

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

**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**

Téo Veiga de Oliveira

**ORIENTADOR: CESAR LEANDRO SCHULTZ
CO-ORIENTADORA: MARINA BENTO SOARES**

Porto Alegre, 2006

Oliveira, Téo Veiga

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. / Téo Veiga Oliveira. - Porto Alegre : UFRGS, 2006.

[137 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2006.

1. Triássico. 2. Cynodontia. 3. Traversodontidae.
4. Chiniquodontidae. 5. Esqueleto pós-craniano. 6. Formação Santa Maria. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Veleida Ana Blank CRB 10/571

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

**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**

Téo Veiga de Oliveira

**ORIENTADOR: CESAR LEANDRO SCHULTZ
CO-ORIENTADORA: MARINA BENTO SOARES**

BANCA EXAMINADORA: Prof^a. Dra. Ana Maria Ribeiro

Prof. Dr. José Eduardo Figueiredo Dornelles

Prof. Dr. Richard Fariña

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

Porto Alegre, 2006

DEDICATÓRIA

Dedico esta dissertação à minha mãe Gedi, minha irmã Débora (e ao meu cunhado Luciano), a meu pai Joel (*in memoriam*), minha vó Margarida e minha madrinha Anna, pessoas que sempre estiveram comigo e me apoiaram em todos os momentos da minha vida.

A todos os meus familiares, os quais fizeram com que eu compreendesse o significado verdadeiro da palavra “família”.

Aos amigos Taís, Eduardo, Paula, Rafael, Patrícia, Aline, Daniela e Gládis, pelos bons momentos.

Aos meus colegas de mestrado e, sobretudo amigos, Ana Luisa Outa Mori, Annie Hsiou, Carolina Gutstein, Carolina Scherer, Daiana Boardman, Graciela Tybush, Leonardo Morato e Pablo Rodrigues, pelos inúmeros momentos que tornaram mais prazerosa esta fase de minha vida.

Aos demais colegas de curso, não citados aqui.

À amiga Cristina Bertoni Machado, pela acolhida quando vim para Porto Alegre.

Ao professor Michael Holz, pelos ensinamentos e pela amizade.

Ao meu orientador Cesar Leandro Schultz, pela confiança depositada em mim e pelo conhecimento repassado, essencial à conclusão desta dissertação.

À minha co-orientadora Marina Bento Soares, pela atenção concedida e pela orientação durante meu estágio em docência.

Aos amigos do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Alini, Felipe, Flávio e Paulo, pelo aprendizado e pelos momentos descontraídos.

Aos funcionários da Secretaria do CPGGEO, pela eficiência e paciência.

À professora Maria Claudia Malabarba, coordenadora do Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, pelo acesso ao holótipo do *Exaeretodon riograndensis*.

À CAPES, pela bolsa concedida durante o segundo ano do curso.

A todos aqueles que não foram aqui citados, mas que de alguma maneira contribuíram com a conclusão de mais esta etapa do meu desenvolvimento.

RESUMO

Na presente dissertação, foram descritos materiais pós-cranianos de dois cinodontes não-mamalianos (Therapsida, Cynodontia) do Triássico sul-rio-grandense (Bacia do Paraná, Formação Santa Maria). Os espécimes descritos (UFRGS PV-0146-T, um chiniquodontídeo, e UFRGS PV-0715-T, um traversodontídeo) representam ramos distintos na evolução dos cinodontes (Probainognathia e Cynognathia, com os chiniquodontídeos pertencendo ao primeiro grupo e estando mais intimamente relacionados ao surgimento dos mamíferos). A comparação entre estes dois espécimes e os cinodontes já descritos na literatura não mostrou a presença de nenhum padrão que pudesse ser aplicado ao esqueleto pós-craniano das duas linhagens por eles representadas. Por vezes, o chiniquodontídeo mostrou similaridades anatômicas com táxons de Cynognathia e o traversodontídeo apresentou aspectos mais similares aos Probainognathia. O fato de os dois espécimes estudados apresentarem semelhanças morfológicas com táxons filogeneticamente não muito próximos e diferenças em relação à táxons mais estreitamente vinculados indica a ocorrência de inúmeras homoplasias na evolução dos cinodontes e mostra que a interpretação das relações filogenéticas entre estes animais (e sua implicação mais significativa, a que diz respeito ao surgimento e à evolução dos mamíferos) deve ser tratada com extremo cuidado, uma vez que homoplasias certamente ocorrem também no esqueleto sincraniano e na dentição, nos quais estão baseadas as hipóteses filogenéticas mais usuais.

Palavras-chave: esqueleto pós-craniano; Triássico; Formação Santa Maria; Cynodontia; Traversodontidae; Chiniquodontidae.

ABSTRACT

In this work, incomplete post-cranial skeletons of two non-mammalian cynodonts (Therapsida, Cynodontia) from Southern Brazilian Triassic (Paraná Basin, Santa Maria Formation) were described. The studied specimens (UFRGS PV-0146-T, a chiniquodontid, and UFRGS PV-0715-T, a traversodontid) represent distinct branches in the cynodonts' evolution (Probainognathia and Cynognathia respectively; being the former more closely related to the mammalian origin than the latter group). The comparison among these two specimens and the other already described cynodonts do not show any diagnostic post-cranial morphological pattern to none of these lineages. Sometimes, the chiniquodontid specimen UFRGS PV-0146-T shows morphological similarities with cynognathian taxa while the traversodontid UFRGS PV-0715-T resembles some probainognathian taxa in other features. This mosaic of characters indicates the occurrence of several homoplasies within the cynodont's lineage and shows that the phylogeny of this group (and its more significant implication: the mammalian origin and evolution) must be treated very carefully, once homoplasies certainly should also appear in the skull and teeth, the basis of most usual and accepted phylogenetic hypotheses.

Key-words: post-cranium skeleton; Triassic; Santa Maria Formation; Cynodontia; Traversodontidae; Chiniquodontidae.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Cladograma mostrando os principais grupos de teriodontes. Modificado de Hopson e Kitching [2001 <i>apud</i> RUBIDGE; SIDOR (2001)].....	11
Figura 2 – Hipóteses filogenéticas para os cinodontes, divergentes da apresentada por Hopson e Kitching (2001)	15
Figura 3 – Esqueleto craniano e pós-craniano de <i>traversodontídeos</i> e <i>chiniquodontídeos</i>	18
Figura 4 – Localização das cidades de Candelária e Agudo, RS, onde foram coletados os espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T, respectivamente	23
Figura 5 – Medidas tomadas na descrição das vértebras dos espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T	25
Figura 6 – Cronoestratigrafia das unidades triássicas do Sul do Brasil	28
Figura 7 – Relações estratigráficas da Formação Santa Maria.....	30
Figura 8 - UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais cinco a nove (metade posterior).33	
Figura 9 – UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais nove (metade anterior) a quinze (metade posterior).....	36
Figura 10 – UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais quinze (metade anterior) a vinte e cinco (metade posterior)	38
Figura 11 – UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais vinte e cinco (metade posterior) a vinte e sete e sacrais um a quatro	41
Figura 12 – UFRGS PV-0146-T. Região acetabular esquerda.....	46
Figura 13 – UFRGS PV-0146-T. Fêmur esquerdo.....	50
Figura 14 – UFRGS PV-0146-T. Ossos mesopodiais e metapodiais	51
Figura 15 – UFRGS PV-0715-T. Intercentro e arco neural do atlas	53

Figura 16 – UFRGS PV-01715-T. Centro do atlas, áxis e terceira vértebra pré-sacral ..56	
Figura 17 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras pré-sacrais quatorze a dezoito59	
Figura 18 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras pré-sacrais dezenove a vinte e oito (arco neural).....61	
Figura 19 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras pré-sacral vinte e oito (centro vertebral) e sacrais um a seis, ramo esquerdo da cintura pélvica e rádio e ulna direitos.....65	
Figura 20 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras caudais68	
Figura 21 – UFRGS PV-0715-T. Ossos pélvicos.....72	
Figura 22 – Complexo atlas-áxis de sinápsidos.....75	
Figura 23 – Rotação atlanto-axial no espécime UFRGS PV-0715-T.....77	
Figura 24 – Arco neural do atlas78	
Figura 25 – Intercentro do atlas.....79	
Figura 26 – Áxis81	
Figura 27 – Vértebras caudais e hemapófises89	
Figura 28 – Costelas91	
Figura 29 – Reconstruções esqueléticas de terocefálios (A e B) e cinodontes não-mamalianos (C-N)93	
Figura 30 – Costelas sacrais95	
Figura 31 – Cinturas pélvicas97	
Figura 32 – Conjunto rádio-ulna99	
Figura 33 – Postura femoral e adaptações à postura semi-aduzida100	
Figura 34 – Fêmures102	
Figura 35 – Coluna vertebral pré-sacral e sacral de <i>Felis</i> Linnaeus, 1758 (A), do espécime UFRGS PV-0146-T (B) e do espécime UFRGS PV-0715-T (C).....108	

Figura 36 – Sítios de origem e inserção da musculatura retratora e protratora na cintura pélvica e fêmur UFRGS PV-0146-T	112
Figura 37 – Reconstrução da musculatura do membro posterior UFRGS PV-0146-T	114
Figura 38 – UFRGS PV-0146-T. Crânio e mandíbula	117
Figura 39 – UFRGS PV-0715-T e holótipo de <i>Exaeretodon riograndensis</i> (MCP-1522-PV).....	119

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1. OS CYNODONTIA OWEN, 1861	13
1.2. TRAVERSODONTIDAE HUENE, 1936.....	16
1.3. CHINQUODONTIDAE HUENE, 1936.....	17
1.4. O HISTÓRICO SOBRE O DESENVOLVIMENTO DO ESTUDO SOBRE O ESQUELETO PÓS-CRANIANO DOS CINODONTES NÃO-MAMALIANOS	18
2. OBJETIVOS.....	20
3. MATERIAL E MÉTODO	21
3.1. MATERIAL	21
3.2. MÉTODO	24
4. TAFONOMIA	25
5. BIOESTRATIGRAFIA	27
6. O PÓS-CRÂNIO DO ESPÉCIME UFRGS PV-0146-T.....	30
6.1. ESQUELETO AXIAL.....	30
6.1.1. COLUNA VERTEBRAL.....	31
6.1.1.1. VÉRTEBRAS CERVICAIS.....	32
6.1.1.2. VÉRTEBRAS DO TRONCO OU TRUNCAIS.....	34
6.1.1.3. VÉRTEBRAS SACRAIS.....	40
6.1.2. COSTELAS	43
6.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	45
6.2.1. CINTURA PÉLVICA	45
6.2.1.1. ÍLIO	46
6.2.1.2. ÍSQUIO.....	47

6.2.1.3. PÚBIS.....	47
6.2.2. MEMBRO PÉLVICO	48
6.2.2.1. FÊMUR	48
6.2.3. OSSOS MESOPODIAIS.....	51
6.2.4. OSSOS METAPODIAIS.....	51
7. O PÓS-CRÂNIO DO ESPÉCIME UFRGS PV-0715-T.....	52
7.1. ESQUELETO AXIAL.....	52
7.1.1. COLUNA VERTEBRAL.....	52
7.1.1.1. VÉRTEBRAS CERVICAIS.....	52
7.1.1.1.1. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL UM (PS1) – ATLAS (At)	52
7.1.1.1.2. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL DOIS (PS2) – ÁXIS (Ax)	55
7.1.1.1.3. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL TRÊS (PS3).....	57
7.1.1.2. VÉRTEBRAS DO TRONCO OU TRUNCAIS.....	58
7.1.1.3. VÉRTEBRAS SACRAIS	63
7.1.1.4. VÉRTEBRAS CAUDAIS	66
7.1.2. COSTELAS	69
7.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	71
7.2.1. CINTURA PÉLVICA	71
7.2.1.1. ÍLIO	71
7.2.1.2. ÍSQUIO.....	73
7.2.2. MEMBRO ESCAPULAR.....	73
7.2.2.1. ULNA	73
7.2.2.2. RÁDIO	74
8. DISCUSSÃO.....	74
8.1. COLUNA VERTEBRAL.....	74

8.1.1. ASPECTOS DO COMPLEXO ATLAS-ÁXIS.....	74
8.1.2. VÉRTEBRAS CERVICAIS PÓS-ÁXIS.....	82
8.1.3. VÉRTEBRAS TRUNCAIS.....	85
8.1.4. VÉRTEBRAS SACRAIS.....	86
8.1.5. VÉRTEBRAS CAUDAIS.....	88
8.2. COSTELAS.....	90
8.3. CINTURA PÉLVICA.....	96
8.4. MEMBROS.....	98
8.4.1. MEMBRO ESCAPULAR.....	98
8.4.2. MEMBRO PÉLVICO.....	100
8.5. ASPECTOS POSTURAI E LOCOMOTORES.....	103
9. CONCLUSÃO.....	115
10. REFERÊNCIAS.....	122
11. ANEXOS.....	132

1. INTRODUÇÃO

Os sinápsidos mais avançados que os esfenacodontídeos formam o clado Therapsida Broom, 1905; quando comparados aos sinápsidos não-terápsidos, se caracterizam pelo número aumentado de caracteres “mamalianos” no sincrânio e no pós-crânio (RUBIDGE; SIDOR, 2001). Neotherapsida Hopson, 1999 agrupa os Anomodontia Owen, 1859 (dicinodontes e outras formas herbívoras) e os Theriodontia Owen, 1881 com base em sinapomorfias sincranianas e pós-cranianas. Os teriodontes são primitivamente carnívoros e são divididos em três subgrupos: Gorgonopsia Seeley, 1895, Therocephalia Broom, 1903 e Cynodontia Owen, 1861 (FIG.1) (KEMP, 1982, 1988; MACLEAN, 1986; RUBIDGE; SIDOR, 2001).

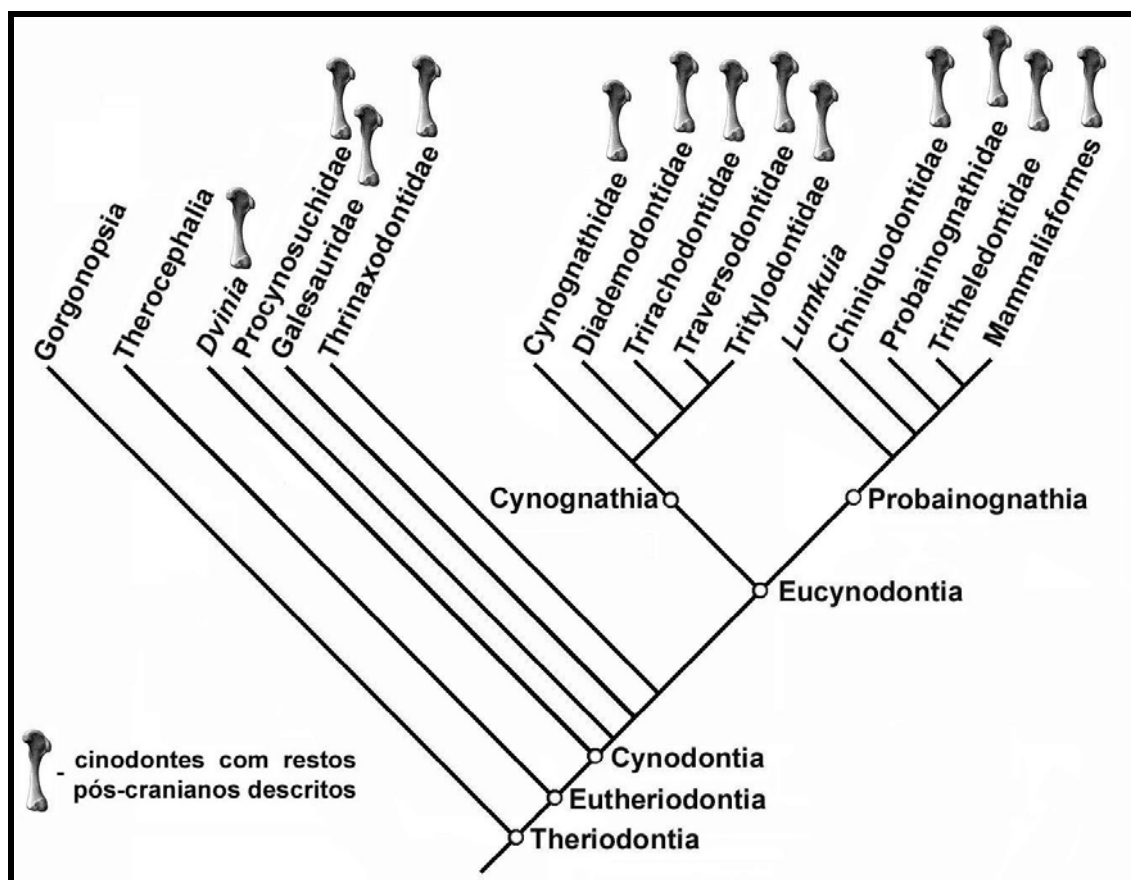


Figura 1 – Cladograma mostrando os principais grupos de teriodontes. Modificado de Hopson e Kitching [2001 *apud* RUBIDGE; SIDOR (2001)].

O estudo acerca dos cinodontes não-mamalianos (todos os cinodontes com exceção de *Mammalia* Linnaeus, 1758) sempre despertou o interesse dos pesquisadores, dada sua relevância na compreensão de grande parte dos mecanismos e tendências evolutivas envolvidos no surgimento das características anatômicas (e também de outros aspectos, como a fisiologia) dos mamíferos.

A maioria do conhecimento sobre os cinodontes não-mamalianos e suas relações filogenéticas com os mamíferos, entretanto, é baseada em trabalhos referentes à anatomia sincraniana e dentária, uma vez que a abundância de material desta natureza é relativamente maior do que a de restos pós-cranianos. Isto não significa, porém, que a análise da anatomia pós-craniana e suas implicações filogenéticas sejam de menor importância.

Um dos problemas encontrados durante a descrição dos caracteres pós-cranianos dos cinodontes não-mamalianos consiste na grande abundância de paralelismos e convergências, tanto entre os próprios cinodontes não-mamalianos quanto entre eles e os mamíferos. Esta talvez seja, juntamente com a relativa escassez de fósseis de pós-crânios, o maior impeditivo à aplicação mais ampla da anatomia pós-craniana nas hipóteses filogenéticas mais difundidas.

Essas homoplasias são importantes, entretanto, pois permitem que os caracteres “mamalianos” sejam reavaliados para que fique claro se são realmente exclusivos dos mamíferos ou se são aspectos plesiomórficos que estão presentes desde cedo na história evolutiva dos cinodontes.

A ferramenta que torna isto possível é justamente a comparação osteológica e anatômica entre os diversos táxons, sendo que uma análise deste tipo é feita nesta dissertação, com base em dois espécimes de cinodontes da coleção do Setor de

Paleovertebrados da UFRGS, que apresentam pós-crânios razoavelmente bem representados, mas que são essencialmente diferentes entre si.

A partir da descrição e comparação entre os pós-crânios destes exemplares, entre si e com outros descritos na literatura, partiu-se para a formulação de alguns modelos biomecânicos básicos para determinadas estruturas esqueléticas, além da possível vinculação taxonômica dos dois espécimes supracitados.

O espécime UFRGS PV-0146-T possui em seu esqueleto pós-craniano um mosaico de caracteres primitivos e avançados que permite inferir uma condição postural e locomotora mais derivada, semi-ereta. Já o espécime UFRGS PV-0715-T possui caracteres interessantes especialmente na sua região cervical anterior, sugerindo que as regiões occipital e cervical se relacionavam de maneira semelhante ao padrão encontrado nos mamíferos. Os dois espécimes refletem bem o que é observado na evolução dos cinodontes como um todo, onde caracteres ditos diagnósticos de determinado táxon, na realidade, aparecem por inúmeras vezes em linhagens não aparentadas.

1.1. OS CYNODONTIA OWEN, 1861

Os Cynodontia, cujos primeiros registros datam do Neopermiano da África e da Rússia, têm como únicos representantes atuais os mamíferos, mas muito da morfologia observada nestes últimos mamíferos aparece pela primeira vez já em cinodontes não-mamalianos. Os cinodontes mais derivados que *Thrinaxodon* Seeley, 1894 são agrupados no clado Eucynodontia Kemp, 1982, que se caracteriza por um número de caracteres cada vez mais “mamalianos” (como a formação de um processo acromial no bordo da escápula e a aquisição da fórmula digital mamaliana, além de

muitos aspectos sincranianos) (KEMP, 1982, 1988; HOPSON; BARGHUSEN, 1986; MACLEAN, 1986; MARTINEZ; MAY; FORSTER, 1996; RUBIDGE; SIDOR, 2001; SOARES, 2004).

Uma das mais recentes hipóteses filogenéticas publicadas envolvendo este grupo propõe que no Mesotriássico os eucinodontes se diversificam e dois táxons monofiléticos podem ser definidos: Probainognathia Hopson, 1990 e Cynognathia Hopson *et* Barghusen, 1986. Cynognathia engloba, além de outros táxons, Traversodontidae Huene, 1936, um táxon bastante comum nas paleocomunidades do Triássico sul-rio-grandense. Entre os Probainognathia, podem ser citados os Chiniquodontidae Huene, 1936 e outro clado que agrupa *Probainognathus* Romer, 1969, Tritheledontidae Broom, 1912 e mamíferos, dentre outros (FIG.1) (HOPSON; KITCHING, 2001; RUBIDGE; SIDOR, 2001).

Seguindo esta proposta de classificação, cada um dos dois espécimes analisados no presente trabalho estaria incluído num destes dois grandes grupos. UFRGS PV-0715-T seria um Cynognathia (provavelmente um traversodontídeo) e UFRGS PV-0146-T um Probainognathia (provavelmente um chiniquodontídeo).

Entretanto, várias outras hipóteses evolutivas foram propostas na tentativa de elucidar as relações entre os Cynodontia, como a postulada por Rowe (1988). Nesta observam-se algumas diferenças em relação à hipótese de Hopson e Kitching (2001), como a não divisão dos eucinodontes em Cynognathia e Probainognathia. Mais tarde, o mesmo Rowe (1993), obtém uma resolução melhor em sua análise filogenética, solucionando várias politomias observadas em seu trabalho anterior (ROWE, 1988) e propõe uma relação mais próxima entre tritilodontídeos e mamíferos (FIG.2), enquanto que na filogenia de Hopson e Kitching (2001) os táxons mais intimamente relacionados aos mamíferos são *Probainognathus* e Tritheledontidae.

Outra divergência encontrada entre as proposições destes autores consiste no posicionamento de *Exaeretodon*; Rowe (1993) diz que este táxon seria mais derivado que *Probainognathus* e, conseqüentemente, mais próximo de Mammalia do que este último. Hopson e Kitching (2001), por sua vez, alocam *Exaeretodon* dentro do clado Cynognathia, não relacionado à linhagem envolvida no surgimento dos mamíferos. Luo (1994) altera levemente as relações propostas por Rowe (1988, 1993), aproximando os triteledontídeos dos mamíferos, embora ainda proponha que *Exaeretodon* e os demais traversodontídeos sejam mais derivados que *Probainognathus* (FIG.2). Nenhuma destas hipóteses filogenéticas, porém, propõem a dicotomia Cynognathia-Probainognathia para os eucinodontes, como sugerido por Hopson e Kitching (2001).

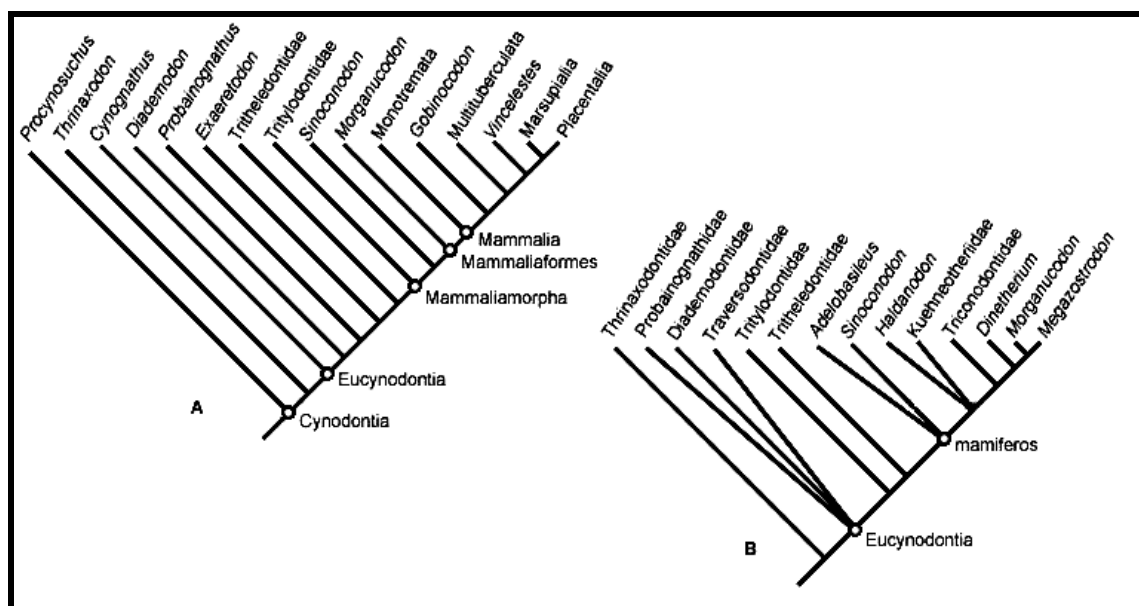


Figura 2 – Hipóteses filogenéticas para os cinodontes, divergentes da apresentada por Hopson e Kitching (2001). A – modificado de Rowe (1993) e B – modificado de Luo (1994).

Rowe (1988, 1993) e Luo (1994) sequer incluem os chiniquodontídeos em suas análises filogenéticas, muito embora estes devam ocupar uma posição próxima a *Probainognathus* e mais basal em relação aos traversodontídeos.

Nesta dissertação, como já foi citado, os dois espécimes que compõem o objeto de estudo consistem, muito provavelmente, em um traversodontídeo e um

chinquodontídeo (*sensu* Hopson e Kitching, 2001), mas a discussão acerca da filogenia dos cinodontes não mamalianos (e suas respectivas relações filogenéticas com os mamíferos) interfere diretamente na avaliação do surgimento de caracteres pós-cranianos ditos mamalianos. Levando-se em conta esta ressalva, a descrição da anatomia pós-craniana destes dois espécimes e sua comparação com os demais táxons pode proporcionar uma avaliação mais acurada a respeito das transformações ocorridas no esqueleto pós-craniano dos cinodontes até a condição observada nos mamíferos.

1.2. TRAVERSODONTIDAE HUENE, 1936

Traversodontidae Huene, 1936 é um grupo de cinodontes não-mamalianos composto por cinodontes herbívoros ou omnívoros caracterizados principalmente pelos dentes pós-caninos superiores transversalmente largos, com contorno retangular, e inferiores quadrangulares, em norma oclusal. É um táxon triássico cosmopolita, sendo representado na América do Sul (ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002; ABDALA; GIANNINI, 2000; ABDALA; RIBEIRO, 2002, 2003; ABDALA; SÁ-TEIXEIRA, 2004; BARBERENA, 1974, 1981; BONAPARTE, 1962, 1963a, 1963b 1966b, 1967, 1970, 1973; HUENE, 1942; JENKINS, 1970b; KEMP, 1982; ROMER, 1967), América do Norte (HOPSON, 1984), Europa (GODEFROIT; BATTAIL, 1997; GODEFROIT, 1999), Índia (CHATTERJEE, 1982), sul e leste da África (HOPSON, 1984; KEMP, 1980) e Madagascar (FLYNN *et al.*, 1999, 2000).

O grupo é altamente diversificado na América do Sul, sendo freqüentemente dominante na Argentina. Na Formação Santa Maria (Meso/Neotriássico da Bacia do Paraná; Rio Grande do Sul, Brasil), embora dicinodontes e rincossauros

sejam os grupos dominantes, os traversodontídeos representam um táxon bastante expressivo (ABDALA; BARBERENA; DORNELLES, 2002; ABDALA; GIANNINI, 2000; ABDALA; RIBEIRO, 2002; BONAPARTE, 1962; CHATTERJEE, 1982; DORNELLES, 1999).

1.3. CHINIQUODONTIDAE HUENE, 1936

Os Chiniquodontidae Huene, 1936 formam uma das famílias mais distintas de cinodontes não-mamalianos da América do Sul (ABDALA, 1996; ABDALA; GIANNINI, 2002). O registro destes cinodontes, caracterizados pelos dentes pós-caninos setoriais, típicos das formas carnívoras, é relatado para o Brasil (ABDALA, 1996; BONAPARTE, 1970, 1973; HUENE, 1942; TEIXEIRA, 1982;) e Argentina (ABDALA, 1996; BONAPARTE, 1966a, 1967, 1970, 1973; ROMER, 1969a, 1969b; ROMER; LEWIS, 1973).

As únicas espécies de chiniquodontídeos atualmente reconhecidas são *Chiniquodon theotonicus* Huene, 1936 (incluindo *Belesodon magnificus* Huene, 1936, *Probelesodon kitchingi* Teixeira, 1982, *P. lewisi* Romer, 1969 e *P. minor* Romer, 1973) e *C. sanjuanensis* (Martinez *et* Forster, 1996) [antes *P. sanjuanensis* (MARTINEZ; FORSTER, 1996)] (ABDALA; GIANNINI, 2002).

A FIG.3 mostra uma comparação entre a anatomia craniana e pós-craniana de um traversodontídeo e de um chiniquodontídeo.

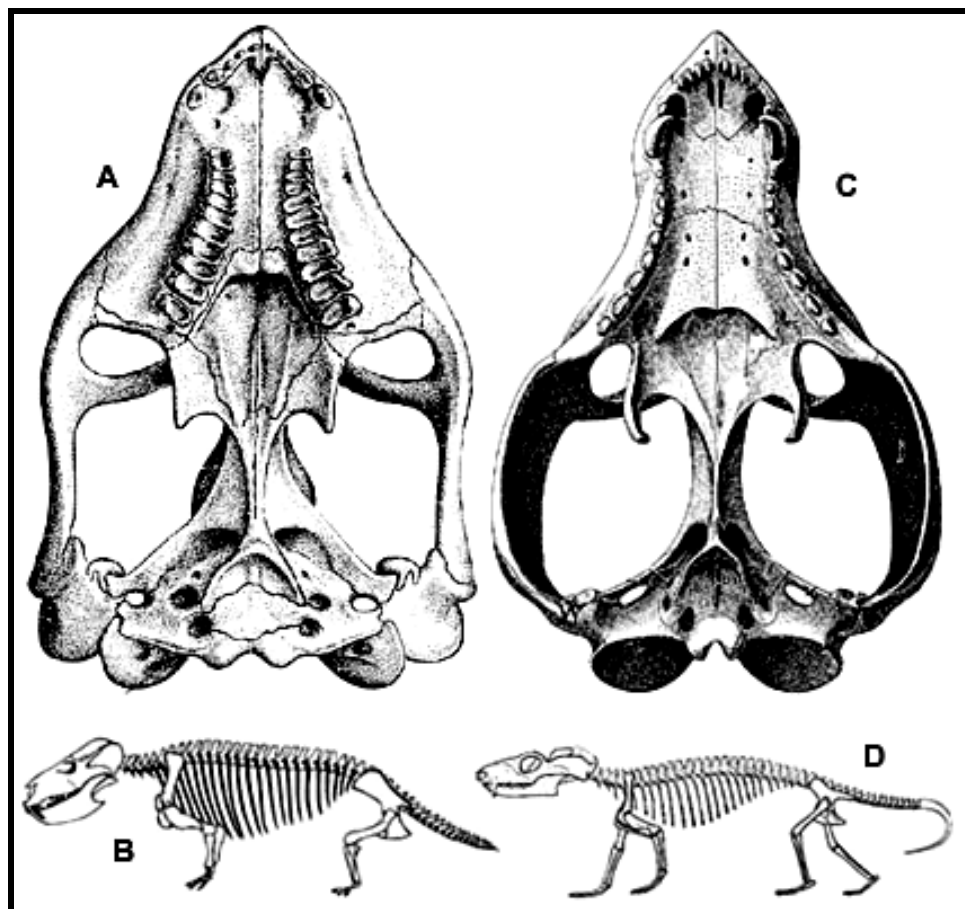


Figura 3 – Esqueleto craniano e pós-craniano de traversodontídeos e chiniquodontídeos. A – crânio de *Massetognathus pascuali* em norma palatal (ROMER, 1967); B – esqueleto de *Exaeretodon frenguelli* (BONAPARTE, 1963a); C – crânio de *Chiniquodon teothonicus* em norma oclusal [modificado de Romer (1969b)]; D – esqueleto de *C. teothonicus* (ROMER; LEWIS, 1973). As imagens não estão em escala.

1.4. O HISTÓRICO SOBRE O DESENVOLVIMENTO DO ESTUDO SOBRE O ESQUELETO PÓS-CRANIANO DOS CINODONTES NÃO-MAMALIANOS

A maior parte dos táxons de cinodontes não-mamalianos tem materiais pós-cranianos descritos, o que pode ser visualizado no cladograma da FIG. 1.

Konjukova (1946 *apud* JENKINS, 1970b) descreveu restos pós-cranianos de *Dvinia prima* Amalitzky, 1922 e Broom (1948 *apud* BRINK; KITCHING, 1953a) e Brink e Kitching (1953a) descrevem *Procynosuchus delaharpeae* Broom, 1937, dois cinodontes primitivos. *Bolotriodon frerensis* (Seeley, 1894), um cinodonte basal, tem o fêmur descrito (JENKINS, 1971).

Progalesaurus lootsbergensis Sidor *et* Smith, 2004, um galessaurídeo, tem descritos alguns elementos pós-cranianos, como escápula e componentes do atlas (SIDOR; SMITH, 2004). *Galesaurus planiceps* Owen, 1859 é outro galessaurídeo com esqueleto pós-craniano praticamente completo (JENKINS, 1971; PARRINGTON, 1934 *apud* JENKINS, *op. cit.*).

Brink (1958, 1965), Jenkins (1971) e Colbert e Kitching (1977) descrevem o esqueleto pós-craniano de *Thrinaxodon liorhinus* Seeley, 1894. *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895 também seu pós-crânio descrito quase que integralmente por Brink e Kitching (1953b *apud* BONAPARTE, 1966a) e Jenkins (1971).

Diademodon tetragonus Seeley, 1894 tem quase que a totalidade de seus elementos pós-cranianos descritos por Broom (1914), Brink (1955), Jenkins (1971) e Gow e Grine (1979). *Trirachodon berryi* tem pró-atlas, atlas e áxis descritos por Broom (1903 *apud* BROOM, 1914). O triracodontídeo *Cricodon metabolus* Crompton, 1955 tem seu fêmur descrito (JENKINS, 1971).

Traversodon stahleckeri Huene, 1936 tem descritas algumas vértebras e fragmentos de costelas (BARBERENA, 1981; HUENE, 1942). *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943 (BONAPARTE, 1963a), *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1966 (BONAPARTE, 1966b, 1967), *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967 (BONAPARTE, 1970), *Massetognathus pascuali* Romer, 1967 (JENKINS, 1970b), *Scalenodon angustifrons* (Parrington, 1946) (JENKINS, 1971) e *Luangwa drysdalli* Brink, 1963 (KEMP, 1980) são outros traversodontídeos com elementos pós-cranianos conhecidos.

Oligokyphus sp. (KÜHNE, 1956) e *Kayentatherium wellesi* (Kermack, 1982) (LEWIS, 1986) são tritilodontes com o pós-crânio bem conhecido. *Chiniquodon*

teothonicus tem grande parte de sua anatomia pós-craniana descrita (ABDALA, 1996; HUENE, 1942; ROMER, 1969a; ROMER; LEWIS, 1973).

Romer e Lewis (1973) e Abdala (1996) descrevem materiais pós-cranianos de *Probainognathus jenseni* Romer, 1970. *Irajatherium hernandezii* Martinelli *et al.*, 2005 é um triteledonte com restos pós-cranianos descritos. Outros triteledontes com elementos pós-cranianos conhecidos são *Diarthrognathus broomi* Crompton, 1958 e *Pachygenelus* sp. Watson, 1913 (MARTINELLI *et al.*, 2005).

Prozostrodon brasiliensis (Barberena *et al.*, 1987) e *Therioherpeton cagnini* Bonaparte *et* Barberena, 1975, dois cinodontes avançados, têm muitos elementos pós-cranianos descritos por Bonaparte e Barberena (2001).

O espécime UFRGS PV-0715-T, a ser descrito nesta dissertação, consiste em material inédito para o Rio Grande do Sul, tratando-se do primeiro *Cynognathia* com esqueleto pós-craniano bastante completo descrito para esta região da América do Sul. Quanto ao espécime UFRGS PV-0146-T, trata-se de um esqueleto pós-craniano carente de alguns elementos, mas que pode se mostrar importante devido ao fato de ser bastante distinto do material já descrito para *Chiniquodontidae*, o táxon ao qual provavelmente está vinculado.

2. OBJETIVOS

A presente Dissertação de Mestrado tem por objetivos:

(1) descrever detalhadamente a morfologia de restos pós-cranianos de dois cinodontes não-mamalianos do Triássico sul-rio-grandense (Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; Meso/Neotriássico);

(2) comparar, quando possível, os esqueletos pós-cranianos dos dois espécimes estudados entre si;

(3) comparar os espécimes com outros cinodontes não-mamalianos para os quais elementos do esqueleto pós-craniano sejam conhecidos;

(4) sugerir afinidades taxonômicas para os espécimes em questão;

(5) efetuar uma modelagem biomecânica básica para a postura e tipo de locomoção prováveis dos espécimes;

(6) avaliar qual a validade da utilização de caracteres pós-cranianos na proposição de hipóteses filogenéticas e como isto interferiria nas hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres sincranianos e dentários.

3. MATERIAL E MÉTODO

3.1. MATERIAL

Os materiais pós-cranianos a serem aqui descritos estão tombados sob os números UFRGS PV-0146-T (Universidade Federal do Rio Grande do Sul – Paleontologia de Vertebrados – Triássico) e UFRGS PV-0715-T. O espécime UFRGS PV-0146-T consiste em restos pós-cranianos associados ao sincrânio de um cinodonte, provavelmente um chiniquodontídeo, coletado nos arredores da cidade de Candelária, RS, Brasil (FIG.4), no afloramento Sanga Paschoal (coordenadas UTMx 3224120 e UTM_y 66996797). Entre estes restos, há vinte e três vértebras pré-sacrais e quatro sacrais, ossos da cintura pélvica articulados à coluna, um fêmur, ossos mesopodiais e metapodiais e fragmentos de costelas. As vértebras encontram-se articuladas entre si e com o ramo direito da cintura pélvica; a região acetabular esquerda, o fêmur e os ossos

meso- e metapodiais estão desarticulados. Alguns fragmentos de costelas estão associados às vértebras correspondentes, embora a imensa maioria esteja desarticulada.

