 50mm.

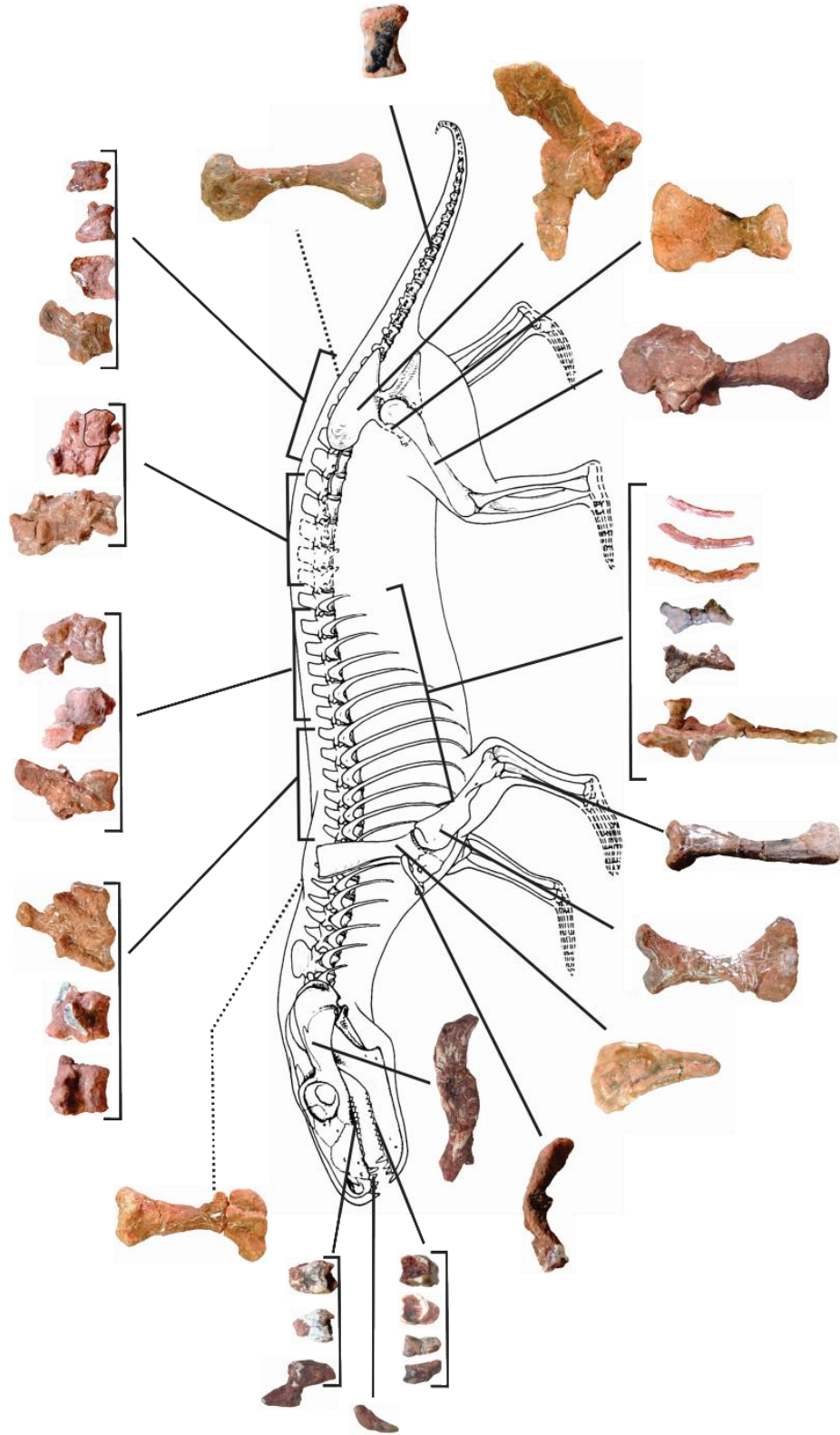
Figure 5. UNIPAMPA 0625, left scapula in: (A-B) lateral view. Left clavicle in: (C-G) anterior; (D-H) posterior; (E-I) dorsal; (F-J) ventral views. Abbreviations: aa, articulation area to acromion; ai, articulation area to interclavicle; am, anterior margin; fr, fragments. Scale bar: 50mm.

Figure 6. UNIPAMPA 0625, right humerus in: (A-C) dorsal; (B-D) ventral; (E-I), anterior; (F-J) posterior; (G-K) proximal; (H-L) distal views. Left humerus (M) ventral; (N) posterior views. Left radius in: (O-S) anterior; (P-T) posterior; (Q-U) medial; (R-V) lateral views. Abbreviations: da, distal articulation area; dc, deltopectoral crest; ec f, ectepicondylar foramen; en f, entepicondylar foramen; ec, ectepicondyle; en, entepicondyle; fr, fragments; gt.

