

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

**ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNÁTIOS
TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO
DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES**

MORGAN LIONEL GUIGNARD



ORIENTADORA – Profa. Dra. MARINA BENTO SOARES

Porto Alegre – 2019

**ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNÁTIOS
TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO
DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES**

MORGAN LIONEL GUIGNARD

ORIENTADORA – Profa. Dra. MARINA BENTO SOARES

BANCA EXAMINADORA

Dr. Leonardo Kerber Tumeleiro – Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica (CAPPA)
da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM)

Dr. Cesar Leandro Schultz – Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto
de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Dr. Téo Veiga de Oliveira – Divisão de Mamíferos do Museu de Zoologia do
Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Feira de Santana
(UEFS)

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Geociências como requisito
parcial para a obtenção do título de Doutor em
Ciências.

Porto Alegre – 2019

CIP - Catalogação na Publicação

Guignard, Morgan
ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNÁTIOS
TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA
LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES / Morgan
Guignard. -- 2019.
296 f.
Orientadora: Marina Soares.

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

1. Cynodontia. 2. Probainognathia. 3. Locomoção. 4.
Postura. 5. Pós-cranio. I. Soares, Marina, orient.
II. Título.

*“Le raisonnement n'est que le moindre des moyens nécessaires
pour faire prévaloir parmi les hommes des opinions
qui blessent leurs habitudes ou leurs intérêts du moment.”*

- Georges Cuvier.

*“Un bateau est en sécurité dans le port.
Mais ce n'est pas pour cela que les bateaux ont été construits.”*

- John Shedd.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha orientadora, Marina Bento Soares, pela paciência e orientação ao longo desses quatro anos, e pela ajuda preciosa na correção do meu português. Gostaria de agradecer também ao colega Agustín Martinelli pela troca de conhecimento e por sempre ter acreditado em mim; ao Prof. Cesar Schultz pelas aulas e por me introduzir ao mundo dos sinápsidos basais e cinodontes; aos demais colegas de trabalho nestes anos de convivência, no laboratório, nos congressos e nas saídas de campo.

Gostaria de agradecer ao Simon Courivaud, graças a quem esta aventura se iniciou. Quero agradecer também à minha família, meu pai Christian, minha mãe Isabelle, meu irmão Dilan, além de minhas amigas e amigos Alexandre, Anita, Caroline, Manu, Michèle e Romain. Todos foram importantes pelo apoio incondicional que me ofereceram, em todos os momentos em que precisei, apesar de estarem do outro lado da Terra.

Por fim, agradeço às brasileiras e brasileiros pelo acolhimento neste país. Agradeço especialmente à Vanessa, que me fez descobrir as alegrias do carnaval; à Tess, que me ensinou muito sobre a comunicação; à Xuxa, que me amou infinitamente; às quatro bruxas da vila, que me fizeram me sentir em casa; e à Narla, que me apoiou muito nos últimos meses. Além dessas mulheres extraordinárias, gostaria de dedicar essa tese a Marielle Franco e a todas as brasileiras que lutam permanentemente, seja contra o sexismo, capitalismo, racismo, especismo, fascismo, ou todos os tipos de opressões que as matam diariamente.

RESUMO

Cynodontia é um grupo monofilético de sinápsidos que inclui numerosos táxons fósseis agrupados em uma série parafilética conhecida como cinodontes não-mamaliaformes, além dos Mammaliaformes que têm como clado terminal, os mamíferos (Mammalia). Estudos anatômicos pós-cranianos em cinodontes não-mamaliaformes são essenciais para entender os avanços posturais e locomotores na evolução dos mamíferos e fornecer informações sobre a transição da postura abduzida dos sinápsidos basais para uma postura mais aduzida. Na primeira parte da Tese, é apresentada uma abordagem geral sobre as principais características anatômicas encontradas nos esqueleto axial e apendicular dos diferentes grupos de cinodontes não-mamaliaformes. Na segunda parte, são apresentados os artigos integrantes da tese, que envolvem a descrição ou redescricao detalhada de elementos pós-cranianos de três espécies fósseis, pertencentes ao clado menos inclusivo Prozostrodontia do clado Probainognathia (dentro do qual se originaram os mamíferos): *Prozostrodon brasiliensis*, *Riograndia guaibensis* e *Brasilodon quadrangularis*. Os três táxons são provenientes da Sequência Candelária (Triássico Superior) da Supersequência Santa Maria, do Rio Grande do Sul, Brasil. Comparações com outros cinodontes não-mamaliaformes e Mammaliaformes mostraram que a morfologia dos membros anteriores e, mais particularmente, dos membros posteriores já havia sido profundamente alterada nos Prozostrodontia, em relação ao padrão dos sinápsidos e cinodontes mais basais. Análises morfofuncionais e reconstruções musculares revelaram que a nova orientação da musculatura do quadril era parecida a dos Theria, permitindo ao membro posterior se manter em uma postura mais aduzida, e se deslocar em um plano quase parassagital durante a locomoção. Além disso, o estudo desse material mostrou que estratégias ecológicas distintas foram desenvolvidas entre os Prozostrodontia não-mamaliaformes de pequeno tamanho da ZA de *Riograndia*, como hábito fossorial em *Riograndia* e *Irajatherium* e adaptações para um modo de vida mais generalista em *Brasilodon*.

Palavra chave: Cynodontia, Probainognathia, Prozostrodontia, locomoção, postura, pós-cranio.

ABSTRACT

Cynodontia is a monophyletic group of synapsids that includes numerous fossil taxa grouped in a paraphyletic series known as non-mammaliaform cynodonts, in addition to Mammaliaformes in which the crown group of mammals (Mammalia) is included the mammalian clade. Postcranial anatomical studies on non-mammaliaform cynodonts are essential to understand the postural and locomotor advances in mammalian evolution and provide information about the transition from the sprawling posture of basal synapsids to a more erect posture. In the first part of the Thesis, an overview on the main anatomical characteristics found in the axial and appendicular skeleton of the different groups of non-mammaliaform cynodonts is presented. In the second part of the thesis, is detailed the content of the evolved articles, with detailed postcranial description or reassessment of three fossil species, included in the least inclusive clade Prozostrodontia, within Probainognathia (in which the mammals originated): *Prozostrodon brasiliensis*, *Riograndia guaibensis*, *Brasilodon quadrangularis*. All these taxa are part of the Candelária Sequence (Late Triassic), Santa Maria Supersequence of Rio Grande do Sul, Brazil. Comparisons with other non-mammalian cynodonts and Mammaliaformes showed that the morphology of the forelimb and, more specifically, the hind limb had already been deeply altered among Prozostrodontia, compared to more basal synapsids and cynodonts. Morphofunctional analysis and muscle reconstruction revealed that the new orientation of the hip musculature was similar to Theria, allowing the hind limb to maintain a more adducted posture, and to move in a nearly parasagittal plane during locomotion. In addition, the study of this material showed that distinct ecological strategies were developed among the small non-mammaliaform Prozostrodontia of the *Riograndia* AZ, as a fossorial habit in *Riograndia* and *Irajatherium* and adaptations to a more general way of life in *Brasilodon*.

Keywords: Cynodontia, Probainognathia, Prozostrodontia, locomotion, posture, postcranial.

LISTA DE FIGURAS E QUADROS

Figura 1. Filogenia dos sinápsidos.	14
Figura 2. Representação das posturas abduzida e aduzida.	16
Figura 3. Representação dos principais planos de referência.	17
Figura 4. Orientação espacial dos membros anterior e posterior (estilopódios)	21
Figura 5. Representação dos principais movimentos articulares.	22
Figura 6. Disposição dos ossos cranianos de vários tetrápodes basais.	23
Figura 7. Representação dos principais planos de referência.	27
Figura 8. Orientação espacial dos membros anterior e posterior.	27
Figura 9. Representação dos principais movimentos articulares.	28
Figura 10. Filogenia dos cinodontes não-mamaliaformes.	30
Figura 11. Os côndilos occipitais e o complexo atlas-áxis de <i>Galesaurus</i>	34
Figura 12. Comparação do complexo atlas-áxis de um epicinodonte com um Tritylodontidae.	36
Figura 13. O esqueleto axial de cinodontes.	39
Figura 14. Representação das etapas da evolução do côndilo occipital mamaliano.	41
Figura 15. Cintura peitoral nos cinodontes não-mamaliaformes.	45
Figura 16. Úmero nos cinodontes não-mamaliaformes.	51
Figura 17. Zigopódios anteriores nos cinodontes não-mamaliaformes.	52
Figura 18. Forças mecânicas que atuam sobre o membro anterior	54
Figura 19. Modelo mostrando o funcionamento da articulação do ombro.	55
Figura 20. Representação simplificada do <i>M. serrati</i>	57
Figura 21. Reconstrução dos músculos principais da cintura escapular.	59
Figura 22. Cintura pélvica nos cinodontes não-mamaliaformes.	64
Figura 23. Fêmur nos cinodontes não-mamaliaformes	67
Figura 24. Zigopódios posteriores nos cinodontes não-mamaliaformes.	68
Figura 25. Tipos de estresses que podem afetar os ossos.	70
Figura 26. Seção transversal dos ossos do membro posterior nos sinápsidos.	70
Figura 27. Tarsais proximais nos sinápsidos	71
Figura 28. Músculos principais da cintura pélvica nos sinápsidos.	73
Figura 29. Músculos principais na cintura pélvica dos Eucynodontia.	75
Figura 30. Extremidade proximal do fêmur.	77
Figura 31. Cintura pélvica e membro posterior de um mamífero.	78

Figura 32. Interação entre a atividade locomotora e a ventilação	83
Quadro 1. Lista de espécimes usados para comparações.	25
Quadro 2. Homologia dos músculos principais entre os répteis e os mamíferos.....	26
Quadro 3. Ângulos e índices de cinodontes não-mamaliaformes.	49

LISTA DE ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS

MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires (Argentina).

NHMUK – National History Museum de London (Inglaterra).

MLP – Museo de La Plata, La Plata (Argentina).

MNHM – Museum National d’Histoire Naturelle, Paris (França).

MVP – Museu de Patronato Alves Ramos, Santa Maria (Brasil).

OUMNH – Oxford University Museum of Natural History, Oxford (Inglaterra).

UFRGS-PV-T – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (Brazil).

UMZC – University Museum of Zoology, Cambridge (Inglaterra).

SUMÁRIO

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA TESE	12
PARTE I.....	13
1. INTRODUÇÃO.....	13
2. OBJETIVOS.....	18
2.1. Objetivos geral.....	18
2.2. Objetivos específicos.....	18
3. MATERIAIS, MÉTODOS DE ANÁLISE E TERMINOLOGIA.	20
3.1. Informações geológicas e bioestratigráficas.....	20
3.2. Espécimes estudados	20
3.3. Metodologia.....	23
3.4. Terminologia	24
4. ESTADO DO ARTE.	29
4.1. Sobre Cynodontia.....	29
4.2. Esqueleto axial.....	33
4.2.1. <i>Descrição e comparações.....</i>	<i>33</i>
4.2.2. <i>Interpretações morfofuncionais.....</i>	<i>40</i>
4.3. Cintura escapular e membro anterior.....	43
4.3.1. <i>Descrição e comparações.....</i>	<i>43</i>
4.3.2. <i>Interpretações morfofuncionais.....</i>	<i>53</i>
4.3.3. <i>Considerações sobre a organização muscular.....</i>	<i>56</i>
4.4. Cintura pélvica e membro posterior	63
4.4.1. <i>Descrição e comparações.....</i>	<i>63</i>
4.4.2. <i>Interpretações morfofuncionais.....</i>	<i>69</i>
4.4.3. <i>Considerações sobre a organização muscular.....</i>	<i>72</i>
5. MODIFICAÇÕES EM MAMMALIAFORMES.	80
6. DISCUSSÃO SOBRE A EVOLUÇÃO DA POSTURA.....	82
7. ECOLOGIA NOS CINODONTES NÃO-MAMMALIAFORMES	84
8. ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE.....	85
8.1. Apresentação dos artigos	85
8.2. Considerações finais.....	89
9. REFERÊNCIAS.	90
PARTE II	109

1. ARTIGO 1.....	110
2. ARTIGO 2.....	173
3. ARTIGO 3.....	217
PARTE III.....	289
Resumos publicados em eventos científicos durante o desenvolvimento da Tese.	290

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA TESE

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

PARTE I: Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa da tese de Doutorado, os objetivos, os métodos e o estado da arte sobre o tema de pesquisa.

PARTE II: Contem os artigos publicados em periódicos, ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.

PARTE III: Anexos incluindo: material suplementar (figura relacionada à Parte I da Tese que, por sua dimensão não pode ser inserida no texto (Anexo 1); artigo no qual o doutorando é coautor (Anexo 2); resumos publicados em eventos pelo autor (Anexo 3).

PARTE I

1. INTRODUÇÃO

A divergência entre saurópsidos e sinápsidos deu-se no início da história dos amniotas, durante o período Carbonífero (Laurin e Reisz, 1995). Sauropsida abrange todos os répteis atuais e suas formas fósseis, incluindo as aves (Lepidosauromorpha e Archosauromorpha), além de um numeroso registro de formas extintas como os Parareptilia, e diápsidos basais. Synapsida é um grupo monofilético altamente diverso que agrupa formas fósseis tradicionalmente (e equivocadamente) chamadas "répteis mamaliaformes", tais como os parafiléticos "pelicossauros" e os Therapsida, clado que inclui dinocefálios, dicinodontes e cinodontes, entre outros, e que tem como clado terminal os mamíferos. Os sinápsidos são caracterizados pela presença de apenas uma fenestra temporal no crânio, originalmente delimitada pelos ossos esquamosal, jugal e pós-orbital (Reisz, 1986) (Fig. 1). O grupo surgiu há cerca de 315 milhões de anos, com os primeiros "pelicossauros" sendo registrados em depósitos norte-americanos do Pensilvaniano (Carbonífero Superior) (Reisz, 1972; Laurin e Reisz, 1995). Os "pelicossauros" parecem dominar os estágios iniciais da evolução dos vertebrados terrestres (Reisz, 1986), mas, ao longo do Permiano, foram sucedidos por diferentes grupos de terápsidos. Os cinodontes (Cynodontia) compõem o grupo mais recente de terápsidos, com os fósseis mais antigos de idade neo-permiana, e é neste grupo que está inserido o clado Mammaliaformes, o qual inclui os mamíferos (Mammalia) (Fig. 2).

Os cinodontes não-mamaliaformes aparecem dispersos em depósitos do Permiano Superior da África do Sul, Zâmbia, Rússia e Europa Ocidental (Botha et al., 2007; Kammerer, 2016). Eles sobreviveram, junto com os terocefálios e os dicinodontes, à extinção do limite Permo-Triássico e apresentaram uma radiação ampla durante o Triássico com os mais avançados Eucynodontia (Abdala, 2007). Os cinodontes não-mamaliaformes ocuparam nichos ecológicos díspares, incluindo animais de grande porte, estritamente carnívoros (e.g., *Cynognathus*, *Trucidocynodon*), espécies herbívoras/onívoras (e.g., *Exaeretodon*), e até formas muito pequenas, de hábitos faunívoros (e.g., *Riograndia*, *Brasilodon*) (Hopson e Kitching, 2001; Ruta et al., 2013).