O espécime UFRGS PV-0715-T consiste em um sincrânio e dezoito vértebras pré-sacrais (as três primeiras e as quinze mais posteriores), seis vértebras sacrais, seis vértebras caudais, ossos da cintura pélvica, rádio e ulna direitos e em fragmentos de costelas de um cinodonte traversodontídeo, muito similar a *Exaeretodon*, coletado na cidade de Agudo, RS, Brasil (FIG.4), no afloramento do Açude (ou Sítio Janter, coordenadas UTMx 2781550 e UTM_y 67174550). As vértebras pré-sacrais mais anteriores estão articuladas entre si e encontravam-se associadas à região occipital do crânio. As demais vértebras pré-sacrais e as sacrais estão articuladas; o ramo esquerdo da cintura pélvica está associado à região sacral da coluna; o rádio e a ulna direitos estão aderidos, através de concreções, à face dorsal das vértebras sacrais mais posteriores. O ramo direito da cintura pélvica está desarticulado de sua posição anatômica normal. As vértebras caudais estão dispostas em um grupo com três elementos articulados, outro com dois e, por fim, um elemento está isolado. Um ílio direito, morfologicamente similar ao acima citado, mas de dimensões menores também foi coletado e pode pertencer a um indivíduo mais jovem do mesmo táxon. No mesmo bloco de onde os ossos acima citados foram retirados, foram achados dentes isolados de traversodontídeos, um fêmur de arcossauro e outros fragmentos que fogem ao escopo deste trabalho.

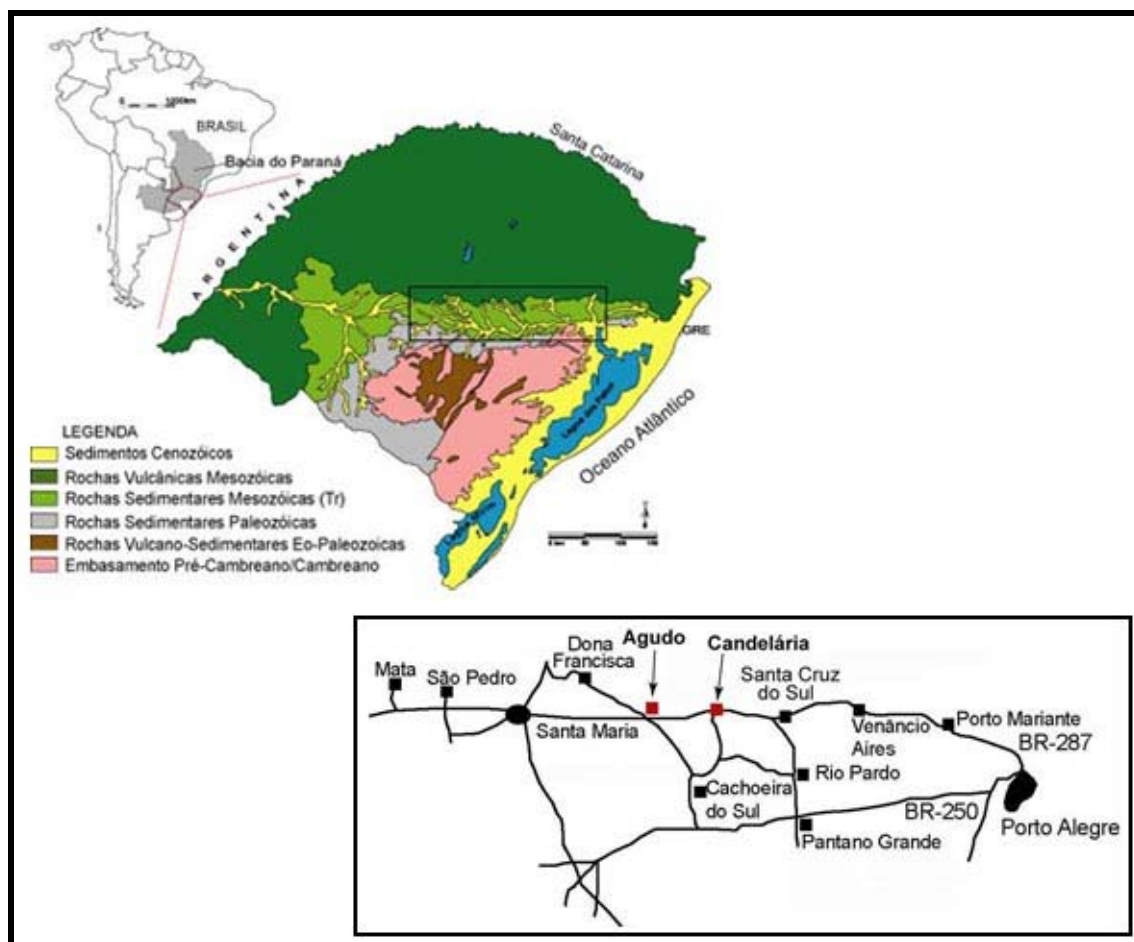


Figura 4 – Localização das cidades de Candelária e Agudo, RS, onde foram coletados os espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T, respectivamente.

Os níveis de onde foram recuperados os espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T são caracterizados pelos típicos pelitos avermelhados e maciços da Formação Santa Maria.

O holótipo de *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena et Dornelles, 2002 [MCP 1522 PV (Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS – Paleontologia de Vertebrados)] também foi analisado, pois tem preservadas as duas metades do arco neural do atlas, além do pró-atlas e de fragmentos de vértebras cervicais mais posteriores.

3.2. MÉTODO

O espécime UFRGS PV-0715-T foi coletado mediante a confecção de um bloco envolto por bandagens embebidas em gesso, para impedir a fragmentação da rocha durante seu transporte até o local de preparação. Após a retirada do gesso, no Laboratório de Paleovertebrados do IG/UFRGS, efetuou-se a remoção da matriz rochosa com auxílio de instrumentos pontiagudos e água e álcool etílico 90°GL, visando desagregar o sedimento. O sedimento mais compacto e mais firmemente aderido aos fósseis foi retirado com o auxílio de martelotes pneumáticos. O espécime UFRGS PV-0146-T, coletado em 1971, encontrava-se previamente preparado e a metodologia de coleta e preparação, bem como maiores detalhes tafonômicos, não puderam ser aferidos.

Os fósseis foram fotografados com uma máquina digital (Canon[®] PowerShot A310, com resolução máxima de 3,2Megapixels); as fotografias foram editadas no *software* Adobe[®] Photoshop[®] 7.0. As ilustrações foram efetuadas com uma caneta TRIDENT[®] 0,3mm e nanquim TRIDENT[®] “Super Profissional” sobre papel vegetal SCHOELLERSHAMMER[®], formato A4 e gramatura 60/65 g/m². Foi utilizada uma técnica mista de pontilhismo e pena inglesa (COINEAU, 1987; ZWEIFEL, 1990). As medidas dos ossos foram tomadas utilizando-se paquímetro Mitutoyo[®] com precisão de 0,02mm. A FIG. 5 mostra quais as dimensões tomadas para as vértebras.

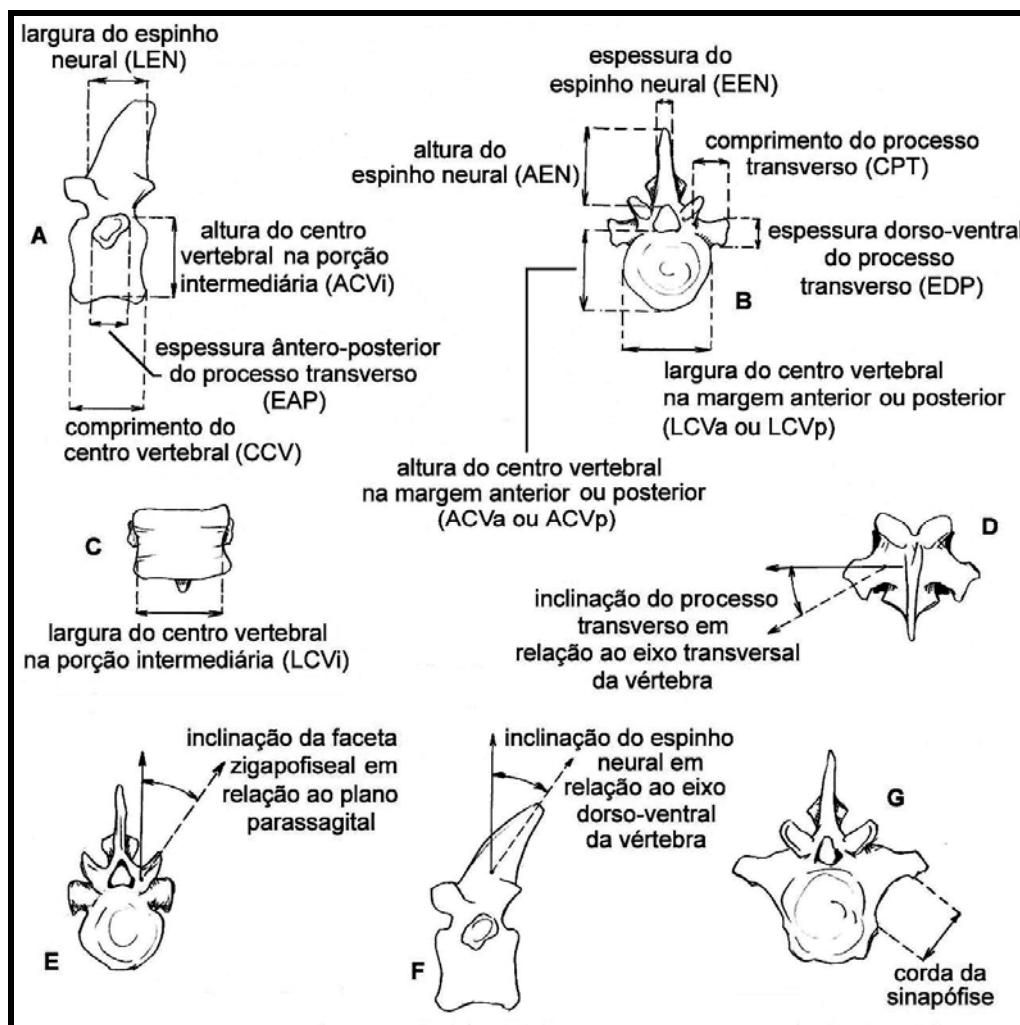


Figura 5 – Medidas tomadas na descrição das vértebras dos espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T. A e F – vértebra em norma lateral; B, E e G – vértebras em norma anterior; C – vértebra em norma ventral; D – vértebra em norma dorsal.

4. TAFONOMIA

Muitas vezes, a ação dos processos bioestratinômicos e diagenéticos promove alterações na forma e tamanho dos fósseis. Segundo Holz e Schultz (1998) alterações morfológicas provocadas pela diagênese são bastante comuns nos restos ósseos de tetrápodes da Formação Santa Maria. Assim, por vezes, será necessário, durante a descrição do material, um cuidado maior na avaliação das características observadas para que feições tafonômicas não sejam interpretadas como aspectos anatômicos verdadeiros.

Algumas alterações diagenéticas podem ser vistas no espécime UFRGS PV-0146-T que mostra uma preservação não muito boa, com alguns ossos apresentando sinais de “inchaço” [ação da “calcita deslocadora” (HOLZ; SCHULTZ, 1998)]. O espécime UFRGS PV-0715-T está melhor preservado, com os elementos ósseos mais próximos ao que deveria ser a condição original, mas algumas de suas peças estão deslocadas da posição original (como os arcos neurais da maior parte da série vertebral truncal).

Além disso, outras inferências tafonômicas podem ser feitas a partir da análise do grau de articulação do espécime UFRGS PV-0715-T. A presença de um grande segmento da coluna vertebral ainda articulado permite supor que o tempo entre morte e soterramento não foi muito grande, sendo, porém, suficiente para que alguns elementos se desarticulassem do restante do esqueleto e não fossem preservados (como o segmento contendo as vértebras cervicais mais posteriores e truncais anteriores, a maior parte das vértebras caudais e a quase totalidade dos ossos dos membros e costelas). Não há nos ossos deste cinodonte evidências de transporte, o que é corroborado pela associação desta carcaça semi-articulada a elementos com capacidade de transportabilidade bastante distintos, como dentes isolados e ossos longos, como um fêmur de arcossauro. O fato de terem sido coletados, no mesmo bloco de rocha, elementos tão distintos quanto à capacidade de serem transportados sugere que a formação desta tafocenose não foi regida por um fluxo hidráulico. Além disso, todos os ossos estão envoltos por matriz siltico-argilosa, indicando deposição por suspensão. A hipótese mais provável é que estes ossos, de naturezas bastante diversas, tenham sido acumulados através de processos biogênicos, como a ação de predadores e/ou carniceiros.

5. BIOESTRATIGRAFIA

Zerfass *et al.* (2003) apresentam uma descrição detalhada das unidades estratigráficas correspondentes ao Triássico do Sul do Brasil (FIG.6). Os autores dividem os pacotes rochosos que correspondem ao intervalo Ladiniano-Rético em três seqüências deposicionais, denominadas Seqüências Santa Maria 1, 2 e 3 (respectivamente, da base para o topo).

Na Seqüência Santa Maria 1 predominam os siltitos avermelhados, geralmente maciços ou finamente laminados, com indícios de exposição subaérea e níveis concrecionários de composição carbonática, em uma Fácies de Sedimentos Finos de Planície de Inundação (MACHADO, 2004; RUBERT; SCHULTZ, 2004). Nesta fácies são coletados os fósseis que caracterizam a Cenozona de Therapsida, com o predomínio dos dicinodontes, seguidos por cinodontes, arcossauromorfos (dinossauros, rauissuquídeos e rincossauros, embora estes sejam extremamente raros, tendo sido coletado apenas um espécime) e procolofonídeos (BARBERENA, 1977; MACHADO, 2004). Entre os cinodontes, assinala-se a presença de *Chiniquodon teothonicus*, *Traversodon stahleckeri* e *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1974 (BARBERENA, 1977). O espécime UFRGS PV-0146-T (um chiniquodontídeo) foi coletado em rochas correspondentes a esta seqüência deposicional.

A Cenozona de Therapsida, segundo Zerfass *et al.* (2003), abrange todo Ladiniano. Rubert (2003) e Rubert e Schultz (2004), porém, afirmam que esta Cenozona marca o início do Ladiniano e acaba antes do final desta idade. O final do Ladiniano seria marcado, segundo estes autores, por uma assembléia fossilífera distinta, a qual caracteriza a Biozona de Traversodontídeos (FIG.7).

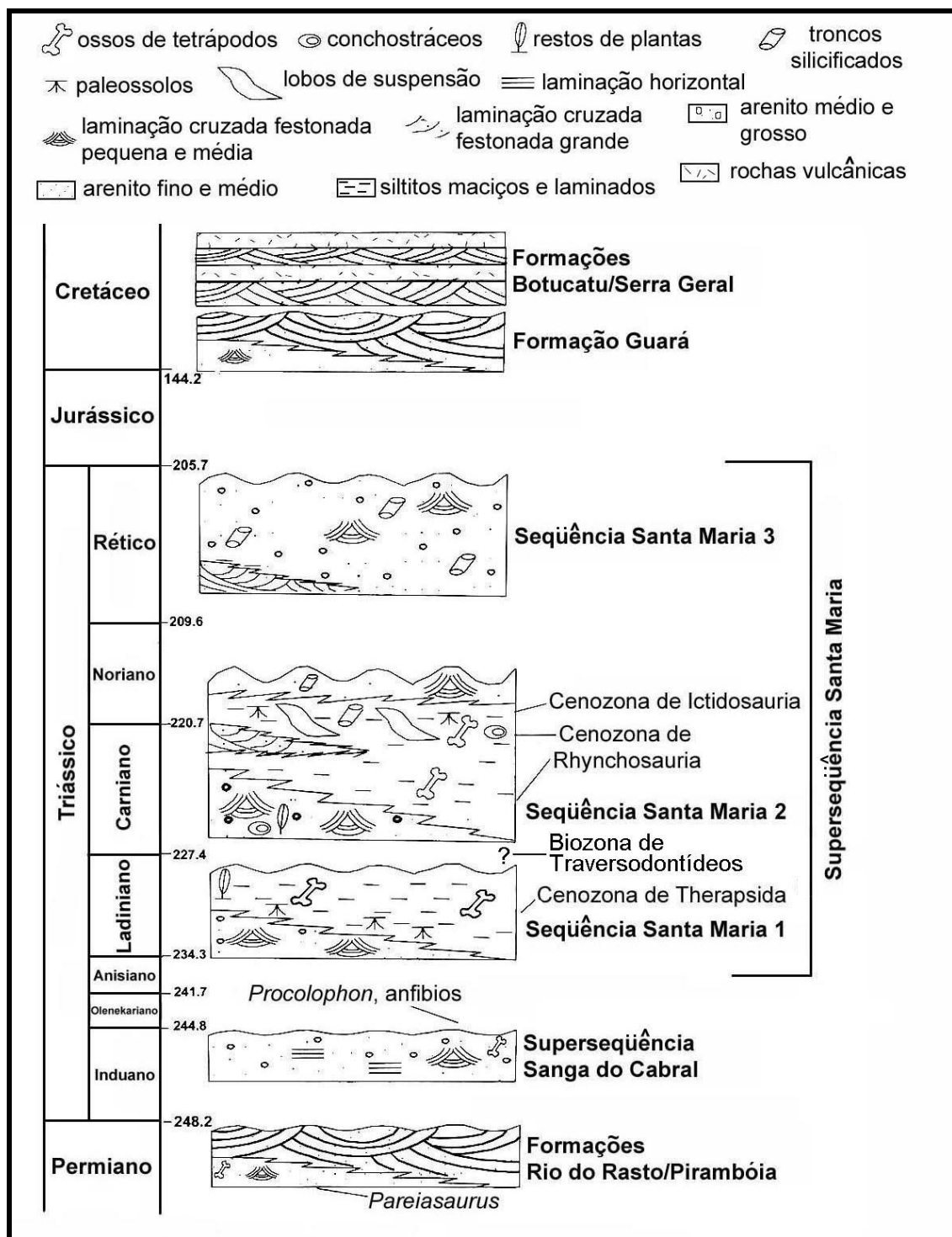


Figura 6 – Cronoestratigrafia das unidades triássicas do Sul do Brasil. Modificado de Zerfass *et al.* (2003).

Em um contexto geográfico mais amplo, é possível correlacionar a Cenozona de Therapsida com a Formação Los Chañares e com a porção inferior da Formação Los Rastros, na Argentina (RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004) (FIG.5), onde também ocorre uma associação faunística semelhante à observada no

Brasil. Lá se encontram dicinodontes semelhantes aos encontrados no Brasil (*Dinodontosaurus* Huene, 1935) (BONAPARTE, 1969) e os cinodontes *Massetognathus* (ABDALA; GIANNINI, 2000; BONAPARTE, 1969; JENKINS, 1970b; ROMER, 1967) e *Chiniquodon* (ROMER, 1969b; ROMER; LEWIS, 1973). Assim, é possível atribuir à Cenozona de Therapsida, na Formação Santa Maria, uma idade Eo- a Mesochañarens (FIG.5) (MACHADO, 2004; RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004)

O outro espécime tratado nesta dissertação, UFRGS PV-0715-T (um traversodontídeo) foi recuperado da Seqüência Santa Maria 2. A litofácies ali predominante é caracterizada também pela presença de siltitos avermelhados, maciços a finamente laminados (similares aos da Cenozona de Therapsida), e, por vezes, com a inclusão de estruturas arenosas (ZERFASS *et al.*, 2003). Nesta seqüência é possível caracterizar a Cenozona de Rhynchosauria (RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004) (FIG.6).

A Cenozona de Rhynchosauria apresenta mais de noventa por cento de seus fósseis representados por rincossauros. Em menor abundância, são coletados cinodontes e arcossauros (rauisuquídeos e dinossauros) (MACHADO, 2004). Os cinodontes recolhidos nesta cenozona foram *Therioherpeton*, *Prozostrodon* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001) e *Exaeretodon* (DORNELLES, 1999).

À Cenozona de Rhynchosauria pode-se atribuir uma idade Neoladiniana a Carniana (RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004; ZERFASS *et al.*, 2003) (FIG.5) e sua cronocorrelação com a Argentina mostra corresponde à porção superior da Formação Los Rastros e à Formação Ischigualasto [onde ocorrem *Exaeretodon* e rincossauros (BONAPARTE, 1969)], com idade Neochañarens a Ischigualastense (MACHADO, 2004; RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004) (FIG.7).

PERÍODO	IDADE RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		CENOZONAS	LITOESTRATIGRAFIA		SEQUÊNCIA DEPOSITACIONAL
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL
RÉTICO						MATA	III
NORIANO	COLORADENSE	LA ESQUINA			LOS COLORADOS		
			BOTUCARAI	CENOZONA DE ICTIOSAURIA		CATURRITA	
CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	ALEMOA	RHYNCHOSAURIA	ISCHIGUALASTO		II
LADINIANO	CHAÑARENSE			Biozona de Traversodontídeos	LOS RASTROS	SANTA MARIA	
		LOS CHAÑARES	CHINIQUÁ ----- PINHEIROS	THERAPSIDA	LOS CHAÑARES		

Figura 7 – Relações estratigráficas da Formação Santa Maria (RUBERT, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004).

6. O PÓS-CRÂNIO DO ESPÉCIME UFRGS PV-0146-T

6.1. ESQUELETO AXIAL

A coluna vertebral dos “répteis” e dos sinápsidos não-cinodontes mostra poucas modificações regionais, com exceção do atlas e das vértebras sacrais; fora isso, as vértebras são semelhantes, com centros massivos, espinhos neurais grandes, verticalizados e paralelos, processos transversos curtos e zigapófises orientadas de modo a favorecer movimentos látero-laterais da coluna (LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965).

A coluna vertebral dos cinodontes difere deste padrão mais primitivo na estrutura das vértebras, em sua divisão mais precisa em regiões e na configuração

distinta de certas regiões, como observado nas modificações mais intensas na articulação atlanto-occipital e no sacro. Ocorre também uma redução das costelas mais posteriores e mudanças na região esternal, possivelmente associadas à atividade locomotora (LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965).

Devido ao aperfeiçoamento das funções locomotora e respiratória, os diversos grupos de vértebras se especializam e atingem a divisão “mamaliana” clássica da coluna, com vértebras cervicais, torácicas, lombares, sacrais e caudais. Aparentemente, isto ocorre anteriormente ao surgimento dos mamíferos, embora o momento em que esta condição se estabelece ainda é controverso, já que as vértebras passam gradualmente de um tipo para outro e, assim, as divisões anatômicas não coincidem necessariamente com as funcionais (LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965).

O espécime UFRGS PV-0146-T não foge ao citado acima; as vértebras apresentam relativamente pouca diferenciação regional, levemente mais acentuada que a observada nos saurópsidos e em grau menor do que a condição atingida pelos cinodontes mais derivados, representando a condição mais comum entre os cinodontes não-mamalianos.

6.1.1. COLUNA VERTEBRAL

Nesta descrição, assume-se que o espécime UFRGS PV-0146-T tenha vinte e sete vértebras pré-sacrais, o que é uma condição tida como freqüente entre os cinodontes não-mamalianos (ROMER, 1956; ROMER; LEWIS, 1973). Seguindo, então, esta contagem vertebral, estão preservadas as vértebras pré-sacrais cinco até vinte e sete, além de quatro vértebras sacrais. As dimensões vertebrais estão expostas no ANEXO A.

Estão articulados às vértebras muitos fragmentos de costelas e o ramo direito da cintura pélvica.

6.1.1.1. VÉRTEBRAS CERVICAIS

Assume-se aqui a presença de sete vértebras cervicais para os cinodontes não-mamalianos, a condição mais comum nos terápsidos (ROMER, 1956). Assim, o espécime UFRGS PV-0715-T tem preservadas as três últimas vértebras cervicais (pré-sacrais cinco a sete). O estabelecimento do número de vértebras cervicais é, entretanto, relativamente subjetivo e este número pode variar entre os diversos táxons, assim, adota-se neste trabalho a terminologia “vértebra pré-sacral”, mesmo para as vértebras que podem ser consideradas cervicais, por ser este um termo anatomicamente mais “estável”.

A **vértebra pré-sacral cinco** (PS5) (FIG.8) tem um centro vertebral de secção transversal oval, com um eixo maior orientado horizontalmente, e bordos anterior e posterior elevados em relação à região intermediária a eles. Na sua face anterior observa-se uma fossa notocordal. A **vértebra pré-sacral seis** (PS6) (FIG.8) tem o centro vertebral similar ao da PS5, elevado em seus bordos e constringido entre eles. Em sua face ventral há duas quilhas longitudinais e no extremo médio-ventral anterior uma suave elevação, que talvez possa representar o local de inserção do intercentro correspondente. Os processos transversos são facilmente observáveis em norma dorsal; são curtos e robustos e voltados levemente para trás, em um ângulo de cerca de 25° em relação ao eixo transversal da vértebra. O espinho neural tem seu ápice fraturado. As pré-zigapófises são visíveis em ambos os lados da vértebra, mas sua

orientação dorso-medial pode ser fruto de distorções tafonômicas. A pós-zigapófise direita tem sua faceta articular orientada látero-ventralmente.

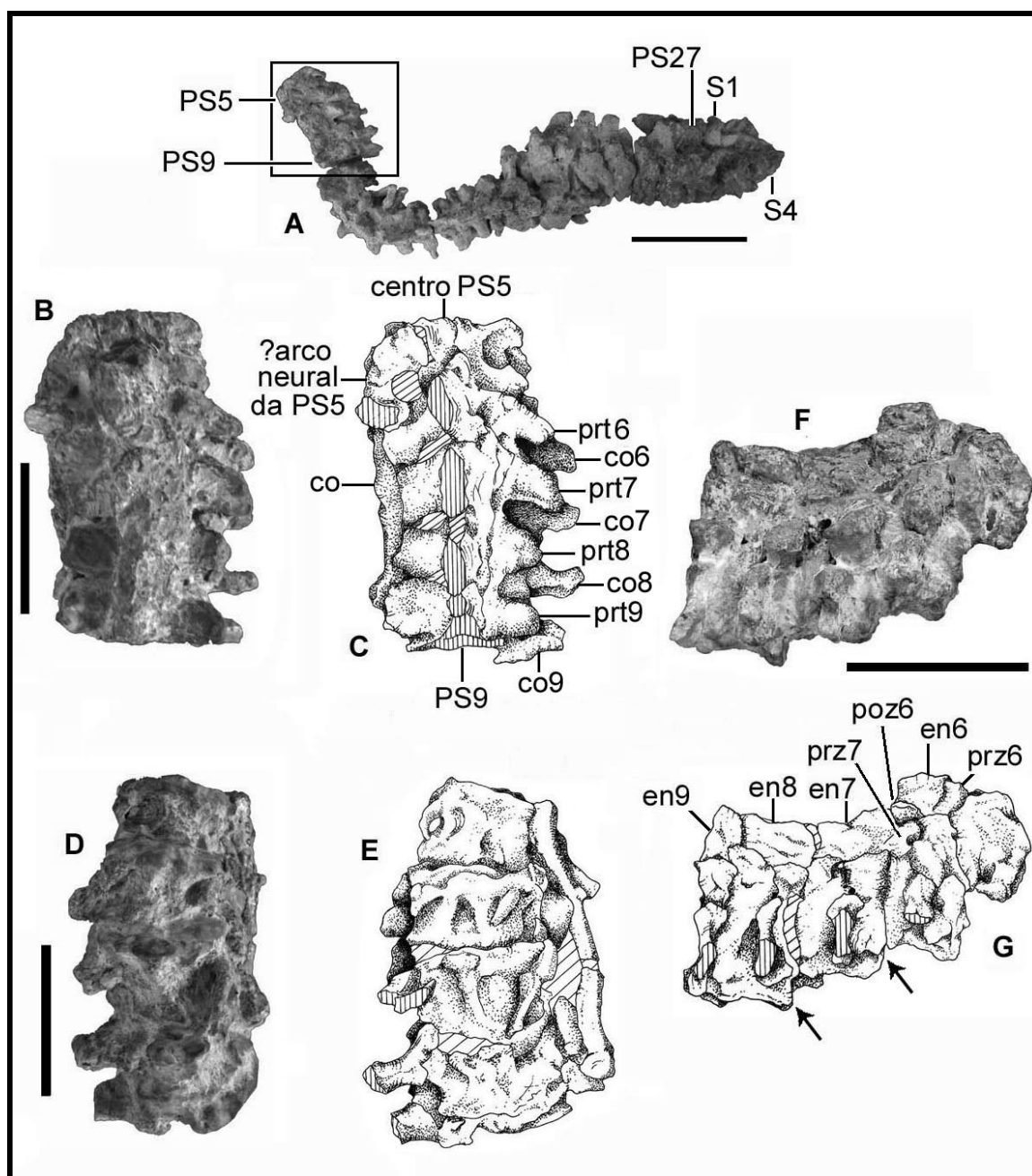


Figura 8 – UFRGS PV-0146-T. Vértex pré-sacrais cinco a nove (metade anterior). A – PS5 a PS27 e S1 a S4, em norma dorsal, destacando o segmento PS5-PS9; B e C – PS5 a PS9 em norma dorsal; D e E – o mesmo que B, em norma ventral; F e G – o mesmo que em B, em norma lateral direita. Escala = 5cm (B-G) e 10cm (A). As setas em G indicam o provável local de inserção do intercentro correspondente a cada vértebra. Linhas paralelas verticais indicam fraturas e linhas paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. Abreviaturas no ANEXO C.

A **vértebra pré-sacral sete** (PS7) (FIG.8) tem o centro vertebral parecido com o da vértebra anterior. Sua face ventral tem uma quilha longitudinal simples e a mesma elevação vistas na PS6, embora esta seja mais acentuada. Os processos transversos são bem desenvolvidos, com orientação semelhante aos da PS6. O espinho neural tem o ápice fraturado. A pré-zigapófise aparenta ter uma superfície articular voltada dorsal e, levemente, medialmente e a pós-zigapófise tem a faceta articular orientada ventralmente. Pré- e pós-zigapófises estão alinhadas em um plano quase horizontal.

6.1.1.2. VÉRTEBRAS DO TRONCO OU TRUNCAIS

Para os cinodontes não-mamalianos, a distinção entre vértebras torácicas e lombares é realizada segundo a morfologia das costelas a elas associadas. Muitos táxons têm costelas especializadas (como *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, entre outros), com placas costais, e as vértebras são consideradas torácicas quando a costela correspondente tem sua diáfise se estendendo além da placa costal e lombares quando a placa é o elemento mais distal da costela (BONAPARTE, 1970; BRINK, 1955, 1958; BROOM, 1914; COLBERT; KITCHING, 1977; GOW; GRINE, 1979; HUENE, 1942; ROMER, 1956; JENKINS, 1970b, 1971; KARDONG, 1995; KEMP, 1980). Como o espécime UFRGS PV-0146-T possui costelas sem tais especializações, não é possível dividir as vértebras de seu tronco em regiões torácica e lombar. Assim, as vértebras pré-sacral oito até vinte e sete podem ser chamadas de vértebras do tronco ou truncais. Novamente, como no caso das vértebras cervicais, a contagem do número de vértebras truncais pode ser tendenciada pela subjetividade adotada na definição dos diferentes tipos vertebrais e adota-se neste trabalho a denominação “vértebra pré-sacral”.

A **vértebra pré-sacral oito** (PS8) (FIG.8) tem um centro parecido com o da PS7. Um aspecto bastante evidente é a elevação médio-ventral no bordo anterior do centro vertebral, remetendo novamente à idéia de que ali pudesse se inserir o intercentro correspondente. As quilhas longitudinais ventrais, entretanto, já não são muito evidentes. Os processos transversos são mais curtos que na vértebra anterior e são quase perpendiculares ao centro. O espinho neural tem o ápice fraturado. A pré-zigapófise é orientada dorsalmente. A **vértebra pré-sacral nove** (PS9) (FIG.8-9) tem o centro com secção transversal com a forma aproximada de um triângulo invertido. Os processos transversos são semelhantes aos da PS8 e praticamente perpendiculares à vértebra. O espinho neural tem a região apical fraturada.

A **vértebra pré-sacral dez** (PS10) (FIG.9) tem o centro vertebral semelhante aos já descritos. Os processos transversos são curtos. O espinho neural aparenta estar completo. A **vértebra pré-sacral onze** (PS11) (FIG.9) tem centro semelhante aos anteriormente descritos. Os processos transversos são curtos e robustos. O espinho neural tem seu ápice ausente.

A **vértebra pré-sacral doze** (PS12) (FIG.9) tem um centro similar ao das vértebras já descritas. Os processos transversos são robustos e a superfície lateral do processo transversal esquerdo mostra continuidade com a superfície lateral do centro vertebral, formando uma área articular que pode ser considerada uma sinapófise, com morfologia similar à da estrutura descrita por Kemp (1980) em *Luangwa* Brink, 1963, onde uma fina lâmina parte do processo transversal, ântero-ventralmente, criando a aparência de uma aba, em norma anterior, característica dos cinodontes mais primitivos. Este autor, entretanto, não considera que *Luangwa* tenha sinapófises nas vértebras desta região do tronco. A sinapófise, no espécime UFRGS PV-0146-T é arqueada, com o eixo longo orientado dorso-ventralmente e uma corda de cerca de 21mm. O espinho neural

tem seu ápice fraturado e é mais espesso posteriormente. A pós-zigapófise esquerda é voltada mais ventral que lateralmente.

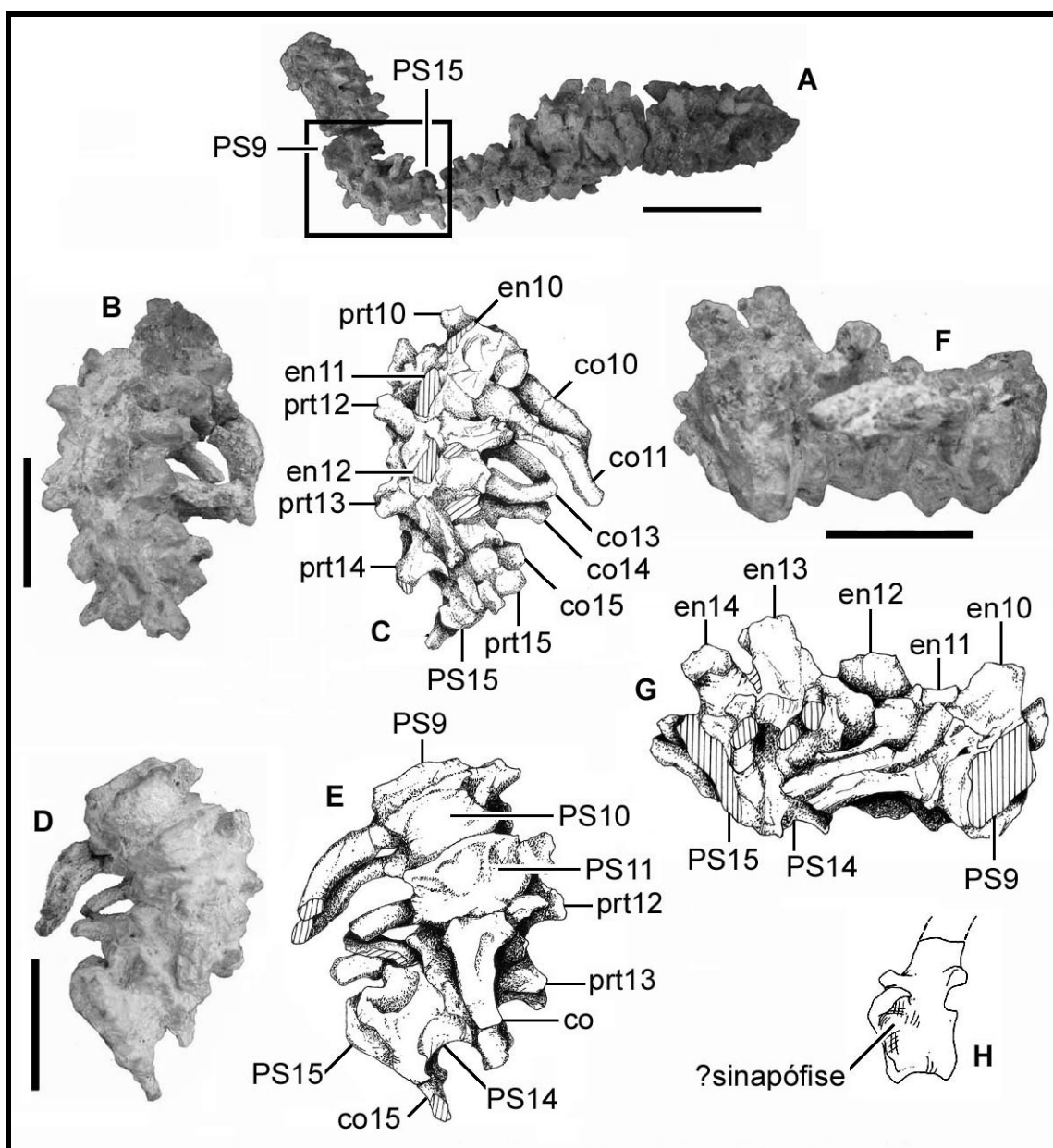


Figura 9 – UFRGS PV-0146-T. Vértex pré-sacrais nove (metade posterior) a quinze (metade anterior). A – PS5 a PS27 e S1 a S4, em norma dorsal, destacando o segmento PS9-PS15; B e C – PS9 a PS15 em norma dorsal; D e E – o mesmo que B, em norma ventral; F e G – o mesmo que em B, em norma lateral direita; H – reconstrução da PS12 em norma lateral esquerda. Escala = 5cm (B-G) e 10cm (A), H não está em escala. Linhas paralelas verticais indicam fraturas e linhas paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. Abreviaturas no ANEXO C.

A **vértebra pré-sacral treze (PS13)** (FIG.9) tem um centro semelhante aos anteriores. Os processos transversos são curtos e robustos. O espinho neural está

completo e é inclinado para trás, em um ângulo de cerca de 25-30° em relação ao plano vertical. A **vértebra pré-sacral quatorze** (PS14) (FIG.9) mostra uma compressão ântero-posterior que deixa os bordos do centro vertebral muito elevados em relação à porção intermediária da vértebra. Os processos transversos são curtos e robustos. O espinho neural é inclinado para trás, com uma angulação semelhante à observada na PS13, e tem o ápice fraturado.

A **vértebra pré-sacral quinze** (PS15) (FIG.9-10) está fraturada transversalmente e a secção resultante tem contorno ovalado. Os processos transversos são robustos e encurtados. O espinho neural parece estar completo. A **vértebra pré-sacral dezesseis** (PS16) (FIG.10) tem o centro com morfologia similar aos demais. Os processos transversos são curtos. O espinho neural está completo e é levemente inclinado para trás.

O centro da **vértebra pré-sacral dezessete** (PS17) (FIG.10) parece estar mais alto que o natural devido a deformações diagenéticas. No bordo posterior do centro, látero-ventralmente, no lado direito, há um entalhe para o capítulo da costela seguinte. Os processos transversos são similares aos da vértebra anterior. No lado direito da vértebra é possível observar uma área contínua para a articulação da costela e que consistiria, assim, em uma sinapófise. A corda desta sinapófise é cerca de 15,5mm. O espinho neural está completo e é inclinado para trás. A **vértebra pré-sacral dezoito** (PS18) (FIG.10) tem um centro parecido com os anteriores. Os processos transversos são semelhantes aos da PS17. O espinho neural é inclinado para trás.

O centro da **vértebra pré-sacral dezenove** (PS19) (FIG.10) mostra nitidamente os entalhes parapofiseais para o encaixe das costelas. O entalhe anterior, para a costela correspondente à própria vértebra, está em um nível pouco abaixo do processo transversal e o posterior, para a costela da vértebra seguinte, pouco abaixo de

onde, provavelmente, seria o nível do assoalho do canal neural. Os processos transversos são mais curtos que nas vértebras precedentes. As pré-zigapófises são bastante evidentes e orientadas medialmente. As pós-zigapófises são voltadas lateralmente. O espinho neural está fraturado próximo à base.