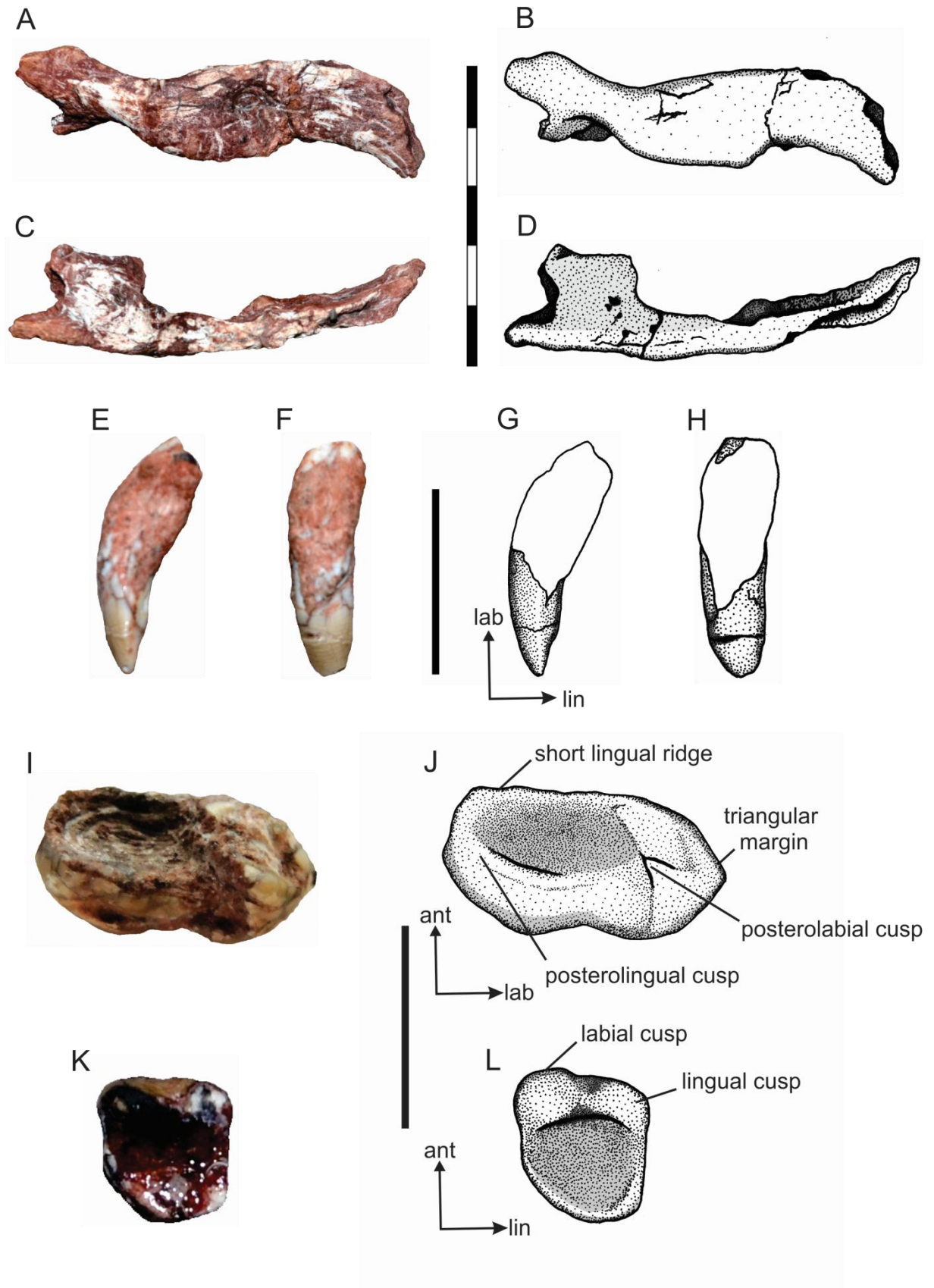
greater tuberosity; hh, humeral head; lt, lesser tuberosity ; pa, proximal articulation area.  
Scale bar: 50mm.

Figure 7. UNIPAMPA 0625 right ilium in: (A-B) lateral; (C-D) medial views. Right ischium in: (E-G) medial; (F-H) lateral views. Right femur in: (I-O) anterior; (J-P) lateral; (K-Q) proximal; (L-R) distal; (M-S) medial; (N-T) posterior views. Abbreviations: ac, acetabulum; ib, ischial buttress, it, ischial tuberosity; fh, femoral head; gtr, greater trochanter; lc, lateral condyle; ltr, lesser trochanter; mc, medial condyle; poa, postacetabular portion of the iliac blade; pra, preacetabular portion of the iliac blade; supracetabular buttress. Scale bar: 50mm.

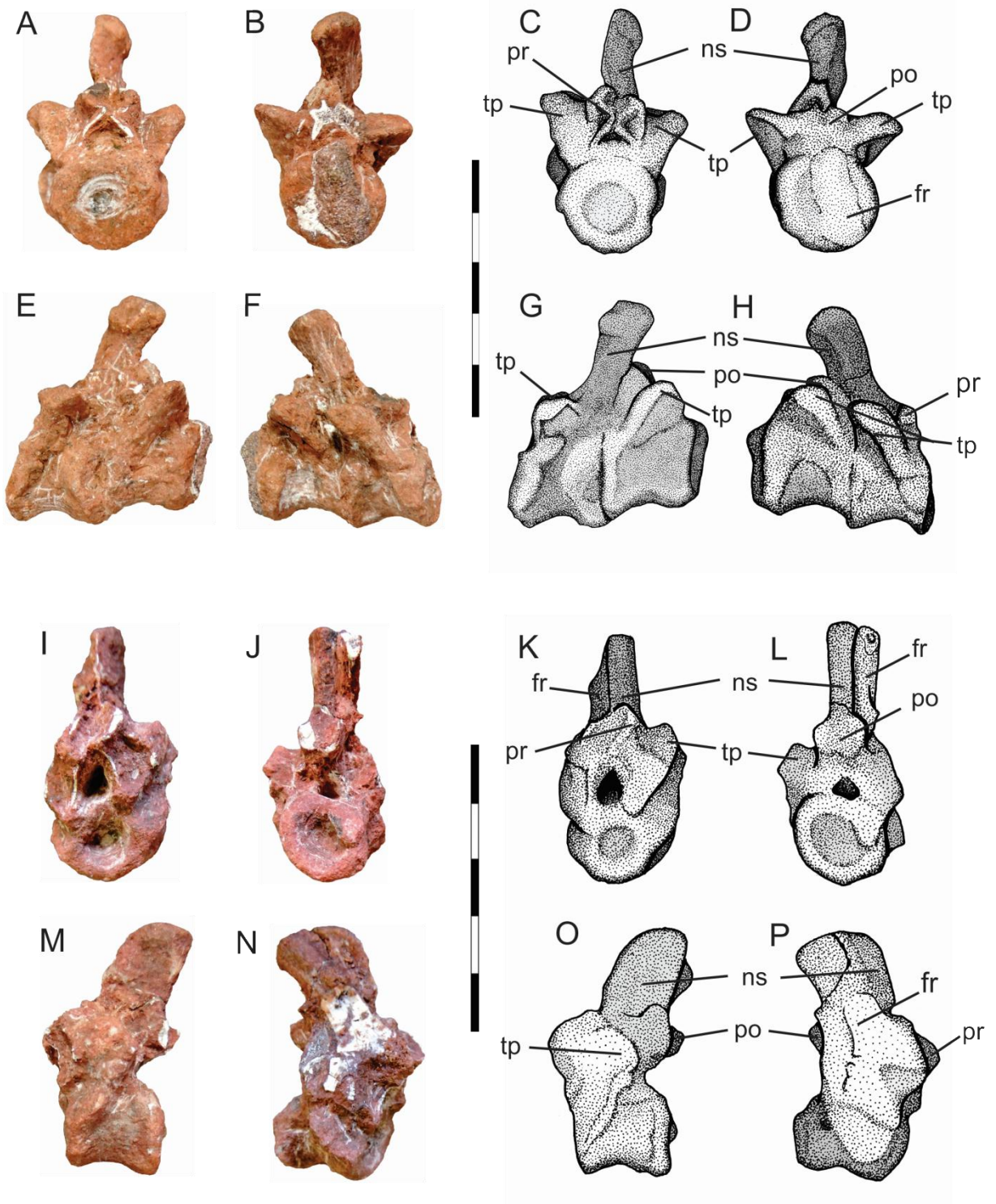
Figure 8. Strict consensus three of twelve most parsimonious trees resulting of phylogenetic analysis. Tree length of 454 steps (Consistency Index=0.47, Retention Index=0.77). Bremer supports greater than 1 are listed above nodes and Bootstrap values greater than 50% are listed below nodes.