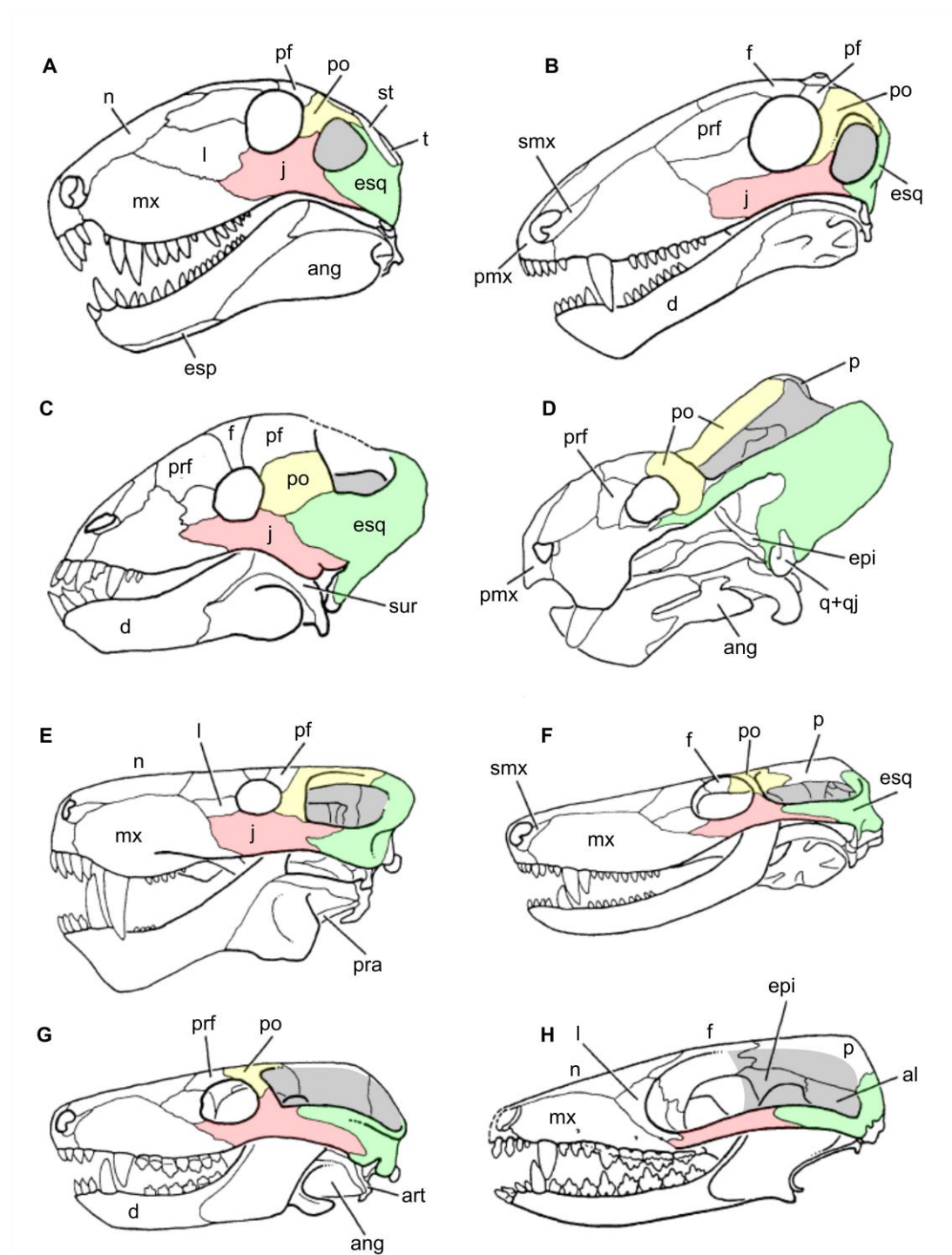


Figura 1. Crânios e mandíbulas dos principais grupos de Synapsida, em vista lateral. Notar em cinza a fenestra temporal característica (modificado de Sidor, 2001). **A**, o “pelicossauro” *Dimetrodon* do Permiano Inferior; **B**, o biarmosúquio *Biarmosuchus*, do Permiano Superior; **C**, o dinocefálio *Tapinocanius* do Permiano Superior; **D**, o dicinodonte anomodonte *Kannemeyeria* do Triássico; **E**, o gorgonópsio *Leontocephalus* do Permiano Superior; **F**, o terocefálio *Ictidosuchoides* do Permiano Superior; **G**, o cinodonte basal *Thrinaxodon* do Triássico Inferior; **H**, o mamaliaforme *Morganucodon* do Jurássico Inferior.

Continuação da legenda da Figura 1. Abreviações: **al**, lâmina anterior do petrosal; **ang**, angular; **art**, articular; **d**, dentário; **epi**, epipterigoide; **esp**, esplênial; **esq**, esquamosal; **f**, frontal; **j**, jugal; **l**, lacrimal; **mx**, maxila; **n**, nasal; **p**, parietal; **par**, pré-articular; **pf**, pós-frontal; **pmx**, pré-maxila; **po**, pós-orbital; **prf**, pré-frontal; **q+qj**, quadrado mais quadrado-jugal; **smx**, septo-maxila; **st**, supratemporal; **sur**, supra-angular; **t**, tabular. Sem escala.

As sinapomorfias dos cinodontes estão, na maior parte, no sincrânio, como o contato entre o nasal e o lacrimal, o processo ascendente do epipterigoide desenvolvido, dentes ausentes no pterigoide, plataformas palatais dos ossos maxilar e palatino formando um palato secundário, côndilos occipitais duplos e fossa adutora no osso coronoide (Hopson e Kitching, 2001).

Os fósseis de cinodontes não-mamaliaformes apresentam um interesse significativo para a compreensão da origem dos mamíferos. Os estágios morfológicos que estes apresentaram são reconhecidos como fontes excepcionais de informações sobre a aquisição de características mamalianas. No esqueleto pós-craniano, muitas mudanças morfológicas foram operadas, as quais partem de um padrão locomotor compartilhado com os amniotas basais e répteis em geral, para um sistema locomotor tipicamente mamaliano, revelando uma história evolutiva complexa. A postura dos amniotas primitivos é essencialmente uma postura abduzida, com os estilopódios (úmero e fêmur) projetados horizontalmente (Jenkins, 1971a) (Fig. 3). A atividade locomotora dos amniotas basais é caracterizada, principalmente, por quatro fatores diferentes: (1) Pela coluna vertebral que realiza uma ondulação lateral. Esta ondulação contrai alternadamente cada lado do corpo e provoca a retração e a protração passiva dos membros, respectivamente, para realizar a fase de propulsão e de recuperação. (2) Projetados transversalmente ao corpo, úmero e fêmur também são ativamente retraídos horizontalmente na fase de propulsão pelos músculos retratores dos membros anteriores e posteriores. Na fase de recuperação, úmero e fêmur são protraídos horizontalmente pelos músculos protratores. (3) Outro fator a se destacar é a rotação dos estilopódios ao longo do seu próprio eixo, o que permite também projetar o zigopódio anteriormente e posteriormente. (4) Finalmente, a extensão do cotovelo ou do joelho aumenta o comprimento da passada durante a fase de propulsão (Kemp, 2005). Nos Theria, a ondulação lateral da coluna vertebral e a rotação dos estilopódios não foram mantidas, enquanto a protração e a retração ativas e a extensão do cotovelo e do joelho, pelo contrário, foram desenvolvidas. Além disso, a ondulação dorso-ventral da coluna vertebral e o movimento da cintura escapular sobre a caixa torácica foram adicionados (Kemp, 2005; Regnault e Pierce, 2018).

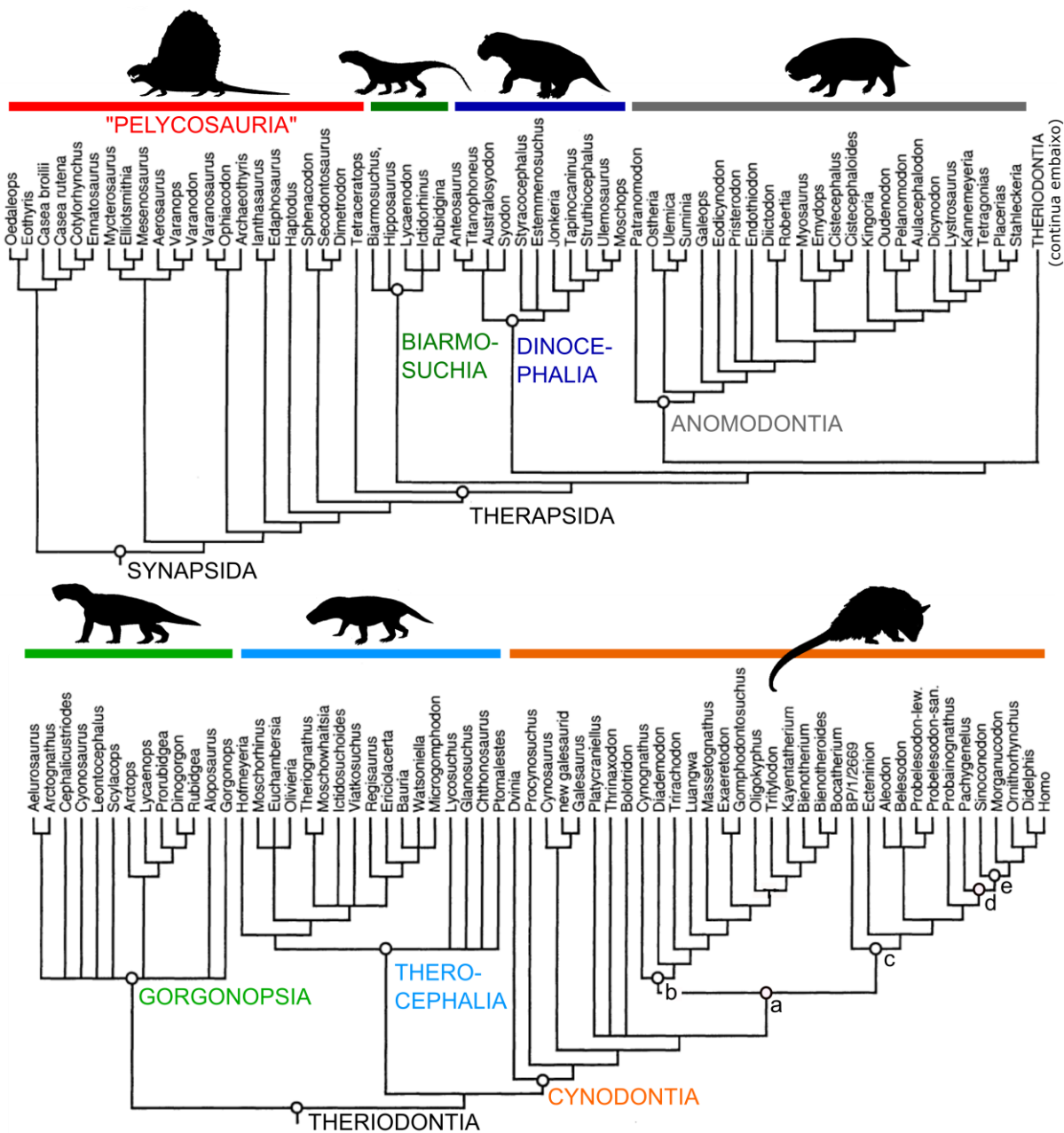


Figura 2. Cladograma com os principais grupos de Synapsida (modificado de Sidor, 2001). **Abreviações:** a, Eucynodontia; b, Cynognathia; c, Probaionognathia; d, Prozoostrodontia; e, Mammaliaformes.

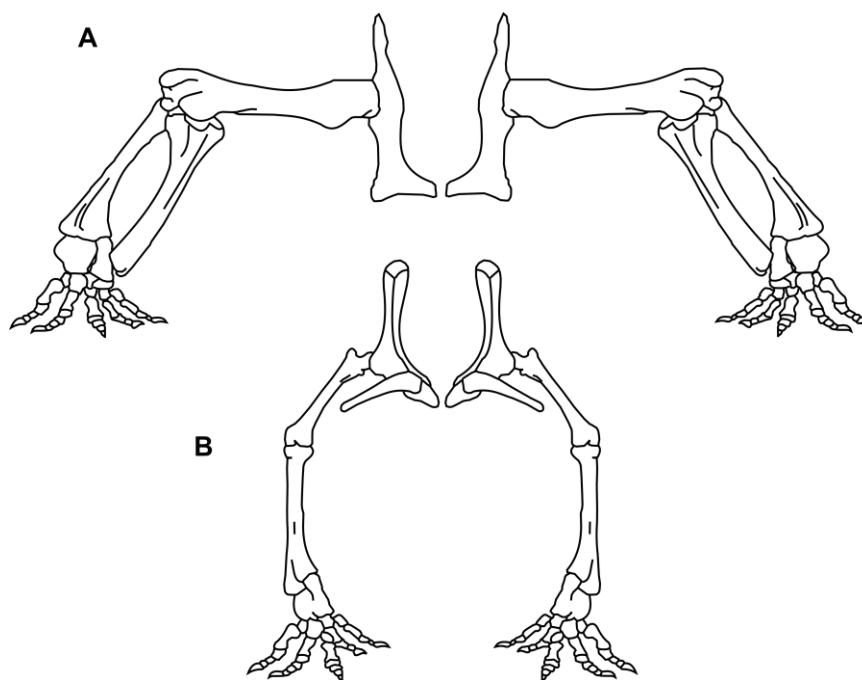


Figura 3. Representação das posturas abduzida e aduzida em vista anterior (modificado de Jenkins, 1971). **A**, Cintura pélvica e membro posterior de um “pelicossauro”, com uma postura abduzida; **B**, Cintura pélvica e membro posterior de um mamífero, com uma postura aduzida. Figuras sem escala.

Para os paleontólogos, é impossível observar diretamente as atividades locomotoras das espécies fósseis. Assim, com os estudos morfofuncionais ou biomecânicos se consegue deduzir postura e locomoção, usando análogos atuais. O número de estudos que tratam deste tema nos cinodontes não-mamaliaformes é, infelizmente, limitado por causa da pequena quantidade de material pós-craniano bem preservado no registro fóssil, e, também, no caso dos sinápsidos basais, devido a não preservação quase sistemática das epífises dos ossos longos dos membros, nas quais a presença das articulações é quase sempre essencial para a análise de locomoção. No entanto, as reconstruções da postura e locomoção dos cinodontes não-mamaliaformes, especialmente aqueles dentro do clado Prozostrodontia, oferecem uma oportunidade única para entendermos como a locomoção do tipo mamaliano se desenvolveu.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

O objetivo geral da presente Tese é aportar novas informações sobre os aspectos anatômicos pós-cranianos dos cinodontes probainognátios do Triássico sulbrasileiro, com ênfase nos Prozostrodonia, e, através de estudos morfofuncionais, inferir a postura e a atividade locomotora de alguns táxons, visando uma melhor compreensão sobre a evolução da postura aduzida adquirida pelos Mammaliaformes.

2.2. Objetivos específicos

A) Efetuar uma redescrição detalhada do esqueleto pós-craniano de *Prozostrodon brasiliensis* (UFRGS-PV-0248-T).

B) Efetuar a descrição detalhada do esqueleto pós-craniano de *Riograndia guaibensis* (UFRGS-PV-800-T, UFRGS-PV-833-T, UFRGS-PV-1320-T, UFRGS-PV-1379-T).