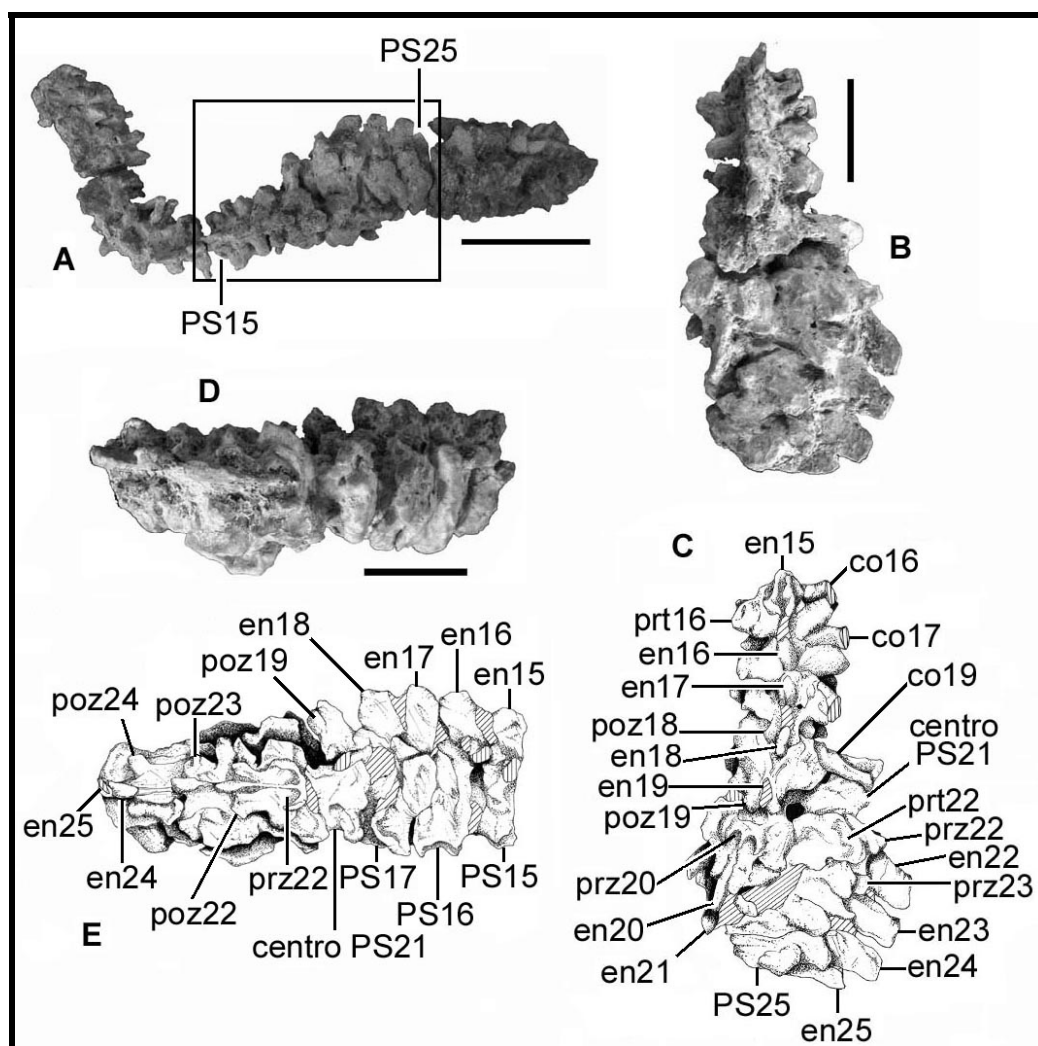


Figura 10 – UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais quinze (metade posterior) a vinte e cinco (metade anterior). A – PS5 a PS27 e S1 a S4, em norma dorsal, destacando o segmento PS15-PS25; B e C – PS15 a arco neural da PS21 em norma dorsal e centro da PS21 a PS25 em norma lateral esquerda; D e E – PS15 a arco neural da PS21 em norma lateral direita e centro da PS21 a PS25 em norma dorsal. Escala = 5cm (B-E) e 10cm (A). Linhas paralelas verticais indicam fraturas e linhas paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. Abreviaturas no ANEXO C.

A vértebra pré-sacral vinte (PS20) (FIG.10) mostra em seus bordos anterior e posterior esquerdos os entalhes para a articulação das costelas da PS20 e da vértebra pré-sacral vinte e um, respectivamente. Os processos transversos são ainda

mais curtos do que na vértebra anterior. O espinho neural está, aparentemente, completo. As pré-zigapófises são medialmente orientadas e as pós-zigapófises são voltadas lateralmente.

A **vértebra pré-sacral vinte e um** (PS21) (FIG.10) tem arco neural e centro vertebral separados, não sendo possível observar o local onde ocorreu a quebra (ou desarticulação) entre estes elementos. Na face anterior do centro observa-se a fossa notocordal, próxima ao seu bordo superior. A pré-zigapófise esquerda é orientada medialmente. A pós-zigapófise da PS21 tem a sua superfície articular voltada látero-ventralmente. O espinho neural tem seu ápice fraturado.

A **vértebra pré-sacral vinte e dois** (PS22) (FIG.10) tem um centro que não difere dos demais já descritos. Os processos transversos são mais curtos e mais espessos ântero-posteriormente que nas vértebras anteriores. O espinho neural está completo e surge na porção mais posterior do arco neural; é inclinado posteriormente, formando um ângulo de 40°-45° em relação à vertical. O ápice do espinho neural tem uma secção em “gota”, sendo mais espesso posteriormente. Esta vértebra é uma das melhores para a observação da posição e orientação das zigapófises; as pré-zigapófises são voltadas dorso-medialmente e as pós-zigapófises látero-ventralmente. Elas podem ser alinhadas em um plano aproximadamente horizontal.

O centro da **vértebra pré-sacral vinte e três** (PS23) (FIG.10) é semelhante aos anteriores. Os processos transversos são curtos, porém mais robustos que nas vértebras precedentes. O espinho neural, aparentemente, está completo e é menos inclinado para trás do que o da vértebra anterior. A pré-zigapófise mostra uma orientação medial. O centro da **vértebra pré-sacral vinte e quatro** (PS24) (FIG.10) mostra-se comprimido ântero-posteriormente, em especial em sua metade esquerda. Os processos transversos são bastante curtos. A pré-zigapófise tem sua superfície articular

voltada medialmente. A pós-zigapófise é orientada látero-ventralmente. A disposição das zigapófises ainda é semelhante à observada nas vértebras anteriores. O espinho neural está completo e é menos inclinado posteriormente que nas vértebras imediatamente anteriores.

O centro da **vértebra pré-sacral vinte e cinco** (PS25) (FIG.10-11) tem secção subcircular. O processo transversal esquerdo é curto. A pré-zigapófise mostra uma orientação dorso-medial. A pós-zigapófise tem sua faceta articular látero-ventralmente orientada. O espinho neural aparenta estar completo, sendo mais afilado posteriormente. A **vértebra pré-sacral vinte e seis** (PS26) (FIG.11) tem um centro similar ao da PS25. Os processos transversos são bastante curtos; o esquerdo tem uma diapófise côncava e lateralmente orientada. O espinho neural está completo e é verticalmente orientado, sendo pouco mais delgado anteriormente. A pré-zigapófise é medialmente orientada e a pós-zigapófise do mesmo lado se apresenta orientada mais ventral do que lateralmente.

A **vértebra pré-sacral vinte e sete** (PS27) (FIG.11) tem o centro semelhante aos já descritos. O processo transversal esquerdo permite a visualização de uma diapófise côncava. O espinho neural está completo; é bastante verticalizado e mais delgado anteriormente. A pré-zigapófise tem sua faceta articular voltada mais dorsal que medialmente, enquanto que a pós-zigapófise é orientada quase que ventralmente.

6.1.1.3. VÉRTEBRAS SACRAIS

Quatro vértebras estão associadas ao ramo direito da cintura pélvica, através de costelas distalmente expandidas. Como a quarta vértebra sacral está próxima ao extremo posterior da lâmina ilíaca, é provável que seja também a última. Para os

cinodontes não-mamalianos, quatro vértebras sacrais é um número considerado relativamente comum (BONAPARTE, 1963a; ROMER, 1956).

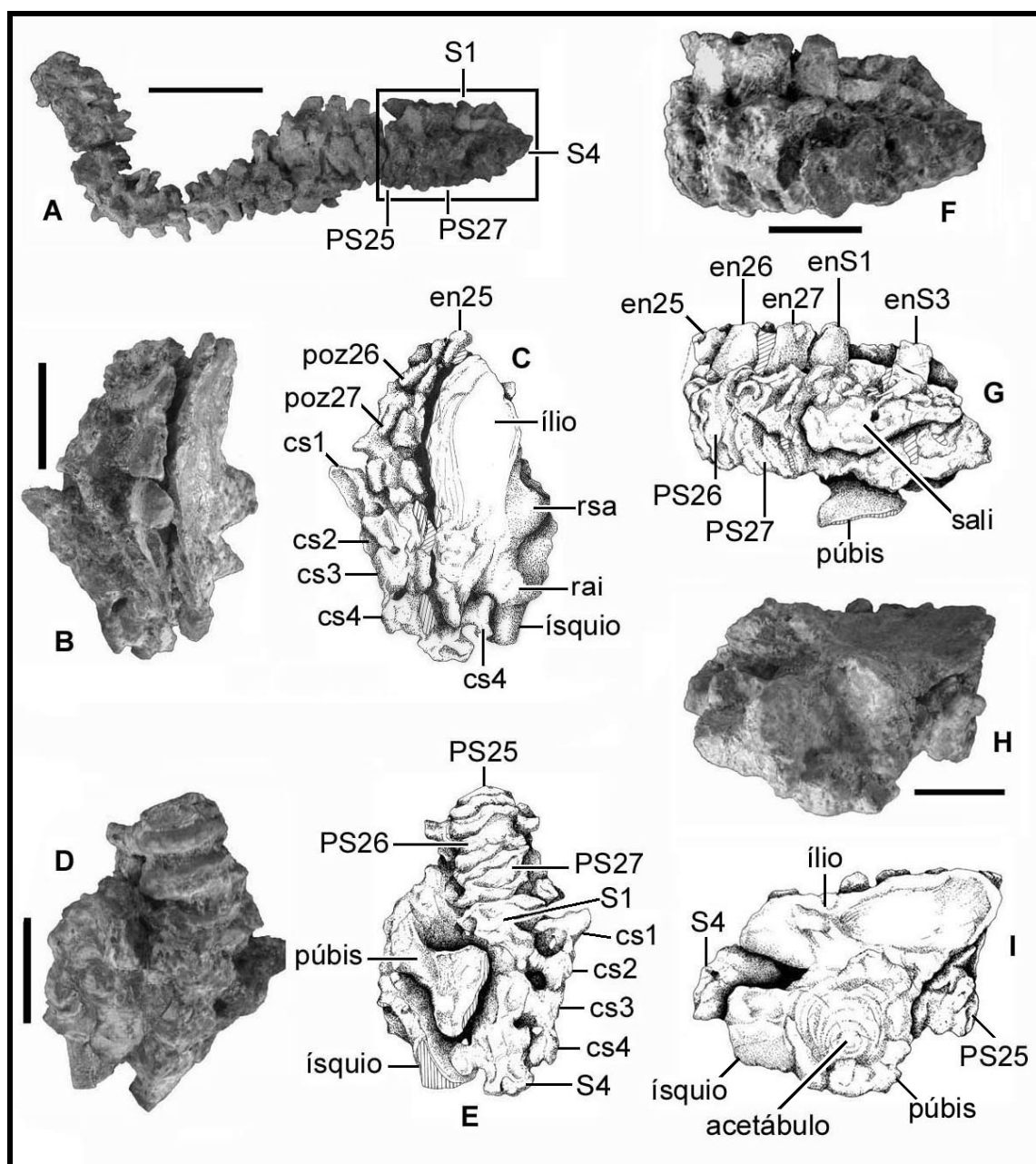


Figura 11 – UFRGS PV-0146-T. Vértebras pré-sacrais vinte e cinco (metade posterior) a vinte e sete e sacrais um a quatro. A – PS5 a PS27 e S1 a S4, em norma dorsal, destacando o segmento PS25-S4; B e C – PS25 a S4 em norma dorsal; D e E – o mesmo que B, em norma ventral; F e G – o mesmo que em B, em norma lateral esquerda; H e I – o mesmo que em B, em norma lateral direita. Escala = 5cm (B-I) e 10cm (A). Linhas paralelas verticais indicam fraturas e linhas paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. Abreviaturas no ANEXO C.

Estas vértebras têm zigapófises intimamente associadas, assim, parece ser provável que a liberdade de movimento entre elas fosse bastante restrita. Além disto,

as porções distais das costelas sacrais, as quais se unem ao flio, também mostram uma forte associação, talvez com algum grau de sinostose. Estes dois aspectos permitem afirmar com alguma segurança que a região sacral do PV-0146-T era bastante rígida.

O centro da **vértebra sacral um** (S1) (FIG.11) não difere do da PS27. O processo transversal esquerdo não pode ser visto, mas talvez esteja fusionado à costela. Pré- e pós-zigapófises estão alinhadas em um plano aproximadamente horizontal. A pós-zigapófise tem sua faceta articular orientada quase lateralmente. O espinho neural está completo, é bastante verticalizado e anteriormente afilado. A **vértebra sacral dois** (S2) (FIG.11) tem um centro vertebral similar ao da S1 e, assim como nesta, os processos transversos não são distinguíveis. A pré-zigapófise é dorso-medialmente orientada e a pós-zigapófise tem sua faceta articular voltada látero-ventralmente; estas estruturas estão situadas aproximadamente no mesmo plano horizontal. O espinho neural tem sua porção superior fraturada e, apesar disso, é possível afirmar que deveria ser bem verticalizado.

A **vértebra sacral três** (S3) (FIG.11) tem o centro parecido com o da vértebra anterior. A natureza dos processos transversos não pode ser observada. As zigapófises estão niveladas em um plano aproximadamente horizontal, sendo a pré-zigapófise voltada dorso-medialmente e a pós-zigapófise, látero-ventralmente. O espinho neural, aparentemente, está completo. A **vértebra sacral quatro** (S4) (FIG.11) tem o centro com um diâmetro pouco menor que o anterior, mas bastante similar a ele. Uma fossa notocordal pode ser vista em sua face posterior. Os processos transversos não são observáveis. A pré-zigapófise aparenta ter uma superfície articular orientada medialmente. O espinho neural está fraturado.

6.1.2. COSTELAS

As costelas preservadas no espécime UFRGS PV-0146-T são muito fragmentárias e, com exceção das que estão ainda articuladas à vértebra correspondente, a maioria delas não pôde ser associada com segurança a nenhuma vértebra (FIG.8-11).

A distinção entre costelas cervicais e truncais só foi possível quando estavam associadas às vértebras previamente assumidas como pertencentes a cada uma destas regiões. Já a distinção entre costelas torácicas e lombares não pôde sequer ser realizada, já que o principal critério para isto é a presença de expansões costais (e a relação destas com a diáfise costal) assinalada para vários cinodontes não-mamalianos (BONAPARTE, 1970; BRINK, 1955, 1958; BROOM, 1914; COLBERT; KITCHING, 1977; GOW; GRINE, 1979; HUENE, 1942; JENKINS, 1970b, 1971; KARDONG, 1995; KEMP, 1980; ROMER, 1956), a qual, como já mencionado, não foi observada no espécime em questão. Dentre as costelas do UFRGS PV-0146-T, as únicas morfológicamente distintas são as sacrais, que apresentam as diferenciações anatômicas óbvias à realização de sua função de articulação sacro-ilíaca.

As vértebras pré-sacrais seis e sete têm fragmentos costais de ambos os lados preservados. A observação da separação ou não entre capítulo e tubérculo destas costelas não foi possível. Do lado direito da PS8 e da PS9 há um fragmento bem preservado e articulado das respectivas costelas. A costela direita da PS10 tem sua porção proximal bem preservada e com uma curvatura moderadamente suave.

Os dois lados da PS11 apresentam fragmentos de costelas, com uma curvatura semelhante à costela da PS10. Parte da costela direita da PS12 está preservada e a costela esquerda, possivelmente, está aderida à face ventral das PS12-14. Nas costelas da PS8-12 tubérculo e capítulo aparentam ser indistintos.

Do lado direito da vértebra PS13 há um segmento de costela articulado, enquanto que a costela esquerda está deslocada de sua posição original, estando fixa à frente da superfície articular. A costela esquerda da PS14 está deslocada anteriormente, em relação à sua posição articular e parte da costela direita está presente. A costela direita da PS15 também mostra um deslocamento anterior em relação à sua posição articular e na costela esquerda é possível observar uma leve distinção entre capítulo e tubérculo.

A PS16 tem preservados fragmentos das costelas direita e esquerda. Embora de maneira não muito nítida, parece haver separação entre capítulo e tubérculo nestes dois fragmentos. A costela direita da PS17 está deslocada para frente, em relação à posição articular presumida. A PS18 preserva fragmentos das costelas esquerda e direita. Um fragmento da costela direita da PS19 está presente. Aderido às PS5-8, há um fragmento de costela longo e delgado, onde, aparentemente, é possível individualizar capítulo e tubérculo, o qual tem uma faceta articular ovalada. Outro fragmento de costela está aderido às PS19-24 e capítulo e tubérculo podem ser individualizados; sua curvatura sugere que seja uma costela esquerda.

A costela esquerda da S1 tem a superfície articular para o ílio aproximadamente quadrangular e orientada dorso-lateralmente, formando um ângulo de cerca de 45° em relação ao plano sagital. A costela sacral direita da S2 está mal preservada; a esquerda tem a superfície articular mais ou menos quadrangular e inclinada como a da primeira costela sacral.

A costela sacral direita da S3 está mal preservada, já a do lado esquerdo, em melhores condições, mostra uma superfície articular para o ílio mais vertical que nas costelas anteriores e com um formato aproximadamente retangular. A costela sacral direita da S4 tem sua superfície articular distal vertical e associada ao ísquio (e não ao

ílio), indicando que o ramo direito da cintura pélvica sofreu um deslocamento em sentido dorsal e, talvez, anterior. A costela esquerda da S4 tem a faceta articular distal um pouco mais delgada dorso-ventralmente.

As costelas sacrais formam uma superfície articular contínua para o ílio, a qual tem uma inclinação dorso-lateral na metade anterior e sofre uma gradual verticalização em direção à extremidade posterior; o ponto de maior altura se situa na segunda costela sacral, sendo a superfície articular levemente mais estreita dorso-ventralmente na primeira e na terceira. Entre as costelas se formam pequenos canais que interligam as superfícies ventral e dorsal desta região.

6.2. ESQUELETO APENDICULAR

6.2.1. CINTURA PÉLVICA

O ramo direito da cintura pélvica (FIG.11) está associado às costelas sacrais, deslocado para uma posição algo mais dorsal e, talvez, mais anterior do que aquela que seria sua condição normal. Assim, as costelas sacrais estão articuladas ao nível do acetábulo, ao invés de associadas à lâmina ilíaca. O acetábulo direito é aproximadamente circular e tem seu centro geométrico levemente mais dorsal que o ponto onde os três ossos pélvicos se encontram. Não é possível visualizar a fenestra obturadora, devido à não preservação das porções mais ventrais do ísquio e do púbis.

Do lado esquerdo da cintura estão preservadas apenas a região acetabular, onde é bem visível a relação sutural entre os três ossos pélvicos, e parte da placa isquiática (FIG.12). O acetábulo também se mostra quase circular e, novamente, como acontecia no ramo direito da cintura pélvica, o ponto onde os três ossos pélvicos se encontram é deslocado ventralmente em relação ao centro geométrico do acetábulo.

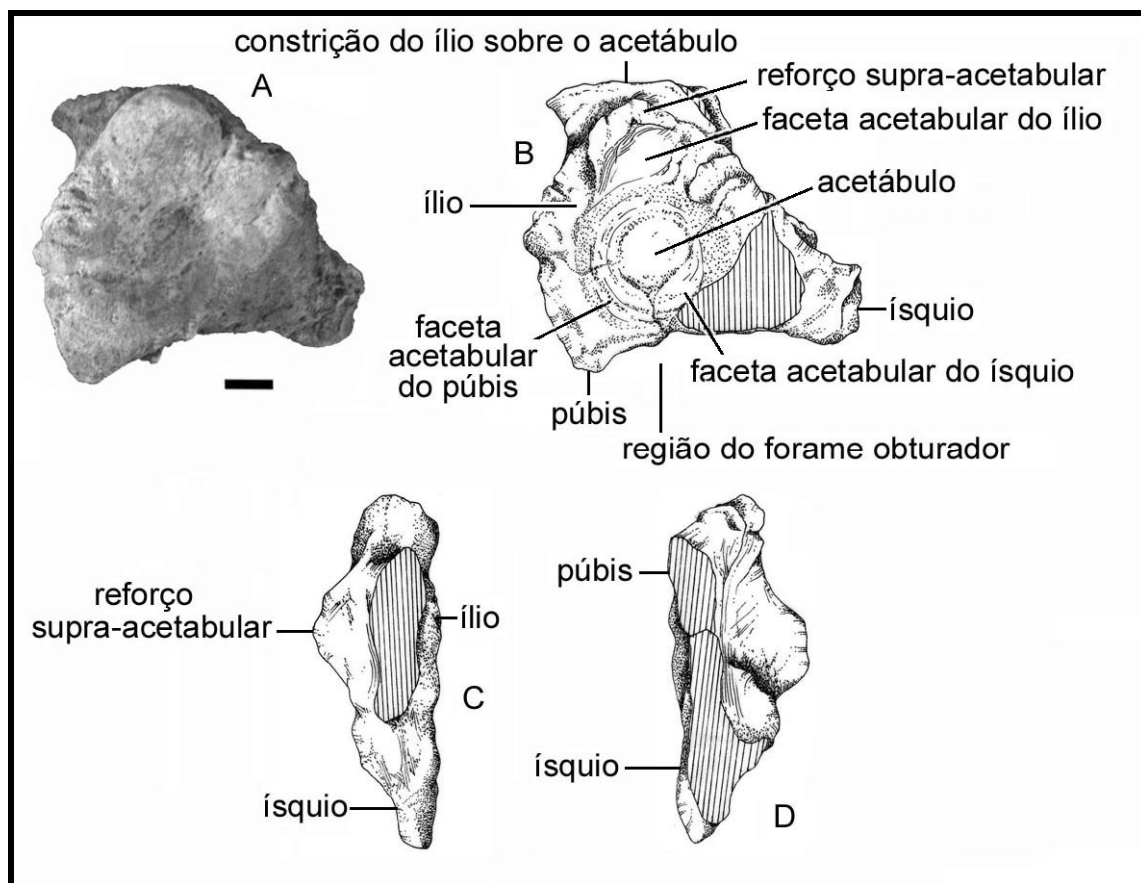


Figura 12 – UFRGS PV-0146-T. Região acetabular esquerda. A e B – norma lateral; C – norma dorsal; D – norma ventral. Escala (para A-D) = 1cm. As barras paralelas verticais representam áreas fraturadas.

6.2.1.1. ÍLIO

O ílio direito (FIG.11) está praticamente completo, exceto por pequenas fraturas na porção pré-acetabular. A lâmina ilíaca encobre a face direita do arco neural das PS26-27 e S1-4 e acompanha a curvatura da coluna nesta região (uma clara feição diagenética). A margem dorsal da lâmina é bastante delgada, sofrendo um espessamento nas extremidades anterior e posterior, mas esta última parece estar com seu volume alterado diageneticamente. A lâmina ilíaca tem 108,48mm de comprimento; se projeta 34,54mm à frente do bordo anterior do acetábulo e 24,46mm para trás do bordo posterior do acetábulo.

A constrição do ílio sobre o acetábulo tem 40,76mm de largura. A faceta acetabular do ílio é voltada quase que ventralmente. O reforço supra-acetabular é situado dorso-anteriormente ao acetábulo.

O ílio esquerdo (FIG.12) é representado somente pela sua porção acetabular e pela região dorsal ao acetábulo.

6.2.1.2. ÍSQUIO

O ísquio direito (FIG.11) não tem preservada sua porção ventral, a qual definiria, junto com o púbis, a fenestra obturadora. Seu extremo posterior apresenta uma marcada porosidade, o que poderia indicar uma projeção cartilaginosa. A faceta acetabular do ísquio é ântero-lateralmente orientada e há um reforço pós-acetabular levemente mais suave que o reforço supra-acetabular. A porção pós-acetabular do osso tem 24,98mm de comprimento e uma altura de 27,94mm logo atrás da margem posterior do acetábulo. Quando se observa a porção distal do ísquio, é possível a visualização de uma secção prismática triangular. A crista isquiática divide a superfície lateral do ísquio em duas áreas bem definidas: uma dorsal e outra mais ventralizada.

O ísquio esquerdo (FIG.12) tem preservadas a porção acetabular e parte da placa isquiática.

6.2.1.3. PÚBIS

O púbis direito (FIG.11) conserva grande parte de sua região acetabular e da placa púbica. A faceta acetabular do púbis não é tão clara quanto as do ílio e do ísquio. A porção ventral do púbis apresenta-se deslocada medialmente em relação ao restante da cintura. A porção que delimitaria ântero-ventralmente a fenestra obturadora não mostra sinais evidentes de fratura, bem como a extremidade posterior do osso, que manteria contato (seja ósseo, cartilaginoso etc.) com o processo anterior e ventral do ísquio.

O púbis esquerdo (FIG.12) tem preservadas a região acetabular e uma pequena porção ântero-ventral a ela. É possível observar que apenas a margem pósterio-ventral desta região está fraturada, enquanto que as porções anterior e ventral aparentam estarem intactas. Isto indica, como dito anteriormente, que o púbis se estendia pouco para frente e que sua porção mais desenvolvida seria a que, junto com o ísquio, delimitaria a fenestra obturadora.

6.2.2. MEMBRO PÉLVICO

6.2.2.1. FÊMUR

Não obstante o fato de que, provavelmente, o fêmur do espécime UFRGS PV-0146-T adotasse uma postura mais aduzida, próxima à condição mamaliana (um aspecto que será abordado posteriormente), a descrição que se segue será realizada considerando-se que o osso apresentasse ainda a postura primitiva, abduzida (FIG.13). Esta metodologia segue o usual na maioria das descrições de material pós-craniano dos cinodontes não-mamalianos.

O fêmur esquerdo (FIG.13) tem cerca de 140mm de comprimento. No meio de seu comprimento, onde está fraturado, tem uma largura em torno de 19mm e

altura de cerca de 20mm. Em norma proximal observa-se uma superfície contínua, com a cabeça articular mais espessa e a superfície do trocanter maior sendo mais delgada; a região que une a cabeça femoral ao trocanter maior é bastante estreitada dorso-ventralmente. Toda superfície proximal do fêmur é porosa, o que indica a provável presença de uma cobertura cartilaginosa nesta região ou então uma área de fixação muscular.

Sob norma dorsal, nota-se que a cabeça do fêmur se projeta medialmente sem, entretanto, ser observável um colo que a destaque do corpo do osso. A maior extensão ântero-posterior do osso fica na secção que abrange a cabeça e o trocanter maior. A área entre a cabeça femoral e o trocanter maior é levemente côncava. O osso mostra-se mais largo nas extremidades e se afila gradualmente em direção à metade de seu comprimento. Quando observado ventralmente, o fêmur mostra uma fossa intertrocanterica mais evidente. Ântero-lateralmente a esta concavidade, fica o trocanter menor. A fossa popliteal não é muito profunda.

Distalmente, a superfície articular dos côndilos também mostra a porosidade observada na região articular proximal. O côndilo anterior se projeta mais ventralmente que o posterior. O côndilo posterior é mais projetado lateralmente em relação ao eixo do osso do que o anterior. A superfície articular dos côndilos forma um ângulo de cerca de 45° com o eixo longo do osso. Em norma anterior observa-se a projeção ventral do côndilo anterior e a leve elevação dorsal da cabeça femoral, em relação ao corpo do fêmur. Os aspectos observados em norma posterior são observáveis nas outras normas já descritas.

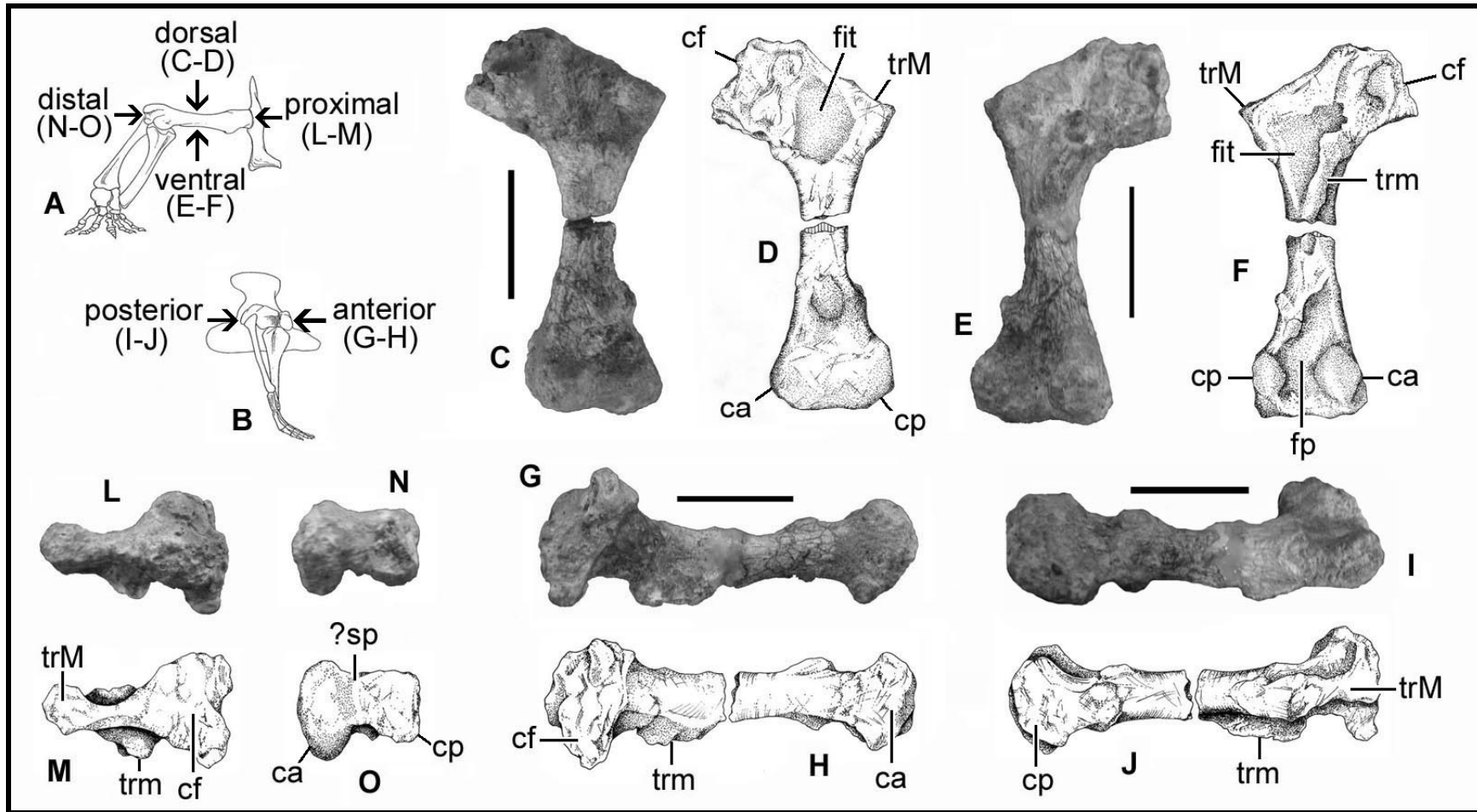


Figura 13 – UFRGS PV-0146-T. Fêmur esquerdo. A – membro pélvico de “pelicossauro” em norma anterior, mostrando as normas utilizadas na descrição do fêmur UFRGS PV-0146-T [modificado de Jenkins (1971)]; B – o mesmo que A, em norma lateral [modificado de Jenkins (1971)]; C e D – fêmur UFRGS PV-0146-T em norma dorsal; E e F – norma ventral; G e H – norma anterior; I e J – norma posterior; L e M – norma proximal; N e O – norma distal. Escala = 5cm.

6.2.3. OSSOS MESOPODIAIS

Dois ossos com uma forma oblonga foram considerados como sendo elementos carpais e/ou tarsais (FIG.14) sem, contudo, poderem ser determinados com exatidão.

6.2.4. OSSOS METAPODIAIS

Dois pequenos ossos podem representar elementos metacarpais e/ou metatarsais (FIG.14). As extremidades proximal e distal têm seu eixo mais longo perpendicularmente orientados um em relação ao outro. A mais robusta é considerada aqui como sendo a proximal e tem seu eixo maior verticalmente orientado. A extremidade distal, conseqüentemente, mais grácil tem seu eixo longo situado transversalmente. O segundo osso tratado aqui como metapodial é representado somente por sua porção proximal.

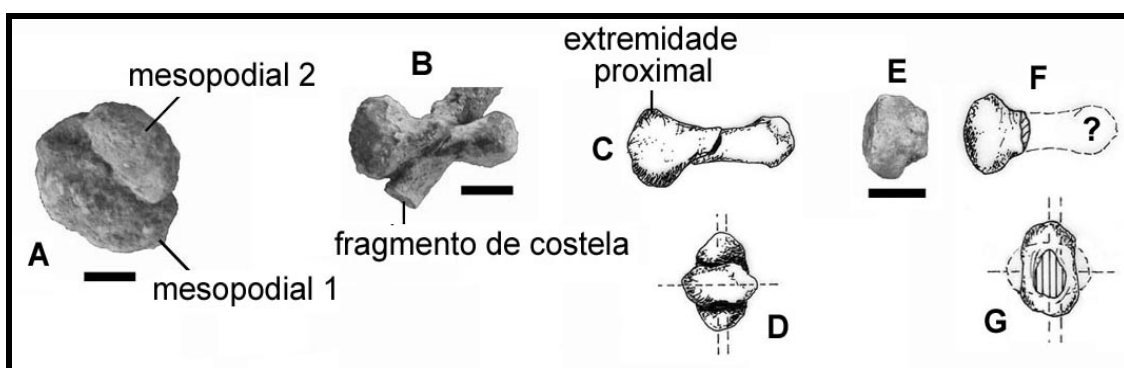


Figura 14 – UFRGS PV-0146-T. Ossos mesopodiais e metapodiais. A – mesopodiais; B e C – metapodial 1 em norma lateral; D – metapodial 1 em norma distal; E e F – metapodial 2 em norma lateral; G – metapodial 2 em norma distal. Escala = 1cm. As linhas cheias paralelas verticais representam uma área fraturada. Em D e G, a dupla linha tracejada vertical representa o eixo longo da extremidade proximal e a linha tracejada simples horizontal o eixo longo da extremidade distal.

7. O PÓS-CRÂNIO DO ESPÉCIME UFRGS PV-0715-T

7.1. ESQUELETO AXIAL

7.1.1. COLUNA VERTEBRAL

Para efeitos de contagem das vértebras pré-sacrais, será utilizado como referência o número assinalado por Bonaparte (1963a) para *Exaeretodon*, ou seja, vinte e oito elementos. No UFRGS PV-0715-T estão presentes as vértebras cervicais mais significativas, atlas e áxis, e a terceira vértebra (que pode representar o padrão generalizado dos demais elementos desta região da coluna), uma seqüência que envolve as pré-sacrais quatorze a vinte e oito, seis vértebras sacrais e seis vértebras caudais. As dimensões das vértebras são apresentadas no ANEXO B.

7.1.1.1. VÉRTEBRAS CERVICAIS

7.1.1.1.1. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL UM (PS1) – ATLAS (At)

Dos elementos que formariam o atlas UFRGS PV-0715-T, estão preservados o intercentro, a metade direita do arco neural e o centro. O arco neural esquerdo não foi preservado.

O intercentro do atlas (ic1) (FIG.15) apresenta um contorno triangular, em norma ventral, com o vértice posterior bastante arredondado. Apresenta uma faceta dorso-posterior que se articula ao centro vertebral do próprio atlas; dorso-anteriormente, mostra duas superfícies articulares para os côndilos occipitais. A superfície ventral do ic1 é marcada por inúmeros forames. Uma concavidade dorso-lateral, atrás da faceta articular para o côndilo occipital, é observada e, segundo Jenkins (1971), serviria como área de inserção muscular ou ligamentar. A superfície dorso-posterior do ic1 divide-se

em duas áreas principais: uma mais inclinada e voltada posteriormente e outra dorsal mais horizontalizada; ambas são levemente côncavas e se articulam ao centro do atlas. Ventralmente, o ic1 apresenta um pequeno tubérculo em cada lado de sua metade posterior, o que poderia ser a parapófise para a costela atlantal, segundo Jenkins (1971).

O arco neural direito (an1) (FIG.15) tem sua lâmina fraturada logo acima de sua base, a qual é bastante robusta e levemente ovalada em secção transversal. A lâmina do an1 não seria longa o suficiente para manter contato com a sua contraparte (BONAPARTE, 1963a; JENKINS, 1971) e, assim, não haveria a formação de um espinho neural ou sequer o fechamento dorsal do anel atlantal, ao menos não um fechamento ósseo.

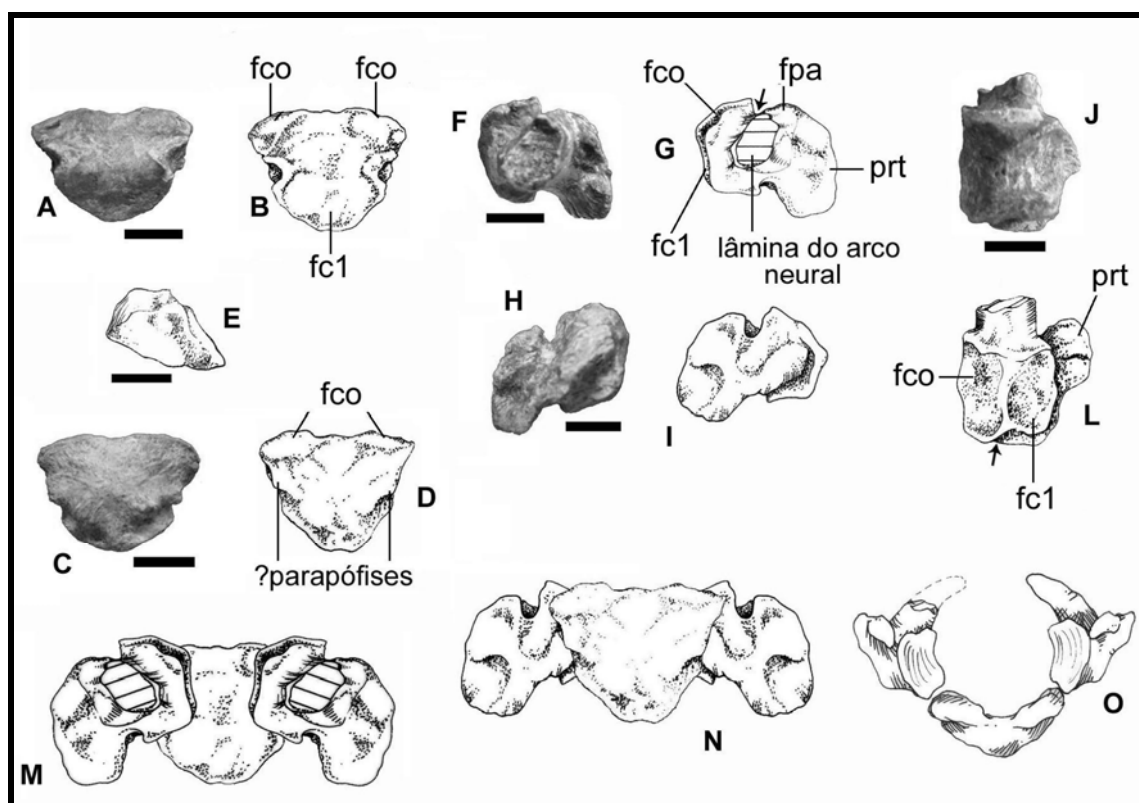


Figura 15 – UFRGS PV-0715-T. Intercentro e arco neural do atlas. A-B – intercentro em norma dorsal; C-D – intercentro em norma ventral; E – intercentro em norma lateral esquerda; F-G – arco neural em norma dorsal; H-I – arco neural em norma ventral; J-L – arco neural em norma medial; M-O – reconstrução parcial do atlas em norma dorsal (M), ventral (N) e anterior (O). Escala = 1cm. As linhas paralelas representam áreas fraturadas. As setas em G e L indicam o provável trajeto de vasos sanguíneos e do primeiro nervo cervical. As abreviaturas estão no ANEXO C.