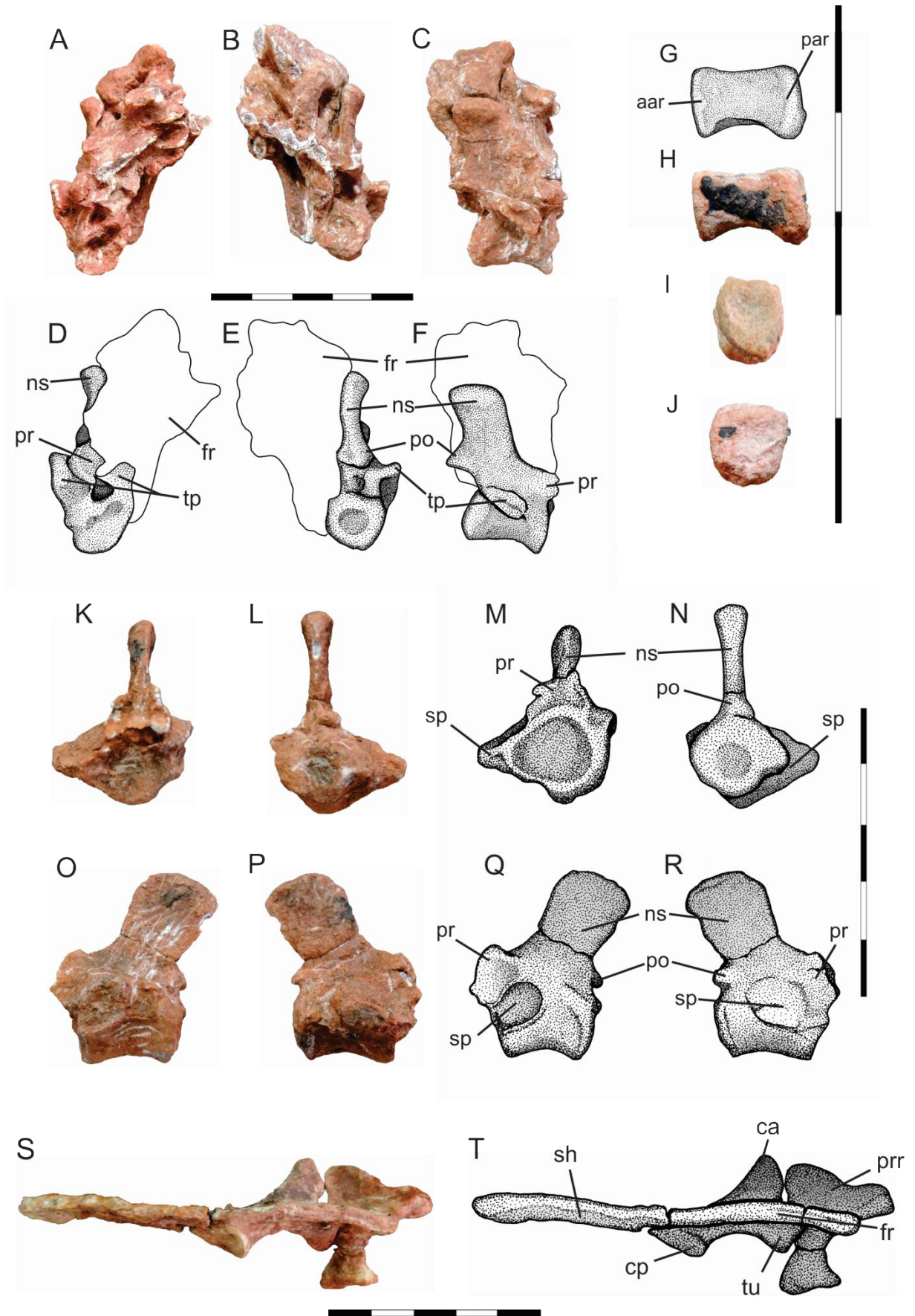
**Figure 1**



**Figure 2**

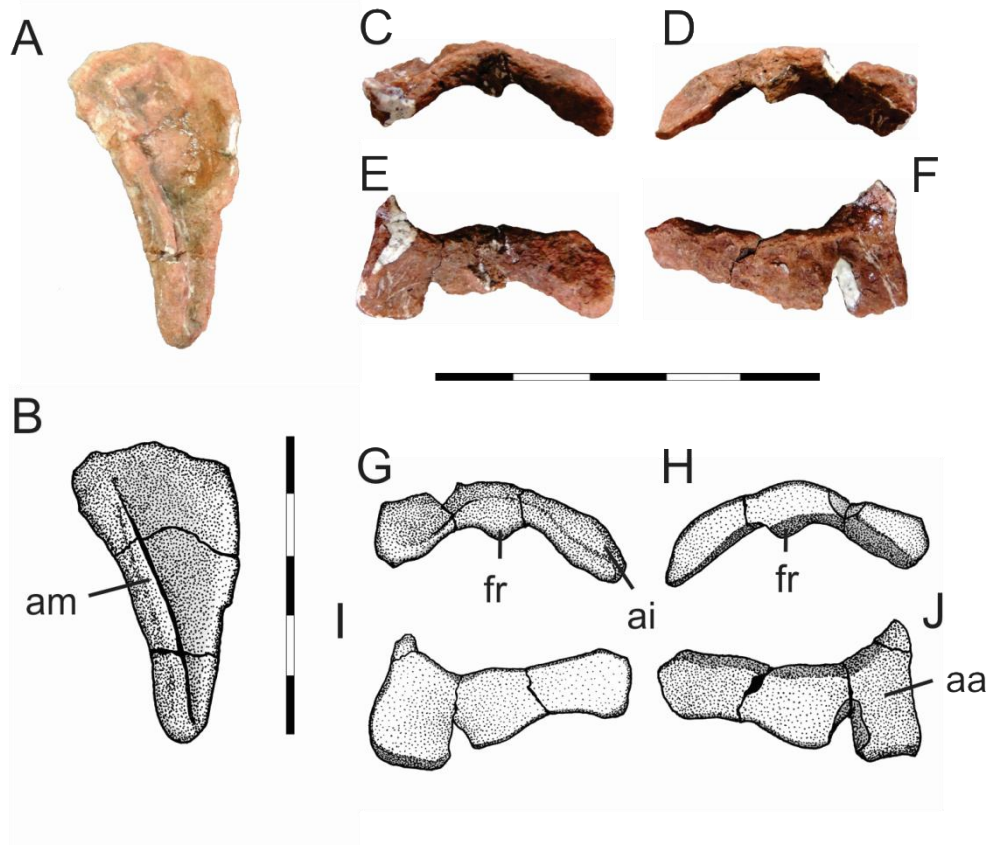


**Figure 3**

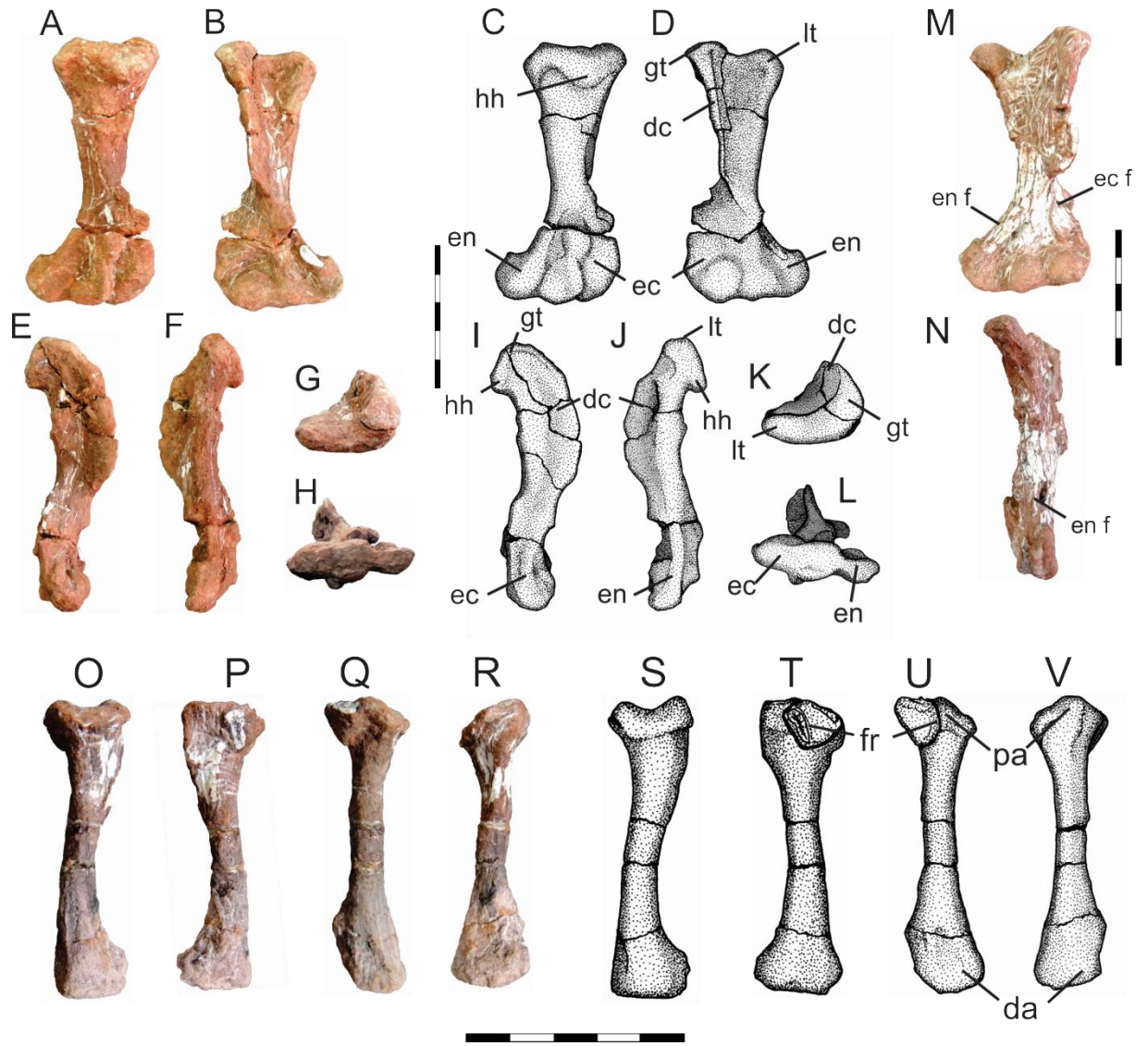


**Figure 4**

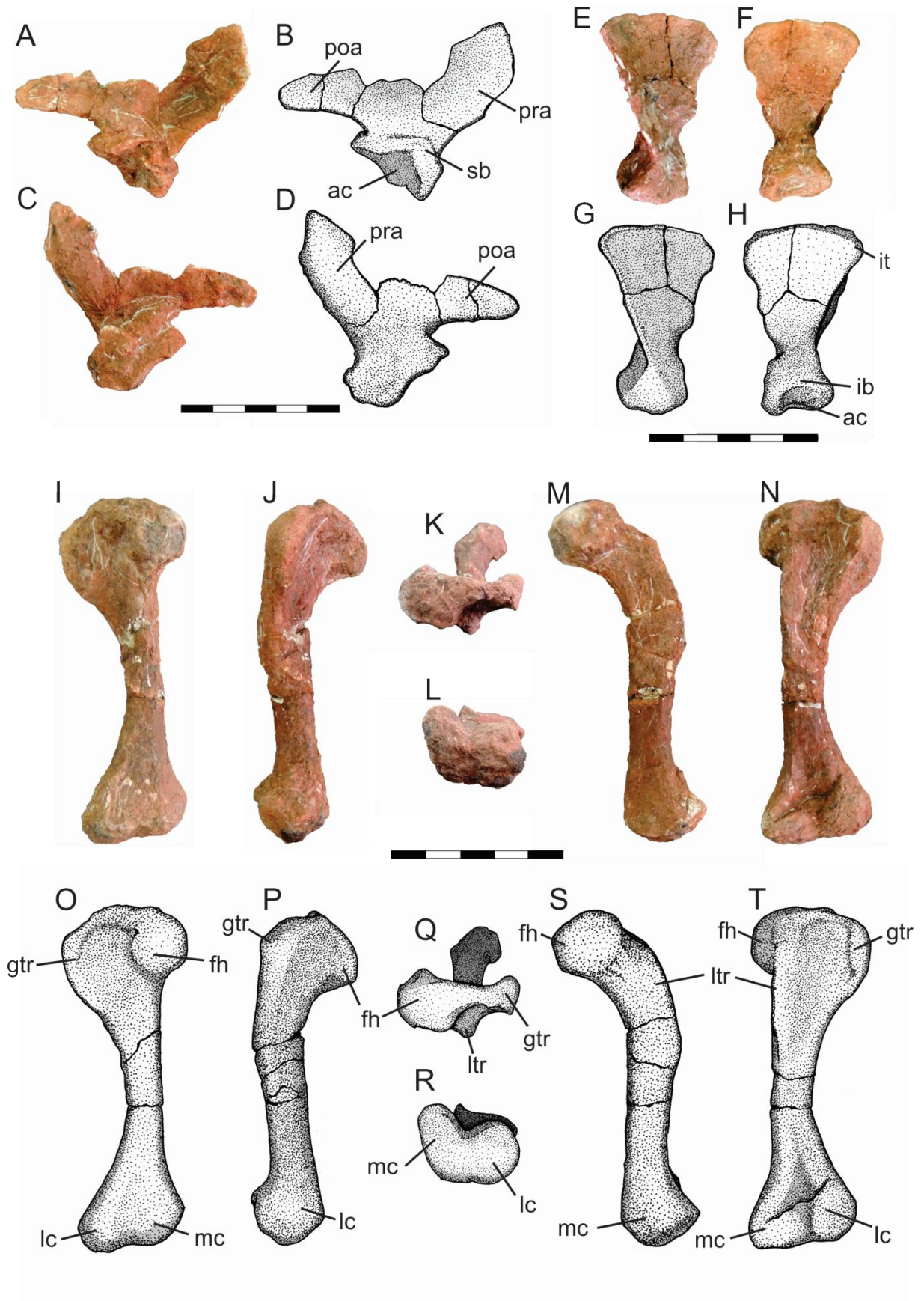




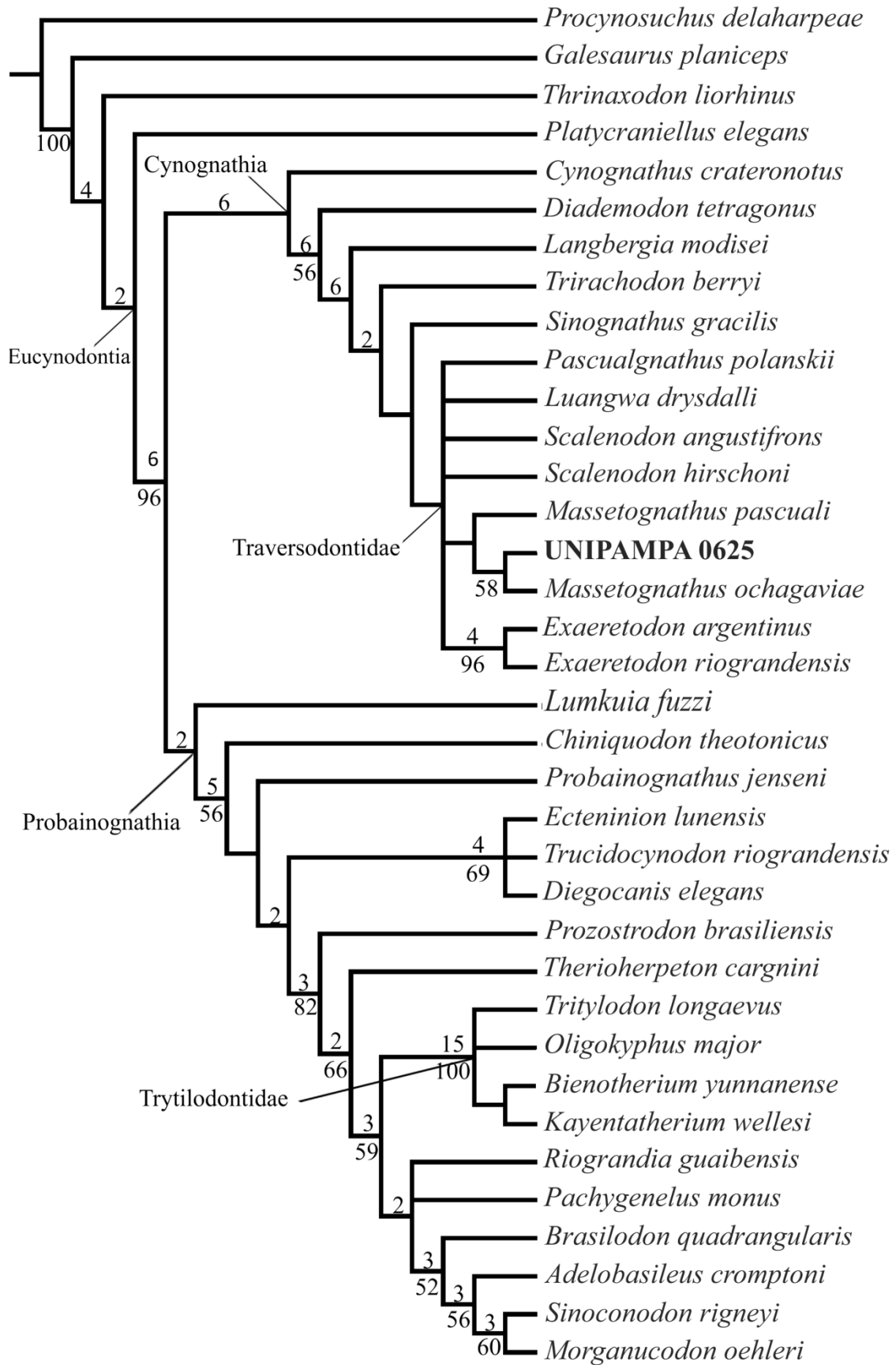
**Figure 5**



**Figure 6**



**Figure 7**



**Figure 8**

## 5 CONCLUSÕES

O esqueleto pós-craniano de *Massetognathus ochagaviae* apresenta uma combinação de caracteres plesiomórficos (como a presença de placas costais, que pode indicar uma musculatura menos avançada) e apomórficos (como o fêmur com uma cabeça bulbosa e dorsomedialmente inclinada sugerindo uma postura mais abduzida para o membro posterior). A morfologia pós-craniana de *M. ochagaviae* é bastante similar à de *Massetognathus pascuali*, especialmente em relação às vértebras, úmero e fêmur.