C) Efetuar a redescrição detalhada do esqueleto pós-craniano de *Brasilodon quadrangularis* (UFRGS-PV-0765-T, UFRGS-PV-0778-T, UFRGS-PV-0853-T, UFRGS-PV-0922-T, UFRGS-PV-1043-T, UFRGS-PV-1361-T).

D) Comparar o material descrito com o esqueleto pós-craniano de outros cinodontes, incluindo os primeiros Mammaliaformes (e.g., *Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Haldanodon*), mamíferos mesozoicos (e.g., *Akidolestes*, *Vincelestes*), e mamíferos atuais (e.g., *Tachyglossus*, *Didelphis*) usando bibliografia especializada e observação direta de espécimes fósseis e atuais de distintas coleções.

E) Aproveitar as comparações para aportar algumas novas informações sobre cinodontes não-mamaliaformes que foram apenas mencionados ou descritos brevemente, como *Therioherpeton cargini* (MVP05.22.04) ou *Irajatherium hernandezii* (UFRGS-PV-599-T, UFRGS-PV-1068-T).

F) Reconstruir a musculatura apendicular dos Prozostrodontia previamente citados, baseada na anatomia óssea e usando homologia com a osteologia e miologia dos anfíbios, escamados, crocodilianos, monotremos, metatérios e eutérios atuais.

G) Com base da descrição dos ossos e das articulações, e da reconstrução da musculatura pós-craniana, propor a postura mais provável dos diferentes Prozostrodontia estudados e determinar os tipos de movimentos possíveis nos membros durante a locomoção.

H) Usar as análises morfofuncionais para determinar, quando possível, a ecologia dos diferentes Prozostrodontia estudados (generalista, arborícola, escavadora etc.).

3. MATERIAIS, MÉTODOS DE ANÁLISE E TERMINOLOGIA

3.1. Informações geológicas e bioestratigráficas

Até o presente, no Triássico brasileiro, fósseis de *Probainognathia Prozostrodon* foram encontrados apenas nas rochas da Sequência Candelária (Triássico Superior), Supersequência Santa Maria (SSM) estado de Rio Grande do Sul. Os materiais de *Prozostrodon* estudados na presente tese provêm de distintas localidades da Sequência Candelária, fazendo parte de duas associações faunísticas (biozonas) distintas: Zona de Associação (ZA) de *Hyperodapedon* (idade Carniana) e Zona de Associação (ZA) de *Riograndia* (idade Noriana). Para mais informações sobre o contexto geológico, bioestratigráfico e geocronológico da Sequência Candelária, ver Soares et al. (2011), Horn et al. (2014), Langer et al. (2018).

3.2. Espécimes estudados

As descrições detalhadas dos táxons alvo da tese são baseadas em vários espécimes de *Prozostrodon* não-mamaliaformes depositados no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da UFRGS (Universidade Federal de Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil). Breves comentários sobre aspectos do esqueleto pós-craniano dos espécimes são apresentados a seguir, uma vez que informações mais detalhadas são fornecidas nos artigos integrantes da tese (Parte II).

***Prozostrodon brasiliensis*.** O holótipo de *Prozostrodon brasiliensis* (UFRGS-PV-0248-T) foi coletado no ano 1982 na região de Santa Maria (Rio Grande do Sul, Brasil) e foi inicialmente considerado como uma espécie do gênero *Thrinaxodon* (Barberena *et al.* 1987). Bonaparte e Barberena (2001) estudaram o material novamente e afirmaram que ele pertencia a um novo táxon, descrevendo crânio, mandíbula e dentição e, brevemente, elementos pós-cranianos desarticulados: 14 centros e sete arcos neurais de vértebras dorsais, três vértebras sacrais incompletas, várias costelas fragmentadas, a interclavícula, o úmero direito incompleto, a parte proximal do úmero esquerdo, o ílio direito incompleto, os dois fêmures quase completos e o pé direito desarticulado. Além desse material, encontram-se uma clavícula direita, dois ísquios, duas tíbias, e uma fíbula esquerda fragmentada que não haviam sido descritos até o

presente (Fig. 4). Infelizmente, nenhuma epífise foi preservada no esqueleto apendicular de *Prozostrodon*.

Tais materiais foram descritos no **ARTIGO 1** da tese: Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. 2018. Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1511570.

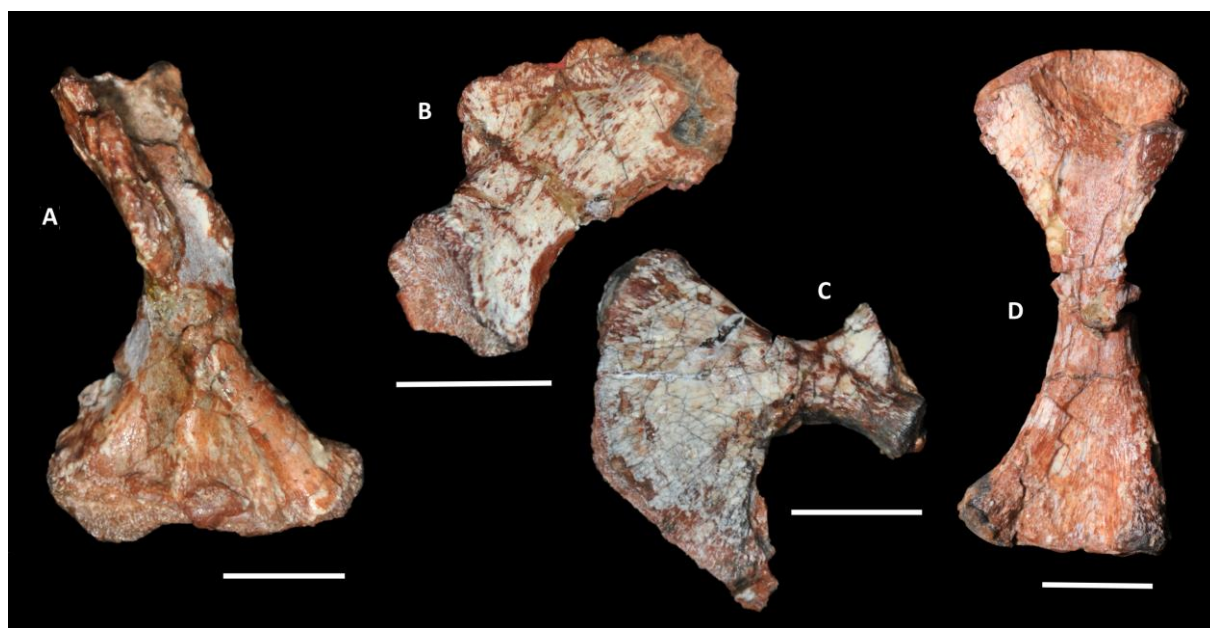


Figura 4. Elementos pós-cranianos de *Prozostrodon brasiliensis* (UFRGS-PV-0248-T). **A**, úmero direito em vista anterior; **B**, ílio direito em vista lateral; **C**, ísquio direito em vista lateral; **D**, fêmur direito em vista posterior. Escala = 1 cm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

***Riograndia guaibensis*.** A descrição pós-craniana de *Riograndia* é baseada em quatro espécimes. O espécime UFRGS-PV-833-T inclui crânio e mandíbula associados com um úmero esquerdo bem preservado, mas incompleto. O espécime UFRGS-PV-800-T é constituído de um úmero esquerdo incompleto e isolado, semelhante em morfologia que o do UFRGS-PV-833-T. O espécime UFRGS-PV-1320-T inclui elementos axiais e apendiculares desarticulados em associação, com nove costelas pré-sacrais, ambos os úmeros, escápula direita e fragmentos de clavícula, ísquio, fêmur e pequenos ossos indeterminados (Fig. 5). Este material é referido a *Riograndia* devido à morfologia do úmero. O espécime UFRGS-PV-1379-T inclui uma escápula direita completa, semelhante à da UFRGS-PV-1320-T. Trata-se de material inédito, o qual necessitou de preparação mecânica.

Os elementos pós-cranianos de *Riograndia* foram apresentados no **ARTIGO 2** da tese: Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. Postcranial anatomy of *Riograndia guaibensis* (Cynodontia: Ictidosauria). *Geobios*, Submetido.



Figura 5. Elementos pós-cranianos de *Riograndia guaibensis* (UFRGS-PV-1320-T). Escala = 1 cm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

***Brasilodon quadrangularis*.** Os elementos pós-cranianos de *Brasilodon quadrangularis* UFRGS-PV-1043-T e UFRGS-PV-765-T foram coletados entre os anos 2002 e 2005 na região de Faxinal do Soturno (Rio Grande do Sul, Brasil). O espécime UFRGS-PV-0765-T inclui um crânio incompleto, maxilares inferiores direito e esquerdo parciais, uma ulna direita, falanges e alguns fragmentos de metacarpais, metatarsais ou ossos indeterminados. A ulna foi figurada e brevemente comentada por Bonaparte et al. (2005). O espécime UFRGS-PV-1043-T consiste de um crânio quase completo, mandíbula e esqueleto axial e apendicular incompleto e desarticulado, incluindo vértebras e costelas incompletas, escápula direita, úmero esquerdo, rádio esquerdo, ulnas, acetábulo esquerdo, os dois fêmures, tíbia esquerda, calcâneo esquerdo e astrágalo esquerdo. Este espécime foi originalmente descrito como pertencente a *Brasilitherium riograndensis* (Bonaparte et al., 2012). Alguns de seus ossos apendiculares

foram figurados (Bonaparte et al., 2012), mas apenas brevemente ou não descritos. A preservação do espécime UFRGS-PV-1043-T é muito boa com os ossos completos ou quase completos, incluindo a maioria das epífises (Fig. 6). Outros espécimes não publicados foram utilizados neste estudo (UFRGS-PV-0778-T-UFRGS-PV-0853-T, UFRGS-PV-0922-T, UFRGS-PV-1042-T, UFRGS-PV-1361-T). Eles foram catalogados como Brasilodontidae indeterminados (Bonaparte et al., 2005) e vêm da mesma localidade que *Brasilodon*.

O **ARTIGO 3** da tese trata dos materiais de *Brasilodon*: Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. The postcranial anatomy of *Brasilodon quadrangularis* and the acquisition of mammaliaform traits among non-mammaliaform cynodonts. *PloS ONE*, Submetido.

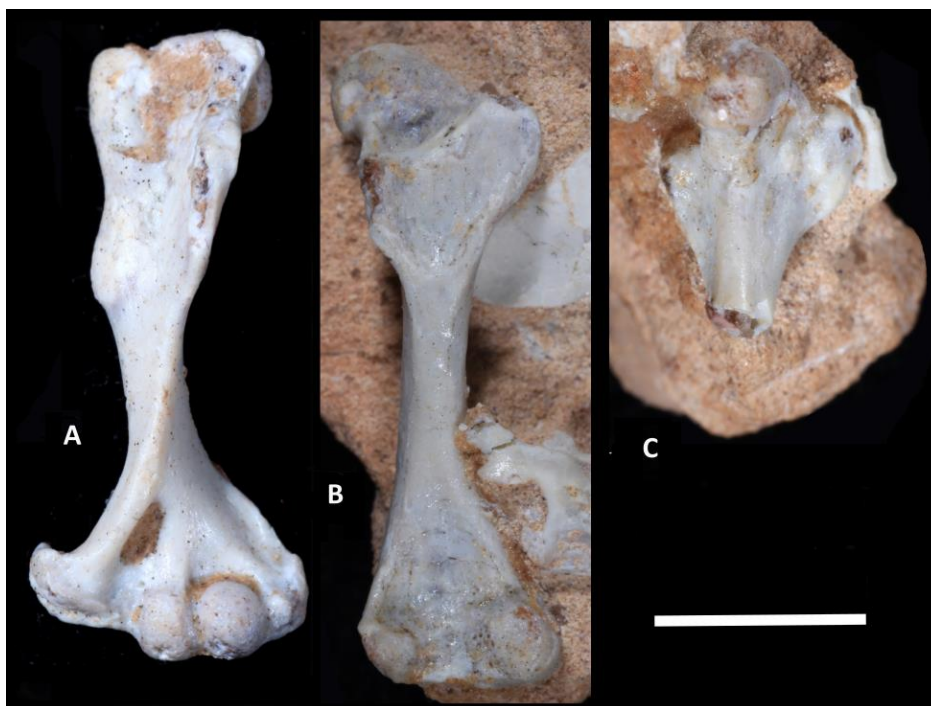


Figura 6. Elementos pós-cranianos de *Brasilodon quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). **A**, úmero esquerdo em vista anterior; **B**, fêmur direito em vista posterior; **C**, fêmur esquerdo em vista anterior. Escala = 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

3.3. Metodologia

Comparações anatômicas foram efetuadas entre o material estudado e cinodontes não-Prozostrodonia (e.g., *Procynosuchus*, *Platycraniellus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Massetognathus*, *Luangwa*, *Menadon*, *Santacruzodon*, *Exaeretodon*, *Cricodon*,

Scalenodon, *Boreogomphodon*, *Andescynodon*, *Trucidocynodon*, *Chiniquodon*, *Probainognathus*, *Probelesodon*), além de Tritylodontidae (e.g., *Oligokypus*, *Bienotheroides*, *Kayentatherium*), primeiros Mammaliaformes (*Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Haldanodon*) e, também, mamíferos e “répteis” atuais.

A comparação foi baseada em descrições disponíveis na literatura (e.g., Crompton, 1954; Kühne, 1956; Jenkins, 1970, 1971; Romer, 1973; Jenkins e Parrington, 1976; Kemp, 1980ab; Abdala, 1999; Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2007, 2009, 2010; Butler, 2009; Liu e Powell, 2009; Sues e Hopson, 2010; Bertoni, 2014; Gaetano et al., 2017, 2018) e em materiais de coleções (ver Quadro 1), incluindo o Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da UFRGS, a Fundação Zoobotânica do RS e instituições estrangeiras. Foram visitadas as seguintes instituições fora do Brasil: MLP, MACN (respectivamente La Plata e Buenos Aires, Argentina), NHM (London, Inglaterra), MNHM (Paris, França).

Além da descrição comparativa, foi efetuada uma análise morfofuncional baseada na forma dos ossos e das articulações. A anatomia óssea e algumas estruturas (fossa, crista, etc.) permitiram também deduzir a origem e a inserção de vários músculos, comparando o material com a miologia dos mamíferos e “répteis” atuais (Ellsworth, 1974; Fisher et al., 2007, 2008, 2009, 2010; Diogo et al., 2009; Abdala e Diogo, 2010; Allen et al., 2010, 2014). A reconstrução muscular possibilitou a proposição da postura e das atividades locomotoras dos diferentes Prozostrodonia.

3.4. Terminologia

Antes de passar para as próximas seções, faz-se necessária uma apresentação de aspectos terminológicos e metodológicos envolvidos nas análises morfofuncionais de esqueleto pós-craniano de tetrápodes, especialmente sinápsidos, os quais foram adotadas na presente tese.

Quadro 1. Lista de espécimes usados para comparações.