A porção do arco neural onde estão situadas as facetas para o côndilo occipital e para o centro do atlas é levemente destacada do processo transversal por uma curta e robusta barra ou, para Jenkins (1971), um “curto pescoço”. A faceta para o côndilo occipital é levemente côncava e direcionada ântero-medialmente, tendo um formato aproximadamente trapezoidal, com a margem lateral mais longa dorso-ventralmente do que o bordo medial. A superfície articular para o centro do atlas tem um formato também trapezoidal, mas é voltada médio-posteriormente e mais côncava do que a faceta para o côndilo. Sua margem medial é mais curta do que a lateral. As facetas articulares para o côndilo occipital e para o centro do atlas são contínuas longitudinalmente, estando obliquamente dispostas em um ângulo de cerca de 120°, como descrito por Jenkins (1971) para outros cinodontes não-mamalianos.

Entre o bordo anterior da lâmina do arco neural e a margem ântero-lateral da faceta para o côndilo occipital há um sulco profundo que seria coberto pelo pró-atlas e corresponderia à parte do trajeto percorrido pela artéria e veia vertebrais e pelo primeiro nervo cervical (e que poderia representar o forame intervertebral dos mamíferos). Um pequeno entalhe ventral entre a base do processo transversal e a área ventral às superfícies articulares mediais está presente e pode ter servido para a mesma função do sulco acima citado (representando o entalhe alar dos mamíferos) (JENKINS, 1971; KÜHNE, 1956). A faceta articular para o pró-atlas é visível ântero-lateralmente na base da lâmina do arco neural; é aproximadamente triangular e com uma acentuada rugosidade.

O processo transversal do atlas é bem desenvolvido, se projetando látero-posteriormente e levemente para cima. Observado ventralmente, mostra uma forma aproximada à do processo transversal alar dos mamíferos. Uma faceta para o tubérculo de uma costela atlantal não é visível no processo transversal. Não é possível identificar

estruturas que possam representar zigapófises, o que indica que atlas e áxis não mantinham entre si uma articulação zigapofiseal.

O centro do atlas (c1) (FIG.16) tem sua face posterior aderida ao centro do áxis; provavelmente, haveria uma fossa notocordal nesta face, como em outros cinodontes não-mamalianos (JENKINS, 1970a, 1971), mas sua observação é impedida pela união destes dois elementos. O extremo dorso-posterior do centro mantém nítido contato com os pedículos do arco neural do áxis. O centro mostra uma forte deformação lateral. Em norma lateral, o bordo posterior do centro se mostra mais ou menos retilíneo. O c1 é aproximadamente trapezoidal em norma ventral, mais largo na região posterior. Lateralmente, o centro mostra uma projeção anterior em sua porção dorsal, a qual se inseria no ainda incompleto “anel atlantal” [similar ao processo odontóide ou *dens* dos mamíferos e *Oligokyphus* Henning, 1922 (KÜHNE, 1956)]. A superfície ventral do centro é perfurada por pequenos forames e a área articular para o ic1 é orientada de modo a receber a faceta descrita para este elemento. A superfície dorsal do centro do atlas também é perfurada por forames e participa da formação do assoalho do canal neural. Não são visíveis facetas para articulação com as metades do arco neural do atlas.

7.1.1.1.2. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL DOIS (PS2) – ÁXIS (Ax)

O centro vertebral e o arco neural desta vértebra (FIG.16) mostram o mesmo padrão de deformação observado no centro do atlas. Em norma ventral é possível observar duas quilhas suaves, interpostas por uma leve concavidade. As superfícies látero-ventrais do centro são perfuradas por muitos forames. A largura do centro parece estar alterada pelos processos de deformação sofridos pela vértebra. As faces laterais do centro são levemente côncavas, com os bordos anterior e posterior

elevados. O centro vertebral (c2) deve ter sido anficélico (embora, sua natureza não possa ser definida com certeza, pois sua face anterior está obliterada pelo centro do atlas e a posterior pela terceira vértebra pré-sacral), como no padrão citado por Jenkins (1971) para outros cinodontes não-mamalianos. No extremo póstero-ventral o bordo do centro tem um leve entalhe, onde se insere o intercentro da terceira vértebra pré-sacral.

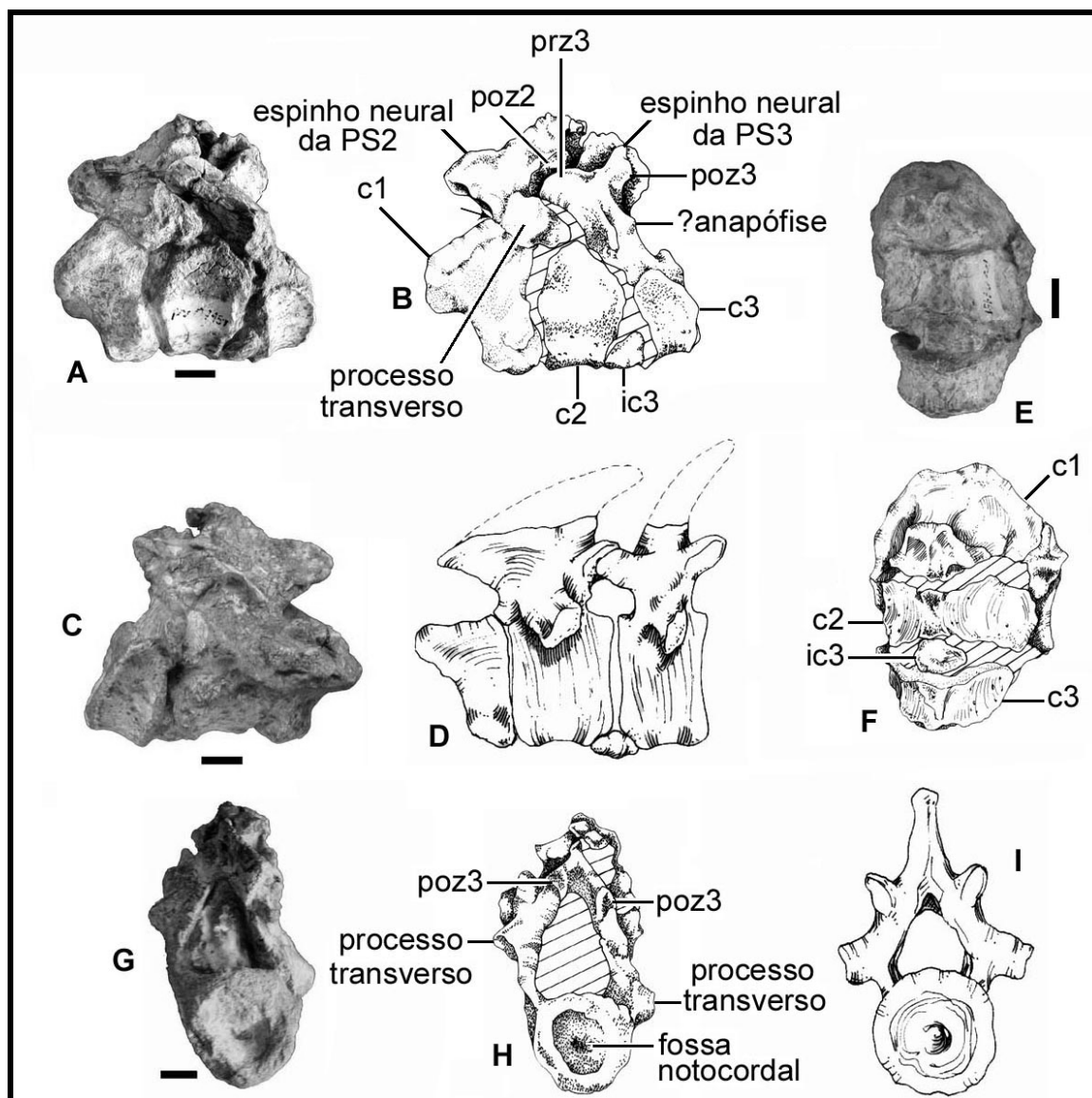


Figura 16 – UFRGS PV-01715-T. Centro do atlas, áxis e terceira vértebra pré-sacral. A e B – norma lateral esquerda; C – norma lateral direita; D – reconstrução em norma lateral direita; E e F – norma ventral; G e H – norma posterior; I – reconstrução da PS3 em norma posterior. Escala = 1cm. As abreviaturas estão no ANEXO C. As linhas paralelas diagonais representam matriz rochosa ou concreções. A seta em B aponta a sutura entre o centro do atlas e o pedículo do arco neural do áxis.

O processo transversal, situado perto da base do arco neural, está mal preservado e não é possível observar nele uma diapófise para a costela axial. O espinho neural é bastante robusto, sendo laminar apenas em sua porção mais dorso-medial e mais espessa na porção basal; mostra uma considerável projeção anterior. A margem superior do espinho está nitidamente fraturada e em sua região dorso-anterior observa-se uma grande porosidade, o que indica a provável presença de uma cobertura cartilaginosa. Pré-zigapófises não são observáveis. As pós-zigapófises, por outro lado, são bastante conspícuas; sua superfície articular é voltada látero-ventralmente, com uma disposição que, provavelmente, impedia um movimento látero-lateral significativo entre o eixo e a terceira vértebra cervical. Não é possível observar anapófises, mas isto pode ser uma feição preservacional. Não há evidências da presença de um intercentro axial.

7.1.1.1.3. VÉRTEBRA PRÉ-SACRAL TRÊS (PS3)

O centro vertebral deste elemento (c3) (FIG.16) apresenta uma profunda fossa notocordal, visível em sua face posterior, e o mesmo deveria ocorrer, muito provavelmente, em sua face anterior. O bordo posterior do centro mostra um contorno circular e é marcadamente poroso. O centro não mostra uma deformação tão intensa quanto nas vértebras precedentes. As superfícies laterais do centro são côncavas e perfuradas por inúmeros forames, um aspecto observado também na face ventral do centro, a qual tem quilhas semelhantes às observadas no eixo, embora mais suaves.

As pré-zigapófises são bastante desenvolvidas e com uma ampla superfície articular voltada dorso-medialmente. As pós-zigapófises também são bem desenvolvidas e suas facetas articulares são voltadas látero-ventralmente. As pós-zigapófises se situam em um nível apenas levemente superior ao das pré-zigapófises.

Abaixo da pós-zigapófise direita há uma pequena saliência que pode representar uma anapófise. O processo transversal direito mostra-se robusto, porém curto, com a extremidade distal porosa; encontra-se voltado para baixo e muito levemente para frente (o que pode ser uma feição diagenética, com sua orientação natural sendo, provavelmente, mais látero-posterior). O espinho neural está fraturado logo acima de sua base, mostrando uma secção transversal laminar, pouco mais espessa na metade anterior.

O intercentro da PS3 (ic3) (FIG.16) é uma peça ovalada, com seu eixo maior orientado transversalmente. Está inserido em uma fenda ventral entre o áxis e a PS3. É maior ântero-posteriormente na linha mediana e mais estreito nas extremidades laterais.

7.1.1.2. VÉRTEBRAS DO TRONCO OU TRUNCAIS

Da mesma maneira que no espécime UFRGS PV-0146-T, a ausência de especializações costais no espécime UFRGS PV-0715-T impede que sejam diferenciadas vértebras torácicas e lombares (BONAPARTE, 1970; BRINK, 1955, 1958; BROOM, 1914; COLBERT; KITCHING, 1977; GOW; GRINE, 1979; HUENE, 1942; JENKINS, 1970b, 1971; KARDONG, 1995; KEMP, 1980; ROMER, 1956), assim, todas as vértebras pré-sacrais não cervicais são consideradas como vértebras do tronco ou truncais, embora a nomenclatura utilizada nesta dissertação seja “vértebras pré-sacrais”, pelos motivos já mencionados para o espécime UFRGS PV-0715-T.

A maioria destas vértebras tem o arco neural destacado da posição natural, “tombado” para o lado direito, e o centro vertebral comprimido dorso-ventralmente (FIG.17), de modo que suas dimensões foram bastante alteradas; a largura

observada no fóssil deve ser bem maior que a largura original do centro e, por conseguinte, sua altura deve representar apenas uma fração da altura real. A dimensão que deve manter uma relação mais fiel entre o observado no fóssil e a condição natural é o comprimento, já que as vértebras aparentam não ter alteração substancial em sentido ântero-posterior.

O centro da **vértebra pré-sacral 14 (PS14)** (FIG.17) tem as porções anterior e látero-ventral direita ausentes, mas é o menos afetado pela deformação acima citada, mostrando uma secção transversal quase circular. O arco neural não foi preservado.

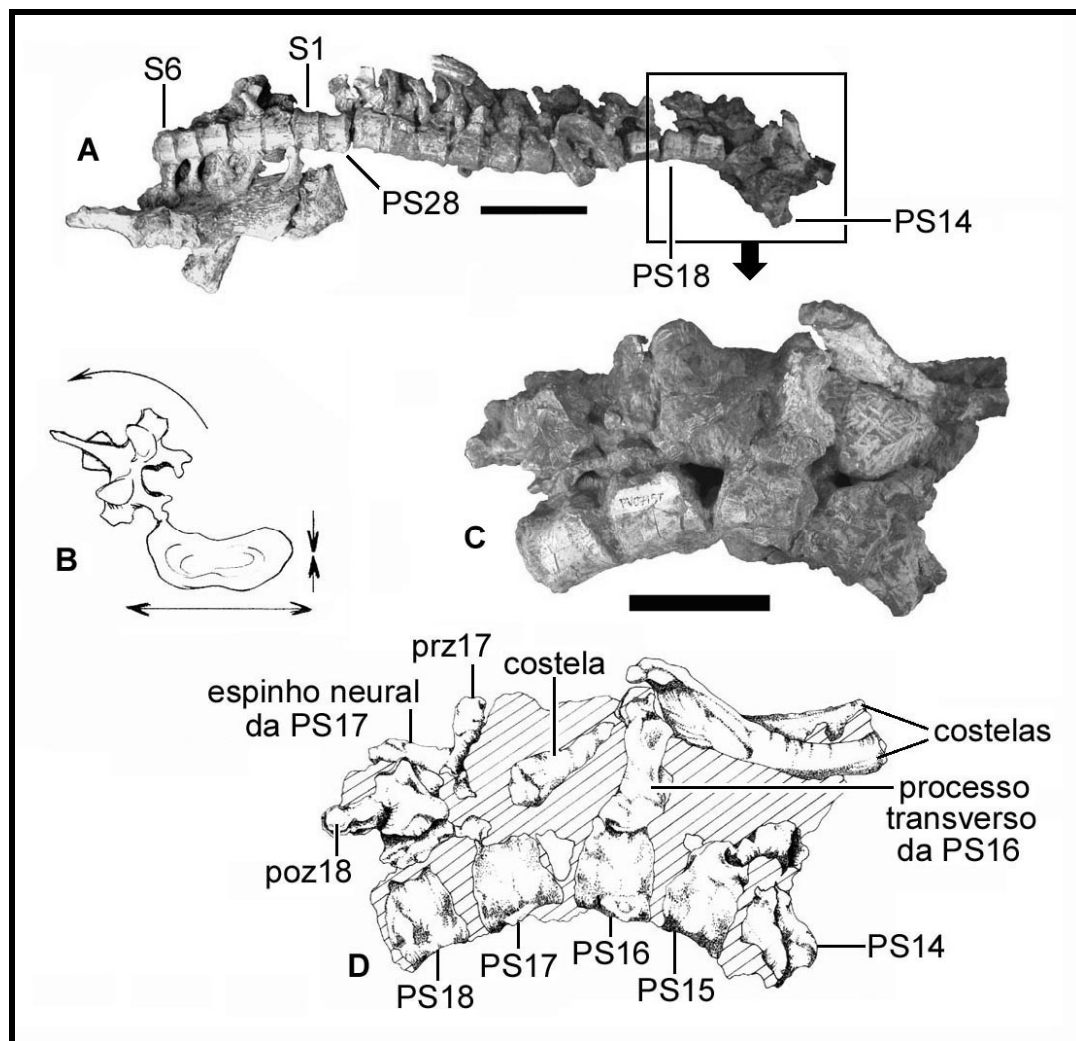


Figura 17 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras pré-sacrais quatorze a dezoito. A – PS14 a PS28 e S1 a S6, em norma ventral, destacando o segmento PS14-PS18; B – padrão de deformação das vértebras do espécime (a seta curva indica o deslocamento do arco neural e as setas retilíneas indicam as alterações em altura e largura no centro vertebral);

C e D – PS14-PS18 em norma ventral. Escala = 5cm (C) e 10cm (A). As barras paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. As abreviaturas estão no ANEXO C.

No centro da **vértebra pré-sacral 15** (PS15) (FIG.17) é possível observar, no extremo póstero-ventral direito, uma suave parapófise para costela da vértebra pré-sacral dezesseis. O processo transversal direito é curto e tem uma diapófise bastante côncava, de orientação duvidosa devido à deformação do arco neural. O espinho neural está fraturado em sua porção mais apical. Na **vértebra pré-sacral dezesseis** (PS16) (FIG.17) observa-se um entalhe no extremo ântero-ventral direito do centro vertebral (complementar ao descrito para a PS15) correspondente à parapófise para a costela pré-sacral dezesseis. No mesmo lado, mas póstero-ventralmente ocorre uma faceta semelhante para a costela seguinte. O espinho neural está deformado e com a porção apical fraturada.

Os entalhes parapofiseais no centro da **vértebra pré-sacral dezessete** (PS17) (FIG.17) são observados nos extremos anterior e posterior direitos. Da **vértebra pré-sacral dezoito** (PS18) (FIG.17) são observáveis o centro, semelhante aos demais já descritos, e o espinho neural, o qual mostra uma secção triangular anteriormente afilada.

O centro da **vértebra pré-sacral dezenove** (PS19) (FIG.18) não mostra nenhum aspecto que o diferencie dos demais já descritos. O espinho neural tem sua porção superior fraturada. O processo transversal direito é robusto e não muito longo e, embora esteja voltado para frente, deveria ser mais lateralizado. As pré-zigapófises são voltadas medialmente e mais verticais que as observadas na região mais anterior do tronco.

A porção mais anterior do centro da **vértebra pré-sacral vinte** (PS20) (FIG.18) está menos comprimido dorso-ventralmente que o restante do centro. O ápice do espinho neural está, aparentemente, completo e é delgado. O processo transversal é

forte e semelhante ao da PS19. As zigapófises estão encobertas pelas vértebras adjacentes. O centro da **vértebra pré-sacral vinte e um** (PS21) (FIG.18) é similar ao das vértebras precedentes. O espinho neural está, aparentemente, completo e, assim como o espinho da PS20, não mostra evidências de dilatação apical. A **vértebra pré-sacral vinte e dois** (PS22) (FIG.18) tem seu centro vertebral não muito comprimido dorso-ventralmente. Os processos transversos estão danificados e o espinho neural tem sua porção terminal ausente.

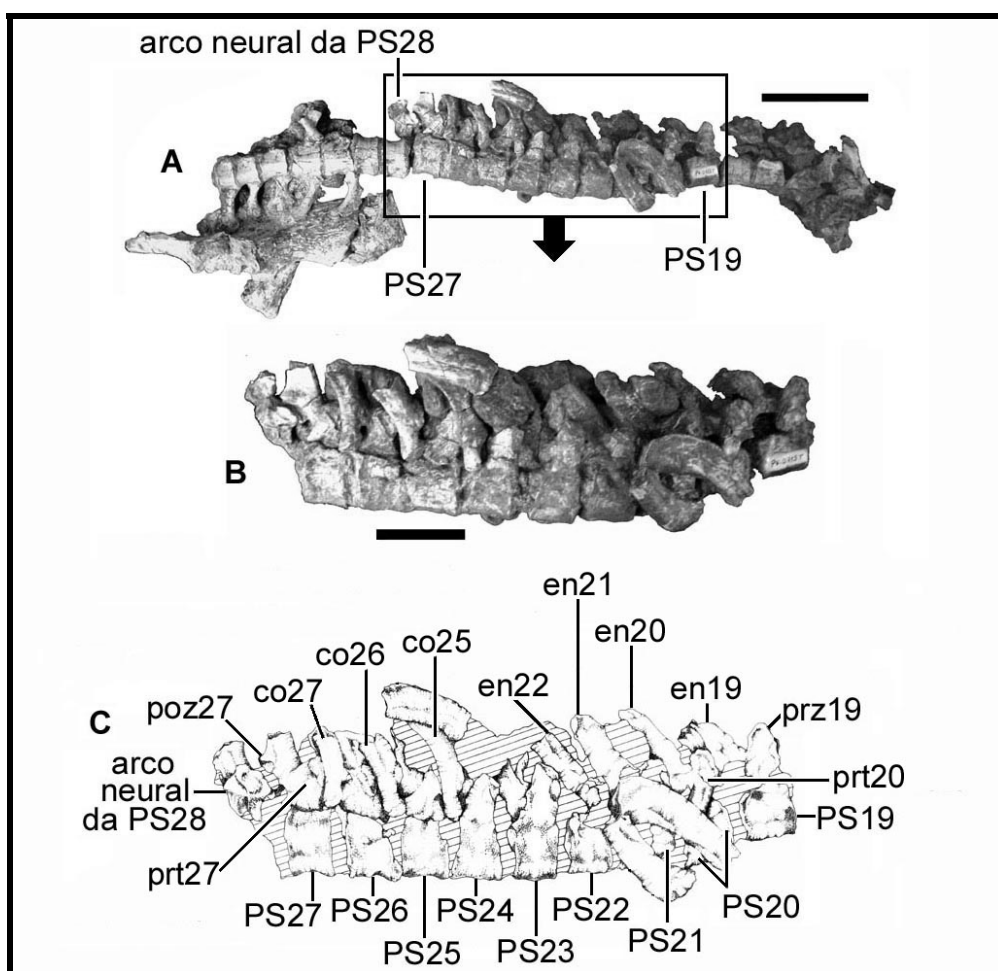


Figura 18 – UFRGS PV-0715-T. Vértebras pré-sacrais dezenove a vinte e oito (arco neural). A - PS14 a PS28 e S1 a S6, em norma ventral, destacando o segmento PS19-PS27; B e C – PS19-PS28 (somente arco neural) em norma ventral. Escala = 5cm (B) e 10cm (A). As barras paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. As abreviaturas estão no ANEXO C.

Nas margens anterior e posterior do centro da **vértebra pré-sacral vinte e três** (PS23) (FIG.18) é possível observar os entalhes parapofiseais onde se

articulariam as costelas da PS23 e da vértebra pré-sacral vinte e quatro, respectivamente; são côncavas e o seu eixo mais longo, orientado dorso-ventralmente, tem entre 11-13mm. A diapófise é mais bem preservada que nas vértebras anteriores e se mostra levemente côncava. O espinho neural, aparentemente, está completo e é levemente mais espesso na região terminal do que nas PS20 e PS21.

Na **vértebra pré-sacral vinte e quatro** (PS24) (FIG.18) as parapófises são mais bem observadas no lado direito do centro; a anterior é mais evidente e tem 11,52mm em seu eixo dorso-ventral. O processo transversal direito é forte e tem uma diapófise levemente côncava. O espinho neural aparenta estar completo; é mais espesso no ápice do que o espinho da PS23. A **vértebra pré-sacral vinte e cinco** (PS25) (FIG.18) mostra entalhes parapofiseais não muito nítidos. O processo transversal direito é bastante longo e a diapófise está encoberta por um fragmento de costela, muito provavelmente, correspondente à própria PS25. O espinho neural está fraturado em sua região terminal.

Na margem posterior do centro da **vértebra pré-sacral vinte e seis** (PS26) (FIG.18) observa-se a parapófise. O processo transversal direito é bem desenvolvido e mostra uma diapófise bem definida e relativamente côncava. No bordo posterior do centro da **vértebra pré-sacral vinte e sete** (PS27) (FIG.18) é possível observar-se o entalhe parapofiseal. O arco neural desta vértebra é um dos que apresenta as melhores condições de preservação; o espinho neural está pouco deformado, apesar de ter seu ápice fraturado, e as zigapófises parecem estar com a topografia próxima àquela que deveria ser a natural. O espinho neural é levemente mais espesso posteriormente e em sua face posterior há uma fossa longitudinal não muito profunda e que pode ter servido à fixação de ligamentos e/ou músculos intervertebrais. O processo transversal direito é semelhante ao observado nas demais vértebras, com a diapófise

similar à da PS26. As pré-zigapófises têm facetas articulares dorso-medialmente orientadas. As pós-zigapófises estão bem preservadas e se mostram como estruturas bastante desenvolvidas, com facetas articulares voltadas ventralmente e, apenas levemente, para os lados.

Na face anterior do centro da **vértebra pré-sacral vinte e oito** (PS28) (FIG.18-19) é possível observar-se a fossa notocordal. O processo transversal direito está fraturado próximo à sua base. A pré-zigapófise direita tem sua faceta articular parcialmente exposta, a qual parece ser orientada dorsal e, em menor grau, medialmente. As pós-zigapófises não estão muito bem preservadas, mas são voltadas principalmente lateralmente e, em menor extensão, ventralmente. O espinho neural está fraturado próximo à base e em sua face posterior é marcado por uma fossa longitudinal mais evidente que a observada no espinho da PS27.

7.1.1.3. VÉRTEBRAS SACRAIS

Estão associadas ao ílio esquerdo seis vértebras sacrais, porém, é possível que houvesse um número maior que este para o espécime PV-0715-T, já que a lâmina ilíaca ainda se projeta posteriormente além do ponto onde está fixa a sexta vértebra sacral.

O centro da **vértebra sacral um** (S1) (FIG.19) é muito semelhante ao centro da PS28, inclusive em suas dimensões. O arco neural está bastante danificado e com a porção posterior envolta em concreções; parte do espinho neural, dos pedículos do arco neural e do processo transversal esquerdo estão presentes. O espinho neural é inclinado posteriormente, o que pode, entretanto, ser uma feição diagenética. A **vértebra sacral dois** (S2) (FIG.19) tem um centro parecido com os das vértebras

imediatamente anteriores. Do lado direito da vértebra é possível observar-se uma área articular contínua entre o centro e o arco neural, a qual pode representar uma sinapófise. O espinho neural está exposto dorsalmente e, aparentemente, é inclinado posteriormente.

O centro da **vértebra sacral três** (S3) (FIG.19) é semelhante ao da S2 e nele podem ser vistas as facetas para as costelas da própria S3 e da quarta vértebra sacral. O espinho neural tem uma inclinação para trás, mas sua preservação é muito precária. A **vértebra sacral quatro** (S4) (FIG.19) é similar às anteriores, embora seu centro seja levemente mais constringido na região entre os bordos anterior e posterior. Parte do espinho neural está exposta lateralmente, logo atrás do espinho neural da vértebra anterior, mostrando uma inclinação para trás. Provavelmente há uma sinapófise para a recepção da costela correspondente.

A **vértebra sacral cinco** (S5) (FIG.19) também mostra uma constrição na região intermediária do centro, mais acentuada que na S4. O espinho neural desta vértebra também aparenta ter uma inclinação em sentido posterior. Nesta vértebra é bem evidente a presença de uma sinapófise. O centro da **vértebra sacral seis** (S6) (FIG.19) é parecido com o da S5 e em sua face posterior vê-se uma rasa fossa notocordal. A sinapófise também pode ser observada.

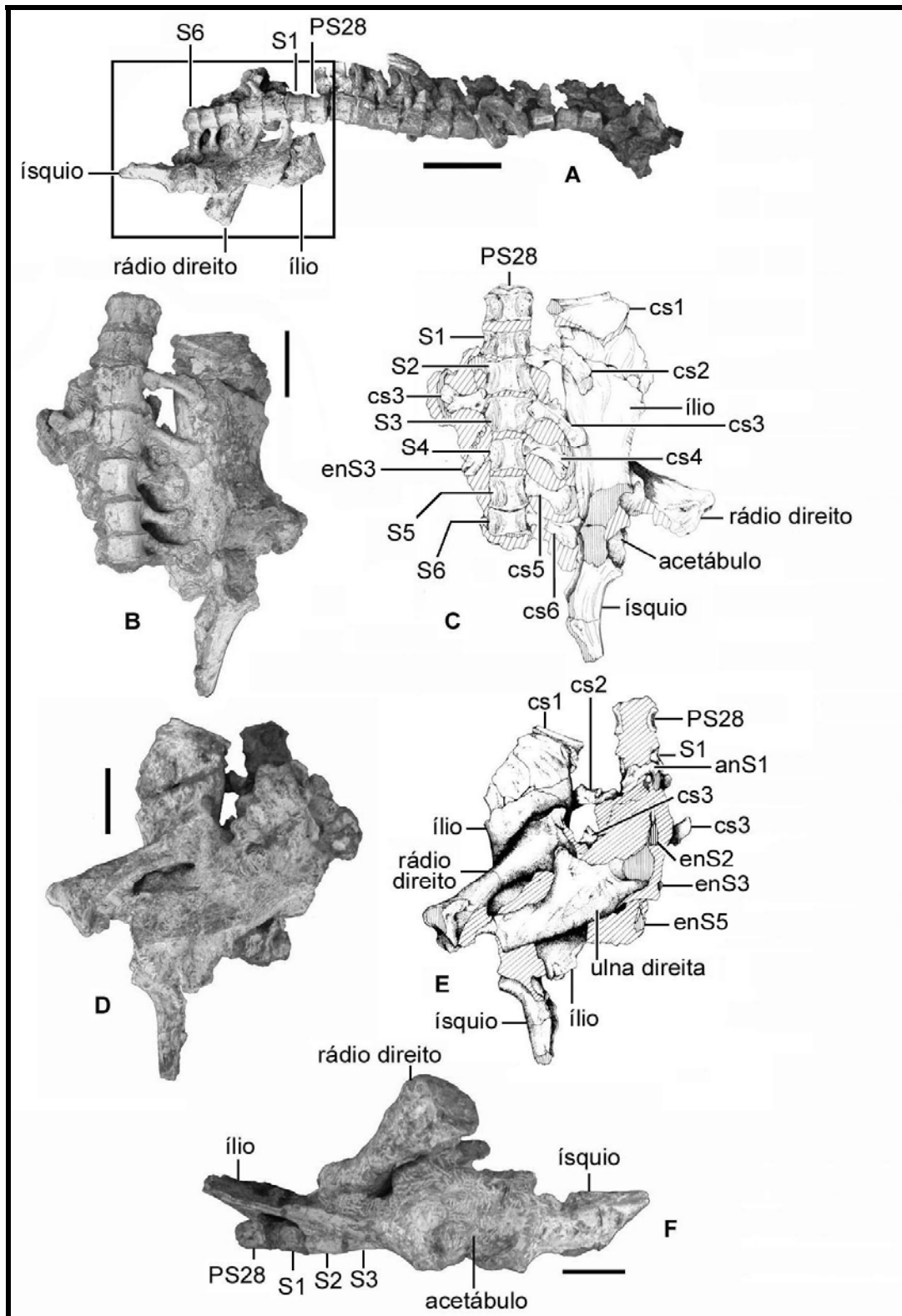


Figura 19 – UFRGS PV-0715-T. Vértex pré-sacral vinte e oito (centro vertebral) e sacrais um a seis, ramo esquerdo da cintura pélvica e rádio e ulna direitos. A - PS14 a PS28 e S1 a S6, em norma ventral, destacando o segmento centro da PS28-S6; B e C – PS28 (somente o centro), sacrais um a seis e ílio e ísquio esquerdos, em norma ventral; D e E – o mesmo em B, em norma dorsal, mostrando rádio e ulna direitos; F – o mesmo em B, em norma lateral esquerda. Escala = 5cm (B, D e F) e 10cm (A). As barras

paralelas diagonais representam matriz rochosa e concreções. As abreviaturas estão no ANEXO C.

7.1.1.4. VÉRTEBRAS CAUDAIS

Foram preservadas duas vértebras caudais articuladas, uma das quais com a porção basal de uma hemapófise associada à região médio-ventral posterior de seu centro. Estas vértebras têm um arco neural ainda bem desenvolvido, com todas estruturas típicas, e, dado isto, devem pertencer à porção mais proximal da cauda e serão chamadas aqui, para fins descritivos, de “vértebras caudais um” e “dois”. Além destas duas vértebras, um segmento com outras três vértebras caudais também foi coletado. Estas três vértebras têm caracteres que sugerem que sejam mais posteriores que as outras duas; serão denominadas “vértebras caudais três” a “cinco”. Ainda há um fragmento vertebral com morfologia semelhante às “vértebras caudais três” a “cinco” e que será aqui tratado como “vértebra caudal seis”.

A **“vértebra caudal um”** (“Q1”) (FIG.20) tem um centro com bordos elevados e a área entre eles constringida. No extremo pósterio-ventral direito do centro vertebral há uma região que sugere uma área articular para um capítulo costal. Esta superfície é definida também pela região ântero-ventral direita da “vértebra caudal dois”. O processo transversal esquerdo está fraturado, mas é possível ver que sua base é bastante larga. O processo transversal direito é voltado látero-posteriormente, com uma angulação de cerca de 45° em relação ao eixo sagital da vértebra, é bastante amplo na base e se afila em direção à extremidade distal. O espinho neural está com o ápice fraturado e é mais espesso posteriormente. As pré-zigapófises estão ao nível do limite anterior do centro vertebral e são dorsalmente orientadas. As pós-zigapófises são látero-

ventralmente orientadas e se projetam, posteriormente, pouco além da margem posterior do centro. Pré- e pós-zigapófises estão horizontalmente alinhadas.

O elemento que representa a porção proximal da hemapófise correspondente à “Q1” (FIG.20) está alocado em uma faceta bem definida na região médio-ventral posterior do centro vertebral. As superfícies articulares entre centro e hemapófise são praticamente retilíneas. A hemapófise é ovalada, com um bordo anterior convexo e o posterior retilíneo; tem 16,80mm de largura e ântero-posteriormente tem 9,46mm. Ventralmente, mostra duas cicatrizes indicando a fratura das barras esquerda e direita da hemapófise. Subentende-se, assim, que esta hemapófise é fechada em sua base.

A “**vértebra caudal dois**” (“Q2”) (FIG.20) tem apenas a porção anterior preservada; suas pré-zigapófises são dorso-medialmente orientadas.

O centro vertebral da “**vértebra caudal três**” (“Q3”) (FIG.20) é alongado, relativamente delgado e baixo, o que sugere a posição mais posterior da vértebra na série caudal. O arco neural da “Q3” é tão alongado quanto o centro vertebral e o espinho neural se localiza em sua parte mais posterior, estando fraturado e sendo, provavelmente, orientado para trás. O espinho é largo em sua base do espinho e se estreita em direção à extremidade; ele é levemente mais espesso na porção posterior. Os processos transversos estão fraturados, mas é possível observar que surgiam em uma posição mais posterior do arco neural. Não aparentam ter uma inclinação muito significativa para baixo e são orientados posteriormente. As pré-zigapófises são voltadas dorso-medialmente e as pós-zigapófises são mais lateralizadas.

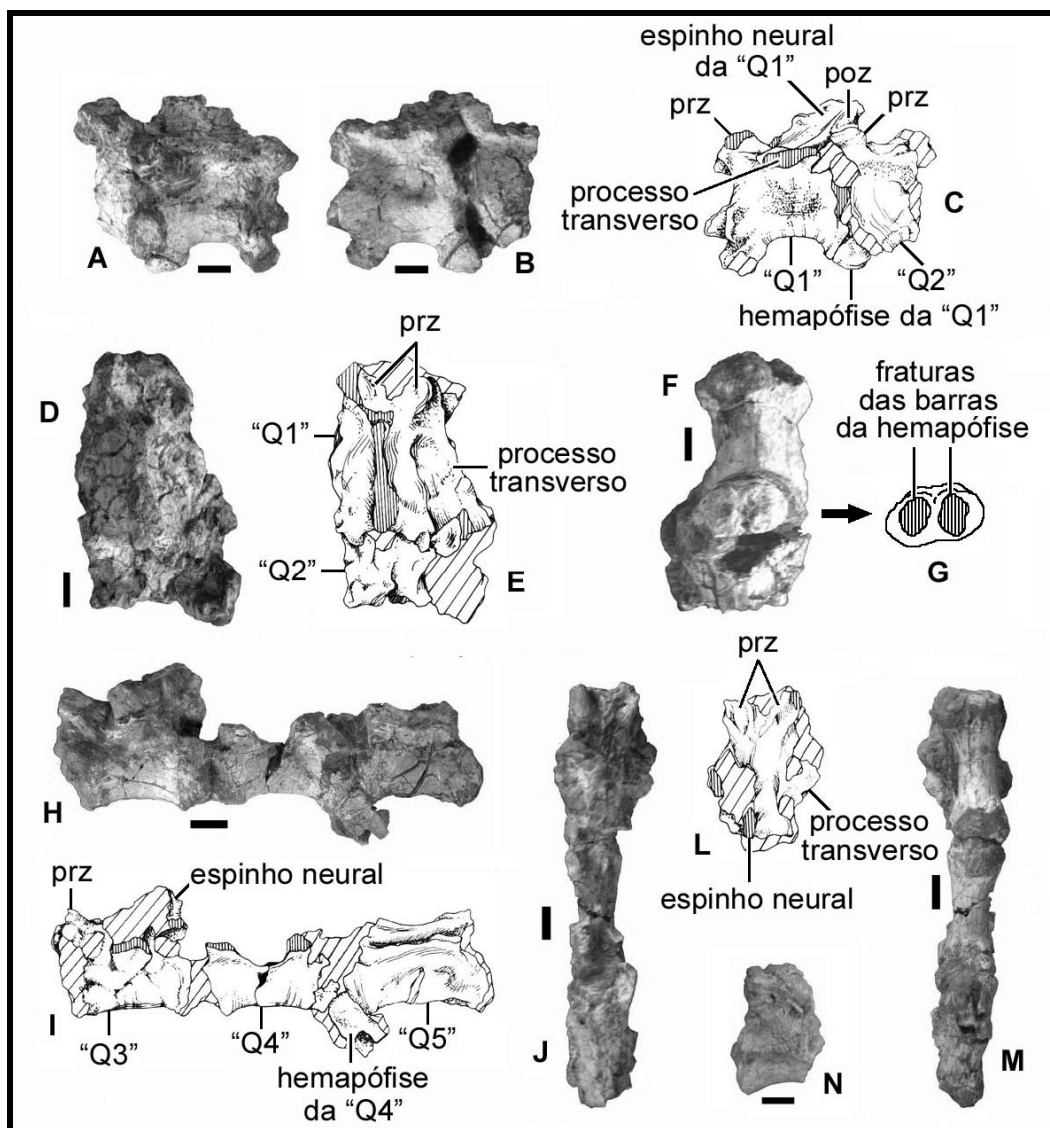


Figura 20 – UFRGS PV-0715-T. Vértex caudais. A – “Q1-Q2” em norma lateral direita; B-C – “Q1-Q2” em norma lateral esquerda; D-E – “Q1-Q2” em norma dorsal; F – “Q1-Q2” em norma ventral; G – desenho esquemático da hemapófise da “Q1”; H-I – “Q3-Q5” em norma lateral esquerda; J – “Q3-Q5” em norma dorsal; L – “Q3” em norma dorsal; M – “Q3-Q5” em norma ventral; N – “Q6” em norma lateral. Escala = 1cm. As barras paralelas verticais representam fraturas e as diagonais matriz rochosa ou concreções. Abreviaturas no ANEXO C.