*M. ochagaviae* também foi comparado com outros cinodontes apresentando, como esperado, semelhanças anatômicas com outras formas não-mamalianas: a postura do membro posterior, presença de placas costais, morfologia do úmero, ílio, ísquio, fêmur; estas como de outros traversodontídeos (e. g. *Luangwa*, *Menadon* e *Santacruzodon*).

A designação prévia de UNIPAMPA 0625 a *M. ochagaviae* foi confirmada pela análise filogenética realizada. UNIPAMPA 0625 aparece em uma relação de grupo-irmão com *M.ochagaviae* e ambos formando um clado mais inclusivo com *M. pascuali*, confirmando a validade do gênero.

A descrição do material pós-craniano, UNIPAMPA 0625, aqui apresentado preenche uma lacuna acerca do conhecimento da anatomia de *M. ochagaviae*, que até então tinha poucos elementos de seu esqueleto pós-craniano conhecido. Além de contribuir para o aumento do conhecimento da família Traversodontidae como um todo.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología de húmero em cinodontes. *Revista Española de Paleontología*, v. 14, n. 1, p. 13-24, 1999.

ABDALA, F. Fósseis e Transição: Sinápsidos, um longo caminho até o surgimento dos mamíferos. *Divulgação do Museu de Ciência e Tecnologia – UBEA/PUCRS, Porto Alegre*, nº 6, p.1-151, ago. 2001.

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

ABDALA, F.; DIAS-DA-SILVA, S.; CISNEIROS, J. C. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil. ***Palaeontologia Africana***, v. 38, p. 93-98, 2002b.

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

ABDALA, F.; 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 cladistics relationships of Gondwanan gomphodonts. ***Zoological Journal of the Linnean Society***, v. 147, p. 383–413, 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 Linnenan Society***, v.139, n.4, p.529-545, 2003.

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

ANDREIS, R.R.; BOSSI, G.E.; MONTARDO, D.K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul, Brasil. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 31., 1980. **Anais**, Camboriú, 1980, p. 659-673.