Táxons	Espécimes
Cinodontes não-mammaliaformes	
<i>Aleodon cromptoni</i>	UFRGS-PV-0146-T
<i>Brasilodon quadrangularis</i>	UFRGS-PV-1043-T
<i>Cricodon metabolus</i>	UMZC T905
<i>Cynognathus crateronotus</i>	NHMUK-R2571
<i>Cynognathus</i> sp.	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i> sp.	NHMUK-R2803, R3581; UMZC T433, T436, T447-449, T455-456, T489-502, T503, T971, T1017
<i>Exaeretodon</i> sp.	MACN-PV s/n (col. 1958)
<i>Galesaurus planiceps</i>	UMZC T823
<i>Galesaurus</i> sp.	UMZC T820-821
<i>Irajatherium hernandezi</i>	UFRGS-PV-599-T, PV-1068-T
<i>Luangwa drysdalli</i>	OUMNH-TSK121
<i>Oligokyphus</i> sp.	NHMUK-R7386-7491
<i>Pascualgnathus polanskii</i>	MLP-65-V1-18-1
<i>Prozostrodon brasiliensis</i>	UFRGS-PV-0248-T
<i>Scalenodon angustifrons</i>	UMZC T925, T972
<i>Scalenodon</i> sp.	NHMUK-R36802, R9391; UMZC T974
<i>Therioherpeton cargini</i>	MVP-05.22.04
<i>Thrinaxodon liorhinus</i>	NHMUK-R15957; UMZC T1101
<i>Trucidocynodon riograndensis</i>	UFRGS-PV-1051-T
Mamíferos	
<i>Vincelestes neuquenianus</i>	MACN N01, N09, N37-N39
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	MNHN 1906-484
<i>Tachyglossus aculeatus</i>	MNHN 1903-537, 1903-538
<i>Caluromys philander</i>	MNHN 1999-1061
<i>Didelphis marsupialis</i>	MNHN 1978-538
<i>Marmosa demerarae</i>	MNHN 1998-1832
<i>Canis lupus familiaris</i>	UFRGS-PV-14-Z

Nomenclatura. Concentrando-se em animais situados entre amniotas primitivos e mamíferos, a nomenclatura empregada na literatura, às vezes, é baseada na dos répteis atuais, e, outras vezes, na dos mamíferos. Nessa tese, como nos três artigos apresentados, a nomenclatura anatômica aplicada é a utilizada nos mamíferos (Parsons, 1898; Whidden, 2000). Termos mais específicos para os cinodontes não-mammaliaformes são amplamente utilizados e aceitos na literatura e, também, serão usados (e.g., Jenkins 1971a). Para evitar confusões, será sempre especificada a homologia entre as estruturas observadas nos sinápsidos não-mammaliaformes estudados e aquelas encontradas em répteis ou mamíferos. A homologia entre os músculos dos répteis e os dos mamíferos está baseada em vários trabalhos sobre miologia

abordando estes dois grupos (e.g., Gambaryan et al., 2002, 2015; Meers, 2003; Walthall and Ashley-Ross, 2006; Fisher et al. 2007, 2008, 2009, 2010; Allen et al. 2010, 2014; Lima et al., 2016), mas também em estudos comparativos baseados nos mamíferos e nos diápsidos (Ellsworth, 1974; Diogo et al., 2009; Abdala e Diogo 2010) (Quadro 2).

Em todos os vertebrados, o estilopódio se refere ao segmento proximal do membro (úmero ou fêmur), o zigopódio ao segmento intermediário do membro (rádio + ulna ou tíbia + fibula) e o autopódio ao segmento distal do membro (carpais + metacarpais + falanges ou tarsais + metatarsais + falanges).

Quadro 2. Homologia dos músculos principais entre os répteis e os mamíferos (baseado nos trabalhos de Kemp, 1980b ; Diogo et al., 2009; Abdala e Diogo, 2010). **Abreviações:** Mbr, Membro; *M*, *Musculus*.

	Réptil		Mamífero
Mbr. anterior	<i>M. supracoracoideus</i>	→	<i>M. infraspinatus</i> <i>M. supraspinatus</i>
	<i>M. pectoralis</i>		<i>M. pectoralis (major e minor)</i>
	<i>M. subcoraco-scapularis</i>	→	<i>M. subscapularis</i> <i>M. teres major</i>
	<i>M. coraco-brachialis</i>	→	<i>M. coraco-brachialis</i>
	<i>M. deltoideus</i>	→	<i>M. deltoideus</i> <i>M. teres minor</i>
	<i>M. serrati</i>		<i>M. serrati</i>
	<i>M. triceps brachii</i>	→	<i>M. triceps brachii</i> <i>M. dorsoepitrochlearis</i>
Mbr. posterior	<i>M. pubo-ischio-femoralis internus</i>		<i>M. ilio-psoas (M. iliacus e M. psoas major)</i>
	<i>M. pubo-ischio-femoralis externus</i>		<i>M. obturador externus</i>
	<i>M. caudi-femoralis</i>		Ausente
	<i>M. ilio-femoralis</i>		<i>M. gluteus</i>
	<i>M. ischio-trochantericus</i>	→	<i>M. obturador internus</i> <i>M. gemelli</i>

Orientação. Qualquer que seja o animal em causa, o plano sagital é o plano perpendicular ao solo e que divide o corpo segundo a simetria bilateral (Kardong, 1995). Um plano parassagital é um plano paralelo ao plano sagital. O plano frontal é o que divide a parte ventral da parte dorsal. Finalmente, um plano transversal é um corte perpendicular ao eixo longitudinal de um corpo ou de um osso (Fig. 7). A orientação espacial de um osso depende principalmente da postura sugerida para o animal. Para os cinodontes não-mamaliaformes e

primeiros Mammaliaformes, a maioria dos autores descrevem os estilopódios com a orientação reptiliana, com o membro projetado horizontalmente (e.g., Kemp, 1980a,b; Martinelli et al., 2005; Sues e Jenkins, 2006; Oliveria et al., 2010). No entanto, alguns autores usam a orientação de mamífero, com o eixo dos estilopódios projetado na vertical, no plano parassagital (Martin, 2005; Sullivan et al., 2013). Neste caso, no úmero, a crista deltopeitoral (superfície ventral nos mamíferos) é projetada anteriormente. No fêmur, o trocânter interno (superfície ventral nos mamíferos) é projetado posteriormente (Fig. 8).

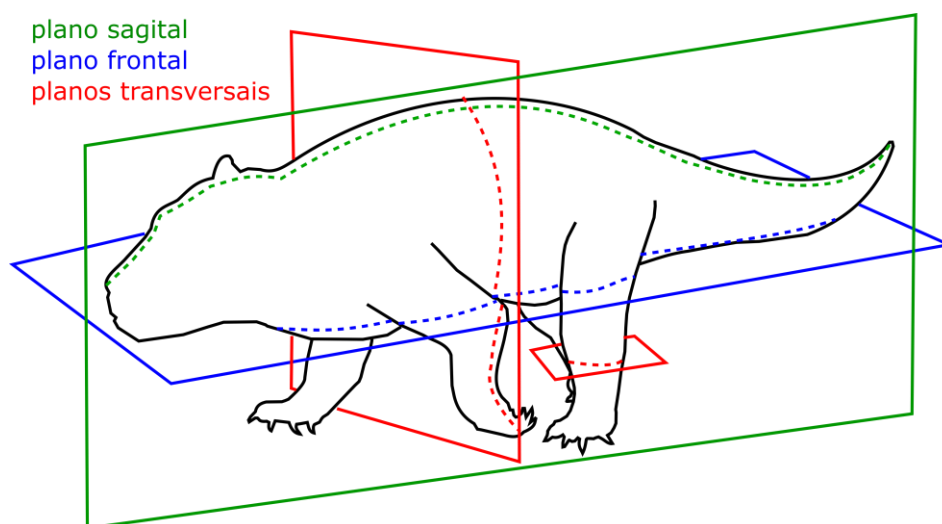


Figura 7. Representação dos principais planos de referência.

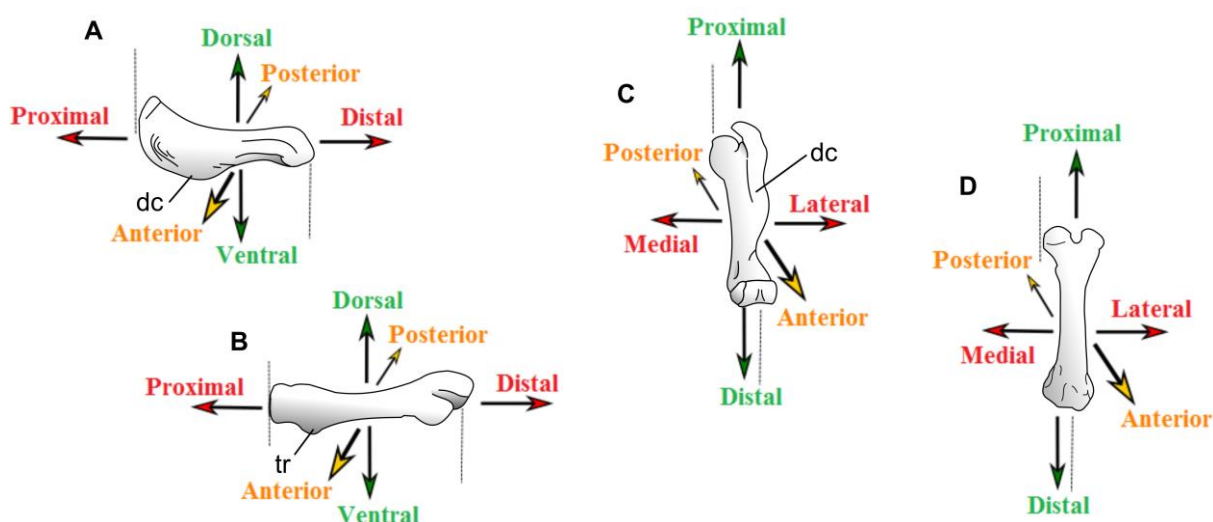


Figura 8. Orientação espacial dos membros anterior e posterior (estilopódios). Orientação tipo reptiliano: **A**, úmero; **B**, fêmur. Orientação tipo mamaliano: **C**, úmero; **D**, fêmur. **Abreviações:** **dc**, crista deltopeitoral; **tr**, trocânter interno.

Considerando a morfologia dos estilopódios dos *Probainognathia* estudados, e a postura aduzida inferida por seus membros posteriores, se escolheu usar unicamente a orientação mammaliana no presente trabalho, tanto para o membro anterior como para o posterior.

Movimentos articulares. Dependendo da espécie observada, as articulações entre o estilopódio e o zigopódio permitem aos membros executar vários movimentos angulares (Fig. 9). Os estilopódios podem executar protração (a extremidade distal move-se anteriormente) ou retração (a extremidade distal move-se posteriormente). Para a articulação do cotovelo e do joelho, os movimentos serão qualificados de flexão (diminuição do ângulo entre os ossos) e de extensão (aumento do ângulo). As articulações do ombro e do quadril também permitem movimentos de rotação dos membros (internos ou externos), abdução (movimento incluído no plano transversal e aumentando o ângulo entre o membro e o plano sagital) e adução (movimento incluído no plano transversal e diminuindo o ângulo entre o membro e o plano sagital). A articulação do cotovelo é capaz também de realizar pronação (rotação interna permitindo orientar a superfície palmar da mão medialmente) ou supinação (rotação externa permitindo orientar a superfície palmar da mão lateralmente). O tornozelo pode executar, entre outros, movimentos de inversão (rotação externa para orientar a planta do pé medialmente) ou eversão (rotação interna para orientar a planta do pé lateralmente). Para cada uma das articulações do autopódio, incluindo a articulação zigopódio-autopódio, os termos dorsiflexão e palmarflexão/plantarflexão serão usados se o decréscimo do ângulo for efetuado no lado dorsal ou no lado palmar/plantar da mão ou do pé, respectivamente (Carpenter, 2002; Whittle, 2002).

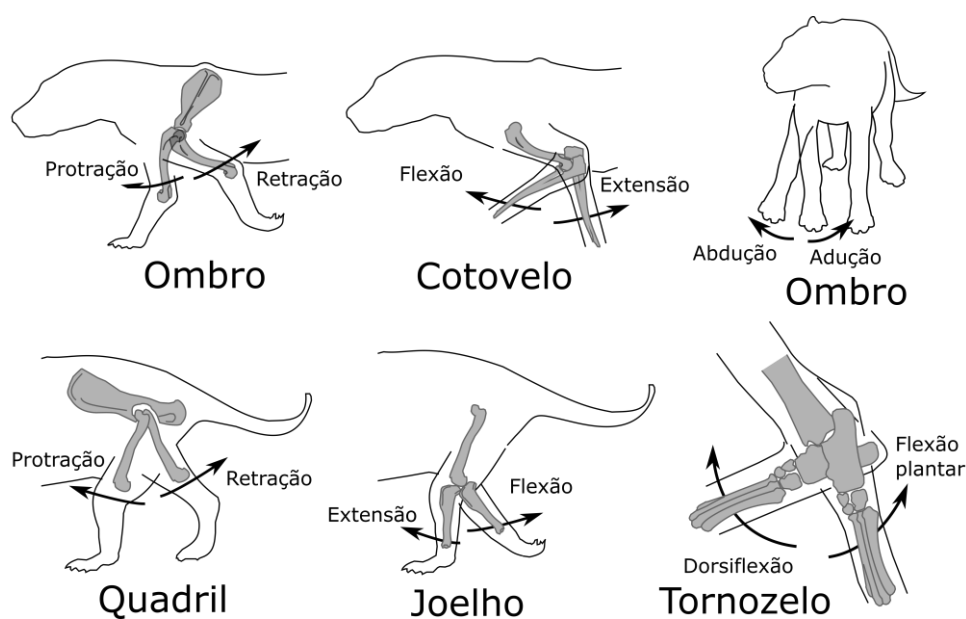


Figura 9. Representação dos principais movimentos articulares.

4. ESTADO DO ARTE

4.1. Sobre Cynodontia

Os Procynosuchidae e os Charassognathidae reúnem os cinodontes mais basais (Fig. 10). *Charassognathus* foi encontrado na base do Permiano Superior da África do Sul, representando o cinodonte o mais antigo encontrado. Ele exibe um entalhe no dentário, no mesmo local que a base da fossa masseteriana em *Procynosuchus* e representa a primeira indicação em Theriodontia de uma invasão da musculatura oclusal no dentário (Botha et al., 2007). O gênero *Procynosuchus*, do Permiano Superior da África do Sul e Zâmbia, representa também a condição basal em Cynodontia. Ele tem um arco zigomático mais robusto, o seu quadrado é reduzido e a dentição pós-canina é diferenciada, com cinco dentes “premolariformes” anteriores e oito dentes “molariformes” posteriores. Seu palato secundário não é completo, com as duas plataformas palatais dos ossos pré-maxilar, maxilar e palatino sendo largamente separadas no nível do plano sagital (Kemp, 1979). Os Epicynodontia incluem várias famílias mais avançadas que os Procynosuchidae, como os Thrinaxodontidae e os Galesauridae, além dos Eucynodontia. Os Galesauridae (e.g., *Galesaurus*, *Cynosaurus*) são os primeiros epicinodontes a aparecer no registro fóssil, durante o Neo-Permiano, e são considerados como os mais basais dentro do clado. Eles foram insetívoros (Butler, 2009). Os Thrinaxodontidae (e.g., *Thrinaxodon*, *Novocynodon*) têm um dentário ainda maior e um processo coronoide altamente desenvolvido que penetra a fenestra temporal (Fourie, 1974). Os Platytriacodontidae (e.g., *Platytriacodon*) representam os epicinodontes mais derivados. Seu palato secundário está completo e estende-se posteriormente aos últimos pós-caninos, como nas formas mais avançadas de eucinodontes (Chiniodontidae, Tritheledontidae, Brasilodontidae, Mammaliaformes) (Abdala, 2007).