A “**vértebra caudal quatro**” (“Q4”) (FIG.20) tem seu centro igualmente alongado e delgado. O arco neural não foi preservado, mas é possível observar a zona onde estão fraturados seus pedículos. A hemapófise correspondente está parcialmente preservada e se situa entre os entalhes póstero-ventral da “Q4” e ântero-ventral da “vértebra caudal cinco”. Não é fechada na porção proximal, como a hemapófise da “Q1”. O comprimento da porção preservada é de 16,06mm. A fratura

ocorreu antes de os ramos proximais direito e esquerdo se unirem para formar o espinho hemal; a raiz esquerda tem 8,84mm de largura ântero-posterior e 2,80mm de espessura. enquanto que a direita tem 7,08mm e 3,10mm, respectivamente. O canal hemal deveria ter cerca de 3mm de largura e 15mm de altura.

O centro da “**vértebra caudal cinco**” (“Q5”) (FIG.20) é parecido com o das duas vértebras anteriores. Os processos transversos estão fraturados. O espinho neural está quebrado, mas é possível observar que situava-se na parte mais posterior do arco neural. A pré-zigapófise esquerda está fraturada e a direita é orientada dorso-medialmente. A “**vértebra caudal seis**” (“Q6”) (FIG.20) tem preservada apenas metade de seu centro.

7.1.2. COSTELAS

Exceto pelas costelas sacrais, evidentemente especializadas à função de articulação sacro-ilíaca, as demais costelas preservadas no espécime PV-0715-T não mostram nenhum tipo de especialização como as observadas em muitos cinodontes não-mamalianos (BONAPARTE, 1970; BRINK, 1955, 1958; BROOM, 1914; COLBERT; KITCHING, 1977; GOW; GRINE, 1979; HUENE, 1942; JENKINS, 1970b, 1971; KARDONG, 1995; KEMP, 1980; ROMER, 1956).

Um fragmento da costela direita da PS25 está associado à diapófise correspondente; há um leve alargamento da costela até o ponto da fratura e, provavelmente, após ele a costela deveria sofrer um afilamento em direção à sua extremidade distal. A porção proximal da costela direita da PS26 está associada à diapófise da vértebra. A costela da PS27 tem preservada a sua porção proximal, também

associada à diapófise correspondente. Um pescoço curto separa capítulo e tubérculo (FIG.17).

Um fragmento de costela cobre as vértebras PS20-21; tem uma curvatura bastante suave. É mais larga na região proximal e se afila gradualmente em direção à extremidade distal. Em adição a esse fragmento, uma segunda costela cobre a face ventral do centro vertebral da PS21; tem sua região articular ausente e a porção imediatamente inferior a ela se mostra mais larga e depois sofre um afilamento gradual (FIG.17).

A primeira costela sacral tem sua extremidade distal expandida em forma de leque. O segmento mais proximal da costela está ausente. O comprimento da costela (da faceta articular no centro vertebral ao seu ponto mais lateral) é de cerca de 65mm. O bordo anterior da costela é mais espesso e curvado dorsalmente, de modo que ultrapassa o bordo anterior da área pré-acetabular do ílio (embora isto possa ser resultado do deslocamento lateral e posterior da cintura em relação às costelas sacrais). A segunda costela sacral esquerda está praticamente completa, exceto pela ausência de parte da região articular proximal; capítulo e tubérculo parecem ser distintos e o primeiro é semelhante ao observado nas costelas das vértebras pré-sacrais mais posteriores. A porção distal é expandida (embora bem menos que na primeira costela sacral) (FIG.18).

A terceira costela sacral esquerda está muito bem preservada e é distalmente expandida. A costela direita está sem a porção mais posterior da região distal. A quarta costela sacral esquerda tem uma extremidade distal também expandida. Muito provavelmente, capítulo e tubérculo estão unidos. Nas vértebras sacrais anteriores à S4 as costelas sacrais se fixam na região entre dois centros vertebrais adjacentes. Uma migração da faceta articular no centro vertebral em direção posterior já é observada na

S3, mas não é tão significativa quanto a observada na S4, onde a costela se associa quase que exclusivamente à vértebra correspondente (FIG.18).

A quinta costela sacral esquerda está bem preservada, embora a porção distal esteja um pouco expandida por ação diagenética. Agora, definitivamente, a costela se articula somente à vértebra correspondente, através de uma só cabeça articular. A sexta costela sacral esquerda mostra sua extremidade distal levemente inflada por processos diagenéticos (FIG.18).

7.2. ESQUELETO APENDICULAR

7.2.1. CINTURA PÉLVICA

Parte do ramo esquerdo da cintura pélvica está associada à coluna vertebral, através das costelas sacrais, enquanto que uma porção do ramo lado direito da cintura encontra-se desarticulada da coluna; um pequeno ílio direito, morfologicamente semelhante aos de tamanho maior, é tratado aqui como pertencendo a um animal em estágio ontogenético menos avançado. O acetábulo está deformado, comprimido dorso-ventralmente e alongado ântero-posteriormente.

7.2.1.1. ÍLIO

As seis costelas sacrais estão em contato com a lâmina ílfaca esquerda (FIG.19), tanto na porção pré-acetabular desta última quanto em sua projeção posterior. A porção pré-acetabular do ílio é extremamente mais desenvolvida que sua projeção posterior. Os extremos anterior e posterior da lâmina ílfaca estão danificados. O comprimento total do ílio é de 182,64mm, correspondendo 96,28mm à região pré-

acetabular. A maior altura da lâmina ilíaca fica na metade do comprimento da porção pré-acetabular, ocorrendo uma diminuição na altura para frente e para trás. A lâmina ilíaca é mais delgada na porção mais anterior e bastante espessa na porção imediatamente anterior ao acetábulo. O reforço supra-acetabular é projetado lateralmente, mas a superfície acetabular do ílio parece ser mais ventral que lateral.

O ílio direito (FIG.21) também tem as margens anterior e posterior da lâmina danificadas. O aspecto mais interessante é a ausência de cicatrizes para a fixação das costelas sacrais na face médio-ventral da lâmina.

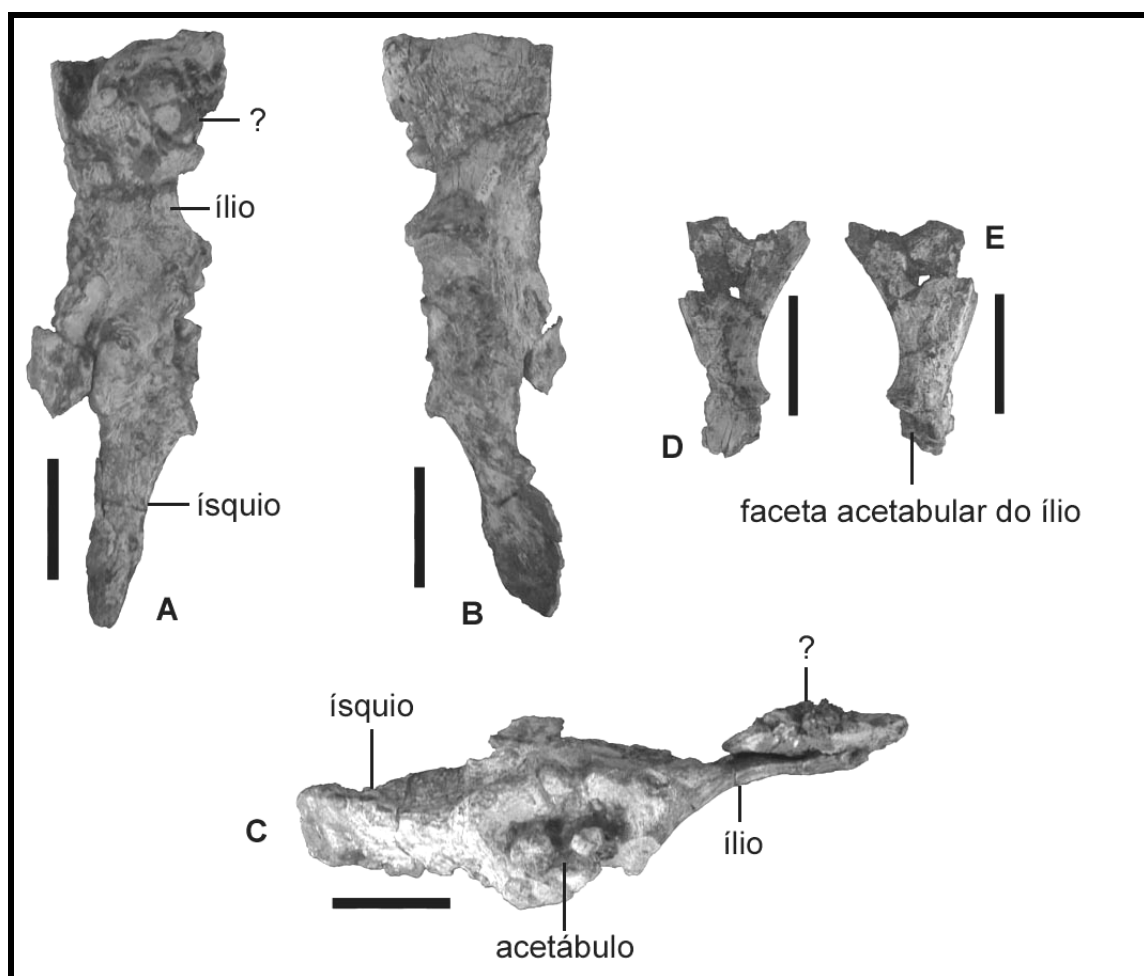


Figura 21 – UFRGS PV-0715-T. Ossos pélvicos. A – ílio e ísqúio direitos em norma dorsal; B – o mesmo que A, em norma ventral; C – o mesmo que A, em norma lateral; D – ílio direito de um indivíduo jovem em norma dorsal; E – o mesmo que D, em norma ventral. Escala = 5cm.

O flio direito que supostamente pertenceu a um indivíduo mais jovem tem preservadas apenas as regiões acetabular e pré-acetabular (FIG.21); tem cerca de 95mm de comprimento, mas parte de sua região anterior está fraturada.

7.2.1.2. ÍSQUIO

A porção pósterio-ventral dos ísquios (FIG.19 e 21), que participaria da formação da fenestra obturadora não foi preservada, mas a fratura resultante indica que era bastante delgada. A porção dorsal é muito mais robusta e com uma secção prismática, mostrando uma nítida divisão em duas faces: uma medial e outra lateral, a qual, por sua vez, é subdividida por uma crista horizontal em uma área dorso-lateral e outra látero-ventral.

7.2.2. MEMBRO ESCAPULAR

7.2.2.1. ULNA

A ulna e o rádio direitos estão articulados entre si e fixos à face dorsal da região sacral da coluna e do ramo esquerdo da cintura pélvica (FIG.19) e não estão muito bem preservados. A ulna carece das porções proximal e distal, e mostra-se levemente sigmóide, em norma posterior. Distalmente, sua espessura ântero-posterior é bastante reduzida, embora possa estar comprimida neste ponto. O ponto de maior largura fica ao nível do processo que se sobrepõe ao rádio. Apenas parte do olécrano é preservada; não é observável uma zona de sutura entre o olécrano e o restante da ulna.

7.2.2.2. RÁDIO

O rádio (FIG.19) é relativamente robusto e a parte cilíndrica do osso apresenta uma curvatura lateral, isto é, voltada para a ulna. É alargado nas extremidades, a partir das quais se afila gradualmente em direção ao meio da diáfise. As superfícies articulares distal e proximal são levemente sigmoidais.

8. DISCUSSÃO

8.1. COLUNA VERTEBRAL

8.1.1. ASPECTOS DO COMPLEXO ATLAS-ÁXIS

O complexo atlas-áxis dos terápsidos deriva a partir do padrão observado nos “pelicossauros”, bem representado por *Ophiacodon* Marsh, 1878 (CARROLL, 1986; ROMER, 1956) (FIG.22). Nos cinodontes não-mamalianos está presente o mesmo número de elementos que nos “pelicossauros”, embora haja uma crescente especialização para flexão e extensão atlanto-occipital e rotação atlanto-axial, os movimentos característicos encontrados nos mamíferos. A evolução deste padrão “mamaliano” de movimentação da cabeça é caracterizada pela duplicação dos côndilos occipitais, além de sua posição mais lateral em relação ao forame magno e pela migração do forame magno para uma posição mais pósterio-ventral. Neste processo estão envolvidos o desenvolvimento de um processo odontóide e de ligamentos transversos, apicais e alares, a perda das zigapófises atlanto-axiais e o aumento do forame intervertebral atlanto-axial (CARROLL, 1988; JENKINS, 1969, 1970a, 1971; KARDONG, 1995; KEMP, 1982; KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004;

LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965; OLIVEIRA; SCHULTZ, 2004, 2005; ROWE, 1993; WALKER, 1987).

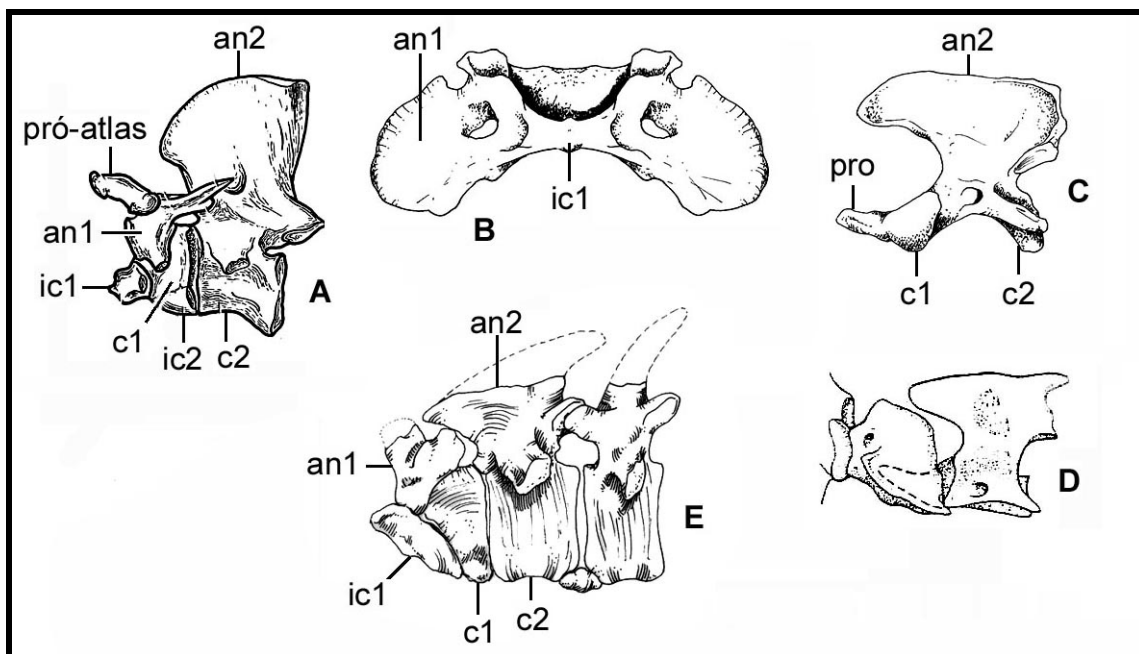


Figura 22 – Complexo atlas-âxis de sinápsidos. A – *Ophiacodon*, um “pelicossauro”, representando a condição mais primitiva (JENKINS, 1971); B – atlas de *Canis* Linnaeus, 1958, um mamífero, mostrando a condição mais derivada; norma ventral; C – âxis de *Canis*, em norma lateral esquerda; D – atlas-âxis de um mamífero eutério generalizado, com o processo odontóide inserido no anel atlantal (ROMER, 1956); E – reconstrução do complexo atlas-âxis UFRGS PV-0715-T, representando a condição intermediária, apresentada pela maioria dos cinodontes não-mamalianos. As imagens não estão em escala. As abreviaturas estão no ANEXO C.

Alguns tritilodontídeos, triteledontídeos e mamaliaformes (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004)] possuem um processo odontóide e um centro do atlas, o que sugere que o primeiro surge como uma adição ao centro, não sendo assim homólogo a ele. Monotremados, metatérios e a maioria dos eutérios também têm os dois elementos (JENKINS, 1969). O processo odontóide, junto com o ligamento transversal do atlas, que mantém o primeiro no anel atlantal, substituem a perda das zigapófises atlanto-axiais para manter a articulação atlanto-axial íntegra (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004; LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965; ROWE, 1993; WALKER, 1987).

Os aspectos funcionalmente importantes no estabelecimento do processo de rotação atlanto-axial, estão presentes no complexo atlas-áxis UFRGS PV-0715-T. Em adição a eles, as amplas faces laterais do espinho neural do áxis, os grandes processos transversos do atlas direcionados lateralmente (dois aspectos indicadores de uma musculatura relacionada à rotação do atlas) e a disposição das pós-zigapófises do áxis e das pré-zigapófises da PS3 (inclinadas cerca de 45° em relação ao plano sagital, restringindo movimentos de rotação entre estas duas vértebras e impedindo que a rotação atlanto-axial se propagasse a vértebras mais posteriores) são caracteres que reforçam a tese de que a rotação atlanto-axial já estava bem estabelecida no táxon representado pelo espécime UFRGS PV-0715-T (OLIVEIRA; SCHULTZ, 2004, 2005) (FIG.23). Kühne (1956) diz que *Oligokyphus* tem zigapófises cervicais (exceto entre atlas e áxis) que restringiriam movimentos rotacionais. Em *Massetognathus* Romer, 1967 (JENKINS, 1970b) as pós-zigapófises do áxis e as pré-zigapófises da C3 estão inclinadas a aproximadamente 65° em relação ao plano sagital, o que tornaria a mecânica desta região da coluna diferente do relatado até aqui.

A orientação das pós-zigapófises do áxis e das pré-zigapófises da C3 do UFRGS PV-0715-T é similar a *Thrinaxodon* e *Galesaurus* (JENKINS, 1971). Bonaparte (1963a) diz que as pós-zigapófises do áxis são orientadas medial e ventralmente, restringindo movimentos laterais, embora a ilustração apresentada pelo autor indique que sejam látero-ventrais, como no PV-0715-T.

Diferentemente do proposto aqui, Brink (1955) diz que em *Diademodon* os movimentos de flexão e extensão da cabeça eram realizados na articulação atlanto-axial ao invés de na atlanto-occipital. O autor diz que o movimento entre o atlas e o crânio era reduzido devido à intervenção do pró-atlas e ao fato de o intercentro do atlas se articular com o basioccipital, no crânio.

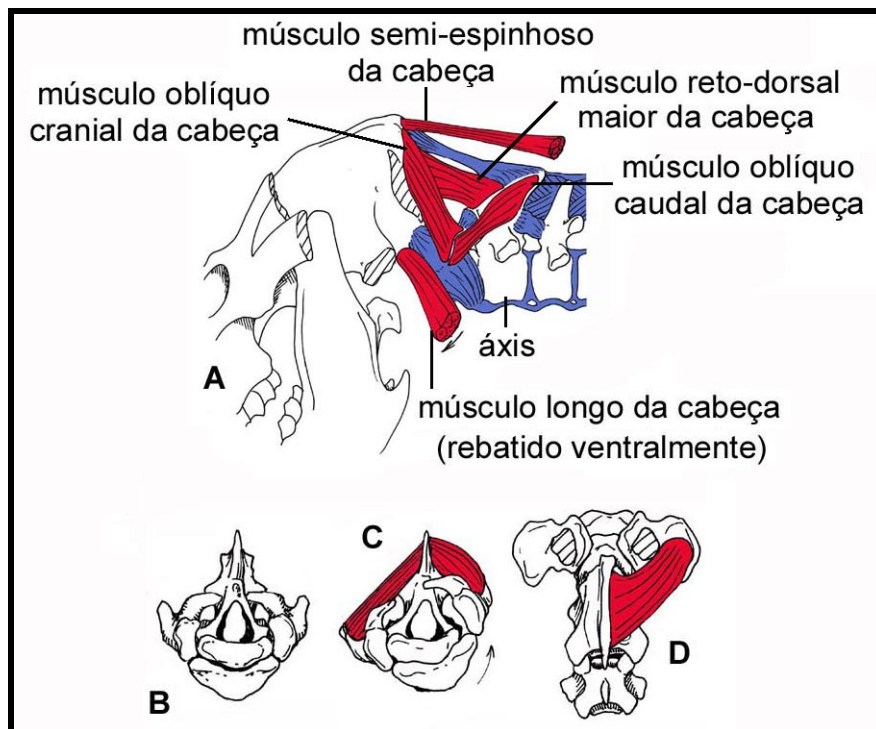


Figura 23 – Rotação atlanto-axial no espécime PV-0715-T. A – reconstrução de parte da musculatura occipital-cervical; B – reconstrução do complexo atlas-áxis em norma anterior; C – norma anterior do complexo atlas-áxis mostrando a contração unilateral do músculo oblíquo caudal da cabeça (porção esquerda) e o movimento de rotação desencadeado (seta); D – reconstrução das três primeiras vértebras pré-sacrais em norma dorsal, com o músculo oblíquo caudal representado em um dos lados. A reconstrução muscular foi baseada em Getty (1981) e Popesko (1990), adotando-se uma nomenclatura mamaliana, pois sua correspondência com a musculatura saurópsida (representando o padrão primitivo) não é bem estabelecida.

Uma faceta articular para o côndilo occipital levemente côncava e menor que a faceta articular para o centro do atlas (pelo menos, em sentido ântero-posterior) [em *Thrinaxodon* e *Galesaurus* (JENKINS, 1971) e *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956) a primeira é maior] e um processo transversal de tamanho considerável foram observados por Abdala, Barberena e Dornelles (2002) no arco neural do atlas do holótipo de *Exaeretodon riograndensis* (MCP-1522-PV) (FIG.24) e, segundo estes autores, tornam o arco neural do atlas desta espécie semelhante ao de *E. frenguelli* Cabrera, 1943 (BONAPARTE, 1963a). O arco neural do atlas UFRGS PV-0715-T é muito similar ao holótipo de *E. riograndensis* (MCP-1522-PV), tanto em sua morfologia quanto em suas dimensões. O arco neural do atlas de *E. frenguelli*, entretanto, é consideravelmente

maior que o do UFRGS PV-0715-T (BONAPARTE, J.F. com. pess.; OLIVEIRA; SCHULTZ, 2004, 2005).

A faceta articular para o pró-atlas de *Diademodon* (BRINK, 1955) e de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) fica em uma posição similar à observada no UFRGS PV-0715-T (FIG.24). Em *Oligokyphus* e nos mamíferos não há tal estrutura (KÜHNE, 1956), um caractere derivado e relacionado à perda do pró-atlas.

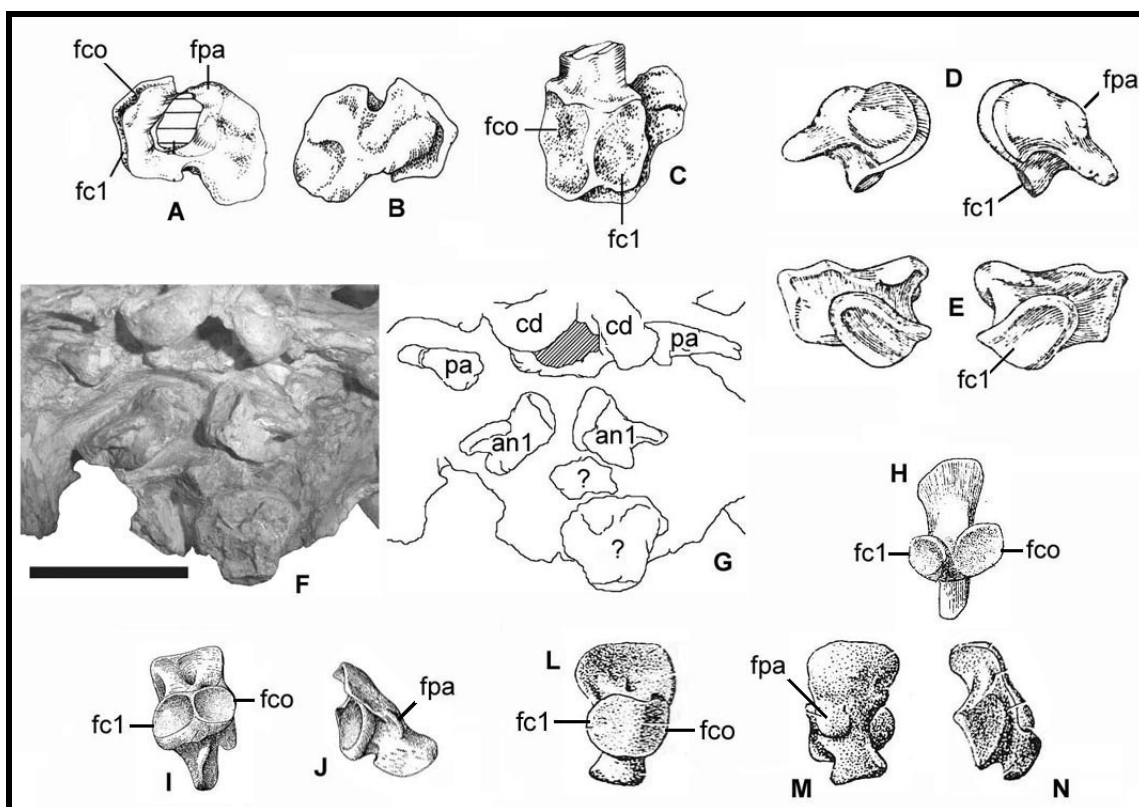


Figura 24 – Arco neural do atlas. A-C – arco neural direito UFRGS PV-0715-T, em normas dorsal, ventral e medial; D e E – *Exaeretodon* em normas dorsal e posterior, respectivamente (BONAPARTE, 1963a); F – região basicraniana do holótipo de *E. riograndensis* (MCP-1522-PV); G – interpretação de F; H – arco neural esquerdo de *Oligokyphus* em norma medial (KÜHNE, 1956); I e J – arco neural esquerdo de *Diademodon* em normas medial e anterior [modificado de Kühne (1956)]; L-N – arco neural esquerdo de *Thrinaxodon*, em normas medial, lateral e anterior, respectivamente [modificado de Jenkins (1971)]. Escala = 5cm (em F e G), as demais imagens não estão em escala. As abreviaturas estão no ANEXO C.

Para Jenkins (1971), as superfícies posterior e anterior do processo transversal do atlas de *Thrinaxodon* são quase verticais; no espécime UFRGS PV-0715-T, o processo transversal é mais laminar e inclinado, com uma face dorso-posterior e

outra ântero-ventral e se projeta levemente para cima, embora este último aspecto possa ser resultado do processo tafonômico relacionado à preservação deste exemplar, já que os cinodontes descritos por Jenkins (1971) têm processos transversos direcionados para baixo.

O contorno triangular e o vértice posterior arredondado do ic1 do UFRGS PV-0715-T (FIG.25) é similar ao de *Thrinaxodon*, mas difere de *Cynognathus* Seeley, 1895 e *Diademodon*, onde o ic1 é mais ovalado e irregular, e de *Galesaurus*, onde é retangular (JENKINS, 1971). *Massetognathus* tem um ic1 morfologicamente distinto do UFRGS PV-0715-T, com uma projeção posterior delgada (JENKINS, 1970b).

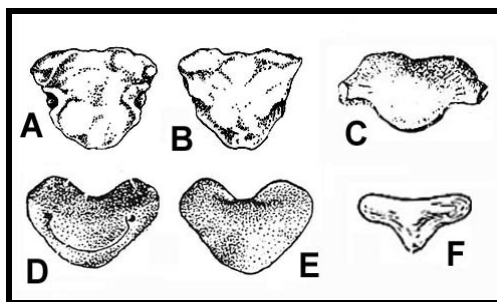


Figura 25 – Intercentro do atlas. A e B – UFRGS PV-0715-T em normas dorsal e ventral, respectivamente; C – *Galesaurus*, norma ventral (JENKINS, 1971); D e E – *Thrinaxodon*, em normas dorsal e ventral, respectivamente [modificado de Jenkins (1971)]; F – *Massetognathus* (JENKINS, 1970b). As imagens não estão em escala.

A zona de contato entre o centro do atlas e os pedículos do arco neural do áxis é visível no UFRGS PV-0715-T (FIG.16), bem como em *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971). Em *Diademodon* e *Cynognathus* os centros do atlas e do áxis são fusionados e a sutura não é visível; nos galessaurídeos a fusão destes dois elementos é, provavelmente, um aspecto dependente do estágio ontogenético do animal (JENKINS, 1971). *Probainognathus* tem os centros do atlas e do áxis totalmente fusionados (ABDALA, 1996) e pode representar uma condição mais derivada, encontrada também nos mamíferos.

A superfície anterior do centro do atlas de *Thrinaxodon* é dividida em quatro áreas: as primeiras duas, dorso-laterais, se articulam com as metades do arco neural do atlas, a terceira recebe o ic1 e a quarta, mais anterior, não tem função articular (JENKINS, 1971). No centro do atlas UFRGS PV-0715-T apenas uma área articular é definida com segurança, aquela localizada ventralmente e que recebe o ic1 [em *Cynognathus* esta área também é bastante ventralizada, ao contrário de cinodontes menores do Triássico sul-africano (JENKINS, 1971)], não havendo nenhuma evidência óssea que indique a articulação entre o centro do atlas e as metades do arco neural, o que pode estar relacionado a uma maior liberdade de movimentos nesta região. *Massetognathus* mostra em seu ic1 as facetas articulares para as metades do arco neural do atlas (JENKINS, 1970b).

Jenkins (1971) diz que o centro do atlas é mais curto ântero-posteriormente do que o das demais vértebras cervicais, mas no espécime UFRGS PV-0715-T ele é maior neste sentido que o do áxis e o da PS3.

O áxis UFRGS PV-0715-T é semelhante ao de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e o de *Diademodon* (BRINK, 1955), embora neste último haja uma quilha médio-ventral e não duas como no UFRGS PV-0715-T. A presença de uma quilha longitudinal médio-ventral no centro vertebral é um caractere também observado por Jenkins (1971) em *Thrinaxodon* e *Cynognathus*, sendo que é mais acentuada no áxis e diminui gradualmente nas vértebras mais posteriores. Uma quilha dupla, como observado no áxis UFRGS PV-0715-T, porém, não é relatada para outros cinodontes não-mamalianos (FIG.26).

O espinho neural do áxis UFRGS PV-0715-T é bem desenvolvido, laminar, comprimido lateralmente e com fortes áreas laterais para fixação muscular, similar ao de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b),

Diademodon (BRINK, 1955; JENKINS, 1971), *Cynognathus*, *Galesaurus* e *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971).

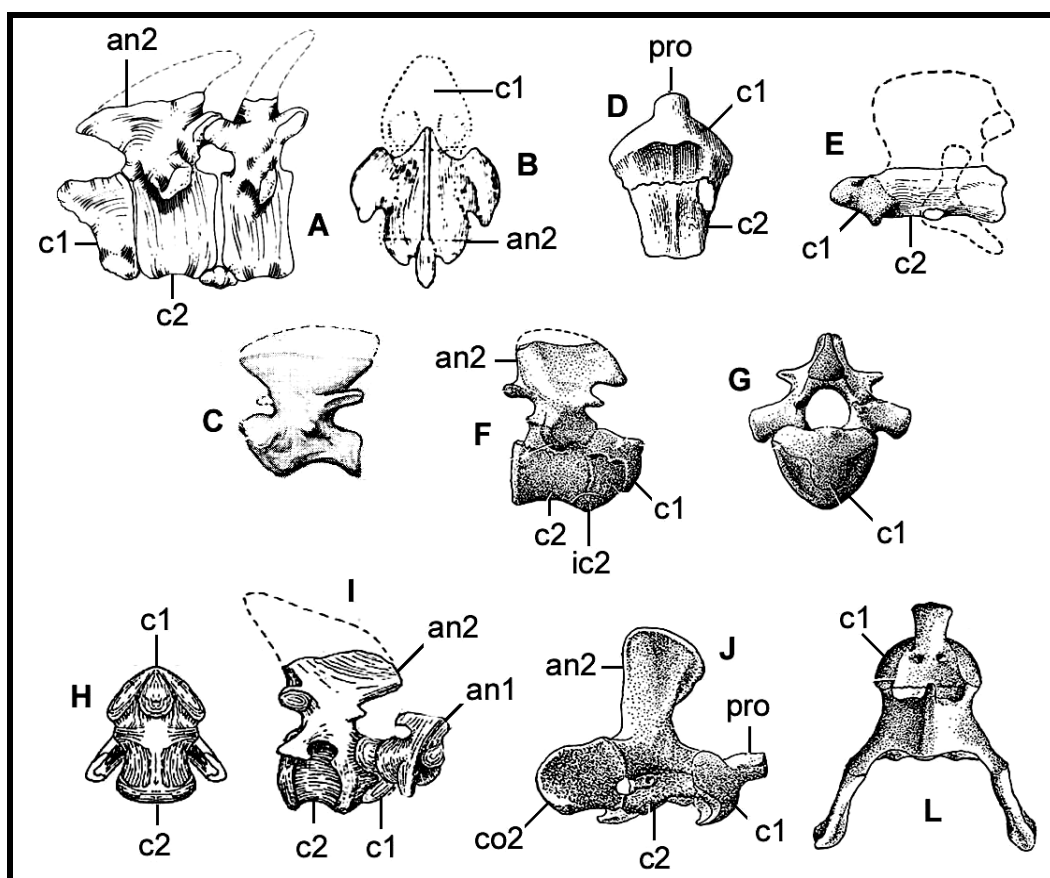


Figura 26 – Áxis. A – reconstrução do centro do atlas, eixo e terceira vértebra pré-sacral UFRGS PV-0715-T, norma lateral; B – *Exaeretodon*, norma dorsal (BONAPARTE, 1963a); C – *Massetognathus*, norma lateral (JENKINS, 1970b); D e E – *Oligokyphus*, normas ventral e lateral, respectivamente (KÜHNE, 1956); F e G – *Thrinaxodon*, normas lateral e anterior, respectivamente (JENKINS, 1971); H e I – *Diademodon*, normas ventral e lateral (com o atlas), respectivamente [modificado de Brink (1955)]; J e L – *Ornitorhynchus*, normas lateral e dorsal, respectivamente (JENKINS, 1971). As imagens não estão em escala. As abreviaturas estão no ANEXO C.

A ausência do intercentro do eixo pode ser devida ao fato de este elemento mostrar uma tendência de se fundir ao centro do atlas nos terápsidos (CARROLL, 1986). Bonaparte (1963a) diz não haver vestígios deste elemento em *Exaeretodon*.

A peça formada pela união dos centros do atlas e do eixo do UFRGS PV-0715-T é similar a *Diademodon* (BRINK, 1955; JENKINS, 1971), *Galesaurus* e *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971). *Exaeretodon* mostra um conjunto mais alongado

(BONAPARTE, 1963a). Assim como em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), os dois centros não são totalmente co-ossificados no UFRGS PV-0715-T, ao contrário do que ocorre em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) (FIG.26).

O complexo atlas-áxis UFRGS PV-0715-T mostra um mosaico de caracteres derivados e primitivos que parece estar presente em grande parte dos táxons de cinodontes não-mamalianos. Quando comparado a cinodontes não-eucinodontes (como *Thrinaxodon*) e a outros Cynognathia nota-se a presença de vários caracteres plesiomórficos, como a presença das facetas articulares para o pró-atlas e a configuração geral do complexo, composto por todas os elementos presentes nos terápsidos não-cinodontes. Caracteres derivados podem ser representados pelas especializações relacionadas ao processo de rotação atlanto-axial, uma condição homoplásica em relação aos mamaliaformes. Dentre estes destacam-se a perda das zigapófises atlanto-axiais (um aspecto não presente em cinodontes como *Thrinaxodon* e *Galesaurus*) e a um processo transversal do atlas mais adaptado à fixação de uma musculatura especializada na rotação da vértebra. Os tritilodontes são outro táxon de Cynognathia que mostram uma derivação acentuada em seu complexo atlas-áxis, indicando convergência com a condição dos mamaliaformes.

8.1.2. VÉRTEBRAS CERVICAIS PÓS-ÁXIS

As vértebras pré-sacrais cinco a sete do UFRGS PV-0146-T são similares às demais vértebras pré-sacrais. Na PS6 se observam duas quilhas ventrais longitudinais (na PS7 a quilha é simples). Assim como no áxis UFRGS PV-0715-T, a presença de duas quilhas ventrais longitudinais nos centros cervicais do UFRGS PV-0146-T é uma novidade; outros cinodontes não-mamalianos, como *Thrinaxodon*,

Cynognathus e *Galesaurus* (JENKINS, 1971) e *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956) mostram uma quilha simples na face ventral das vértebras cervicais.

De maneira incipiente, é possível visualizar na porção médio-ventral anterior do centro da PS7 uma faceta voltada anteriormente e que poderia representar o ponto onde se alocaria o intercentro correspondente (este caractere é muito mais acentuado na PS8) (FIG.8).

A PS3 do espécime UFRGS PV-0715-T (FIG.16) tem preservado seu intercentro e a morfologia deste elemento condiz com a afirmação de Jenkins (1971) de que os intercentros, como regra geral para os cinodontes não-mamalianos, têm uma largura de cerca da metade daquela dos centros adjacentes. Bonaparte (1963a) diz não haver vestígios de intercentros na coluna de *Exaeretodon* e Kühne (1956) diz que *Oligokyphus*, provavelmente, não teria intercentros nas vértebras pós-áxis. Jenkins (1971), entretanto, diz que a presença de intercentros nas vértebras cervicais e, talvez, na primeira truncal é um fato comum entre os cinodontes do Triássico sul-africano; intercentros deveriam estar presentes também em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b). Romer (1956) diz que a maioria dos terápsidos não-mamalianos retém os intercentros cervicais.