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

BARBERENA, M.C.; ARAÚJO, D.C.; LAVINA, E.L.; AZEVEDO, S.K. O estado atual do conhecimento sobre ostetrápodes permianos e triássicos do Brasil Meridional. In: VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 8. 1983. Rio de Janeiro, **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, Brasília**, v. 27, n. 2, p. 21-28, 1985.

BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. E. Cynodontia In: HOLZ, M.; DE ROS, L.F. (Eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2000. p. 317-345.

BATTAÏL, B. Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogénie. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris**, v. 13, p. 17-105, 1991.

BATTAÏL, B. A short review of studies on cynodonts. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS, 7., 2001, Buenos Aires. **Publicación Especial VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems**, Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, 2001. p. 29 – 38.

BENTON, M. J. No gap in the Middle Permian record of terrestrial vertebrates. **Geology**, v. 40, n. 4, p. 339-342, 2012.

BERTONI, R.S. **Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná,**

**Brasil.** 2014, 111 f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

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

BONAPARTE, J. F.; BARBERENA, M. C. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern of Brazil. **Bulletin Museum of Comparative Zoology**, v. 156, n.1, p. 59-80, out. 2001.

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

BONAPARTE, J. F., SOARES, M. B.; MARTINELLI, A. G. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. **Historia Natural**, v. 2, n. 2, p. 5-30, 2013.

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

BOTHA-BRINK, J.; MODESTO, S. P. A mixed-age classed “pelycosaus” aggregation from South Africa: earliest evidence of parental care in amniotes?. **Proceedings of the Royal Society**, v. 274, p. 2829-2834, 2007.

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

BRINK, A. S. Note on a new skeleton of *Thrinaxodon liorhinus*. **Palaeontologia Africana**, v. 6, p. 15-22, 1959.

BROOM, R. On the axis, atlas and proatlas in the higher theriodonts. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v.1, p. 177-180, 1903.



CISNEIROS, J. C.; ABDALA, F.; ATAYMAN-GÜVEN, S.; RUBIDGE, B. S.; SXENGÖR, A. M. C.; SCHULTZ, C. L. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 5, p. 1584-1588, 2012.

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

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

CROMPTON, A. W. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. **Bulletin of The British Museum (Natural History) Geology**, v. 21, n. 2, p. 27-71, 1972.

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, p. 1-14, 1957.

FRANÇA, M. A. G.; FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. Associated skeletons of a new middle Triassic “Rauisuchia” from Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 98, n.5, p. 389-395, mar. 2011.

FRANÇA, M. A. G.; LANGER, M. C. & FERIGOLO, J. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonina* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the Middle Triassic of Brasil. **Geological Society Special Publication**, v. 379, p. 469-501, 2013.

GEBAUER, E. **Phylogeny and Evolution of the Gorgonopsia with a Special Reference to the Skull and Skeleton of GPIT/RE/7113 (*Aelurognathus?* *parringtoni*)**. 2007, 315f. Tese (Doutorado em Ciências Naturais)-Eberhard-Karls Universität Tübingen, Tübingen, 2007.

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

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, dez. 2005.

HOPSON, J.A.; BARGHUSEN, H.. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON III, N.; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (Eds), **The ecology and biology of mammal-like reptiles**, Washington DC: Smithsonian Inst Press, 1986, p. 83-106.

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

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

HORN, B. L. D.; MELO, T. M.; SCHULTZ C. L., PHILIPP, R. P.; KLOSS, H. P.; GOLDBERG, K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 55, p. 123-132, 2014.

HUENE, F. von. **Die fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes**. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–1929. Munich: C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, 1935-1942, 332 p.

HUTTENLOCKER, A. An investigation into the cladistic relationships and monophyly of therocephalian therapsids (Amniota: Synapsida). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 157, p. 865–891, 2009.

JENKINS, F. A. Jr. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). **Breviora**, n. 352, p. 1-28, 10 jul. 1970.

JENKINS, F. A. Jr. The postcranial skeleton of African cynodonts. **Bulletin 36. Peabody Museum of Natural History**, p. 1-126, 1971.

KAMMERER, C. F. Theriodontia: Introduction. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. (Eds.). **Early Evolutionary History of the Synapsida**, Dordrecht: Springer, 2014. p. 165-169.

KAMMERER, C. F.; FLYNN, J.J.; RANIVOCHARIMANANA, L.; WYSS, A.S. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 445-462, Jun. 2008.

KEMP, T.S. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodonts Luangwa. **Journal of Zoology**, v. 191, p. 193-239, 1980a.

KEMP, T.S. The Primitive Cynodont *Procynosuchus*: Structure, Function and Evolution of the Postcranial Skeleton. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 288, n. 1027, p. 217-258, jan. 1980b.

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

KEMP, T. S. The relationships of mammals. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 77, p. 353-384, 1983.

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

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

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

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

LIU, J.; SOARES, M. B.; REICHEL, M. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 11, n. 1, p. 27-36, jan./abr. 2008.

LUO, Z.-X. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: Frazer, N.C.; Sues, H.D. (Eds.). **In the Shadow of the Dinosaurs - Early Mesozoic Tetrapods**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994, p. 98-128.

LUO, Z.-X. Transformation and diversification in early mammal evolution. **Nature**, v. 450, p. 1011-1019, dez. 2007.

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

MARTINELLI, A. G.; BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; RUBERT, R. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**, v. 45, n.1, p. 191-198, mar. 2005.

MARTINELLI, A. G.; ROUGIER, G. W. On *Chalimnia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 442-460, 2007.

MARTÍNEZ, R. N; FERNANDEZ, E.; ALCOBER; O. A. A new non-mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 16, n. 1, p. 61-76, jan./abr. 2013.

MARTÍNEZ, R. N; MAY, C. L.; FORSTER, C. A. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on Eucynodont phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 2, p. 271-284, jun. 1996.

MASTRANTONIO, B.M.; SCHULTZ, C.L.; DESOJO, J.B.; GARCIA, J.B. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). **Geological Society, London, Special Publications**, v, 379, p. 425-440, 2013.