As análises cladísticas mostram uma grande dicotomia dentro de Eucynodontia, com os Cynognathia, principalmente onívoros/herbívoros (mas com o táxon mais basal sendo carnívoro), e os Probainognathia principalmente faunívoros e incluindo os Mammaliaformes (Hopson e Kitching, 2001; Liu e Olsen, 2010; Ruta et al., 2013; Soares et al., 2014).

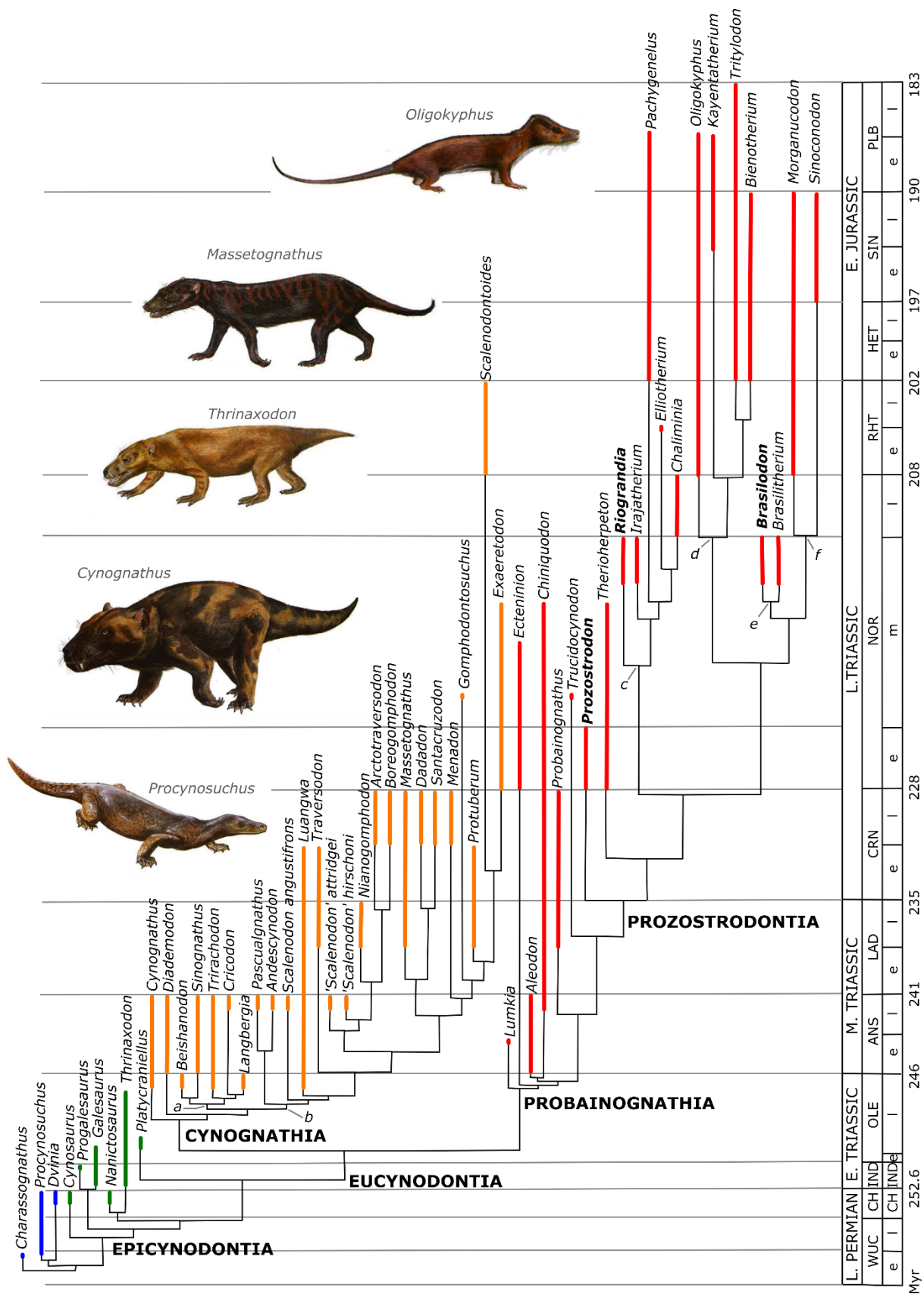


Figura 10. Filogenia dos cinodontes não-mammaliaformes (baseado em Martinelli e Rougier, 2007; Liu e Olsen, 2010; Ruta et al., 2013; Soares et al., 2014), com os táxons estudados destacados em negrito. **Abreviações:** **a**, Trirachodontidae; **b**, Traversodontidae; **c**, Tritheledontidae; **d**, Tritylodontidae; **e**, Brasilodontidae; **f**, Mammaliaformes. Figuras sem escala, de Palmer, 1999.

Nos Cynognathia, o processo coronoide é desenvolvido dorsalmente, atingindo o nível da crista sagital. Como em todos os Eucynodontia, o dentário aumentou em tamanho em relação aos Epicynodontia e os ossos pós-dentários ficaram mais reduzidos. A articulação entre crânio e mandíbula ainda se dava pelo contato quadrado-articular, mas existe também um contato entre um osso pós-dentário, o supra-angular, e o esquamosal. Os Cynognathidae (e.g., *Cynognathus*) são formas carnívoras do Triássico Inferior e Médio. Os Diademodontidae (e.g., *Diademodon*) e Trirachodontidae (e.g., *Cricodon*, *Sinognathus*, *Trirachodon*) são herbívoros de dentição gonfodonte (dentes alargados transversalmente com cristas e bacias oclusais), contemporâneos dos Cynognathidae. Finalmente, os Traversodontidae reúne muitos gêneros herbívoros gonfodontes (e.g., *Santacruzodon*, *Exaeretodon*, *Menadon*, *Luangwa*, *Andescynodon*, *Massetognathus*, *Pascualgnathus*, *Protuberum*, *Scalenodon*, *Cricodon*, *Traversodon*) que viveram do Eo-Triássico ao início do Neo-Triássico (Abdala e Ribeiro, 2003).

O grupo dos Probainognathia reúne cinodontes faunívoros cujo clado terminal é o dos Mammaliaformes. Eles têm um palato secundário mais alongado que o dos Cynognathia, podendo atingir o nível dos últimos pós-caninos, como nos Mammaliaformes (convergente com o dos Platytriacodontidae). As famílias Chiniquodontidae (e.g., *Chiniquodon*, *Probelesodon*), Ecteniniidae (e.g., *Ecteninion*, *Trucidocynodon*) e Probainognathidae (e.g., *Probainognathus*, *Bonacynodon*) incluem animais carnívoros presentes do Eo ao Neo-Triássico enquanto os cinodontes derivados, como *Prozostrodon*, os Therioherpetidae ou os Brasilodontidae viveram apenas no Neo-Triássico (Bonaparte e Barberena, 2001; Bonaparte et al., 2012; Martinelli et al., 2016). *Prozostrodon* e Therioherpetidae (e.g., *Therioherpeton*) se distinguem dos Chiniquodontidae e Probainognathidae pela ausência da barra pós-orbital e pelo osso frontal estar em contato com a órbita (esses caracteres são também observados nos Tritheledontidae e Tritylodontidae). Além disso, os ossos pós-frontal e pós-orbital são reduzidos em *Prozostrodon* e completamente ausentes em *Therioherpeton* (Bonaparte e Barberena, 2001). No entanto, o osso pós-orbital identificado em *Prozostrodon* por Bonaparte e Barberena poderia ser apenas uma porção do osso parietal (observação do autor).

Brasilodontidae (e.g., *Brasilodon*, *Brasilitherium*) têm caracteres ainda mais derivados. A sua monofilia e real composição permanece ainda incerta, e *Brasilitherium* é agora considerado sinônimo júnior de *Brasilodon* por alguns autores (Liu e Olsen, 2010; Martinelli et al., 2016), visão seguida no presente trabalho. Os ossos pós-frontal e pós-orbital são ausentes, o palato secundário de *Brasilodon* é mais desenvolvido posteriormente que o de *Therioherpeton*, e os ossos pós-dentários são tão reduzidos como no Mammaliaforme *Morganucodon* (Bonaparte et al., 2012). Os Tritheledontidae (e.g., *Riograndia*, *Irajatherium*, *Pachygenelus*) representam uma família de insetívoros que se diversificou do Neo-Triássico ao Eo-Jurássico (Lucas e Hunt, 1994). Nestes, os ossos pré-frontal e pós-orbital, assim como a barra pós-orbital, foram perdidos (Allin e Hopson, 1992; Luo e Crompton, 1994); seu palato secundário atinge o nível dos últimos pós-caninos. Tritylodontidae (e.g., *Tritylodon*, *Kayentatherium*, *Oligokyphus*) inclui gêneros herbívoros de dentição altamente especializada, com registro fóssil a partir do Triássico Superior e amplamente disseminados no Jurássico Inferior (Anderson e Cruickshank, 1978; Lewis, 1986). Dentes isolados encontrados no Cretáceo Inferior da Rússia estendem significativamente a sua amplitude temporal (Tatarinov e Matchenko, 1999). Como nos Tritheledontidae, Brasilodontidae e Therioherpetidae o pós-orbital e o pré-frontal são ausentes.

A filogenia dos Probainognathia ainda está em discussão, mas os estudos cladísticos mais recentes reúnem *Prozostrodon*, Therioherpetidae, Tritheledontidae, Tritylodontidae e *Brasilodon* (mais Mammaliaformes) no clado Prozostrodontia, sendo este último o táxon-irmão dos Mammaliaformes (Bonaparte et al., 2005; Martinelli e Rougier, 2007; Liu e Olsen, 2010; Bonaparte, 2013; Soares et al., 2014; Martinelli et al., 2016). Os Morganucodontidae são os Mammaliaformes mais basais e incluem uma dúzia de espécies diferentes como *Eozostrodon parvus* e *Morganucodon watsoni* (Parrington, 1941; Kühne, 1949).

A maioria dos conhecimentos sobre os cinodontes não-mamaliaformes é baseada em trabalhos referentes à anatomia craniana e dentária, sendo os estudos de materiais desta natureza mais numerosos que os de elementos pós-cranianos. A grande abundância de convergências e paralelismos dificulta a utilização do material pós-craniano nos estudos filogenéticos e na literatura a maior parte desse material é apenas mencionada ou descrita brevemente (e.g., Gow, 2001; Sidor e Smith, 2004; Bonaparte et al., 2005; Liu e Powell, 2009). No entanto, o esqueleto parcial de *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), dos Epicynodontia *Galesaurus* e *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a; Butler, 2009), dos Cynognathia basais

Cynognathus e *Diademodon* (Jenkins, 1971a; Gaetano et al., 2018), dos Traversodontidae *Menadon*, *Santacruzodon*, *Exaeretodon*, *Massetognathus*, *Luangwa* (Jenkins, 1970a; Kemp, 1980b; Bonaparte, 1963; Oliveira et al., 2007; Kammerer et al., 2008; Bertoni, 2014), dos Probainognathia basais *Trucidocynodon*, *Chiniquodon*, *Probainognathus*, *Aleodon* (Romer e Lewis, 1973; Oliveira et al., 2009, 2010), do Trithelodontidae *Irajatherium* (Martinelli et al., 2005), e dos Tritylodontidae *Tritylodon*, *Oligokyphus* e *Kayentatherium* (Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013; Fedak et al., 2015; Gaetano et al., 2017) são bem conhecidos e foram descritos detalhadamente. Por outro lado, análises morfofuncionais completas, incluindo reconstruções musculares, foram realizadas apenas com os táxons *Procynosuchus*, *Thrinaxodon*, *Luangwa*, *Massetognathus*, *Trucidocynodon*, e Tritylodontidae (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a,b; Sullivan et al., 2013; Oliveira e Schultz, 2016; Lai et al., 2018). Com a exceção dos Tritylodontidae, descrições detalhadas e análises morfofuncionais faltam para os Probainognathia mais derivados, os Prozostrodonia, particularmente *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, Trithelodontidae e “Brasilodontidae”.

A seguir, serão apresentadas descrições anatômicas e comparações acerca dos elementos componentes do esqueleto pós-craniano dos cinodontes não-mamaliaformes e de mamaliaformes basais, além de interpretações morfo-funcionais relativas a cada região dos esqueletos axial e apendicular.

4.2. Esqueleto axial

4.2.1. Descrição e comparações

Complexo atlas-áxis. O atlas está constituído de quatro ossificações separadas, incluindo o centro, duas metades de arco neural, e o primeiro intercentro (Fig. 11). Este intercentro é um osso cuneiforme e reduzido. Na superfície dorsal, ele possui duas facetas anteriormente, para articular-se com a parte ventral dos côndilos occipitais, e uma faceta oval posteriormente, para articular-se com o centro do atlas. Os arcos neurais não são co-ossificados e não têm espinha neural. Medialmente, cada arco possui facetas para articulação com o centro do atlas e com um dos dois côndilos occipitais (Jenkins, 1971a). As pós-zigapófises do atlas desapareceram nos cinodontes basais (e.g., *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*), mas as pré-zigapófises do áxis ainda estão mantidas, embora reduzidas (Parrington, 1934; Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a). Pré-zigapófises vestigiais estão presentes também no Traversodontidae *Massetognathus*, mas foram completamente perdidas em

Menadon e *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a; Kammerer et al., 2008) e nos Probainognathia (e.g., *Trucidocynodon*, *Oligokyphus*, *Tritylodon*; Kühne, 1956; Oliveira et al., 2010; Gaetano et al., 2017).