Apesar de não estar preservado integralmente, o espinho neural da PS3 do UFRGS PV-0715-T deveria ser comprimido látero-lateralmente, estreito ântero-posteriormente e recurvado posteriormente, para dar espaço ao espinho neural do áxis, como o observado em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Massetognathus* (JENKINS, 1970), *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus* (JENKINS, 1971) e *Chiniquodon teothonicus* (ABDALA, 1996). Nas vértebras cervicais do UFRGS PV-0146-T, o espinho neural é tão largo ântero-posteriormente quanto o das vértebras truncas anteriores.

A PS3 do UFRGS PV-0715-T tem pré-zigapófises com facetas articulares orientadas a cerca de 45° em relação ao plano sagital e a orientação das pós-zigapófises é similar. Esta condição difere de *Exaeretodon* onde as zigapófises cervicais tem plano de articulação próximo ao vertical (BONAPARTE, 1963a) e *Massetognathus*, onde estariam a 55° do plano sagital (exceto nas pré-zigapófises da PS3, com 65° de angulação). Em *Thrinaxodon*, *Cynognathus* (JENKINS, 1971) e *Galesaurus* (PARRINGTON, 1934 *apud* JENKINS, 1971) a C3 tem zigapófises inclinadas a cerca de 45° em relação ao plano sagital, embora neste último as pós-zigapófises possam ser mais horizontalizadas, a cerca de 55° do plano sagital. Em *Probainognathus* as zigapófises cervicais estão inclinadas a cerca de 30-50° do plano sagital (ABDALA, 1996). A C3 de *Chiniquodon* tem pós-zigapófises quase verticais (ABDALA, 1996). A condição mais derivada é encontrada nos mamíferos, onde as zigapófises das vértebras cervicais estão próximas ao plano horizontal, conferindo a esta região da coluna uma amplitude maior de movimentos; assim, a condição observada no UFRGS PV-0715-T é intermediária entre o estado primitivo, com facetas zigapofiseais próximas ao plano sagital (como em *Exaeretodon* e *Chiniquodon*), e a condição derivada.

O centro vertebral, tanto no espécime UFRGS PV-0146-T quanto no UFRGS PV-0715-T, é do tipo anficélico, a condição mais freqüente para os cinodontes não-mamalianos (ABDALA, 1996; JENKINS, 1970a, 1970b, 1971; ROMER, 1956). Em *Oligokyphus* os centros cervicais são levemente procélicos (KÜHNE, 1956). O centro vertebral e o arco neural das vértebras cervicais dos espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T não mostram o encurtamento ântero-posterior observado nos mamíferos, tritilodontes, triteledontes (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004) e alguns outros cinodontes não-mamalianos, como *Therioherpeton* Bonaparte *et*

Barberena, 1975 e *Prozostrodon* Bonaparte et Barberena, 2001 (BONAPARTE; BARBERENA, 2001), o qual aumenta a mobilidade da coluna nesta região.

8.1.3. VÉRTEBRAS TRUNCAIS

A probabilidade de que o centro das vértebras truncais do UFRGS PV-0146-T e do UFRGS PV-0715-T ser do tipo anficélico é grande, já que é o que ocorre na imensa maioria dos cinodontes não-mamalianos (ROMER, 1956, 1966; BONAPARTE, 1963a; JENKINS, 1971; ROMER; LEWIS, 1973; BONAPARTE; BARBERENA, 2001). A observação mais acurada deste fato é prejudicada pelo grau de articulação das vértebras o que impede a visualização das faces anterior e posterior do centro.

O espécime UFRGS PV-0715-T possui parapófises intervertebrais, isto é, formadas por dois centros sucessivos, como ocorre na região torácica de *Thrinaxodon*, *Cynognathus* (JENKINS, 1971), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) e deveria ocorrer em *Luangwa* (KEMP, 1980). Na série lombar de *Thrinaxodon* as parapófises estão situadas em um só centro vertebral (JENKINS, 1971), o que acontece nas vértebras truncais de *Prozostrodon* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001) e, talvez, em *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956). A maioria dos mamíferos tem as parapófises das vértebras torácicas, exceto nas mais posteriores, situadas entre centros vertebrais adjacentes.

As vértebras truncais dos espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T têm espinho neural com um ápice estreito látero-lateralmente, não apresentando a expansão apical observada em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e *Luangwa* (KEMP, 1980).

Nos dois espécimes estudados, nenhuma das vértebras truncais analisadas apresenta as anapófises assinaladas para *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971), *Diademodon* (BRINK, 1955; GOW; GRINE, 1979; JENKINS, 1971), *Luangwa* (KEMP, 1980) e *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956). *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Probainognathus* (ABDALA, 1996) e *Procynosuchus* (KEMP, 1980, 1982) não têm anapófises. Esta condição reflete bem que a presença de anapófises se deve a necessidades funcionais, sem muito significado filogenético, já que alguns Cynognathia (como *Diademodon*, *Luangwa* e *Oligokyphus*) apresentam tais estruturas, enquanto que outros (como *Exaeretodon*, *Massetognathus* e o próprio UFRGS PV-0715-T) não as têm. Entre os Probainognathia acontece algo semelhante; *Probainognathus* e o espécime UFRGS PV-0146-T não têm anapófises, ao contrário do observado em muitos mamíferos.

8.1.4. VÉRTEBRAS SACRAIS

O espécime UFRGS PV-0146-T, com quatro vértebras sacrais, representa uma condição bastante freqüente entre os cinodontes não-mamalianos (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004; ROMER, 1956), como é o caso de *Diademodon* (BRINK, 1955; GOW; GRINE, 1979), *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001), *Kayentatherium* (LEWIS, 1986) e, aparentemente, *Procynosuchus* (BROOM, 1948 *apud* BRINK; KITCHING, 1953a) e *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956); *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971) e *Chiniquodon* Huene, 1936 (ROMER; LEWIS, 1973) têm cinco e o mesmo, provavelmente, ocorre em *Galesaurus* e *Cynognathus* (JENKINS, 1971).

As seis vértebras sacrais do UFRGS PV-0715-T representam uma condição muito derivada, encontrada também em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), o qual pode ter ainda uma sétima sacral, e *Massetognathus* (JENKINS, 1970). Bonaparte (1963a) diz que a presença de seis vértebras sacrais em *Exaeretodon* se dá pela incorporação de duas pré-sacrais à série sacral, paralelamente à expansão anterior do ílio (BONAPARTE, 1963a).

Alguns tritilodontes e os triteledontes sofrem uma redução no número de sacrais e atingem uma contagem vertebral “mamaliana”, tipicamente com duas ou três vértebras sacrais (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004).

O espécime UFRGS PV-0146-T tem um número de vértebras sacrais similar ao de cinodontes não-eucinodontes (como *Procynosuchus*), alguns Cynognathia (*Diademodon*, *Kayentatherium* e *Oligokyphus*) e Probainognathia (*Therioherpeton*). A presença deste caractere ao longo de praticamente toda linhagem dos cinodontes (e, principalmente, em seus representantes mais basais, como *Procynosuchus*), permite supor que esta condição reflita o estado primitivo. Alguns cinodontes não-eucinodontes, como *Thrinaxodon* e *Galesaurus* (ambos com cinco sacrais), mostram algum grau de derivação em relação à condição primitiva; o mesmo acontece em certos Cynognathia (como *Cynognathus*, com cinco vértebras, e *Massetognathus*, *Exaeretodon* e o espécime UFRGS PV-0715-T, como seis) e determinados Probainognathia, como *Chiniquodon* (com cinco), alguns tritilodontes, triteledontes e mamíferos (onde o número de sacrais é reduzido). Novamente, este caractere pós-craniano não aparente ter vinculação com as relações filogenéticas entre os táxons, mas sim com aspectos ecológicos.

No espécime UFRGS PV-0715-T as vértebras sacrais cinco e seis têm seus centros vertebrais intimamente associados, em uma condição próxima à observada por Bonaparte (1963a) na região sacral de *Exaeretodon*, onde pode ocorrer uma fusão

parcial entre os centros vertebrais. As vértebras sacrais um a quatro, entretanto, parecem manter sua individualidade.

As zigapófises das vértebras sacrais UFRGS PV-0146-T estão intimamente associadas e apresentam pouca inclinação em relação ao plano sagital. Em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Thrinaxodon*, *Galesaurus* e *Cynognathus* (JENKINS, 1971) as zigapófises também são quase parassagitais.

Não há diferenças significativas entre os espinhos neurais das S1 e S3 do UFRGS PV-0146-T em relação aos das vértebras truncais mais posteriores, seja na morfologia ou na orientação. Jenkins (1971) assinala que *Thrinaxodon* e *Cynognathus* têm os espinhos sacrais mais estreitos ântero-posteriormente e mais baixos que os da série lombar. O mesmo acontece em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) e *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a).

8.1.5. VÉRTEBRAS CAUDAIS

O padrão morfológico e as dimensões relativas entre o centro vertebral e o arco neural das vértebras caudais UFRGS PV-0715-T é diferente do observado na maioria dos cinodontes não-mamalianos cuja região caudal é conhecida, como *Diademodon* (BRINK, 1955) e *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971), onde estes elementos têm suas dimensões abruptamente reduzidas em direção à extremidade livre da cauda. No UFRGS PV-0715-T, as vértebras mostram um gradiente morfológico mais suave e ficam proporcionalmente mais delgadas, se aproximando à condição observada nos tritilodontídeos (KÜHNE, 1956) e mamaliomorfos (FLOWER, 1956; ROWE, 1993), embora não tão derivada (FIG.27).

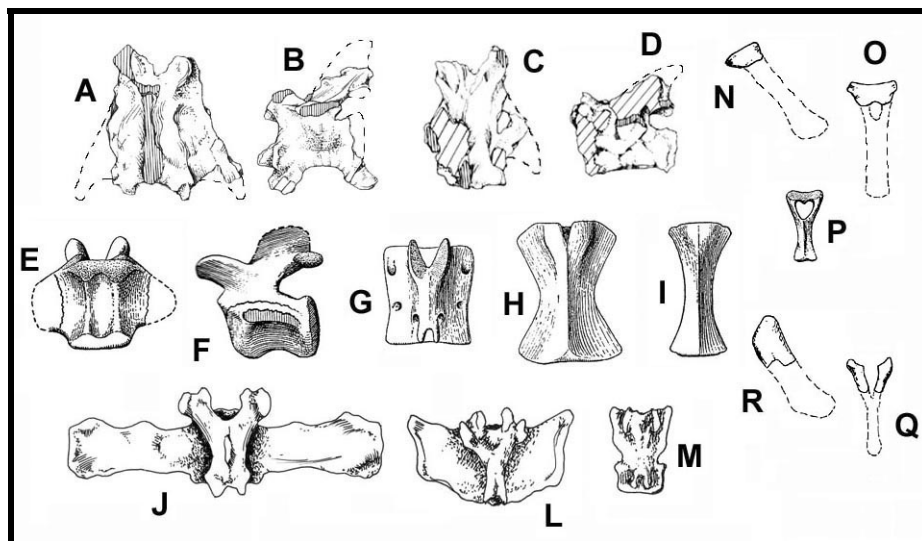


Figura 27 – Vértex caudais e hemapófises. A e B – “Q1” UFRGS PV-0715-T, em normas dorsal e lateral, respectivamente; C e D – “Q3” UFRGS PV-0715-T, em normas dorsal e lateral, respectivamente; E-I – vértebras caudais progressivamente mais distais de *Oligokyphus* (E e F são a mesma vértebra, em normas ventral e lateral, respectivamente; G-I em norma dorsal) (KÜHNE, 9156); J-M – vértebras caudais progressivamente mais distais de *Euphractus*, um mamífero, em norma dorsal; N e O – hemapófise da “Q1” UFRGS PV-0715-T em normas lateral e anterior, respectivamente; R – hemapófise de vértebra caudal proximal de *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956); R e Q – hemapófise da “Q4” UFRGS PV-0715-T em normas lateral e anterior, respectivamente. As imagens não estão em escala. Linhas tracejadas representam tentativas de reconstrução.

A presença das vértebras caudais mostrando tal gradiente (com vértebras proximais mais curtas e robustas e, em direção à extremidade distal da cauda, sofrendo um alongamento e ficando mais gráceis), sugere que a cauda deste animal fosse consideravelmente alongada, como em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a).

As zigapófises das “vértebras caudais um” a “cinco” do UFRGS PV-0715-T não mostram uma orientação próxima a um plano parassagital, como em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Thrinaxodon* e *Galesaurus* (JENKINS, 1971), mas sim uma condição similar a *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), onde estão orientadas a cerca de 45° em relação ao plano sagital.

A condição normal dos sinápsidos é a de apresentar hemapófises bem desenvolvidas, as quais se conectam às vértebras através de duas barras (ROMER, 1956), como ocorre na “Q4” do UFRGS PV-0715-T. Este padrão, entretanto não é

observado na hemapófise da “Q1” do mesmo espécime, a qual se conecta à vértebra através de um “disco” ósseo, de onde surgem as duas barras do arco hemal (FIG.27). Em um outro espécime de cinodonte não-mamaliano do Triássico sul-rio-grandense (UFRGS PV-1051-T), ainda em preparação, as vértebras caudais mais proximais mostram hemapófises fechadas na extremidade proximal, enquanto que nas vértebras mais distais esta extremidade é aberta. Isto ilustra que a variação observada nas hemapófises do espécime UFRGS PV-0715-T pode ocorrer em outros táxons. Em *Exaeretodon* as hemapófises não foram assinaladas, talvez pela má preservação da região caudal do espécime descrito (BONAPARTE, 1963a). *Thrinaxodon* não mostra evidências de hemapófises (JENKINS, 1971).

Como a cauda é uma região da coluna funcionalmente importante (auxiliando na locomoção e em outras atividades), é provável que sua anatomia reflita muito mais esta funcionalidade, ao invés de ser determinada pelas relações filogenéticas entre os táxons.

8.2. COSTELAS

Nos cinodontes não-mamalianos se observa uma redução das costelas lombares (e, em alguns casos, uma fusão entre a costela e a vértebra), as quais são completamente perdidas nos térios coronais (KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004; LESSERTISSEUR, SIGOGNEAU, 1965; ROMER, 1956, 1966). Lessertisseur e Sigogneau (LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965) dizem que a região posterior do tronco dos mamíferos se torna mais flexível devido à ausência das costelas.

A presença de especializações nas costelas truncais dos cinodontes não-mamalianos é bastante variável, mesmo dentro de um mesmo táxon, como entre os traversodontídeos, como citado por Hopson e Kitching (1972) e Abdala e Ribeiro (2003), sendo *Exaeretodon* uma das formas que não possuem tais especializações (BONAPARTE, 1963a; JENKINS, 1970); especializações costais também não são encontradas em *Therioherpeton*, *Prozostrodon* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001), *Chiniquodon teothonicus* (ROMER; LEWIS, 1973; ABDALA, 1996), *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956), *Probainognathus* (ABDALA, 1996) e *Procynosuchus* (BRINK; KITCHING, 1953a; JENKINS, 1970b) (FIG.28).

Os espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T não apresentam nenhum tipo de especialização costal (FIG.28), como acontece nos cinodontes acima citados.

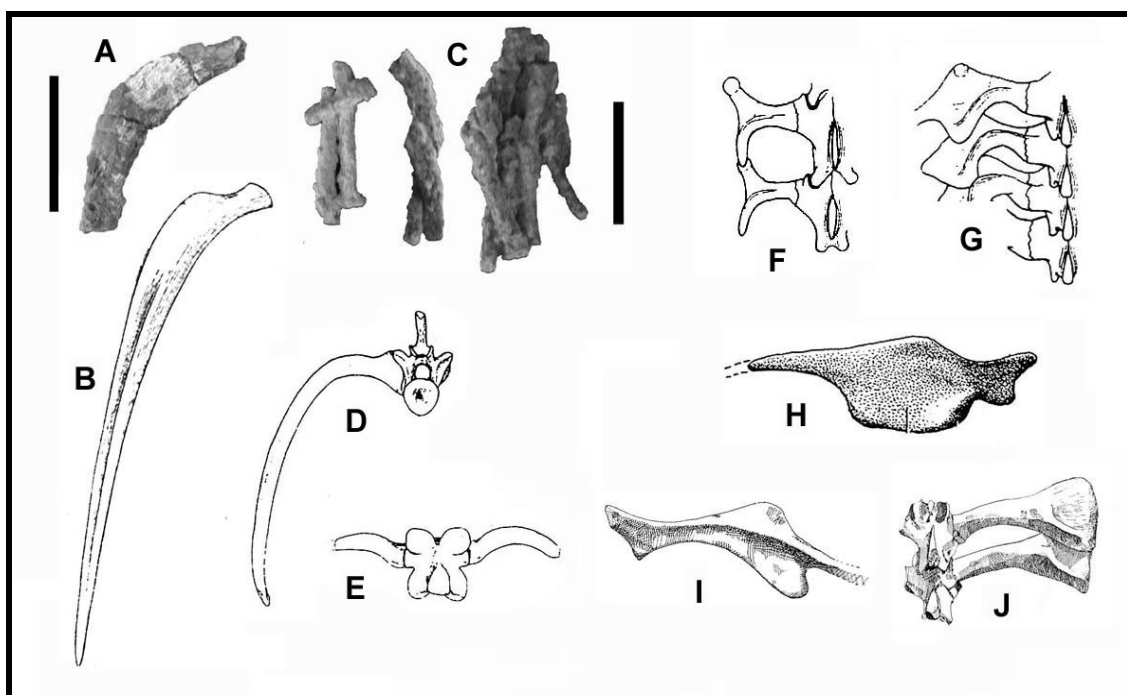


Figura 28 – Costelas. A – UFRGS PV-0715-T, fragmento proximal de costela truncal; B – costela truncal de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) (notar a semelhança com o fragmento em A); C – UFRGS PV-0146-T, fragmentos de costelas; D e E – vértebras e costelas truncais de *Procynosuchus* (KEMP, 1982); F - vértebras e costelas lombares de *Massetognathus* (KEMP, 1982); G – vértebras e costelas torácicas e lombares de *Cynognathus* (KEMP, 1982); H – costela torácica de *Galesaurus* (JENKINS, 1971); I e

J – costela torácica e vértebras e costelas lombares de *Luangwa*, respectivamente (KEMP, 1980). Escala = 5cm (A e C), as outras imagens não estão em escala.

Galesaurus (JENKINS, 1971), *Diademodon* (BROOM, 1914; BRINK, 1955; JENKINS, 1970b, 1971, GOW; GRINE, 1979), *Thrinaxodon* (BRINK, 1955, 1958, 1965; JENKINS, 1970, 1971; COLBERT, KITCHING, 1977), *Cynognathus* (BROOM, 1914; JENKINS, 1970b, 1971), *Luangwa* (KEMP, 1980), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Traversodon stahleckeri* (JENKINS, 1970; HUENE, 1942), *Pascualgnathus polanski* (BONAPARTE, 1966b, 1967), *Andescynodon mendozensis* (BONAPARTE, 1970), *Cricodon* (JENKINS, 1970b) e *Trirachodon* Seeley, 1894 (HOPSON; KITCHING, 1972) têm especializações nas costelas truncais (FIG.28). *Scalenodon* (JENKINS, 1970b) têm evidências de especializações costais.

As placas costais são caracteres derivados para os cinodontes, não estando presentes nas formas mais basais (como *Procynosuchus*) e que parecem ter se desenvolvido independentemente em vários táxons (fato atestado, inclusive, pela morfologia distinta destas placas para cada táxon), como *Thrinaxodon*, *Galesaurus* e muitos Cynognathia (*Diademodon*, *Cynognathus*, *Trirachodon* e muitos traversodontídeos). Nenhum Probainognathia, porém, desenvolve tais estruturas, inclusive o espécime UFRGS PV-0146-T, e o mesmo acontece entre os tritilodontes, *Exaeretodon* e o UFRGS PV-0146-T, representantes dos Cynognathia.

A redução das costelas truncais mais posteriores (sejam ou não especializadas) parece estar relacionada ao desenvolvimento de um diafragma muscular e pode ter tido uma origem pré-Cynodontia, como atestado por Brink (1957) em *Theriognathus microps* Owen, 1876, um terocefálio com costelas truncais posteriores curtas (FIG.29). *Procynosuchus* tem costelas que decrescem gradualmente em comprimento em direção à região sacral (FIG.29), podendo ser uma forma onde o

desenvolvimento deste diafragma estivesse em um estágio inicial (BRINK; KITCHING, 1953a; BRINK, 1965, COLBERT, 1986; KONJUKOVA, 1946 *apud* JENKINS, 1970b; POUGH; JANIS; HEISER, 2003).

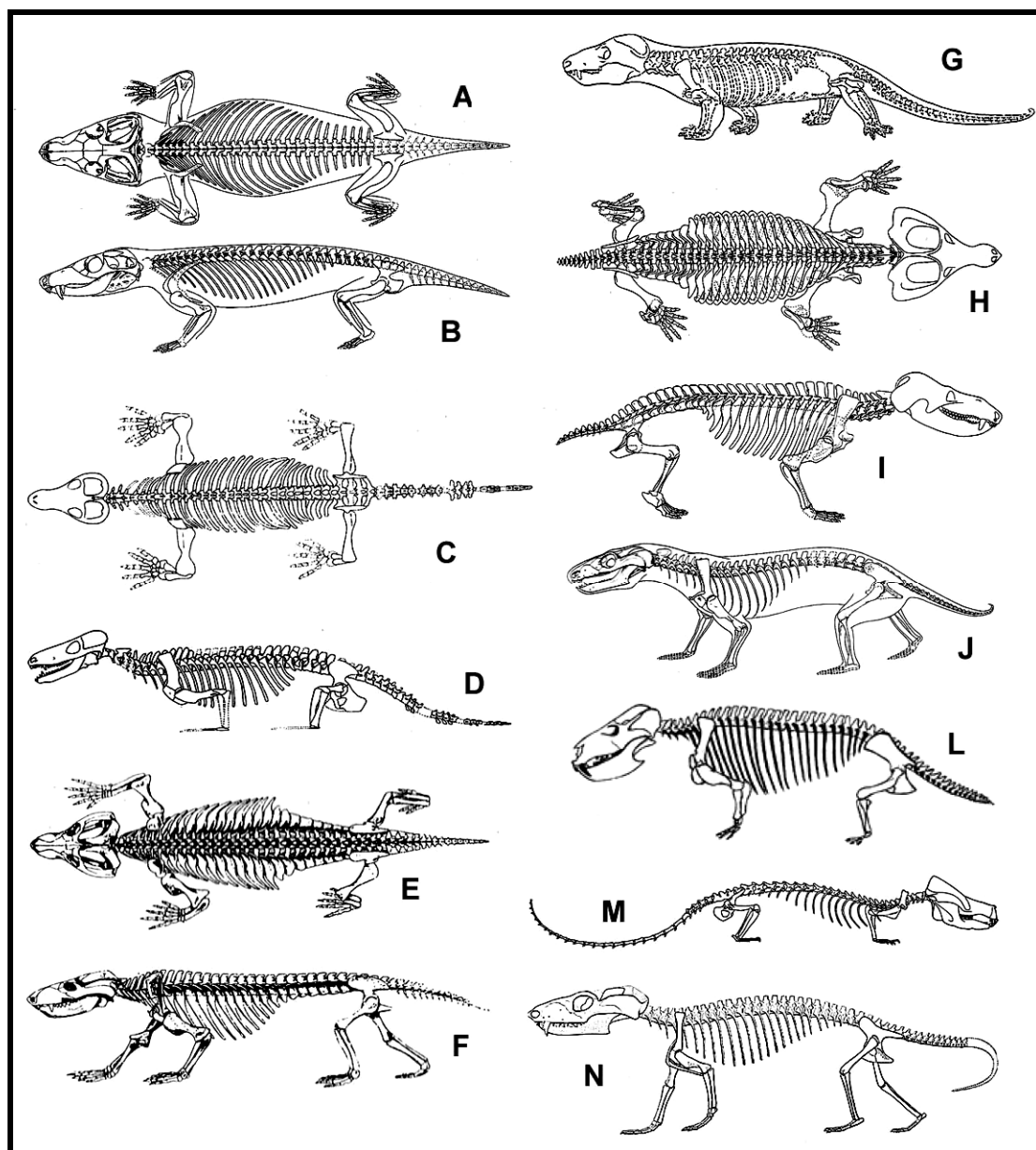


Figura 29 – Reconstruções esqueléticas de terocefálios (A e B) e cinodontes não-mamalianos (C-N). A e B – *Theriognathus* (BRINK, 1957); C e D – *Procynosuchus* (KEMP, 1982); E e F – *Thrinaxodon* (KEMP, 1982); G – *Cynognathus* (ROMER, 1956); H e I – *Diademodon* (BRINK, 1955); J – *Massetognathus* (JENKINS, 1970b); L – *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a); M – *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956); N – *Chiniquodon* (ROMER; LEWIS, 1973). A, C, E e H em norma dorsal, as restantes em norma lateral. As imagens não estão em escala.

Há uma tendência de as costelas ficarem mais perpendiculares à coluna (JENKINS, 1970b) e durante este processo se desenvolveram os processos costais, que dariam suporte às costelas para resistir à pressão atmosférica na respiração mantida só pelo diafragma, antes de a cooperação entre diafragma e os músculos intercostais se estabelecer. Esta condição é ilustrada por *Thrinaxodon* (FIG.29), onde processos costais se desenvolvem em todo tronco (BRINK, 1955).

Em *Oligokyphus* (FIG.29) o padrão de articulação das costelas indica que as respirações costal e diafragmática estavam bem estabelecidas (KÜHNE, 1956) e isto deve ter ocorrido também nos triteledontes, onde uma região lombar tipicamente mamaliana é vista (BRINK, 1955).

As costelas preservadas no espécime UFRGS PV-0715-T têm morfologia condizente com as de *Exaeretodon* (FIG.28), tendo sua largura máxima na região tubercular e se afinando gradualmente em direção à extremidade distal e sendo convexa anterior e côncava posteriormente. O restante da costela tem secção oval com uma depressão em sua face anterior (BONAPARTE, 1963a).

As costelas sacrais do UFRGS PV-0715-T são muito similares às de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) (FIG.30); a primeira e a segunda sofrem uma torção perto da região articular e formam uma lâmina delgada dorso-ventralmente. Sua superfície articular para a lâmina ilíaca é mais dorso-lateral, ao invés de meramente lateral, como em outros cinodontes não-mamalianos. A terceira costela sacral não tem a expansão laminar das duas anteriores, sendo distalmente mais espessa e se associando ao ílio do modo mais convencional. As três costelas sacrais mais posteriores possuem uma extremidade distal espessada com a morfologia típica dos cinodontes não-mamalianos.

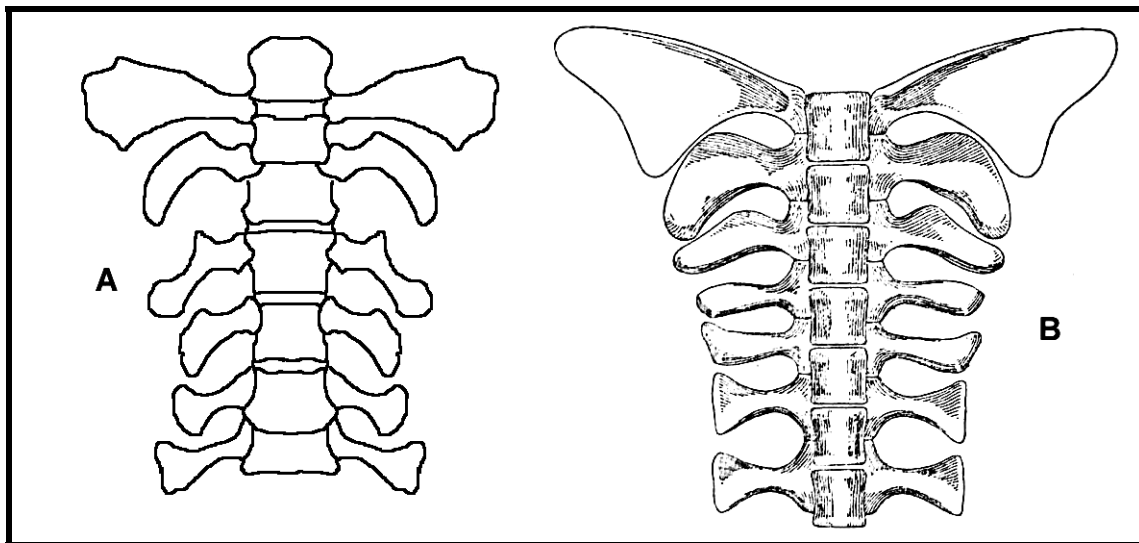


Figura 30 – Costelas sacrais. A – norma ventral das vértebras e costelas sacrais UFRGS PV-0715-T (reconstrução baseada na Fig.19C); B – vértebras e costelas sacrais de *Exaeretodon* em norma ventral [retirado de Bonaparte (1963a)].

Esta sucessão de formas na estrutura e posição das costelas sacrais, observada também em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), se explica pelo fato de a porção anterior do ílio ser voltada dorso-lateralmente e, gradualmente, se modificar posteriormente até atingir uma posição vertical na quarta costela sacral.

Uma condição similar, mas não tão acentuada, é observada nas costelas sacrais do UFRGS PV-0146-T, onde as costelas sacrais um e dois têm superfícies articulares para o ílio mais inclinadas dorso-lateralmente, enquanto que as costelas três e quatro são mais verticalizadas.

No espécime UFRGS PV-0715-T as costelas sacrais não são fusionadas às vértebras. Esta condição contrasta com *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Probainognathus* (ABDALA, 1996) e *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971).

Aparentemente, no espécime UFRGS PV-0146-T, as costelas sacrais se associam somente ao centro vertebral correspondente. A união das costelas sacrais com as vértebras varia no espécime UFRGS PV-0715-T, de modo semelhante a *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a); nas primeiras três o capítulo costal é intervertebral, enquanto que nas mais posteriores ele se articula somente à vértebra correspondente. No UFRGS

PV-0146-T não é possível visualizar a união costela-centro vertebral. Em *Chiniquodon* as costelas sacrais se inserem na metade anterior do centro (HUENE, 1942).

No lado esquerdo da cintura pélvica do UFRGS PV-0715-T é possível observar que as costelas sacrais e a lâmina ilíaca não eram co-ossificadas. Este fato fica mais evidente quando observado o ramo direito da cintura; a face médio-ventral do ílio não mostra nenhuma cicatriz que indique uma fixação óssea das costelas sacrais. As costelas sacrais esquerdas do espécime UFRGS PV-0146-T formam uma superfície articular para a lâmina ilíaca que não mostra nenhum sinal de co-ossificação com esta estrutura. É provável, então, que a articulação sacro-ilíaca destes animais fosse similar à de *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971) e *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), onde ocorreria, possivelmente, uma sincondrose [ou sindesmose, segundo Jenkins (JENKINS, 1971)].

8.3. CINTURA PÉLVICA

O espécime UFRGS PV-0146-T apresenta uma morfologia pélvica similar à de *Cynognathus* (JENKINS, 1971) (FIG.31), muito embora seu ílio tenha a porção pré-acetabular relativamente mais desenvolvida que a pós-acetabular e o ísquio seja mais curto ântero-posteriormente do que no táxon africano.

O caractere mais evidente da cintura pélvica UFRGS PV-0715-T é o grande alongamento da porção pré-acetabular do ílio, condizente com a morfologia da lâmina ilíaca de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e refletindo a tendência observada entre os terápsidos no alongamento da região pré-acetabular do ílio e na redução da porção pós-acetabular (ROMER, 1956), sendo um caractere derivado ausente nos cinodontes do Triássico sul-africano (BONAPARTE, 1963a) (FIG.31). Não

obstante sua natureza comprovadamente primitiva, *Procynosuchus* tem a região pré-acetabular da lâmina ilíaca sensivelmente maior que a pós-acetabular (BONAPARTE, 1963a). Bonaparte (1963a) cita, ainda, a presença de rugosidades na face medial da lâmina ilíaca de *Exaeretodon*, indicadoras de uma possível sincondrose sacro-ilíaca; tais estruturas não são observadas no ílio UFRGS PV-0715-T. Bonaparte (1963a) assinala também a inclinação da lâmina ilíaca, em sua porção mais anterior, e a gradual aquisição de uma orientação mais vertical próximo ao acetábulo, o que conferiria a ela uma inclinação látero-ventral de cerca de 40°, embora não diga se em relação ao plano horizontal ou vertical, o que ocorre na lâmina ilíaca do UFRGS PV-0715-T, mas não no espécime UFRGS PV-0146-T.

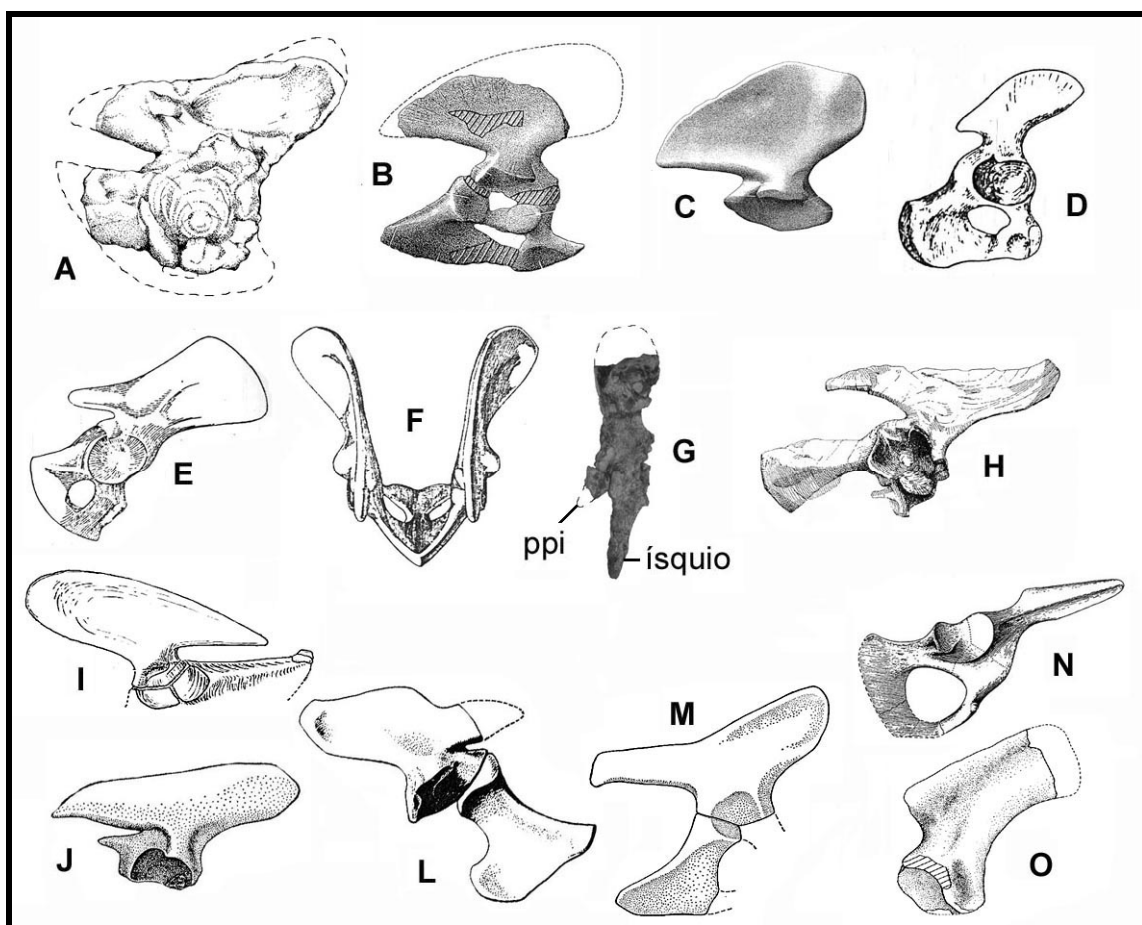


Figura 31 – Cinturas pélvicas. A – UFRGS PV-0146-T; B – *Cynognathus* (JENKINS, 1971); C – ílio direito de ?*Cynognathus* (?*Diademodon*) (JENKINS, 1971); D – *Procynosuchus* (BONAPARTE, 1963a); E e F – *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a); G – ílio e ísquio direitos PV-0715-T; H – *Luangwa* (KEMP, 1980); I – *Massetognathus* [modificado de Jenkins (1970b)]; J – ílio de *Probainognathus* [modificado de Romer e

Lewis (1973)]; L e M – *Chiniquodon* [M originalmente descrito como pertencente a *Probelesodon* (ROMER; LEWIS, 1973)]; N – *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956); O – Ílio de *Prozostrodon* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001). As imagens não estão em escala. Linhas tracejadas representam tentativas de reconstrução. F e G em norma dorsal, as restantes em norma lateral. Abreviaturas no ANEXO C.

Luangwa (KEMP, 1980), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Chiniquodon teothonicus* (ROMER; LEWIS, 1973), *Prozostrodon* e *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001) têm a porção pré-acetabular do ílio muito desenvolvida e a redução do processo posterior do ílio (FIG.31), como no UFRGS PV-0715-T. *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956) e os mamíferos atingem um estágio bastante derivado, onde o ílio é representado apenas pelas porções acetabular e pré-acetabular, com a perda da região pós-acetabular.

8.4. MEMBROS

8.4.1. MEMBRO ESCAPULAR

Poucos caracteres podem ser observados no rádio e na ulna UFRGS PV-0715-T. Apenas algumas comparações com outros cinodontes não-mamalianos, baseadas na forma geral destes elementos, puderam ser efetuadas, já que outros aspectos como cristas, fossas e outras feições anatômicas não foram preservados satisfatoriamente.

O rádio UFRGS PV-0715-T é similar ao de *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e não muito diferente do rádio de *Cynognathus* e *Diademodon* (JENKINS, 1971). O rádio de *Thrinaxodon* mostra algumas diferenças, talvez em decorrência de seu tamanho menor (JENKINS, 1971), enquanto que *Massetognathus* mostra uma condição mais derivada (JENKINS, 1970b) (FIG.32).

A ulna UFRGS PV-0715-T também guarda semelhanças com *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), mas é distinta da de *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Diademodon* (JENKINS, 1971) e *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) (FIG.32), sendo mais robusta que nestes cinodontes, indicando uma natureza mais primitiva.

O complexo rádio-ulna UFRGS PV-0715-T é similar ao de *Exaeretodon*, o qual, segundo Bonaparte (1963a) lembra o de *Procynosuchus*, formando um conjunto robusto e representando uma condição consideravelmente primitiva entre os cinodontes.