MELO T. P.; SOARES M. B.; OLIVEIRA T. V. Um novo traversodontídeo (Synapsida, Eucynodontia) de Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil (Formação Santa Maria, Triássico Médio). In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 21. 2009. Belém, **Livro de Resumos**, 2009, p. 198.

MODESTO, S. P.; SMITH, R. M. H.; CAMPIONE, N. E.; REISZ, R. R. The last “pelycosaur”: a varanopid synapsid from the Pristerognathus Assemblage Zone, Middle Permian of South Africa. **Naturwissenschaften**, v.98, p. 1027-1034, 2011.

OLIVEIRA, E. V. Reevaluation of *Therioherpeton cargini* Bonaparte & Barberena, 1975 (Probainognathia, Therioherpetidae) from the Upper Triassic of Brazil. **Geodiversitas**, v.28, n.3, p. 447-465, 2006a.

OLIVEIRA, T. V. **Descrição osteológica de materiais pós-cranianos de dois cinodontes não-mamalianos do Meso/Neotriássico (Formação Santa Maria, Bacia do Paraná) do Rio Grande do Sul, Brasil**. 2006. 139f. Dissertação (Mestrado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006b.

OLIVEIRA, T. V. **Postura e locomoção em cinodontes do Triássico sul-americano: um estudo de caso baseado em *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Soares e Schultz, 2010 (Triássico Superior, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; do Rio Grande do Sul, Brasil)**. 2010. 223 f. Tese (Doutorado em Geociências)-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

OLIVEIRA, T.V.; SCHULTZ, C.L. A cynodont pes from Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation, Therapsida Cenozoic): probable new data on *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3., 2008, Neuquén. **Libro de Resúmenes**. p. 185, 2008.

OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 2, p. 79-84, mai./ago. 2007.

OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, n. 2, p. 113-122, mai./ago. 2009.

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

OLIVEIRA, T. V.; MARTINELLI, A. G.; SOARES, M. B. New information about *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 85, p. 67-82, mar. 2011a.

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

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

POUGH, F.H; JANIS, C.M.; HEISER, J.B. **A vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 2008, 718p.

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

REISZ, R. R. “Pelycosaur”-Grade Synapsids: Introduction. In: KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K.D.; FRÖBISCH, J. (Eds.). **Early Evolutionary History of the Synapsida**, Dordrecht: Springer, 2014. p. 3-5.

RIBEIRO, A. M.; ABDALA, F. ; BERTONI, R. S. Traversodontid Cynodonts (therapsdida-Eucynodontia) From Two Upper Triassic Localities of The Paraná Basin, Southern Brazil. In: Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, 4., 2011, San Juan. **Ameghiniana 48 (4) Suplemento 2011–Resúmenes**, 2011. p. R. 111.

ROGERS, R. R.; ARCUCCI, A.B; ABDALA, F.; SERENO, P.C.; FORSTER, C.A.; MAY, C. L. Paleoenvironment and Taphonomy of the Chañares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. **Palaios**, v. 16, p. 461–481, 2001.

ROGERS, R. R.; SWISHER, C.C., III, SERENO, P.C., MONETTA, A.M., FORSTER, C.A.; MARTÍNEZ, R.N. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating of dinosaur origins. **Science**, v. 260, p. 794-797, 1993.

ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. III. Two New Gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, n. 264, p. 1-25, abr. 1967.

ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi* – Cynodont ancestry. **Breviora**, n. 333, p. 1-24, out. 1969.

ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVII. The Chañares Gomphodonts. **Breviora**, n. 396, p. 1-9, nov. 1972.

ROMER, A.S.; LEWIS, A.D. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. **Breviora**, n. 407, p. 1-26, 20 set. 1973.

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

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

SCHULTZ, C. L. & LANGER, M. C. Tetrápodes Triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CARVALHO, I.S. (Ed.). *Paleontologia: Cenários da Vida*. Editora Interciência, 2007. p. 269-282.

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

SIDOR, C. A.; HOPSON, J. A. Ghost lineages and “Mammalness”: Assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology**, v. 24, n. 2, p. 254-273, 1998.

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

SOARES, M. B.; DORNELLES, J. E. Cinodontes, a chave para a origem dos mamíferos. In: DA-ROSA, A.A.S. (Org.). *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Santa Maria: Câmara de Vereadores de Santa Maria, 2009. p. 153-208.

SOARES, M. B.; ABDALA, N. F.; BERTONI-MACHADO, C. A sectorial toothed cynodont from the Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation and comments on the Brazilian continental Triassic biostratigraphy. *Geodiversitas*, v. 33, n.2, p.5-18, 2011a.

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, 2011b.

SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; OLIVEIRA, T. V.; MELO, T. P. Os cinodontes não-mammaliaformes e sua contribuição para o refinamento bioestratigráfico do Triássico Médio-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 22., 2011, Natal. **Atas**. 2011c. p. 731-735.



SOARES, M. B.; MARTINELLI, A. G.; OLIVEIRA, T. V. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 4, p.1673-1691, 2014.

SUES, H.-D.; JENKINS, F.A. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. In: CARRANO, M.T., GAUDIN, T.J., BLOB, R.W.; WIBLE, J.R. (Eds.). **Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles**. Chicago: The University of Chicago Press, 2006, p. 114–152.

WIBLE, J. R. Origin of Mammalia: The craniodental evidence reexamined. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, n.1, p. 1-28, mar. 1991.

WIBLE, J. R.; HOPSON, J. A. Basicranial evidence for early mammals phylogeny. In: SZALAY, F.S.; NOVACEK, M.J.; MCKENNA, M.C. (Eds.). **Mammal Phylogeny, Mesozoic differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials**. New York: Springer-Verlag, 1993, p. 45-62.

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