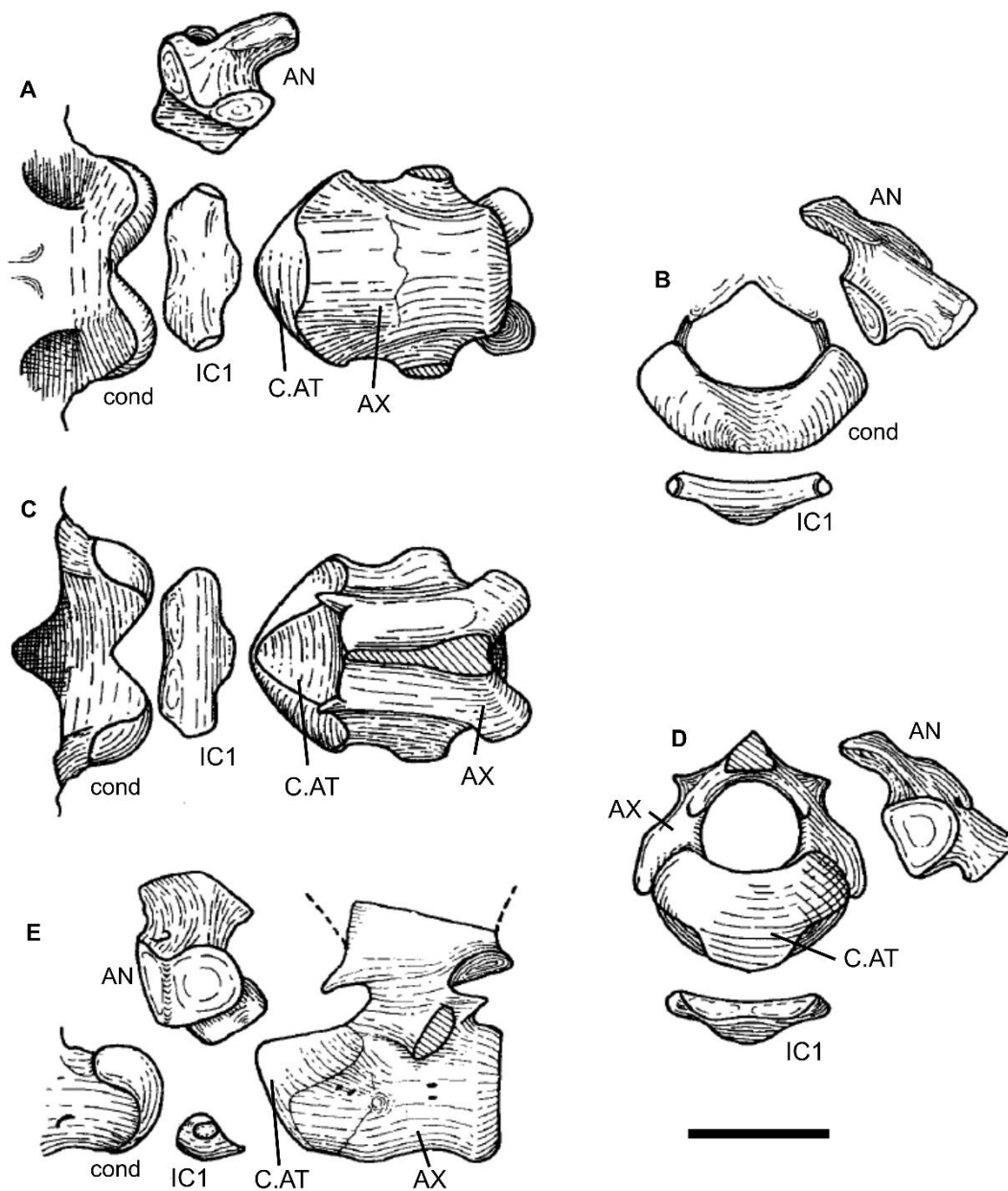


Figura 11. Os côneilos occipitais e o complexo atlas-áxis de *Galesaurus* (modificado de Kemp, 1969). **A**, vista ventral; **B**, vista posterior; **C**, vista dorsal; **D**, vista anterior; **E**, vista lateral (arco neural o atlas em vista medial). **Abreviações:** AN, arco neural; AX, áxis; C.AT, centro do atlas; **cond**, côneilos occipitais; **IC1**, primeiro intercentro (ou intercentro do atlas). Escala = 1 cm.

Além disso, o centro do atlas está fusionado ao centro do eixo, formando um processo aproximadamente triangular em norma ventral, sendo alargado na região posterior (Fig. 12). Seu extremo dorsoposterior mantém nítido contato com os pedículos do arco neural do eixo. A superfície anterior do centro do atlas é constituída de quatro facetas. As duas primeiras localizam-se dorsolateralmente e se articulam com os arcos neurais do atlas. A terceira faceta se localiza ventralmente e se projeta anteroventralmente para se articular com o primeiro intercentro. Dorsalmente, se localiza a quarta faceta, que é convexa transversalmente. Ela é projetada anteriormente e se articula entre os dois, quase separados, côndilos occipitais. Assim, embora não haja o desenvolvimento de um processo odontoide verdadeiro, como nos mamíferos e em alguns cinodontes não-mamaliaformes mais avançados, o centro do atlas dos cinodontes basais já se inseria sobre o intercentro do atlas e entre as metades do arco neural deste, permitindo rotação longitudinal do crânio (Kemp, 1969; Oliveira et al., 2007). Na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes, uma pequena protuberância é observada na quarta faceta do centro do atlas e é interpretada por Jenkins (1970a, 1971a) como um processo odontoide incipiente (Fig. 12C). O eixo dos *Tritylodontidae* tem um processo odontoide hemicircular e bem desenvolvido, com proporção mamaliana (Kühne, 1956; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017; Fig. 12D-F).

Vértex. Todos os centros vertebrais são aproximadamente circulares em corte transversal e são consideravelmente anficélicos na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes (e.g., Jenkins, 1970a, Abdala, 1999; Liu e Powell, 2009; Oliveira et al., 2009, 2010; Reichel et al., 2009). No entanto, os centros de alguns *Tritylodontidae* como *Tritylodon* e *Bienotheroides* são planos anteriormente e côncavos posteriormente (platicélicas), como no mamaliaforme basal *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976; Gaetano et al., 2017). A ausência de intercentro foi descrita para a maior parte dos cinodontes, apesar de o intercentro cervical ser mantido em *Galesaurus* (Parrington, 1934), *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a), *Cynognathus* (Jenkins, 1971a), *Diademodon* (Gaetano et al., 2018) e *Menadon* (Kammerer et al., 2008).

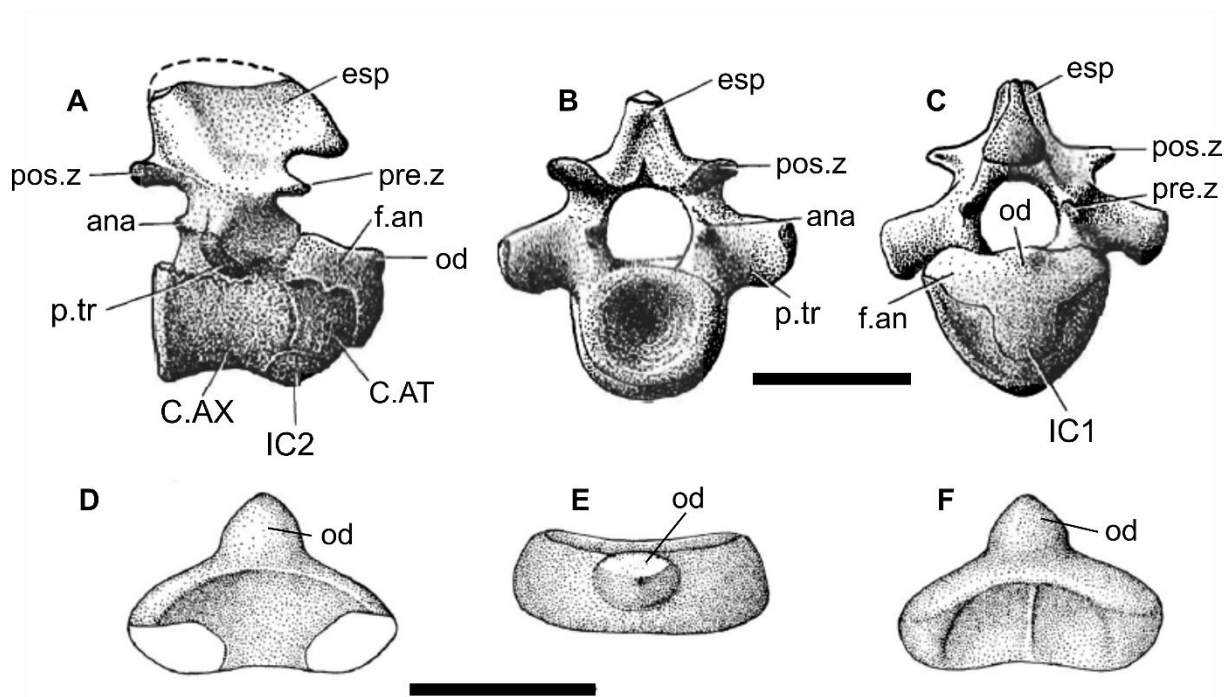


Figura 12. Comparação do complexo atlas-áxis de um epicinodonte com um Tritylodontidae (modificado de Jenkins, 1971 e de Sues e Jenkins, 2006). **A**, complexo atlas-áxis de *Thrinaxodon*, em vista lateral; **B**, em vista posterior; **C**, em vista anterior; **D**, centro do atlas de um Tritylodontidae indeterminado, em vista dorsal; **E**, em vista anterior; **F**, em vista ventral. **Abreviações:** **ana**, anapófise; **C.AT**, centro do atlas; **C.AX**, centro do áxis; **esp**, espinha neural; **f.an**, faceta para o arco neural do atlas; **IC2**, segundo intercentro (ou intercentro do áxis); **od**, processo odontoide; **pos.z**, pós-zigapófises; **pre.z**, pré-zigapófises; **p.tr**, processo transversal. Escala = 1 cm.

Em geral, as vértebras cervicais têm zigapófises cuja superfície é orientada obliquamente, com um ângulo entre 35 e 55° em relação ao plano horizontal (Jenkins, 1971a; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2007, 2009, 2010; Kammerer et al., 2008; Gaetano et al., 2017). No entanto, as pós-zigapófises da última vértebra cervical têm uma orientação mais vertical, como as zigapófises das vértebras dorsais anteriores. Esta mudança de orientação permite distinguir o limite entre as séries vertebrais cervical e dorsal. Os centros das vértebras cervicais parecem também mais curtos anteroposteriormente e largos transversalmente que os das vértebras dorsais em vários taxa, como *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, *Bienotheroides* e *Tritylodon* (Sun et al., 1985; Maisch et al., 2004; Gaetano et al., 2017; Guignard et al., 2018). Baseado nessa distinção, cinodontes não-mamaliaformes possuem sete vértebras cervicais,

como a quase totalidade dos mamíferos (Jenkins, 1970a, 1971a; Butler, 2009; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017, 2018).

Robustos processos transversais estão presentes lateralmente e se projetam posterolateralmente nas vértebras cervicais e mais lateralmente ou anterolateralmente nas vértebras dorsais. Eles têm facetas, as diapófises, para articular com o tubérculo das costelas. Duas facetas parapofiseais se localizam ventrolateralmente na borda anterior do centro, para a articulação com o capitulum da costella. Nos centros cervicais e dorsais anteriores de cinodontes basais (e.g., *Galesaurus*, *Thrinaxodon* e *Cynognathus*), Traversodontidae e Probainognathia basais (e.g., *Trucidocynodon*, *Aleodon*) estas facetas são posicionadas nas bordas anterior e posterior, indicando que as costelas mais anteriores se articulavam intervertebralmente (Jenkins, 1970a, 1971a; Kemp, 1980b; Oliveira et al., 2007, 2009, 2010; Butler, 2009). Esta condição não é observada em *Procynosuchus*, nem nos Probainognathia mais derivados como *Prozostrodon*, *Therioherpeton* e Tritylodontidae (Kemp, 1980a; Bonaparte e Barbarena, 2001; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017 ; Guignard et al., 2018). Para todos os cinodontes não-mamaliaformes, as facetas parapofiseais migram mais posteriormente nas vértebras dorsais posteriores, e se tornam contínuas com as diapófises, formando as sinapófises (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b; Butler, 2009; Oliveira et al., 2009, 2010). Este caráter representaria a distinção entre vértebras torácicas e lombares. As zigapófises das vértebras lombares aparecem orientadas mais obliquamente ou horizontalmente que aquelas das torácicas (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a, 1971a; Kemp, 1980a,b; Reichel et al., 2009; Gaetano et al., 2017).

As vértebras de *Galesaurus* e de *Thrinaxodon* também têm superfícies de articulação adicionais, as anapófises (Fig. 12A-B). Localizadas sob as pré-zigapófises, elas articulam-se com outras anapófises localizadas sob as pós-zigapófises da vértebra adjacente (Butler, 2009; Jenkins, 1971a). Nos Cynognathia mais basais (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*) e nos Traversodontidae *Luangwa*, *Andescynodon* e *Protuberum*, as anapófises ainda estão presentes (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b; Liu e Powell, 2009; Reichel et al., 2009). Estas estruturas eram, provavelmente, comuns entre os cinodontes basais (exceto *Procynosuchus*), mas foram perdidas, secundariamente, nos mais derivados (Kemp, 1980a). Estão ausentes nos Traversodontidae *Boreogomphodon*, *Menadon*, *Massetognathus* e *Exaeretodon*, bem como nos Probainognathia *Trucidocynodon*, *Aleodon*, *Probainognathus*, *Chiniquodon*, *Therioherpeton*, *Prozostrodon*, *Bienotheroides*, *Tritylodon* e *Kayentatherium* (Romer e Lewis, 1973; Sun et al., 1985; Abdala 1996; Bonaparte e Barberena 2001; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2007, 2009, 2010; Kammerer et al., 2008; Liu et al., 2017; Gaetano et al., 2017). No total, o número

de vértebras pré-sacrais é estimado entre 26 e 28 (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a; Oliveira et al., 2009). O esqueleto axial de *Trucidocynodon* se distingue pela presença de 32 vértebras pré-sacrais (Oliveira et al., 2010).

Há geralmente quatro ou cinco vértebras sacrais nos cinodontes não-mamaliaformes, firmemente articuladas entre si, ou, mesmo, fusionadas (Jenkins, 1971a; Romer e Lewis, 1973; Kemp, 1980a; Bonaparte e Barbarena, 2001; Butler, 2009; Liu e Powell, 2009; Oliveira et al., 2009, 2010). *Massetognathus* e *Exaeretodon* têm seis vértebras sacrais (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a), enquanto o mamaliaforme *Morganucodon* tem duas ou três (Jenkins e Parrington, 1976). Na série sacral, as parapófises fundem completamente com as diapófises (Jenkins, 1971a; Butler, 2009).

A cauda dos cinodontes não-mamaliaformes tem um comprimento moderado (reduzido em comparação com os sinápsidos mais basais), constituída por mais ou menos 20 vértebras caudais (Jenkins, 1971a). As vértebras mais proximais são semelhantes às sacrais, enquanto as estruturas do arco neural (ou seja, zigapófises, processos transversos e espinha neural) são drasticamente reduzidas (e finalmente perdidas) nas caudais distais (Kühne, 1956; Kemp, 1980a; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010).

Costelas. Nos cinodontes não-mamaliaformes, havia costelas cervicais, e sua ausência é uma característica primária das vértebras cervicais de mamíferos (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b). As costelas torácicas são longas e projetadas ventrolateralmente. A característica mais notável nas costelas dos cinodontes não-mamaliaformes é o padrão de costela das vértebras dorsais posteriores, onde as costelas curtas e achatadas são quase projetadas horizontalmente, firmemente fixadas às vértebras. Esta condição se assemelha à das costelas das vértebras lombares dos mamíferos (Kemp, 1980b; Oliveira et al., 2010), enquanto vértebras e costelas torácicas e lombares são indiferenciadas nos sinápsidos mais basais, com exceção dos terocefálios (Van den Heever, 1994; Fourie e Rubidge, 2009). As costelas sacrais são fusionadas com as sinapófises e projetadas lateralmente. Suas partes distais são alongadas anteroposteriormente e achatadas dorsoventralmente.

O esqueleto axial dos epicinodontes *Galesaurus* e *Thrinaxodon* distingue-se pelo padrão das costelas torácicas e lombares, cuja parte medial da diáfise forma placas costais (Fig. 13A). Nesta configuração, a parte posterior de cada placa se sobrepõe à parte anterior da placa adjacente posterior (Parrington, 1934; Jenkins, 1971a; Butler, 2009). Na região torácica, as placas são orientadas horizontalmente e localizadas mais proximalmente. Na região lombar, as placas são orientadas mais verticalmente e constituem a extremidade mais distal da costela

(Jenkins, 1971a). As placas costais também são visíveis na grande maioria dos Cynognathia (e.g., *Andescynodon*, *Menadon*, *Protuberum*, *Pascualgnathus*, *Scalenodon* e *Traversodon*; Oliveira et al., 2007; Kammerer et al., 2008; Liu e Powell, 2009; Reichel et al., 2009). Em *Cynognathus*, *Diademodon* e *Luangwa*, no entanto, estão presentes unicamente nas costelas posteriores da região torácica e da região lombar (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b). O esqueleto axial de *Massetognathus* é morfologicamente próximo ao de *Luangwa*, mas as placas costais estão apenas presentes na região lombar e são reduzidas a finas projeções anteriores e posteriores na extremidade distal de cada costela (Jenkins, 1970a) (Fig. 13B). O esqueleto pós-craniano do Traversodontidae *Exaeretodon* difere de outros traversodontídeos pela ausência de placas costais. Estas estruturas também foram perdidas em todos os Probainognathia (Bonaparte, 1963; Oliveira et al., 2007; Hopson e Kitching, 2001).