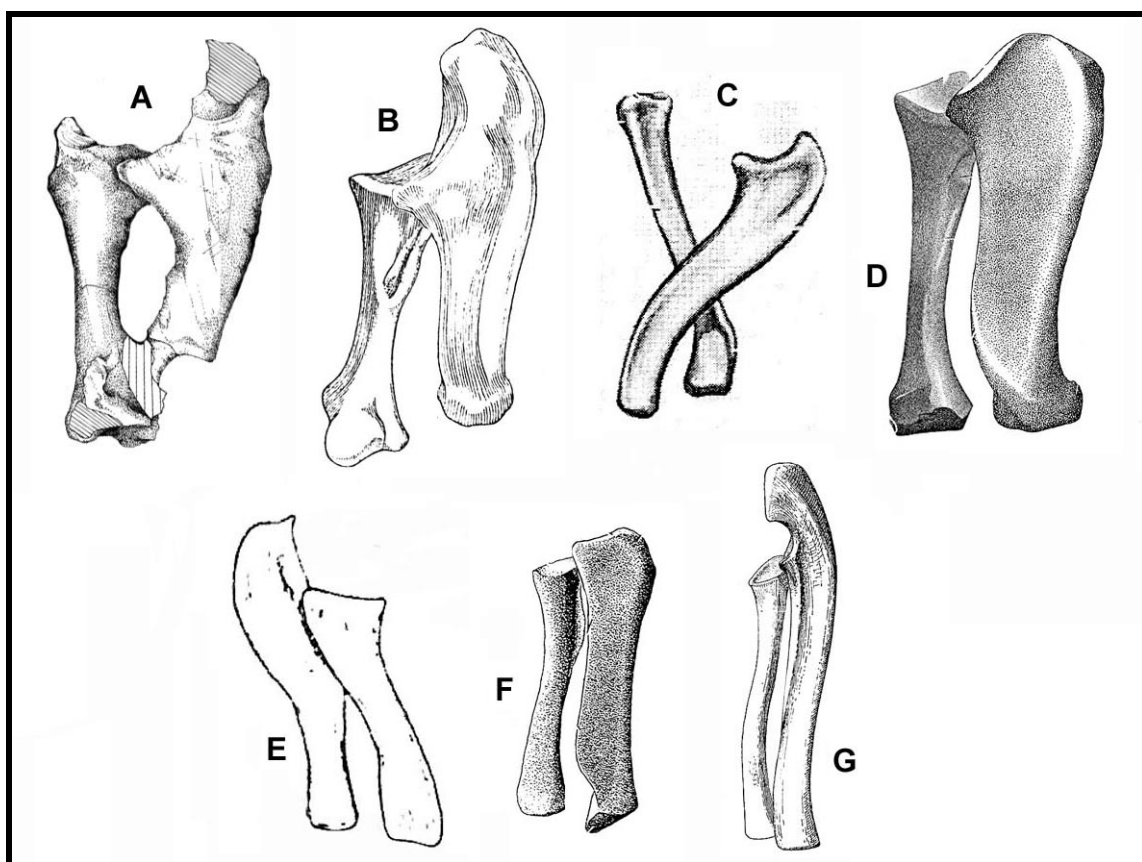


Figura 32 – Conjunto rádio-ulna. A – UFRGS PV-0715-T; B – *Exaeretodon* [modificado de Bonaparte (1963a)]; C – *Massetognathus* [modificado de Jenkins (1970b)] ; D - ?*Cynognathus* (?*Diademodon*) [modificado de Jenkins (1971)]; E – *Procynosuchus* [modificado de Bonaparte (1963a)]; F – *Thrinaxodon* [modificado de Jenkins (1971)]; G – *Oligokyphus* [modificado de Kühne (1956)]. As imagens não estão em escala e forma modificadas de modo a representar rádio e ulna direitos, em norma posterior (exceto E, em norma anterior).

8.4.2. MEMBRO PÉLVICO

Com a adoção de uma postura mais derivada (aduzida) no membro pélvico, ocorrida em muitos terápsidos, o fêmur muda radicalmente em relação ao dos “pelicossauros” (FIG.33). A cabeça femoral passa a se orientar medialmente, a cerca de 45° em relação ao eixo longo do osso, e pode sofrer ainda uma inflexão dorsal; os côndilos distais, para receber a tíbia, tendem a formar um ângulo de cerca de 45° em relação ao eixo longo do fêmur; a maioria dos terápsidos perde o quarto trocanter, presumivelmente dada a importância reduzida da cauda na locomoção (ROMER, 1956; JENKINS, 1970a, 1971; SUES, 1986).

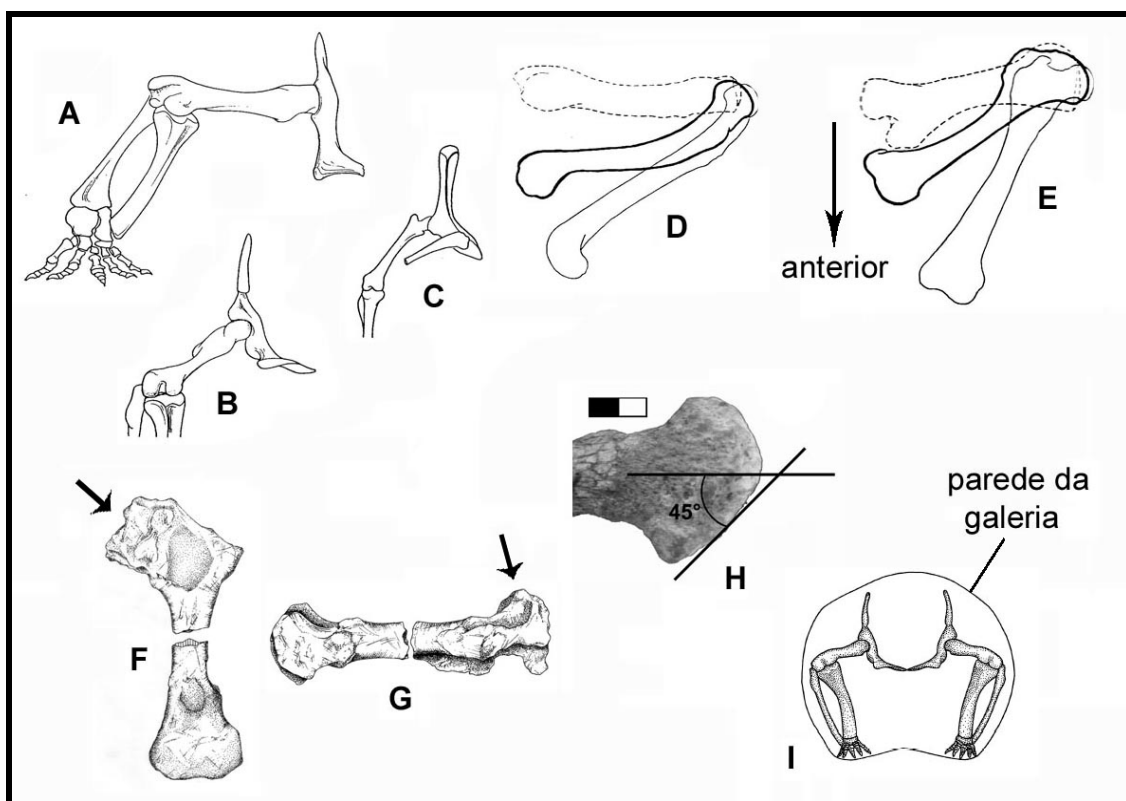


Figura 33 – Postura femoral e adaptações à postura semi-aduzida. A-C – membro pélvico de “pelicossauro” (A), de um cinodonte não-mamaliano (B) e de mamífero (C) em norma anterior (JENKINS, 1971); D – disposição do fêmur de “pelicossauro” (pontilhado), cinodonte não-mamaliano (linha mais espessa) e mamífero (linha mais fina) em norma lateral (JENKINS, 1971); E – o mesmo que em D, em norma dorsal (JENKINS, 1971); F – fêmur esquerdo UFRGS PV-0146-T em norma dorsal (a seta indica a inflexão medial da cabeça femoral); G – o mesmo que em F, em norma posterior (a seta indica a inflexão dorsal da cabeça femoral); H – côndilo anterior do fêmur esquerdo UFRGS PV-0146-T, mostrando a angulação da faceta articular para a

tíbia; I – adoção facultativa da postura semi-aduzida a aduzida por *Thrinaxodon* no interior de uma galeria (DAMIANI *et al.*, 2003). Escala = 2cm em H, as outras imagens não estão em escala.

O fêmur UFRGS PV-0146-T tem uma cabeça deslocada medial e, levemente, dorsalmente e as superfícies articulares dos côndilos para a tíbia estão inclinadas em um ângulo similar ao esperado em animais com postura semi-aduzida (FIG.33). Não há semelhanças com o fêmur de *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971), talvez em decorrência de diferenças de tamanho entre os dois. Com *Cynognathus* e *Diademodon*, porém, há certas similaridades (JENKINS, 1971), como: (1) a continuidade entre a cabeça femoral e o trocanter maior; (2) uma fossa intertrocantérica ventral relativamente profunda; (3) uma suave crista que parte da extremidade anterior do trocanter menor em direção ao côndilo posterior, sem, contudo, atingi-lo; (4) o côndilo anterior se projeta mais ventralmente que o posterior (FIG.34).

O caractere (1), acima citado, também é presente em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001). O caractere (4) foi assinalado para *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e *Massetognathus* (JENKINS, 1970b). *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) e *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001) têm a cabeça femoral dorsal e medialmente orientada; juntamente com os dois primeiros, *Chiniquodon* tem côndilos distais indicando uma postura mais aduzida (ROMER, 1969a) (FIG.34).

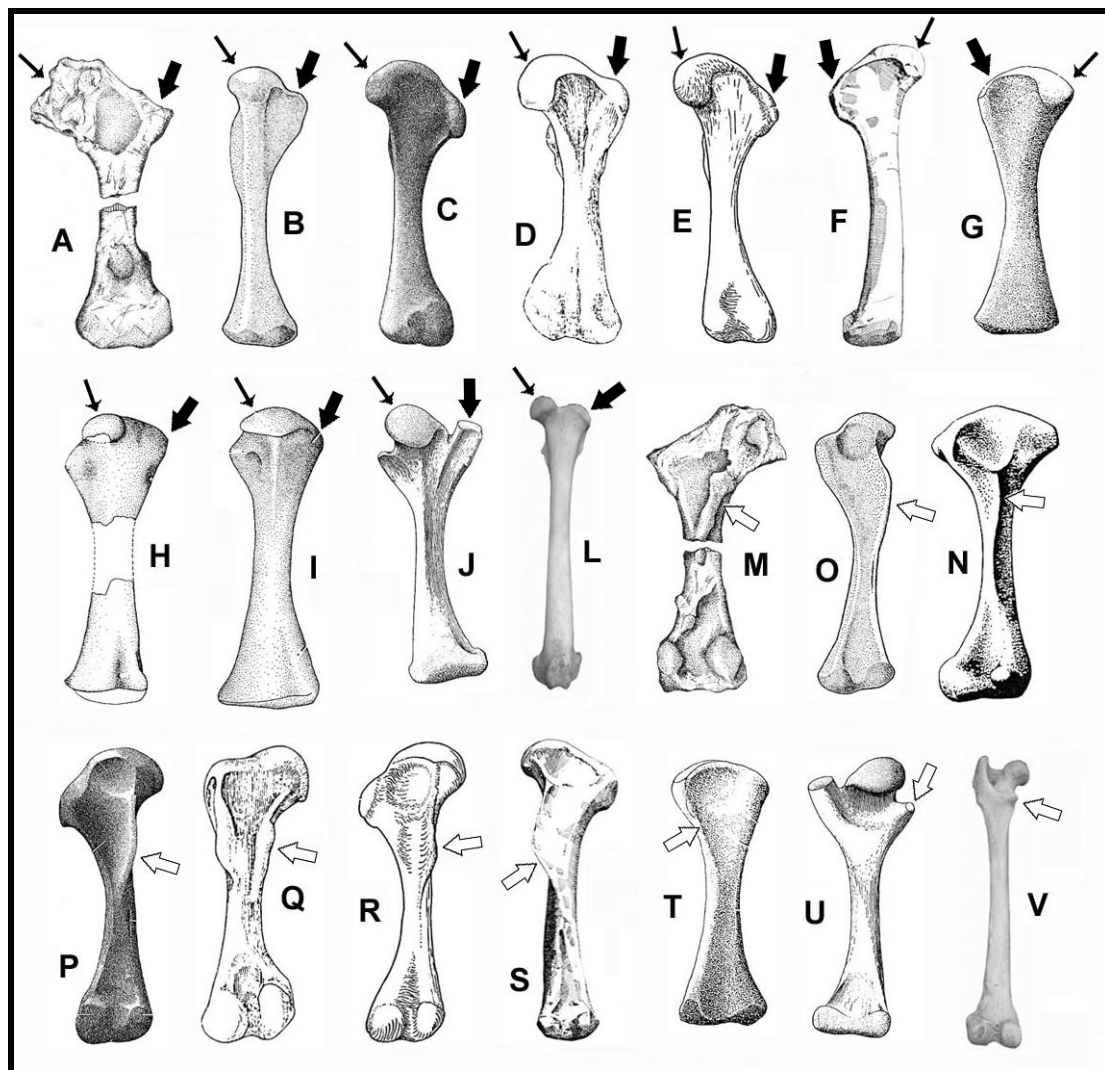


Figura 34 – Fêmures. A e M – UFRGS PV-0146-T; B, O e N – *Chiniquodon* [B e O originalmente descritos como pertencentes a *Probelesodon* (ROMER; LEWIS, 1973)]; C e P – ?*Cynognathus* (?*Diademodon*) (JENKINS, 1971); D e Q – *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a); E e R – *Massetognathus* (KEMP, 1970b); F e S – *Luangwa* (KEMP, 1980); G e T – *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971); H – *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001); I – *Irajatherium* (MARTINELLI *et al.*, 2005); J e U – *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956); L e V – *Canis*. As imagens não estão em escala. A-E e H-L são fêmures esquerdos; F e G são fêmures direitos. A-L em norma dorsal; M-V em norma ventral. A seta fina indica a cabeça femoral, a seta espessa negra indica o trocanter maior e a seta espessa branca o trocanter menor.

A localização do trocanter maior, em uma posição relativamente proximal, é semelhante ao que ocorre em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a), *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001), *Luangwa* (KEMP, 1980) e *Probainognathus* (ROMER; LEWIS, 1973; ABDALA, 1996) (FIG.34). Um aspecto observado em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b) e presente no fêmur UFRGS PV-

0715-T é o fato de o côndilo posterior ser mais proeminente lateralmente do que o anterior medialmente (FIG.34).

O fêmur UFRGS PV-0146-T encontra-se em um estágio de especialização intermediário entre à condição menos derivada observada em cinodontes como *Thrinaxodon*, *Massetognathus* e *Exaeretodon* e a condição mais avançada vista em *Oligokyphus* e nos Probainognathia mais avançados (como *Therioherpeton*, *Irajatherium* e nos mamíferos térios). Os fêmures descritos para *Chiniquodon* (um deles originalmente considerado como pertencendo a *Probelesodon*) mostram uma estrutura mais arcaica que o fêmur UFRGS PV-0146-T, muito embora, seja provável que este espécime e *Chiniquodon* sejam aparentados.

8.5. ASPECTOS POSTURAI E LOCOMOTORES

A interpretação das habilidades locomotoras dos tetrápodos extintos, usualmente, é dificultada devido à preservação incompleta das superfícies articulares e das áreas de fixação muscular, por exemplo (FRÖBISCH, 2003).

Gregory e Camp (1918 *apud* FRÖBISCH, 2003) e Romer (1922 *apud* FRÖBISCH, 2003) publicaram dois trabalhos de fundamental importância à biomecânica, apresentando os músculos relacionados ao esqueleto pós-craniano de cinodontes não-mamalianos, mamíferos e saurópsidos, incluindo a homologia destes músculos nos dois últimos grupos. Os autores mostram também que alterações osteológicas, na forma, tamanho e posição relativa dos ossos e dos sítios de inserção muscular, promovem mudanças na funcionalidade dos diversos conjuntos musculares.

Aqui, será abordada a postura e capacidade locomotora prováveis do membro pélvico do espécime UFRGS PV-0146-T, no qual é possível a proposição de

um modelo biomecânico básico para o conjunto fêmur-cintura pélvica. Alguns aspectos importantes para isto residem na avaliação da morfologia femoral, da cintura pélvica e caracteres vertebrais (BONAPARTE; BARBERENA, 2001; JENKINS, 1970a, 1971; KEMP, 1980; VEGA-DIAS, 2000). Poucos aspectos sobre o espécime UFRGS PV-0715-T serão citados, devido à ausência de material satisfatório referente a seus membros.

A evolução dos terápsidos se caracteriza pela adaptação do esqueleto pós-craniano a uma locomoção diferenciada, mais aduzida (ou ereta); algumas das alterações ocorridas neste processo foram a expansão anterior do ílio, o aprofundamento e arredondamento do acetábulo e da cavidade glenóide na cintura escapular, a inflexão medial da cabeça femoral e seu arredondamento, o estreitamento da lâmina escapular, a perda dos intercentros truncais e a diferenciação da coluna, em especial na região truncanal, com a formação de uma série torácica e uma lombar; a maioria destes caracteres se tornou evidente já em alguns grupos de cinodontes não-mamalianos (ABDALA, 1996; COLBERT, 1986; FRÖBISCH, 2003; KARDONG, 1995; KEMP, 1982, 1988; KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004; MACLEAN, 1986; PARRISH, 1986; POUGH; JANIS; HEISER, 2003; ROMER, 1966; RUBIDGE; SIDOR, 2001).

Esta postura mais aduzida já foi sugerida como evidência de endotermia, pois seria energeticamente mais exigente devido ao aumento do tônus muscular, o que é uma grande fonte de produção de calor. Assim, os terápsidos com membros aduzidos deveriam ser endotérmicos. Porém, a endotermia mamaliana não depende primariamente da produção de calor pela musculatura esquelética; o metabolismo do fígado, dos rins, do cérebro e do coração é responsável pela maior parte da taxa de produção de calor em repouso nestes animais, onde a musculatura esquelética consome pouca energia e, conseqüentemente, libera pouco calor. A relação postura-endotermia é

abalada ainda pelo fato de outros animais, como camaleões e crocodilos, com postura semi-ereta, serem ectotérmicos e os monotremados, com postura abduzida, serem endotérmicos competentes. Assim, se torna inseguro afirmar que há uma verdadeira conexão entre postura dos membros e termo-regulação (BENNETT; RUBEN, 1986).

Nos “pelicossauros” as zigapófises das vértebras truncais estão perto da linha mediana e formam uma angulação modesta em relação ao plano horizontal; em algumas formas, como os esfenacodontídeos, este ângulo aumenta para cerca de 45°. A orientação zigapofiseal e a morfologia dos membros confere a estes animais postura e locomoção do tipo mais primitivo (abduzida), onde a oscilação látero-lateral do tronco desempenhava um importante papel e os membros eram dispostos lateralmente, quase perpendiculares ao tronco (CARROLL, 1986).

Este padrão primitivo de locomoção ainda é visto em alguns cinodontes não-mamalianos (e nos monotremados), como *Procynosuchus* (embora seus membros posteriores possam ter atuado também de modo mais aduzido). O esqueleto axial de *Procynosuchus* é primitivo, exceto nas zigapófises torácicas, que reduziriam o grau de oscilação látero-lateral da coluna, como ocorre em outros cinodontes não-mamalianos (KEMP, 1980, 1982). Muitos outros terápsidos mostram nas vértebras do tronco e nas costelas alterações que restringem grandemente oscilações látero-laterais da coluna e favorecem a movimentação dorso-ventral (KARDONG, 1995).

Na PS7 do UFRGS PV-0146-T, pré- e pós-zigapófises estão alinhadas em um plano praticamente horizontal e próximas aos limites anterior e posterior do centro vertebral, respectivamente. No início da série pré-sacral, o espinho neural é bastante verticalizado e em vértebras mais posteriores, nitidamente na PS12 (talvez antes, na PS9 ou PS10), o espinho neural é inclinado para trás e as pós-zigapófises são deslocadas para longe do limite posterior do centro vertebral. Aparentemente, o máximo

desta condição é atingido na PS22. Também é fácil observar que o eixo imaginário que pode ser traçado entre pré- e pós-zigapófise sofre uma inclinação (com o abaixamento do nível das pré-zigapófises e a conseqüente elevação das pós-zigapófises). Posteriormente à PS22, o espinho neural começa a retomar uma posição mais vertical e as zigapófises retornam a uma condição semelhante à observada nas primeiras vértebras pré-sacrais.

Nos mamíferos que oscilam dorso-ventralmente sua coluna durante a locomoção, os espinhos neurais das vértebras truncais anteriores tendem a se inclinar para trás, enquanto que os posteriores se inclinam para frente, havendo uma vértebra transicional, com o espinho vertical, a vértebra anticlinal (LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965; FLOWER, 1966) (FIG.35). Esta mudança morfológica ao longo da série vertebral truncal, a qual, segundo Walker (WALKER, 1987), está envolvida em mecanismos de suporte da região anterior da coluna e da cabeça, é similar à observada no espécime UFRGS PV-0146-T, embora nele os espinhos neurais das vértebras pré-sacrais mais posteriores não apontem para a frente e não haja uma vértebra anticlinal (FIG.33). Em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Prozostrodon*, *Therioherpeton* (BONAPARTE; BARBERENA, 2001), *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956) e *Luangwa* (KEMP, 1980) os espinhos das vértebras truncais anteriores também se inclinam para trás. *Oligokyphus*, com uma coluna vertebral essencialmente “mamaliana”, não tem uma vértebra anticlinal (KÜHNE, 1956).

Além deste gradiente na orientação do espinho neural e na localização relativa das zigapófises, é possível observar que as vértebras mais anteriores da série pré-sacral UFRGS PV-0146-T têm as facetas zigapofiseais levemente inclinadas ou quase horizontais, o que permitiria que efetuassem movimentos tanto de flexão látero-lateral quanto dorso-ventral. Na série média a posterior da coluna pré-sacral, as

zigapófises adquirem uma orientação mais próxima à condição parassagital [a porção lateral da zigapófise é quase vertical e a porção medial é horizontalizada, como em *Luangwa* (KEMP, 1980), nos cinodontes do Triássico sul-africano (JENKINS, 1971) e em *Oligokyphus* (KÜHNE, 1956)], o que restringe flexões látero-laterais. Novamente, mamíferos que promovem uma oscilação dorso-ventral da coluna desenvolvem na região posterior do tronco, mais flexível que a anterior, zigapófises cuja orientação mais parassagital favorece tais movimentos (FLOWER, 1966; LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965).

No espécime UFRGS PV-0715-T são observadas as zigapófises de algumas das vértebras pré-sacrais, entre a PS15 e a PS27; as pré-zigapófises são dorso-medialmente orientadas e as pós-zigapófises são voltadas látero-ventralmente. As mesmas inferências funcionais assinaladas acima para o espécime UFRGS PV-0146-T podem ser extrapoladas para o espécime UFRGS PV-0715-T. Uma tentativa de reconstrução da coluna vertebral UFRGS PV-0715-T é apresentada na FIG.35.

Massetognathus tem as pré-zigapófises das truncais anteriores quase verticais e nas mais posteriores elas são inclinadas a cerca de 45° (JENKINS, 1970b). *Oligokyphus* mostra, nas zigapófises das vértebras da metade do tronco, uma orientação mais horizontal (KÜHNE, 1956), chegando perto à condição vista nos mamíferos. Em *Exaeretodon*, a maioria das vértebras truncais tem zigapófises quase verticais; nas quatro últimas, são bastante horizontalizadas e amplas transversalmente, parecendo refletir uma grande oscilação látero-lateral nesta região da coluna, durante a locomoção (BONAPARTE, 1963a).

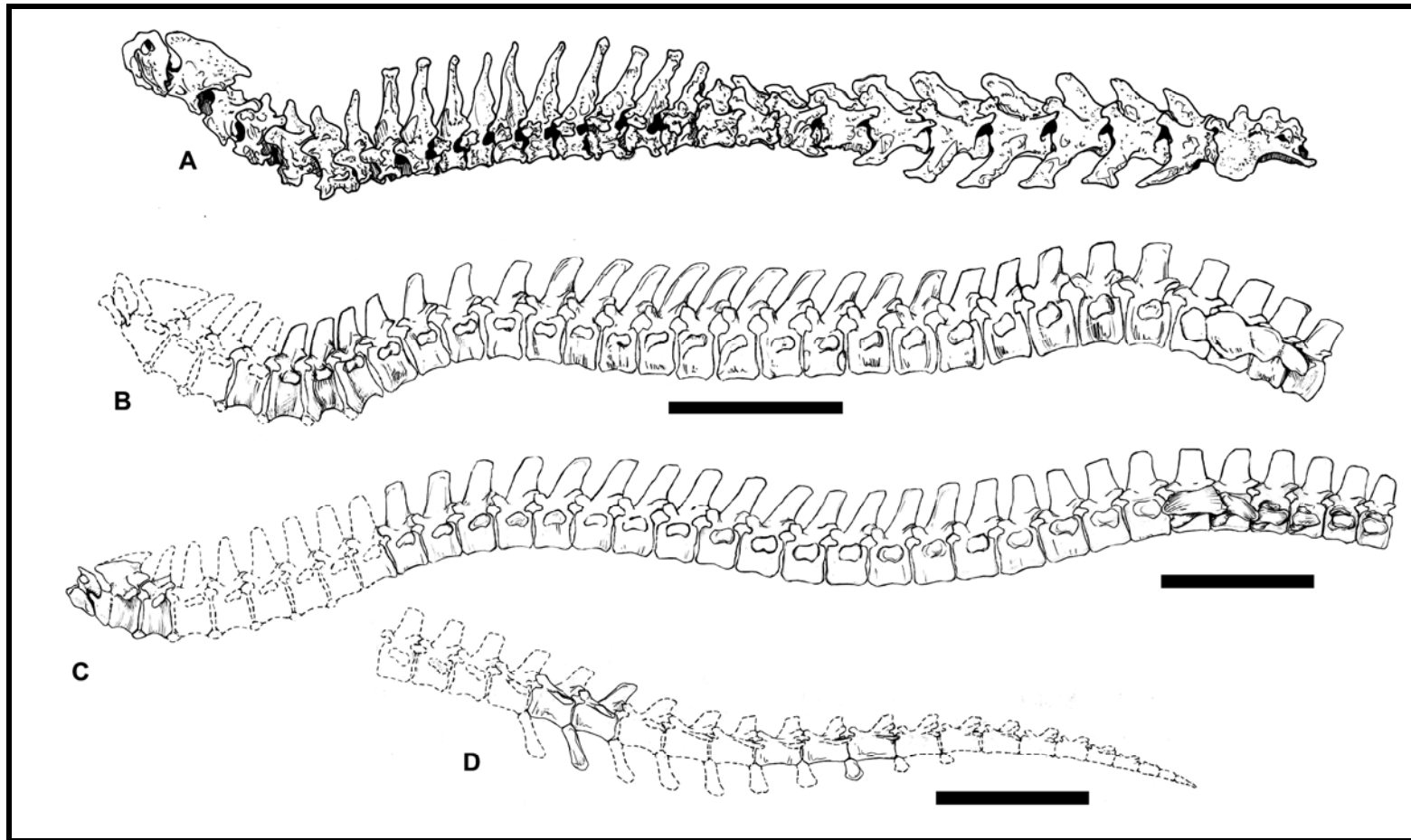


Figura 35 – Coluna vertebral pré-sacral e sacral de *Felis* Linnaeus, 1758 (A), do espécime UFRGS PV-0146-T (B) e do espécime UFRGS PV-0715-T (C). Em D está representada a série vertebral caudal do espécime UFRGS PV-0715-T. Escala = 10cm (A não está em escala). As linhas pontilhadas nas reconstruções em B-D representam elementos não preservados e foram baseadas principalmente em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a). A localização exata das vértebras caudais UFRGS PV-0715-T não pôde ser determinada com exatidão.

Em *Thrinaxodon*, os espinhos neurais das torácicas têm o bordo anterior recebido em uma escavação no bordo posterior do espinho precedente, o que restringiria o grau de flexão dorso-ventral da coluna vertebral e é possível que os cinodontes não-mamalianos com esta característica tivessem um baixo grau de flexão da coluna nesta direção, bem menor que na maioria dos mamíferos (JENKINS, 1971). Algumas vértebras do UFRGS PV-0715-T têm um sulco longitudinal no bordo inferior do espinho neural, mas não parece possível que o espinho seguinte se alocasse ali e, talvez, este sulco esteja associado à inserção de um ligamento ou músculo inter-espinhoso. Nas vértebras UFRGS PV-0146-T não se observa nenhuma estrutura semelhante.

Não obstante, *Thrinaxodon* poderia alternar sua postura e locomoção primitivas com um modo mais avançado de deslocamento. É o que sugerem Damiani *et al.* (2003) ao apresentar exemplares deste cinodonte fossilizados dentro de tocas, as quais teriam uma arquitetura que só seria produzida por um animal com postura e locomoção “mamalianas” (FIG.33). Já haviam sido coletados na África restos de *Trirachodon* preservados em tocas (GROENEWALD; WELMAN; MACEACHERN, 2001) e, talvez, aconteça a mesma alternância postural e locomotora neste táxon. Blob (2001) já havia proposto este fenômeno para os terápsidos não-mamalianos.

Kemp (1980) diz que o membro e a cintura pélvicos de *Luangwa* perderam completamente a habilidade de funcionarem em modo abduzido (mas propõe que *Thrinaxodon*, *Diademodon* e *Cynognathus*, com alterações menos drásticas, seriam capazes de se locomoverem com dois tipos de passo). A rotação em sentido posterior do púbis e a orientação horizontal do ísquio sugerem que parte da musculatura associada à região reduziu sua função adutora associada ao membro abduzido e aumentou sua função como retratora do fêmur no membro mais aduzido. O ílio desenvolve uma expansão anterior longa e reduz sua porção pós-acetabular. A porção do *musculus*

iliofemoralis mais adaptada à rotação do fêmur sobre seu eixo longo durante a locomoção abduzida é justamente a que se origina nas porções mediana e posterior do ílio. Em contraste, a porção do músculo melhor adaptada à retração do fêmur durante a fase final de retração no andar aduzido é a que tem origem na região anterior do ílio. Romer (1956), Lessertisseur e Sigogneau (1965) e Jenkins (1971) reafirmam a importância destas modificações na locomoção aduzida e algumas delas são observadas nos espécimes UFRGS PV-0146-T e UFRGS PV-0715-T, como a expansão anterior da lâmina ilíaca e a horizontalização do ísquio.

Outras mudanças ocorridas na cintura pélvica são a aquisição de uma forma aproximadamente hemisférica no acetábulo e sua orientação mais látero-ventral, ao invés de meramente lateral, e o desenvolvimento mais evidente de um reforço supra-acetabular (JENKINS, 1970a, 1971; KARDONG, 1995; LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965). No espécime UFRGS PV-0146-T, o acetábulo é nitidamente hemisférico e relativamente profundo, como em *Massetognathus* (JENKINS, 1970b), *Luangwa* (KEMP, 1980), *Thrinaxodon* (JENKINS, 1971) e *Probainognathus* (ROMER; LEWIS, 1973), e deveria ser orientado látero-ventralmente. Esta deve ser a condição encontrada em *Exaeretodon* (BONAPARTE, 1963a) e, talvez, no espécime UFRGS PV-0715-T, embora isto não possa ser avaliado devido à deformação do acetábulo. O espécime UFRGS PV-0146-T tem um reforço supra-acetabular bem desenvolvido e projetado lateralmente.

O fêmur dos terápsidos sofre um processo de sagitalização, atingindo o ponto de maior derivação na condição observada nos mamíferos (FIG.33). Os principais aspectos decorrentes deste processo são a mudança na forma da cabeça femoral, seu deslocamento para uma para uma posição mais medial e dorsal e a posição mais

terminal dos côndilos distais para a tíbia e sua orientação a cerca de 45° em relação ao eixo longo do osso (JENKINS, 1970a, 1971; LESSERTISSEUR; SIGOGNEAU, 1965).

Côndilos articulares para a tíbia orientados próximo a 45° em relação ao eixo do fêmur indicam que a extremidade distal do osso se posiciona em um nível inferior ao acetábulo, permitindo um grau maior de extensão e flexão do membro em relação ao observado nos “pelicossauros” (JENKINS, 1970a, 1971).

Outro aspecto importante na determinação da postura femoral é a relação entre os raios de curvatura dorso-ventral da cabeça do fêmur e dorso-ventral do acetábulo. Caso estas dimensões sejam semelhantes, o fêmur assume uma posição mais aduzida, com a cabeça se encaixando confortavelmente no acetábulo. Assim, a diáfise se estende ântero-ventralmente e algo lateralmente e os côndilos distais se alinham transversalmente. O fêmur pode, então, oscilar livremente para frente (possivelmente, ultrapassando dorsalmente o nível acetabular) e para trás (KEMP, 1980). Isto é o que parece ocorrer no espécime UFRGS PV-0146-T, o que reforça a hipótese de que este animal teria uma postura femoral semi-aduzida.

É possível, após a avaliação da morfologia do fêmur e da cintura pélvica do UFRGS PV-0146-T, propor a disposição aproximada dos sítios de origem e inserção muscular nesta região (FIG.36), considerando-se que a locomoção deste animal se dá de uma maneira mais derivada devido à sua postura femoral, e apresentar o maior ou menor desenvolvimento de determinados músculos ou grupos musculares. Na FIG. 36 está representada a nomenclatura utilizada na descrição miológica dos saurópsidos (o padrão primitivo) e, no texto, a nomenclatura mamaliana é apresentada entre parênteses (FRÖBISCH, 2003).

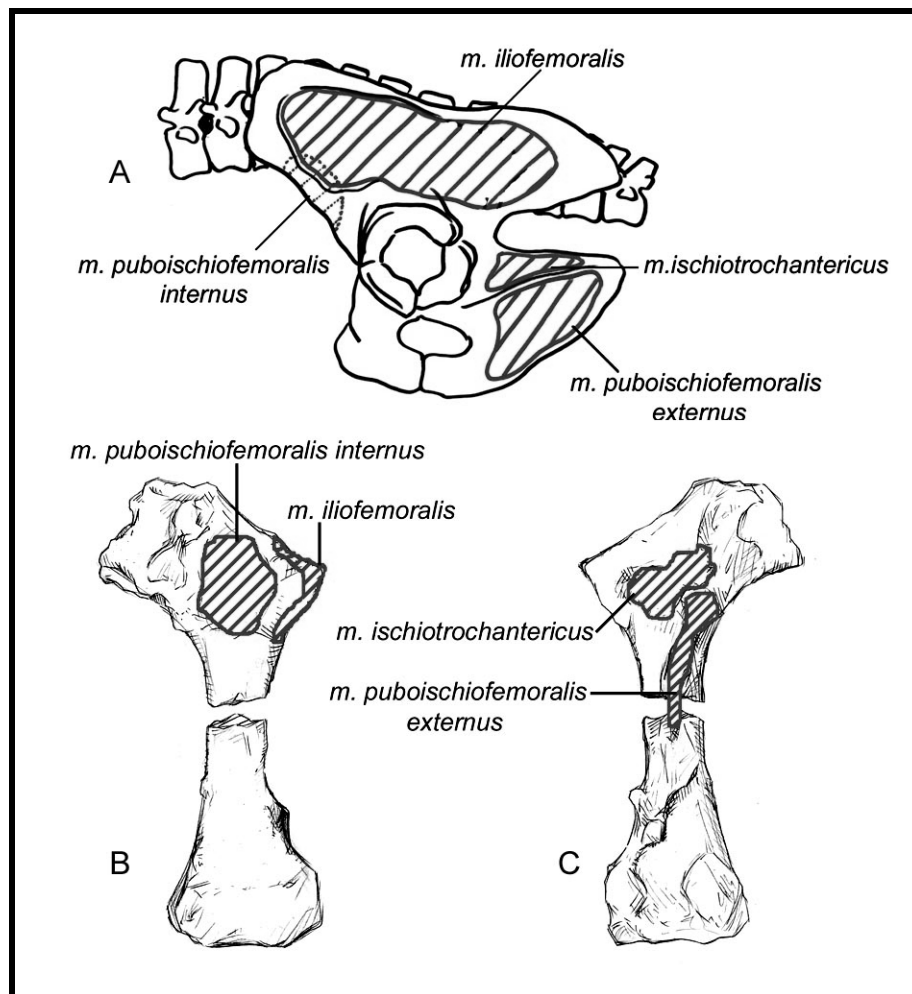


Figura 36 – Sítios de origem e inserção da musculatura retratora e protratora na cintura pélvica e fêmur UFRGS PV-0146-T. A – Reconstrução do ramo esquerdo da cintura pélvica; B e C – fêmur esquerdo em normas dorsal e ventral respectivamente. As imagens não estão em escala. A posição das áreas de fixação muscular é baseada em Romer (1956), Jenkins (1971), Kemp (1980) e Fröbisch (2003).

A **musculatura retratora do fêmur** consiste em três músculos principais, com origem essencialmente na lâmina ilíaca e na porção posterior do ísquio: (1) *musculus ischiotrochantericus* (*mm. obturator internus* e *gemelli*), (2) *m. iliofemoralis* (*mm. glutei* e *tensor fasciae latae*) [segundo Kemp (1980), somente as fibras mais posteriores deste músculo são significativas na retração inicial do fêmur e, à medida que o fêmur era retraído, suas fibras mais anteriores se tornam mais efetivas] e (3) *m. puboischiofemoralis externus* (*mm. obturator externus* e *quadratus femoris*) [dá início à retração femoral, mas à medida que o fêmur oscila para trás, suas fibras ficam

curtas demais para produzir uma força significativa e o *m. iliofemoralis* toma para si a função retratora]. Esta condição, onde os dois principais músculos retratores trabalham em momentos complementares, representa um estágio anterior ao arranjo muscular mamaliano, onde o *m. iliofemoralis* se torna dominante (FRÖBISCH, 2003; KEMP, 1980; ROMER, 1956) (FIG.37).

A **musculatura protratora do fêmur** é constituída basicamente pelo *m. puboischiofemoralis internus* (*mm. iliacus, psoas e pectineus*) (FRÖBISCH, 2003; KEMP, 1980; ROMER, 1956). Outras fibras do *m. puboischiofemoralis internus* podem se originar mais à frente do ílio, nas vértebras, costelas truncais posteriores e na fáscia muscular da parede lateral do corpo (KEMP, 1980) (FIG.37).

Músculos adutores e abdutores têm um papel secundário no deslocamento de um animal com postura semi-ereta se comparado ao que acontece em animais com postura femoral mais primitiva (FRÖBISCH, 2003).