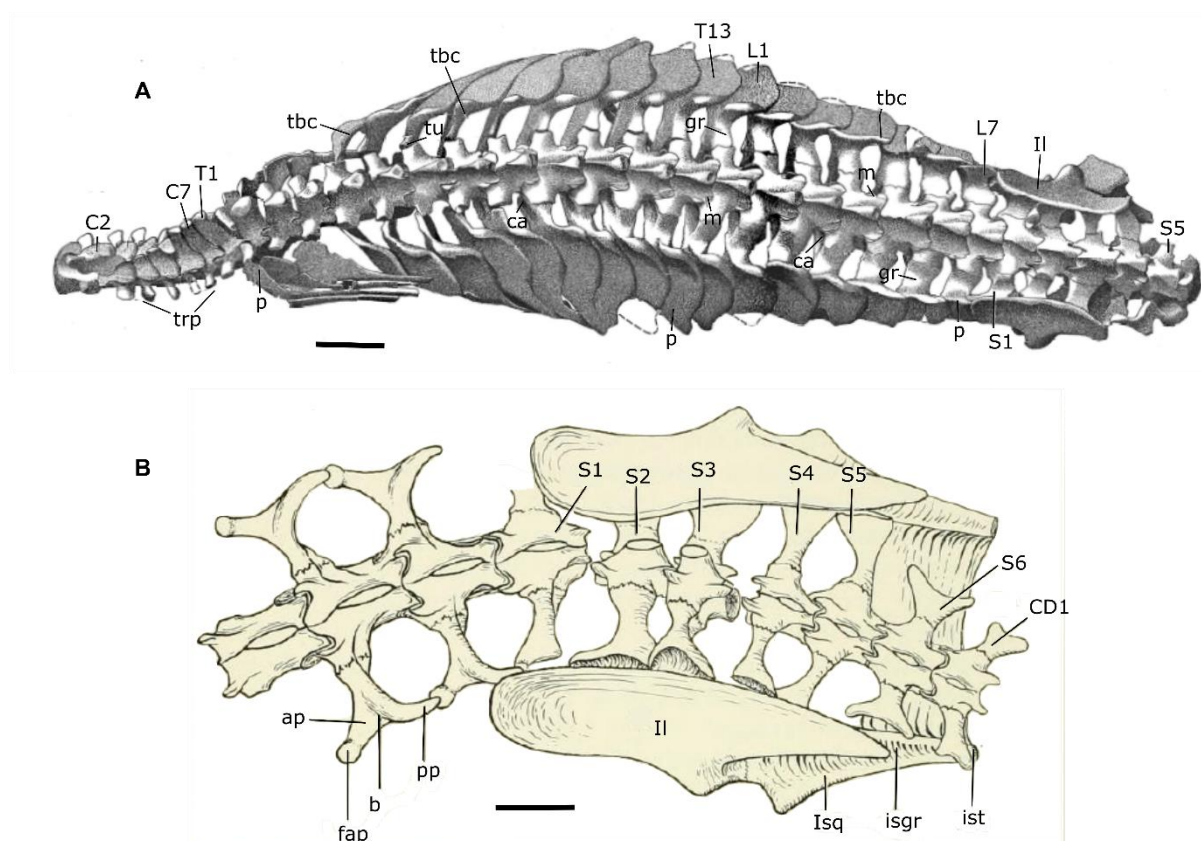


Figura 13. O esqueleto axial de cinodontes, em vista dorsal. **A**, *Thrinaxodon* sp. (modificado de Jenkins, 1971). **B**, *Massetognathus pascuali* (modificado de Jenkins, 1970). As linhas pontilhadas representam as zonas reconstruídas a partir de outros espécimes.

Continuação da legenda da Figura 13. Abreviações: **ap**, processo anterior da costela; **b**, fossa no lado dorsal da diáfise costal; **C**, cervical; **ca**, concavidade entre o lado anterior do capítulo e o tubérculo; **CD**, vértebra caudal; **fap**, faceta articular do processo anterior; **gr**, fossa entre o tubérculo costal e o tubérculo da placa, provavelmente para o *M. iliocostalis*; **Il**, ílio; **isgr**, fossa no lado dorsal do ísquio; **Isq**, ísquio; **ist**, tuberosidade do ísquio; **L**, vértebra lombar; **m**, metapófise; **p**, placa costal; **pp**, processo posterior da costela; **S**, sacral; **tbc**, tubérculo costal sobre a placa; **trp**, processo transversal; **tu**, tuberculum. Escala = 1 cm.

4.2.2. Interpretações morfofuncionais

Sobre o complexo atlas-áxis. Nos cinodontes não-mamaliaformes, como nos outros terápsidos basais, o côndilo occipital é alargado transversalmente e tem uma forma de rim, com a borda dorsal côncava (Kemp, 1969). Ambos os lados do côndilo são projetados lateroventralmente, uma posição intermediária entre os dois côndilos projetados lateralmente dos mamíferos e a posição ventral do côndilo hemisférico dos “répteis” e “pelicossauros” (Jenkins, 1970a). Como o par de arcos neurais do atlas não se articula mais ventralmente em relação ao forame magno, mas sim, lateralmente em cada um dos lados do côndilo, foi sugerido que uma rotação dorsoventral do crânio mais ampla seria permitida sem que a medula espinhal ficasse esticada (Kemp, 1969; Jenkins, 1971a) (Fig. 14).

Nos “pelicossauros” e nos terápsidos basais, era a articulação entre o côndilo do crânio e o atlas que efetuava a rotação dorsoventral e a rotação longitudinal da cabeça (Kemp, 1969). Nos cinodontes, a grande parte dos movimentos de rotação dorsoventral da cabeça também era gerida pela articulação entre o crânio e o atlas, enquanto a articulação atlas-áxis permitia rotações do crânio sobre o seu próprio eixo longitudinal, como nos mamíferos (Oliveira e Schultz, 2005; Oliveira et al., 2007). Nos Tritylodontidae e nos Mamaliaformes, o desenvolvimento de um processo odontoide e a perda das zigapófises promoveram um aumento na capacidade de rotação da cabeça sobre o eixo longitudinal (Kemp, 1969; Jenkins, 1970a).

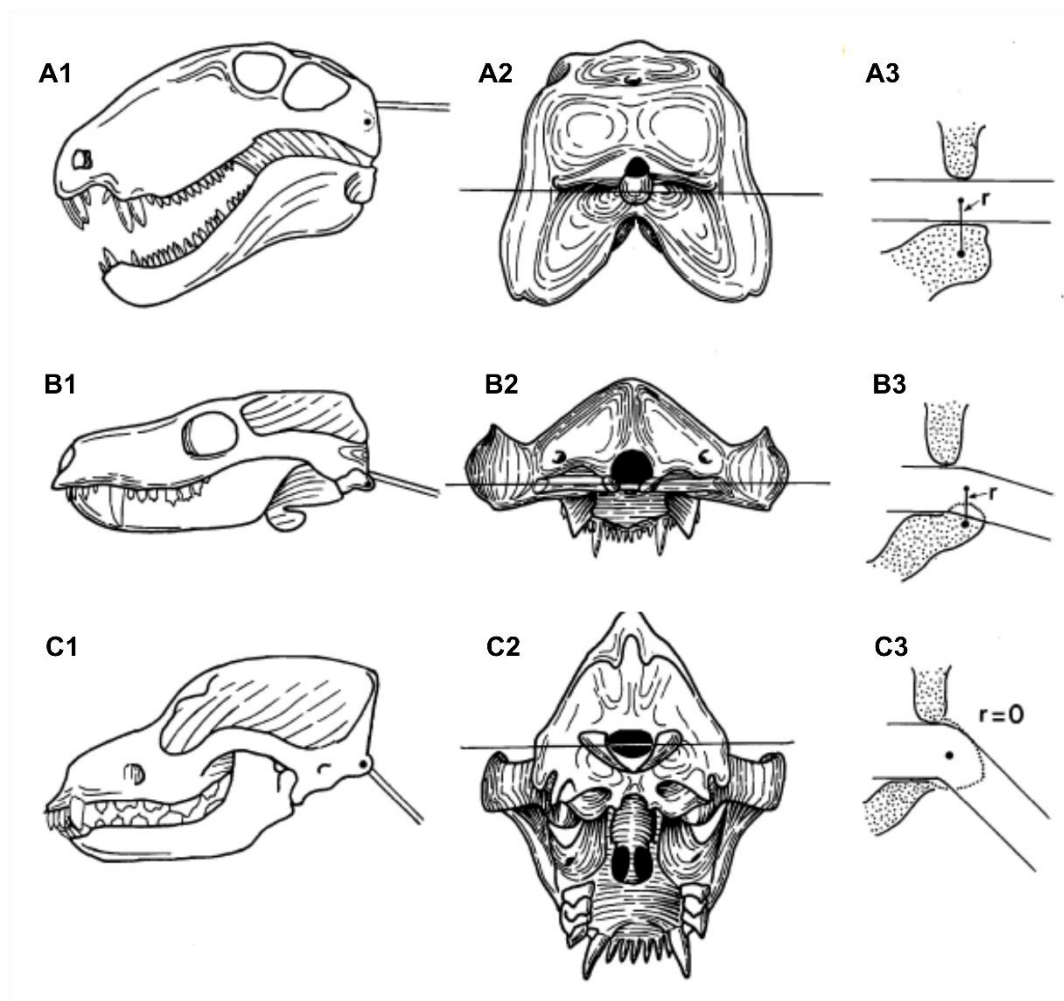


Figura 14. Representação das etapas da evolução do côndilo occipital mamaliano (modificado de Jenkins 1971). **A1-3**, *Dimetrodon*; **B1-3**, *Thrinaxodon*; **C1-3**, *Canis*. **Abreviações:** **1**, vista lateral do crânio, com a linha dupla indicando a posição da medula espinhal em relação com o eixo transversal de flexão-extensão do crânio, representado pelo ponto preto; **2**, vista occipital do crânio mostrando o forame magno e o eixo transversal de flexão-extensão do crânio representado pela linha preta; **3**, seção sagital do forame magno; **r**, a distância vertical entre o eixo transversal de flexão-extensão e o centro da medula espinhal. Uma vantagem biomecânica resulta da redução do valor de **r**: quanto mais o centro da medula espinhal estiver próximo do eixo de flexão-extensão, mais a deformação da medula espinhal durante esses movimentos será minimizada. Figuras sem escala.

Sobre as placas costais e anapófises. A função das placas costais nos epicinodontes permanece enigmática. Segundo alguns autores, elas poderiam ser relacionadas com a presença de um diafragma (Brink, 1956), mas a ligação entre as duas estruturas e o seu papel funcional permanece indefinido. A presença das placas em todas as costelas das vértebras pré-sacrais de

Galesaurus (incluindo as vértebras cervicais e lombares posteriores) torna difícil inferir a presença de um diafragma, uma vez que este músculo gera apenas estresse na região torácica anterior do esqueleto axial. Da mesma forma, nos Cynognathia seria esperada a retenção das placas na região torácica anterior, mas nos Traversodontidae, as placas desaparecem nessa região e estão presentes somente na região torácica posterior e lombar. Além disso, não há nenhuma evidência direta de que os cinodontes não-mamaliaformes tiveram um diafragma, uma vez que esta estrutura não deixa nenhuma marca de sua presença no esqueleto (Jenkins e Bramble, 1989).

Juntamente com as anapófises, tem sido proposto que as placas costais poderiam aumentar a rigidez da coluna vertebral. Segundo Jenkins (1971a), a imbricação de costelas sucessivas é um mecanismo simple para garantir o apoio axial e, assim, manter uma postura em que o tronco é mantido acima do chão. Jenkins (1970b) mostrou que a expansão ânteroposterior das costelas em alguns edentados atuais (*Myrmecophaga*, *Tamandua*) pode estar relacionada com a estabilidade da região toracolombar. Esta estabilidade é empregada na escavação quando o tronco e os membros posteriores servem como uma base estável para o poderoso golpe dos membros anteriores. A rigidez toracolombar no tamanduá (*Cyclopes*) é empregada na locomoção arboreal. Enquanto as patas posteriores e a cauda preênsil seguram um ramo, o resto do corpo é esticado para alcançar um ramo adjacente. É acreditado que esta manobra é realizada em parte, em virtude da sobreposição das costelas. Os músculos intercostais "travam" uma costela contra a outra, formando assim um tronco tão rígido que pode permanecer na posição horizontal sem apoio dos membros anteriores. As placas costais sobrepostas dos cinodontes não-mamaliaformes não representam necessariamente uma especialização fossorial ou arboreal, mas certamente seu efeito foi análogo.

Para Kemp (1980c), as placas costais e anapófises estariam correlacionadas com a locomoção atípica dos cinodontes não-mamaliaformes, e a rigidez da coluna impediria a sua curvatura lateral. O impulso locomotor dos membros posteriores, em posição parassagital, aumentou nos cinodontes, enquanto os membros anteriores continuavam a transmitir pouca força locomotora, como em outros terápsidos (ver seções 4.3.2 e 4.4.2 para mais detalhes). Este tipo de locomoção engendrava, certamente, mais estresse sobre a coluna vertebral. Com a ausência das placas costais nos Traversodontidae derivados, como *Exaeretodon*, e nos Probainognathia, os músculos e tendões intercostais passaram a ser os responsáveis pelo reforço da coluna e da caixa torácica (Jenkins, 1971a).

Sobre a diferenciação toracolombar. Segundo Brink (1955, 1956), a redução ou ausência de costelas abdominais permite o deslocamento dos órgãos viscerais em resposta a um diafragma em contração, e seria uma condição necessária para o estabelecimento de um diafragma. No entanto, como vários répteis também têm costelas reduzidas ou ausentes na série posterior dorsal, sem ter um diafragma, a diferenciação toracolombar nos cinodontes não-mamaliaformes poderia não estar relacionada com a presença de um diafragma, mas sim com uma musculatura diferenciada do tronco. No entanto, as diferenças entre as estruturas vertebrais dos arcos neurais (espinha neural, processo transverso, zigapófise) das vértebras torácicas e lombares, são ainda bem menos expressivas que nos mamíferos. Na maioria dos mamíferos, a musculatura do tronco é muito diferenciada, com um *M. transversospinalis* bem desenvolvido, permitindo efetuar importantes movimentos dorsoventrais da coluna (Jenkins, 1971a).

Sobre a cauda. Uma redução da cauda em comparação com sinápsidos mais basais, como "pelicossauros", sugere uma diminuição da importância do *M. caudi-femoralis*, retrator do membro posterior, nos cinodontes não-mamaliaformes. Esta questão é tratada em detalhes na seção 4.4.3.