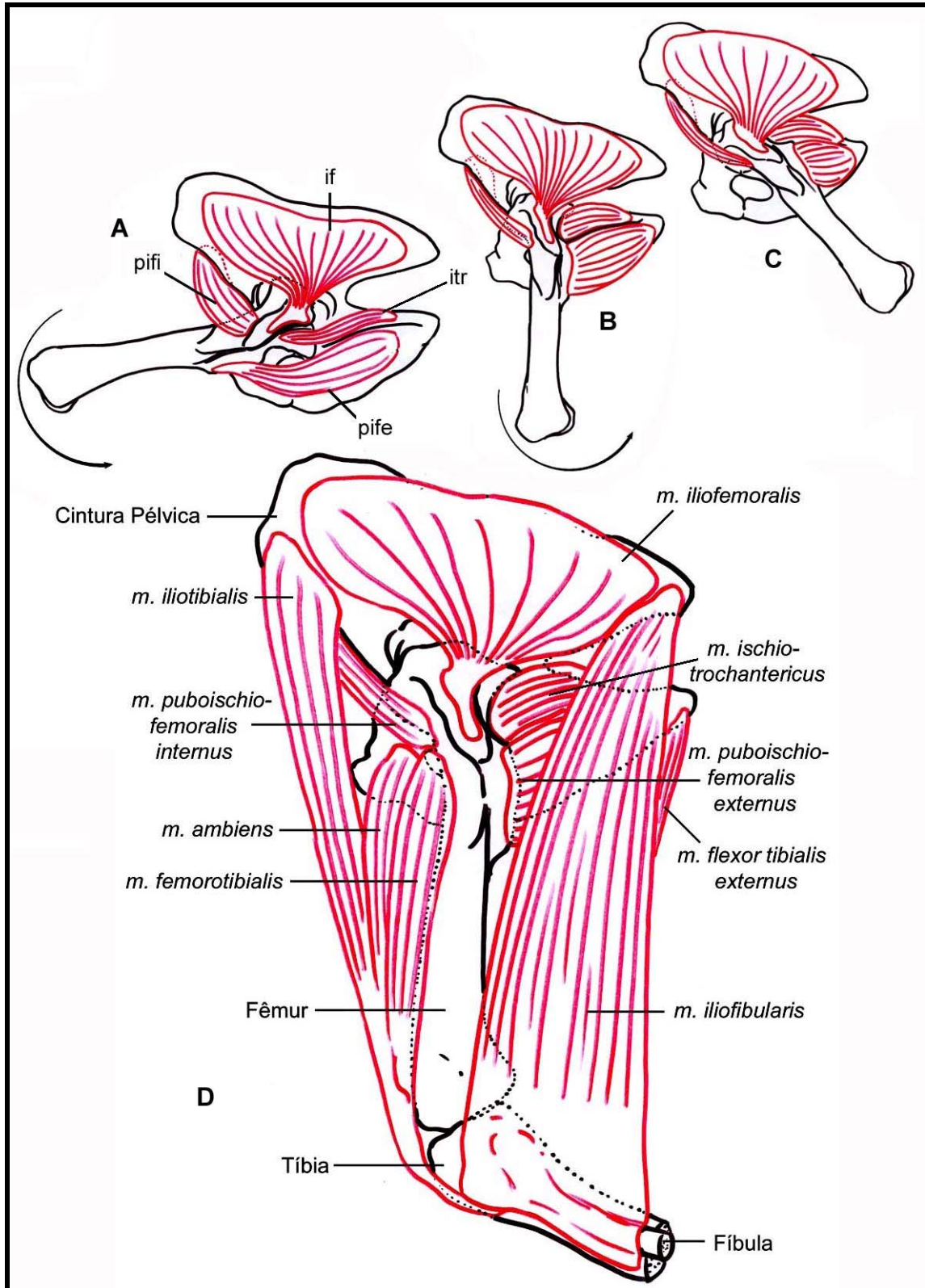


Figura 37 – Reconstrução da musculatura do membro posterior esquerdo do UFRGS PV-0146-T. A – fêmur em posição protraída; B – fêmur em retração; C – fêmur totalmente retraído; D – reconstrução parcial da musculatura da coxa e perna (tíbia e fíbula generalizadas). Em B, o fêmur suporta a carga máxima durante o passo. O próximo passo, não representado, é o “esforço de recuperação”, onde a musculatura protratora leva o fêmur novamente à posição representada em A. As imagens não estão em escala. Abreviaturas no ANEXO C.

9. CONCLUSÃO

A comparação morfológica realizada entre os dois espécimes estudados aqui, tanto entre si quanto com outros cinodontes não-mamalianos mostra o quão complexa é a evolução do esqueleto pós-craniano dos terápsidos. Segundo Carroll (1988), Kemp (1988) e Rubidge e Sidor (2001) os estágios morfológicos representados nos terápsidos permo-triássicos constituem um registro muito detalhado sobre a aquisição dos caracteres “mamalianos” durante a evolução do grupo. Este acúmulo de características, porém, não se deu de maneira linear e há relativamente poucos caracteres pós-cranianos que podem ser considerados diagnósticos dos mamíferos (CARROLL, 1988; KEMP, 1982; KIELAN-JAWOROWSKA; CIFELLI; LUO, 2004).

A maioria das características tidas como “mamalianas” surgiu em grupos de cinodontes não-mamalianos e até mesmo em terápsidos não-cinodontes, como os gorgonopsianos e terocefálios. Kemp (1980) fala do mosaico na evolução do esqueleto pós-craniano e na locomoção dos mamíferos, exemplificando com *Luangwa* esta mistura de caracteres primitivos e derivados. Ji, Luo e Ji (1999), relatam este mesmo fato ao descreverem restos pós-cranianos de um mamífero triconodonte do ?Neojurássico-?Eocretáceo da China. Hopson (1991 *apud* RUBIDGE; SIDOR, 2001; HOPSON, 1995) também aponta a homoplasia como um fenômeno relativamente comum no pós-crânio dos terápsidos.

Muitas vezes, a presença de convergências e paralelismos se dá devido ao fato de o esqueleto pós-craniano (e, evidentemente, também o sincraniano) de diferentes táxons, através de pressões seletivas semelhantes, ser invariavelmente alterado, adaptando-se de maneira mais efetiva às condições impostas pelos fatores ambientais, de um modo similar. Esta maleabilidade, relacionada às atividades às quais

o esqueleto deve atender, pode levar a erros na interpretação das relações filogenéticas entre os táxons e, por isso, caracteres considerados mais estáveis devem ser utilizados no estabelecimento dos parentescos entre os clados. A maior parte destas “características estáveis” encontra-se no sincrânio e, portanto, são justamente os caracteres utilizados para a construção da imensa maioria das hipóteses filogenéticas. Os caracteres dentários, os quais, juntamente com os sincranianos, estão presentes na maior parte das análises filogenéticas, são, por sua vez, extremamente maleáveis quanto devido às funções às desempenhadas pelos dentes. Assim, o uso de caracteres dentários pode conduzir as análises filogenéticas a resultados errôneos, devido a convergências morfológicas produzidas pela presença de hábitos semelhantes em táxons não aparentados.

A inclusão de mais caracteres pós-cranianos, quando disponíveis, nas análises filogenéticas pode ajudar a elucidar melhor as relações sugeridas com base em material sincraniano e dentário. É o que diz Luo (1994), quando afirma que hipóteses filogenéticas construídas com base nestes últimos materiais podem ser posteriormente testadas com dados provenientes de elementos pós-cranianos.

O sincrânio do espécime UFRGS PV-0146-T (FIG.38) não mostra uma preservação muito satisfatória, embora sua morfologia sugira uma ligação ao táxon *Chiniquodontidae*. Algumas feições anatômicas que sustentam esta afinidade são o grande desenvolvimento do palato secundário, um rostro relativamente curto e forte e uma região zigomática muito larga (ABDALA; GIANNINI, 2002; ROMER, 1969b); infelizmente, um dos caracteres mais diagnósticos da família, os dentes setoriais e com cúspides recurvadas posteriormente, não foi preservado no espécime UFRGS PV-0146-T. A anatomia da cintura pélvica, do fêmur e, em menor grau, das vértebras, porém, apresenta diferenças em relação à única espécie de *chiniquodontídeo* que tem restos

pós-cranianos descritos (*Chiniquodon teothonicus*), o que indica que a proposição futura de um novo táxon para alocar este espécime seja a decisão mais acertada.

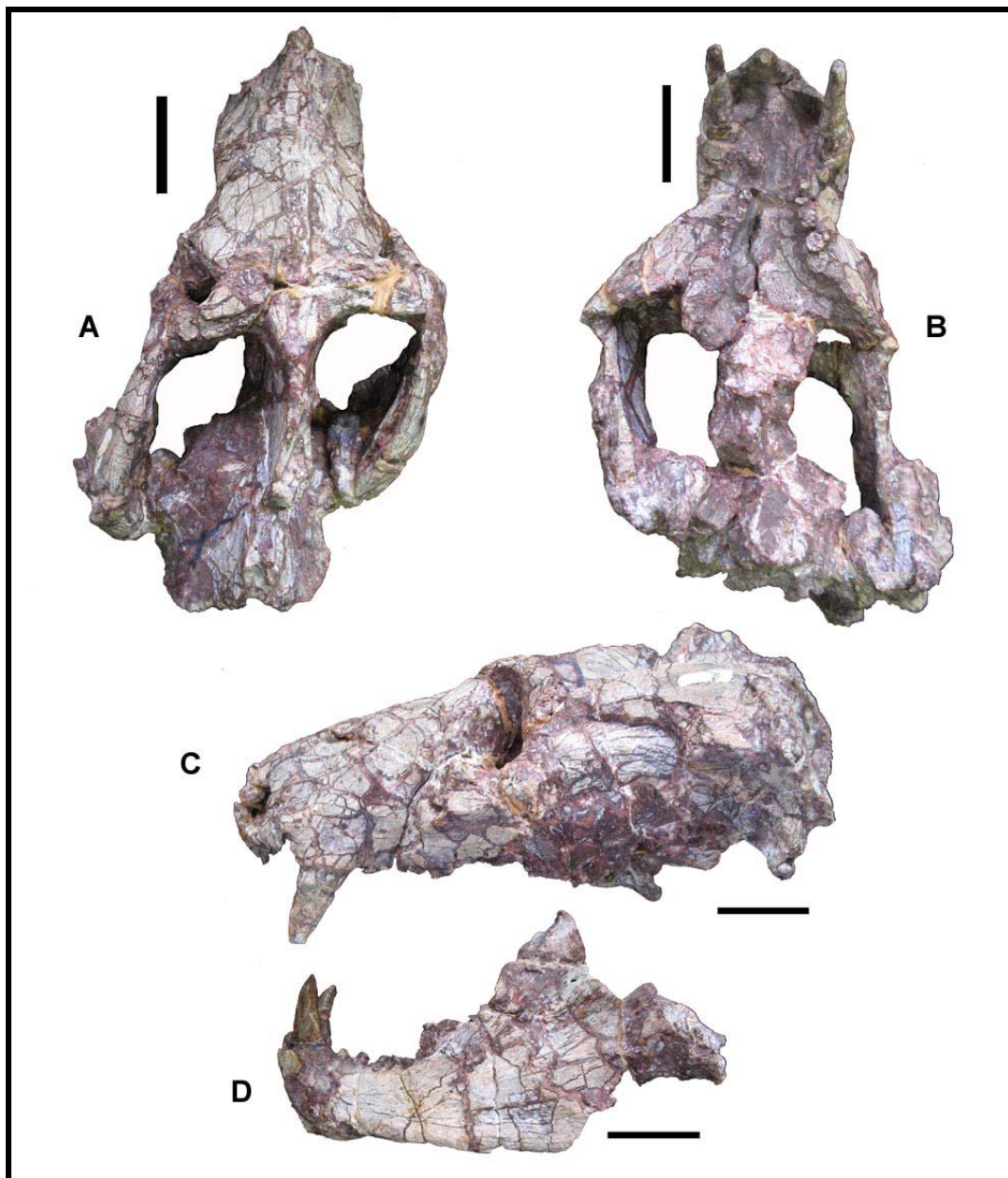


Figura 38 – UFRGS PV-0146-T. Crânio e mandíbula. A – crânio em norma dorsal; B – crânio em norma palatal; C – crânio em norma lateral esquerda; D – mandíbula em norma lateral esquerda. Escala = 5cm.

O espécime UFRGS PV-0715-T (FIG.39) mostra uma morfologia sincraniana e dentária que sugere que seja um traversodontídeo, com características como a localização medial da porção posterior da série de pós-caninos mandibulares em relação ao processo coronóide do dentário, a participação do maxilar no bordo anterior

da fossa subtemporal e dentário grandemente desenvolvido (BONAPARTE, 1962, 1963b). A impossibilidade de se analisar caracteres dentários, devido à fusão do crânio e mandíbula, impede que uma análise mais específica seja realizada com este espécime, embora sejam notáveis as semelhanças entre ele e o traversodontídeo *Exaeretodon* (FIG.39). Além disto, a maior parte da anatomia pós-craniana também é condizente com o apresentado por Bonaparte (1963a) para este cinodonte. Alguns caracteres no complexo atlas-áxis, na morfologia dos espinhos neurais das vértebras truncais, nas costelas sacrais e nas vértebras caudais mostram diferenças em relação a *Exaeretodon*, mas podem ser reflexo justamente da maleabilidade exibida pelo esqueleto pós-craniano dos cinodontes não-mamalianos e, aparentemente, não são suficientes para abalar a grande afinidade observada entre o espécime UFRGS PV-0715-T e *Exaeretodon*.

Seguindo-se a proposição de Hopson e Kitching (2001) que dicotomiza os eucinodontes em dois clados monofiléticos, Cynognathia e Probainognathia, os espécimes UFRGS PV-0715-T e UFRGS PV-0146-T representam, respectivamente, cada uma destas linhagens. O traversodontídeo UFRGS PV-0715-T representa a linhagem menos relacionada à origem dos mamíferos (Cynognathia) e mostra caracteres derivados, como os observados em seu complexo atlas-áxis e em sua cintura pélvica, que podem ser caracterizados como aspectos convergentes com a anatomia dos mamíferos. Esta convergência na morfologia pós-craniana ocorre também entre os tritilodontes – outro táxon de Cynognathia – e os mamíferos, de uma maneira ainda mais evidente.

O espécime UFRGS PV-0146-T, por outro lado, pertence ao mesmo clado que aloca os mamíferos e seria esperado que sua anatomia pós-craniana apresentasse mais caracteres derivados compartilhados (isto é, sinapomórficos) com os mamíferos. Entretanto, sua anatomia vertebral, por exemplo, é similar à apresentada

pelo espécime UFRGS PV-0715-T e ambas são relativamente primitivas em relação à condição mamaliana. Talvez o aspecto mais derivado do espécime UFRGS PV-0146-T seja a anatomia derivada do fêmur e as implicações biomecânicas promovidas por ela.

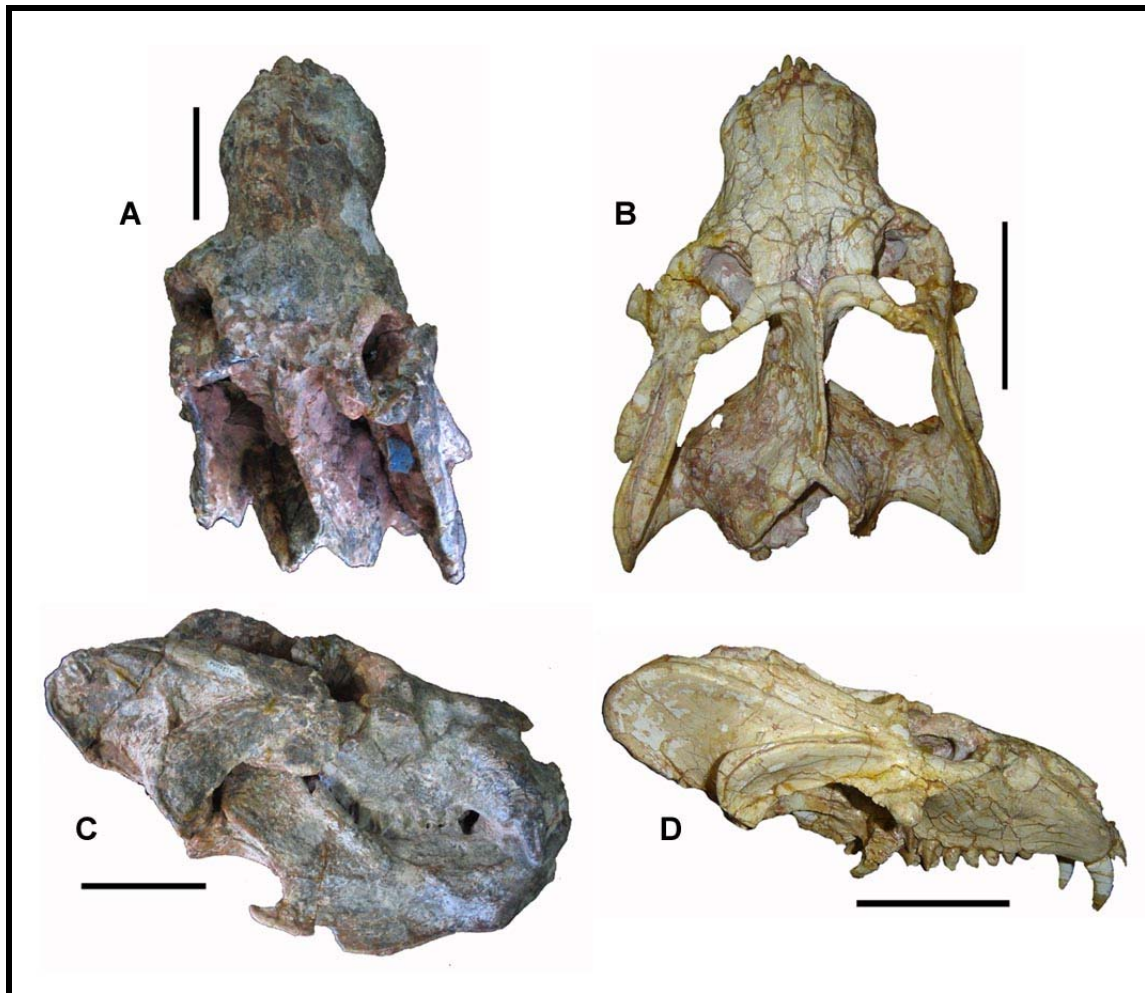


Figura 39 – UFRGS PV-0715-T e holótipo de *Exaeretodon riograndensis* (MCP-1522-PV). A – sincrânio PV-01715-T em norma dorsal; B – o mesmo que A, em norma lateral direita; C – crânio MCP-1522-PV em norma dorsal; D – o mesmo que C, em norma lateral direita. Escala = 10cm.

O fato de os dois espécimes descritos neste trabalho serem provenientes de níveis estratigráficos cronologicamente distintos não se mostrou significativo quanto à distribuição de caracteres primitivos e derivados em cada um dos táxons. Isto reforça a hipótese de que, mesmo entre táxons filogeneticamente distantes (e neste caso, também temporalmente separados), a anatomia pós-craniana é extremamente influenciada pelas atividades desempenhadas pelas espécies.

Outro fato observado no curso deste trabalho foi a não observação de padrões morfológicos que pudessem representar com alguma fidelidade a anatomia pós-craniana dos *Cynognathia* e dos *Probainognathia*. Nem mesmo quando considerou-se táxons menos inclusivos, como *Traversodontidae*, tal padrão foi observado. Este grupo reúne táxons que podem apresentar anatomia pós-craniana bastante diferente, como é possível observar quando comparados *Massetognathus* e *Exaeretodon*, por exemplo. Isto é corroborado ainda pelo fato de o espécime UFRGS PV-0715-T mostrar muitas similaridades com *Exaeretodon*, mas apresentar outros tantos caracteres compartilhados com táxons filogeneticamente mais afastados, como cinodontes não-eucinodontes e representantes de *Probainognathia*.

Por sua vez, os chiniquodontídeos, representados aqui pelo espécime UFRGS PV-0146-T, também não mostram um padrão pós-craniano que torne possível a diagnose dos representantes do grupo. Além disso, as divergências encontradas na resolução da sistemática do grupo dificultam ainda mais esta tarefa; *Probelesodon* e *Chiniquodon teothonicus* tinham seu pós-crânio descrito e era possível observar-se diferenças entre os dois táxons. Entretanto, após o trabalho de Abdala e Giannini (2002), onde as espécies de *Probelesodon* e *Belesodon* foram sinonimizadas com *Chiniquodon teothonicus* (na opinião dos autores *Probelesodon* spp. e *B. magnificus* representam estágios ontogenéticos distintos do apresentado pelo táxon descrito como *C. teothonicus*), esta última passou, conseqüentemente, a apresentar variação intra-específica. O espécime UFRGS PV-0146-T têm alguns caracteres pós-cranianos distintos dos apresentados por *Chiniquodon*, por vezes similares aos *Cynognathia* menos derivados e, em outros casos, mais avançados que *Chiniquodon*.

Caso esta diversidade morfológica, exemplificada pelos *Chiniquodontidae*, se deva a diferenças decorrentes dos estágios ontogenéticos

apresentados pelos indivíduos analisados, é provável que interpretações errôneas destas variações tenham sido aplicadas a outros táxons, sendo consideradas de importância no estabelecimento das relações filogenéticas destes grupos. Também é possível que erros deste tipo tenham sido cometidos na utilização de caracteres sincronianos e dentários, refletindo de maneira equivocada as relações filogenéticas para os cinodontes. Por isso, mais do que uma ferramenta no teste de hipóteses filogenéticas baseadas apenas na anatomia sincroniana e dentária, o esqueleto pós-craniano deve ser tratado como uma fonte valiosa de informações complementares a estas hipóteses. Certamente, algumas incongruências surgirão quando dados sincronianos, dentários e pós-cranianos forem confrontados, mas a utilização do maior número possível de informações pode auxiliar na melhor compreensão de como ocorreram algumas mudanças evolutivas observadas entre os cinodontes.

10. REFERÊNCIAS

- ABDALA, F. **Los Chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodontia) Sudamericanos.** 1996. 381f. Tese (Doutorado) – Universidad Nacional de Tucuman, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Argentina, 1996.
- ABDALA, F.; BARBERENA, M.C.; DORNELLES, J. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22(2): 313-325, 2002.
- ABDALA, F.; GIANNINI, N.P. Gomphodont Cynodonts of the Chañares Formation: the Analysis of an Ontogenetic Sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 501-506, 2000.
- ABDALA, F.; GIANNINI, N.P. Chiniquodontid Cynodonts: Systematic and Morphometric Considerations. *Palaeontology*. 45(6): 1151-1170, 2002.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. Nuevos cinodontes traversodóntidos (Synapsida-Eucynodontia) de la Formación Santa Maria (Triásico medio-superior), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Española de Paleontología*. 17(2): 237-243, 2002.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of Southern Brazil, with a phylogenetic analysis of the Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 139: 529-545, 2003.
- ABDALA, F.; SÁ-TEIXEIRA, A.M. A Traversodontid Cynodont of African Affinity in the South American Triassic. *Palaentologia Africana*. 40: 11-22, 2004.
- BARBERENA, M.C. **Contribuição ao Conhecimento dos Cinodontes Gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil.** 1974. 194f. Tese de Livre Docência. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1974.
- BARBERENA, M.C. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas, Porto Alegre*. 7: 111-129, 1977.
- BARBERENA, M.C. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas, Porto Alegre*, 14: 149-162, 1981.

BARBERENA, M.C.; FACCINI, U.F.; SCHERER, C.M.S. Situação atual e perspectivas da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. *In: I Simpósio sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná, 1993, Rio Claro. Boletim de Resumos*, p.100-101.

BENNETT, A.F.; RUBEN, J.A. The Metabolic and Thermoregulatory Status of Therapsids. *In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.). The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p. 207-218.

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

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

BONAPARTE, J.F. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*. 4: 5-52, 1963a.

BONAPARTE, J.F. La Familia Traversodontidae (Therapsida – Cynodontia). *Acta Geológica Lilloana*. 4: 163-194, 1963b.

BONAPARTE, J.F. Chiniquodontidae (Therapsida-Cynodontia) en el Triásico de Ischigualasto, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*. 8: 157-169, 1966a.

BONAPARTE, J.F. Sobre Nuevos Therapsidos Triásicos Hallados en el Centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*. 8: 91-100, 1966b.

BONAPARTE, J.F. Los tetrápodos Triásicos de Argentina. First International Symposium of Gondwana Stratigraphy and Paleontology, 1967, Mar del Plata.

BONAPARTE, J.F. Datos sobre la evolución paleoecológica em las Formaciones Triásicas de Ischigualasto-Villa Unión. *Acta Geologica Lilloana*. 10(9): 189-206, 1969.

BONAPARTE, J.F. 5. Annotated list of the south american Triassic tetrapods. Second Gondwana Symposium. South Africa. *Proceedings and Papers*. 1970. p.665-682.

BONAPARTE, J.F. Edades/Reptil para el Triasico de Argentina y Brasil. Actas del Quinto Congreso Geológico Argentino. Buenos Aires. 3: 93-129, 1973.

BONAPARTE, J.F.; BARBERENA, M.C. On two advanced carnivorous cynodonts from the late Triassic of Southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 156(1): 59-80, 2001.

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

BRINK, A.S. On the skeleton of *Aneugomphius ictidoceps* Broom and Robinson. *Palaeontologia Africana*. 5: 29-37, 1957.

BRINK, A.S. Note on a new skeleton of *Thrinaxodon liorhinus*. *Palaeontologia Africana*. 6: 15-22, 1958.

BRINK, A.S. On two new specimens of *Lystrosaurus*-zone cynodonts. *Palaeontologia Africana*. 9: 107-122, 1965.

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

BRINK, A.S.; KITCHING, J.W. On some new *Cynognathus*-zone specimens. *Palaeontologia Africana*. 1: 29-48, 1953b.

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

BROOM, R. On the theriodonts in the Albany Museum. *Records of the Albany Museum*. 1(2): 82-87, 1914.

BROOM, R. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. *Trans. Roy. Soc.* 1. 1948.

CARROLL, R.T. The Skeletal Anatomy and Some Aspects of the Physiology of Primitive Reptiles. In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p.25-45.

CARROL, R.T. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: W.H. Freeman and Company, 1988. 698pp.

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

COINEAU, Y. **Como hacer dibujos científicos**. Barcelona: Lábor, 1987. 237p.

COLBERT, E.H. Therapsids in Pangaea and Their Contemporaries and Competitors. *In*: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p.133-145.

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

DAMIANI, R.; MODESTO, S.; YATES, A.; NEVELING, J. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 270: 1747-1751, 2003.

DORNELLES, J.E.F. **Uma modelagem morfológica, funcional e mecânico-vetorial, para a reconstituição da musculatura adutora e abduutora de *Exaeretodon* sp. (Synapsida, Cynodontia, Traversodontidae) da Formação Santa Maria (Meso a Neocarniano) do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1999. 200f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, RS, 1999.

FLOWER, W.H. **An Introduction to the Osteology of the Mammalia**. 3.ed. Amsterdam: A. Asher & Co., 1966. 384p.

FLYNN, J.J.; PARRISH, J.M.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; SIMPSON, W.F.; WHATLEY, R.L.; WYSS, A.R. A Triassic Fauna from Madagascar, Including Early Dinosaurs. *Science*. 286: 763-765, 1999.

FLYNN, J.J.; PARRISH, J.M.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; RANIVOHARIMANANA, L.; SIMPSON, W.F.; WYSS, A.R. New Traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20(3): 422-427, 2000.

FRÖBISCH, J. Locomotion of *Tetragonias njalilus* (Therapsida: Anomodontia) – A functional analysis of the pelvic girdle and hind limb. 2003. 105f. Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Institut für Paläontologie, Bonn, 2003.

GETTY, R. **Anatomia dos animais domésticos**. 5.ed. v.1 e 2. Rio de Janeiro: Ed. Interamericana, 1981. 2000p.

GODEFROIT, P. New traversodontid (Therapsida: Cynodontia) teeth from the Upper Triassic of Habay-la-Vieille (southern Belgium). *Palaeontologische Zeitschrift*. 73(3/4): 385-394, 1999.

GODEFROIT, P.; BATTAIL, B. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*. 19(3): 567-631, 1997.

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

GREGORY, W.K.; CAMP, C.L. Studies in comparative myology and osteology. Number III. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 38: 447-563, 1918.

GROENEWALD, G.H.; WELMAN, J.; MACEACHERN, J.A. Vertebrate Burrow Complexes from the Early Triassic Cynognathus Zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaios*. 16(2): 148-160, 2001.

HOLZ, M.; BARBERENA, M.C. A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. *Acta Geologica Leopoldensia*. 29(12): 77-92, 1989.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. **Elementos Fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre: Ed. Universidade/UFRGS, 2002. 231p.

HOLZ, M.; SCHULTZ, C.L. Taphonomy of the Brazilian Triassic paleoherpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, 31: 335-345, 1998.

HOPSON, J.A. Late Triassic Traversodontid Cynodonts from Nova Scotia and Southern Africa. *Palaeontologia Africana*. 25: 181-201, 1984.

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

HOPSON, J.A. Patterns of evolution in the *manus* and *pes* of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 15:615-639, 1995.

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

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

HOPSON, J.A.; KITCHING, J.W. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of non-mammalian cynodonts. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 156: 5-35, 2001.

HUENE, F.F. **Die Fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes:** Ergebnisse der Sauriergrabungen in Shdbrazilien 1928/1929. Munich: Beck'sche Verlagsbuchhandlung, 1942.

JENKINS, F.A., Jr. The evolution and development of the dens of the mammalian axis. *The Anatomical Record*. 164(2): 173-184, 1969.

JENKINS, F.A., Jr. Cynodont Postcranial Anatomy and the "Prototherian" Level of Mammalian Organization. *Evolution*. 24(1): 230-252, 1970a.

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

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

JI, Q.; LUO, Z.-X.; JI, S.-A. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature*. 398: 326-330, 1999.

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

KEMP, T.S. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *J. Zool.* 191: 193-239, 1980.

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

KEMP, T.S. Interrelationships of the Synapsida. *In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods: Mammals*. v.2. BENTON, M.J. (ed.). *The Systematics Association Special*. v.35B, 1988.

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

KONJUKOVA, E.D. New data on *Permocynodon sushkini* Woodw., a cynodont member of the Northern Dvina Fauna. *Dokl. Akad. Navk.* 54: 527-530, 1946.

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

LESSERTISSEUR, J.; SIGOGNEAU, D. Sur l'acquisition des principales caractéristiques du squelette des mammifères. *Mammalia*. 29(1): 95-168, 1965.

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

LUO, Z.-X. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. *In: In the shadow of dinosaurs: Early mesozoic tetrapods*. FRASER, N.C.; SUES, H.-D. (eds). Cambridge: Cambridge University Press, 1993. p.98-128.

MACHADO, C.B. **Concentrações fossilíferas controladas pelo nível freático: um modelo tafonômico para reconstruções paleoambientais**. 2004. 73f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, RS, 2004.

MACLEAN, P.D. Neurobehavioral significance of the mammal-like reptiles (therapsids). *In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.).*

The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. p.1-21.

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*. 42(1): 191-208, 2005.

MARTINEZ, R.N.; FORSTER, C.A. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, *sp. nov.*, from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 16(2): 285-291, 1996.

MARTINEZ, 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*. 16(2): 271-284, 1996.

OLIVEIRA, T.V. ; SCHULTZ, C.L. Sobre o atlas, áxis e a terceira vértebra cervical de *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia : Traversodontidae). *Paleontologia em Destaque – Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia*. 49: 52-53, 2004.

OLIVEIRA, T.V. ; SCHULTZ, C.L. A possível ocorrência de rotação atlanto-axial em *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia : Traversodontidae). *II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados – Boletim de Resumos*. Rio de Janeiro. p.194-196, 2004.

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. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10(13): 38-67, 1934.

PARRISH, J.M. Locomotor Adaptations in the Hindlimb and Pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*. 1(2): 1-33, 1986.

POPESKO, P. **Atlas de anatomia topográfica dos animais domésticos**. v.1. São Paulo: Manole, 1990. 211pp

POUGH, F.H.; JANIS, C.M.; HEISER, J.B. **A Vida dos Vertebrados**. 3.ed. São Paulo: Atheneu, 2003. 700p.

ROMER, A.S. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 46: 417-606, 1922.

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

ROMER, A.S. **Vertebrate Paleontology**. 3ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1966. 468p.

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

ROMER, A.S. The brasilian triassic cynodonts *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora*. 332: 1-16, 1969a.

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

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

ROWE, T. Definiton, Diagnosis, and Origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 8(3): 241-264, 1988.

ROWE, T. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. 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.

RUBERT, R.R. **Possibilidades de estabelecimento de um novo horizonte de correlação para o Triássico sul-rio-grandense**. 2003. 107f. Dissertação (Mestrado). Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, UFRGS, 2003.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências, Porto Alegre*. 31(1): 71-88, 2004.

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

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

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

SUES, H.-D. Locomotion and Body Form in Early Therapsids (Dinocephalia, Gorgonopsia, and Therocephalia). *In*: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J.; ROTH, C. (eds.). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles.** Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. pp.61-70.

TEIXEIRA, A.M.S. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comun. Mus. Ci. PUCRGS*. 24: 1-31, 1982.

VEGA-DIAS, C. **Materiais pós-cranianos de *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil.** 2000. 152f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, RS, 2000.

WALKER, W.F., Jr. **Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective.** New York: Saunders College Publishing, 1987. 781pp.

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

ZWEIFEL, F. **Handbook of biological illustration.** New York: Chicago Press, 1990. 131p.

11. ANEXOS

Anexo A – Dimensões das vértebras do espécime PV-0146-T.

	CCV	ACV			LCV			CPT		EAP		EDP		AEN	LEN	EEN
		ACVa	ACVi	ACVp	LCVa	LCVi	LCVp	CPTd ¹	CPTe ²	EAPd	EAPe	EDPd	EDPe			
PS5	17,56 ³	27,32	---	---	32,08	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
PS6	18,12	± 26-27			30,04	25,00	---	20,04	15,54	8,00	9,12	8,86	---	17,56	17,00	7,76
PS7	20,52	± 25			---	± 30	---	17,04	15,00	12,50	11,06	---	---	14,82	16,76	7,52
PS8	18,22	± 28			---	23,00	33,50	11,04	10,96	10,42	10,46	---	---	18,20	13,82	4,68
PS9	± 25	---	29,06	---	35,02	26,22	---	14,40	12,08	10,64	11,52	11,06	12,02	24,72	10,30	4,20
PS10	16,23	---	---	---	29,42	21,02	---	12,06	9,22	---	---	---	---	19,06	15,68	3,44
PS11	19,74	---	27,70	---	35,06	32,76	---	14,42	9,30	11,06	11,40	---	---	10,06	16,00	5,04
PS12	---	---	20,02	---	38,62	31,08	36,50	13,60	10,72	8,00	10,06	---	6,00	12,04	16,02	4,50
PS13	± 19	± 21			---	27,84	31,78	13,06	11,56	13,62	11,30	---	8,00	26,08	13,00	2,52
PS14	17,40	---	23,20	---	30,44	23,26	---	14,22	8,60	8,90	10,02	8,06	7,28	23,24	13,02	6,00
PS15	± 18	---	28,60	---	28,82	23,24	---	10,40	8,90	± 9	11,04	7,12	6,70	17,18	15,32	4,08
PS16	16,04	---	25,50	32,24	---	27,06	34,32	10,08	---	8,72	---	9,04	---	19,90	16,72	7,62
PS17	21,04	± 14-25			36,80	23,96	---	14,08	14,60	8,98	9,30	9,44	11,82	21,00	15,16	4,86
PS18	24,28	---	---	---	32,52	27,22	---	11,90	14,46	11,68	10,44	9,34	8,70	16,90	14,20	4,46
PS19	25,10	---	23,80	29,82	---	27,88	---	13,12	7,90	12,24	13,52	---	10,48	---	15,10	4,12
PS20	16,32	---	23,52	31,42	---	26,00	32,28	7,12	6,30	---	12,06	---	8,10	20,24	14,20	4,40
PS21	23,04	26,58	---	---	32,00	23,02	---	---	---	---	---	---	---	15,32	15,48	---
PS22	23,08	---	---	---	---	---	---	7,52	9,64	---	15,80	---	8,32	22,94	17,42	5,02

	CCV	ACV			LCV			CPT		EAP		EDP		AEN	LEN	EEN
		ACVa	ACVi	ACVp	LCVa	LCVi	LCVp	CPTd ¹	CPTe ²	EAPd	EAPe	EDPd	EDPe			
PS23	26,02	---	23,90	34,80	---	33,68	---	---	8,00	---	13,04	---	15,48	21,14	15,22	6,18
PS24	16,90	---	25,92	31,12	---	36,30	---	---	7,20	10,84	12,04	17,70	17,20	24,56	13,40	5,00
PS25	± 19	30,96	27,70	---	---	27,22	29,98	---	6,82	---	15,16	---	17,60	21,70	± 17	7,06
PS26	19,12	---	20,58	28,60	34,60	28,56	35,66	16,08	8,02	---	13,00	---	15,42	19,08	16,60	5,14
PS27	19,46	---	31,32	---	38,40	26,40	---	---	9,02	---	13,16	---	16,42	21,06	15,10	11,20
S1	15,48	---	36,36	---	35,08	28,00	---	---	---	---	---	---	---	20,50	15,26	10,14
S2	25,10	---	---	---	31,26	26,46	---	---	---	---	---	---	---	11,08	16,92	4,82
S3	21,90	---	---	---	27,92	19,46	---	---	---	---	---	---	---	19,84	17,76	5,00
S4	24,02	---	18,94	---	26,20	18,50	24,04	---	---	---	---	---	---	4,30	18,36	5,00

¹ “d” faz menção a estruturas do lado direito da vértebra.

² “e” faz menção a estruturas do lado esquerdo da vértebra.

³Todas as medidas estão em milímetros (mm).

	CCV	ACV			LCV			CPT		EAP		EDP		AEN	LEN	EEN
		ACVa	ACVi	ACVp	LCVa	LCVi	LCVp	CPTd	CPTe	EAPd	EAPe	EDPd	EDPe			
PS27	26,32	---	18,94	---	---	31,00	---	19,00	---	---	---	---	---	18,06	15,00	6,56
PS28	24,54	---	20,08	---	36,02	31,06	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
S1	23,52	---	19,00	---	---	31,56	---	---	---	---	---	---	---	---	11,68	5,12
S2	25,02	---	18,44	---	---	28,50	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
S3	26,48	---	---	---	---	30,56	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
S4	25,06	---	18,18	---	---	23,92	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
S5	21,06	---	17,92	---	---	23,40	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
S6	16,54	---	15,08	---	---	24,38	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
“Q1”	30,42	---	19,02	---	---	15,30	22,80	18,82	---	8,86	15,26	4,00	6,02	---	19,54	5,86
“Q2”	---	26,72	19,62	---	27,14	18,30	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
“Q3”	33,22	---	12,08	18,22	---	10,80	15,14	---	---	11,34	10,80	3,02	3,04	---	9,40	4,00
“Q4”	35,50	16,04	13,00	17,22	15,32	9,76	14,72	---	---	---	---	---	---	---	---	---
“Q5”	35,54	16,20	13,30	16,08	15,04	12,10	14,06	---	---	12,04	10,20	3,02	3,26	---	---	---

¹ Todas as medidas estão em milímetros (mm).

Anexo C – Lista de abreviaturas.

an – arco neural;
At – atlas;
Ax – áxis;
c – centro vertebral;
ca – côndilo anterior;
cd – côndilo occipital;
cf – cabeça femoral;
co – costela;
cp – côndilo posterior;
cs – costela sacral;
fco – faceta para o côndilo occipital;
fc1 – faceta para o centro do atlas;
fit – fossa intertrocantérica;
fp – fossa popliteal;
fpa – faceta para o pró-atlas;
ic – intercentro;
if – *musculus iliofemoralis*;
itr – *m. ischiotrochantericus*;
m – *musculus* (músculo);
mm – *musculi* (músculos);
pife – *m. puboischiofemoralis externus*;
pifi – *m. puboischiofemoralis internus*;
poz – pós-zigapófise;
ppi – processo posterior do ílio;
pra – pró-atlas;
pro – processo odontóide;
prt – processo transverso;
prz – pré-zigapófise.
PS – vértebra pré-sacral;
rai – reforço acetabular do ísquio;
rsa – reforço supra-acetabular (do ílio);
sali – superfície articular para a lâmina íliaca;
Q – vértebra caudal;
S – vértebra sacral;
sp – sulco patelar;
trM – trocanter maior;
trm – trocanter menor.