4.3. Cintura escapular e membro anterior

4.3.1. Descrição e comparações

Escapulocoracoide. A escápula dos epicinodontes consiste em uma lâmina estreita e fina, com uma constrição ânteroposterior na base, acima da glenoide (Fig. 15C-F). A escápula de *Procynosuchus* não tem essa constrição e a sua extremidade ventral é tão larga quanto a borda dorsal (Kemp, 1980a). Em vista anterior, a escápula dos cinodontes não-mamaliaformes é curvada lateralmente (e.g., Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a; Liu e Powell, 2009) e a superfície medial da lâmina da escápula é plana. Vista do aspecto lateral, a lâmina é retangular em contorno, com as bordas anterior e posterior quase paralelas (e.g., Bonaparte, 1963; Romer e Lewis, 1973; Sun e al., 1985; Kammerer et al., 2008; Liu e Powell, 2009). No entanto, as escápulas dos Tritylodontidae *Tritylodon* e *Kayentatherium* têm uma forma mais triangular, com uma larga borda dorsal (Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017) (Fig. 15F).

Nos epicinodontes, a borda posterior da lâmina consiste em uma crista forte e projetada lateralmente, estendendo-se desde a borda dorsal até a base da escápula (e.g., Jenkins 1970a, 1971a; Bonaparte et al., 2001; Oliveira et al., 2010; Liu et al., 2017). A borda anterior

também é projetada lateralmente. Estas projeções faltam em *Procynosuchus* (Kemp, 1980a). Segundo Kemp (2005), a borda anterior migrou posteriormente na superfície lateral da escápula nos cinodontes não-mamaliaformes mais derivados, e esta seria equivalente à espinha escapular dos mamíferos. No entanto, estudos ontogenéticos em vários marsupiais e eutérios sugerem que a espinha escapular dos mamíferos não se originou a partir da borda anterior da escápula, mas sim da ossificação do septo intermuscular posicionado entre o *M. supraspinatus* e o *M. infraspinatus* (Sánchez -Villagra e Maier, 2002).

Uma profunda fossa supracoracoideus (considerada como homóloga à fossa infra-espinhal de mamíferos por muitos autores [por exemplo, Sues e Jenkins, 2006; Luo, 2015]) está presente na superfície lateral da lâmina da escápula, delimitada pelas bordas anterior e posterior. Esta fossa torna-se progressivamente indistinta ventralmente. A fossa infra-espinhal é dorsal à glenoide em cinodontes basais (e.g., *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*; Kemp, 1980a; Butler, 2009) e em *Morganucodon* (Sues e Jenkins, 2006), de modo que o acrômio e a borda anterior são aproximados à margem anterior da glenoide (Fig. 15E). Em contraste, em *Riograndia* e *Tritylodontidae*, o longo eixo do sulco central da fossa é exibido anteriormente, com o acrômio e a borda anterior situados bem longe da glenoide (Sun et al., 1985; Sues e Jenkins, 2006; Guignard et al., *in press*) (Fig. 15F). A fossa supra-espinhal observada nos mamíferos, biplanar, está ausente na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes. Em *Cynognathus*, *Diademodon*, *Tritylodontidae* e formas basais de mamaliaformes (e.g., *Morganucodon* e *Megazostrodon*), uma fossa supra-espinhal incipiente está presente, embora ela seja quase excluída da vista lateral e restrita à face anterior da borda anterior (Jenkins e Parrington, 1946; Sun et al., 1985). No entanto, em *Cynognathus*, *Kayentatherium* e *Tritylodon*, a parte mais dorsal da fossa supra-espinhal é estendida anteriormente e se volta lateralmente, como a fossa supra-espinhal biplanar observada em mamíferos atuais (Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017).

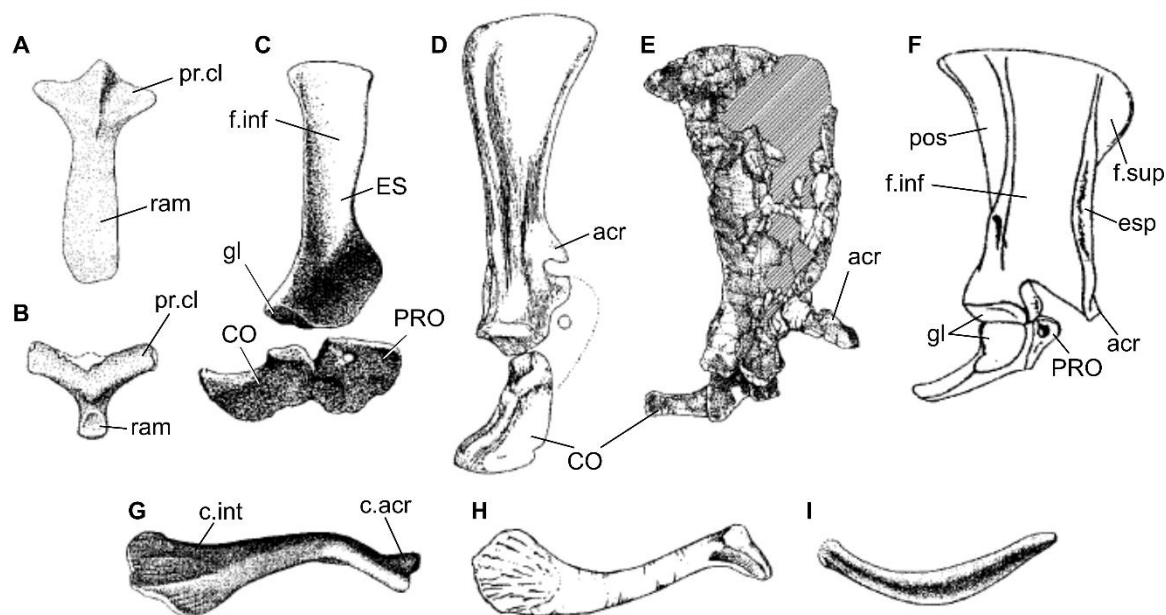


Figura 15. Cintura peitoral nos cinodontes não-mamaliaformes. **A**, interclavícula direita de *Chiniquodon*, em vista ventral (Romer e Lewis, 1973); **B**, interclavícula direita de *Kayentatherium*, em vista ventral (Sues e Jenkins, 2006); **C**, escapulocoracoide direito de *Thrinaxodon*, em vista lateral (Jenkins, 1971); **D**, escapulocoracoide direito de *Exaeretodon*, em vista lateral (Bonaparte, 1963); **E**, escapulocoracoide direito de *Trucidocynodon*, em vista lateral (Oliveira et al., 2010); **F**, escapulocoracoide direito de *Kayentatherium*, em vista lateral (Sues e Jenkins, 2006); **G**, clavícula direita de *Cynognathus*, em vista dorsal (Romer e Lewis, 1973); **H**, clavícula direita de *Trucidocynodon*, em vista dorsal (Oliveira et al., 2010); **I**, clavícula direita de *Morganucodon*, em vista dorsal (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **acr**, acrômio; **c.acr**, superfície para o contato com o acrômio; **c.int**, superfície para o contato com interclavícula; **CO**, coracoide; **ES**, escápula; **esp**, espinha escapular; **f.inf**, fossa infra-espinhal; **f.sup**, fossa supra-espinhal; **gl**, glenoide; **pos**, fossa pós-escapular; **pr.cl**; processo claviculus; **PRO**, procoracoide; **ram**, ramo posterior. Figuras sem escala.

Em *Procynosuchus* e epicinodontes basais (*Galesaurus*, *Thrinaxodon*), um acrômio ossificado é ainda ausente (Fig. 15C), mas Kemp (1980a) sugere que uma estrutura ligamentosa estava provavelmente presente entre a borda anterior da escápula e a clavícula. Um acrômio está presente em *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Boreogomphodon* (Liu et al., 2017), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon*, *Probainognathus* (Romer and Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Pachygenelus* (Gow, 2001) e Tritylodontidae (Sun et al., 1985; Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). No entanto, o acrômio dos eucinodontes não-mamaliaformes não está tão

desenvolvido como nos mamíferos, e consiste em uma tuberosidade simples, projetada anteriormente ou anterolateralmente.

O coracoide tem uma forma de meia-lua, curvado posteriormente a partir de uma base larga. Mesmo sendo mais reduzida do que nos terápsidos mais basais, a placa coracoide ainda é relativamente desenvolvida em *Procynosuchus*, *Epicynodontia* basais, *Cynognathia* e *Chiniquodon* (Brink, 1955; Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971a; Romer e Lewis, 1973; Kemp, 1980a). Já em alguns Probainognathia como *Trucidocynodon*, os Tritylodontidae e Trithelodontidae, a placa coracoide torna-se, de fato, reduzida (Kühne, 1956; Gow, 2001; Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010). O procoracoide é uma lâmina trapezoidal, com um foramen localizado sob o nível do acrômio. A parte posterodorsal desse osso contribui levemente na glenoide nos cinodontes não-mamaliaformes basais (Jenkins, 1971a; Hopson & Kitching, 2001) mas o procoracoide fica completamente excluído da glenoide nos Traversodontidae e nos Probainognathia derivados (Bonaparte, 1963; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017; Lai et al., 2018).

A morfologia da articulação do ombro dos cinodontes não-Probainognathia (e.g., *Procynosuchus*, *Thrinaxodon*, *Luangwa*) é próxima à dos terápsidos basais. A metade superior da cavidade glenoide, formada pela escápula, é horizontal e projetada posteriormente e lateroventralmente. A metade inferior é formada pelo coracoide (coracoide posterior), e projetada lateralmente (Kemp 1980b). A morfologia da glenoide dos Prozostrodontia ainda é pouco conhecida, mas os Probainognathia mais basais, como *Trucidocynodon* e *Chiniquodon*, mostram uma morfologia semelhante a esse padrão mais basal (Romer, 1969; Oliveira et al., 2009). No entanto, nos Trithelodontidae e Tritylodontidae, a morfologia da glenoide passa a ser mais aberta, com uma superfície escapular da glenoide côncava, ovoide e projetada ventralmente, ao invés de posteriormente e lateroventralmente, como nos outros cinodontes não-mamaliaformes (Gow, 2001; Sues e Jenkins 2006).

Clavículas. As clavículas são robustas nos cinodontes não-mamaliaformes em geral (Fig. 15G-I), incluindo os Probainognathia derivados como *Prozostrodon* e os Trithelodontidae (Jenkins, 1971a; Bonaparte e Barberena, 2001; Gow, 2001). No entanto, o Tritylodontidae *Oligokyphus* e o mamaliaforme *Morganucodon* têm clavículas mais delgadas (Kühne, 1956; Jenkins e Parrington, 1976). Nos cinodontes não-mamaliaformes, o eixo medial constitui dois terços da clavícula. É um eixo delgado que se estende proximalmente em uma placa espatulada para a articulação com a interclavícula. O terço lateral da clavícula é uma lâmina bastante robusta projetada posterodorsalmente. Em *Trucidocynodon*, *Prozostrodon* e *Kayentatherium*

(Bonaparte e Barberena, 2001; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010), o ângulo entre o longo eixo do terço lateral e os dois terços mediais é quase perpendicular. O terço lateral é projetado mais lateralmente em outros cinodontes não-mamaliaformes, com um ângulo de cerca de 130° a 150° em *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), *Galesaurus*, *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a), *Cynognathus* (Jenkins, 1971a), *Diademodon*, *Massetognathus* (Jenkins, 1970a), *Andescynodon* (Liu e Powell, 2009), *Boreogomphodon* (Liu et al., 2017), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Probainognathus* (Romer e Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer e Lewis, 1973), *Pachygenelus* (Gow, 2001), *Oligokyphus* e no mamaliaforme *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976).

Interclavícula. A interclavícula é conservada nos cinodontes (Fig. 15A-B), enquanto ela é ausente nos Theria. Em Tritylodontidae (Sun et al., 1985; Sues e Jenkins, 2006), mamaliaformes basais e monotremos (Jenkins e Parrington, 1976; Luo, 2015), a interclavícula é um osso plano, com forma de Y ou de T, composto de um ramo posterior e dois processos claviculares projetados lateralmente ou anterolateralmente, para a fixação das clavículas. Esta morfologia contrasta com o padrão plesiomórfico encontrado em epicinodontes (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*; Jenkins, 1971a; Butler, 2009), e alguns Cynognathia (e.g., *Diademodon*, *Boreogomphodon*, *Massetognathus*; Jenkins, 1970a; Liu et al., 2017). Essas taxa não possuem a extensão lateral, e as duas clavículas se articulam diretamente com as concavidades rasas, localizadas na superfície ventral da extremidade proximal da placa. *Probainognathus* (Romer e Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer e Lewis, 1973), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963) e *Trucidocynodon* têm uma morfologia intermediária com extensões laterais curtas. O ramo posterior da interclavícula é uma placa alongada na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*, *Diademodon*, *Massetognathus*, *Chiniquodon*; Jenkins, 1970a, 1971a; Romer e Lewis, 1973; Butler, 2009; Gaetano et al., 2018) e no mamaliaforme *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). Em *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010) e *Kayentatherium* (Sues e Jenkins, 2006), o ramo posterior é largo transversalmente e curto anteroposteriormente.

Úmero. A diáfise do úmero é torcida nos cinodontes não-mamaliaformes (Quadro 3), como nos mamaliaformes basais (e.g., *Morganucodon*, *Haldanodon*), mamíferos mesozoicos (e.g., *Gobiconodon*, *Akidolestes*, *Zhangheotherium*, *Vincelestes*) e monotremos, enquanto a torção é pequena ou ausente na maioria dos Theria. A cabeça umeral é achatada ou bulbosa (ao invés de mais hemisférica como nos Theria) e projetada posterolateralmente, diferindo do padrão dos Theria atuais, cuja cabeça umeral está projetada posteriormente.

Em cinodontes não-mamaliaformes, a área que representa o tubérculo maior é confluyente com a crista deltopeitoral e a cabeça do úmero (Fig. 16.A-G), embora possa ter sido mais proeminente como parte de uma capa epifisária cartilaginosa (e.g., Kemp, 1980a, b; Martinelli et al., 2005; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010; Sues e Hopson, 2010; Bertoni, 2014; Fedak et al., 2015). Em contraste, o úmero dos mamaliaformes basais e mamíferos mesozoicos possui tubérculos ósseos distintos (Fig. 16H), um padrão retido em mamíferos atuais (Jenkins e Parrington, 1976; Martin, 2005; Sues e Jenkins, 2006). O tubérculo menor é uma tuberosidade óssea espessa e bulbosa, que se projeta medialmente e se distingue da cabeça do úmero. O tubérculo menor é maior que o tubérculo maior (e.g., Bonaparte, 1963; Butler, 2009; Bonaparte et al., 2012). Esta característica é também observada nos primeiros mamaliaformes (*Morganucodon*, *Haldanodon*) e monotremos, enquanto que o tubérculo menor é menor que o maior em simetrodotes e Theria atuais (Hu et al., 1997; Martin, 2005; Chen e Luo, 2012).

Nos cinodontes não-mamaliaformes, em geral, a crista deltopeitoral é muito saliente e seu comprimento atinge a metade do comprimento do úmero (Abdala, 1999; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). O angulo de projeção da crista é variavel, com uma crista projetada perpendicularmente ou mais lateralmente nos diferentes táxons (Quadro 3). A crista teres origina-se do tubérculo menor e estende-se tão distalmente quanto a crista deltopeitoral, perto da metade do osso. Uma crista similar é vista nos mamaliaformes basais e na maioria dos mamíferos mesozoicos, mas não nos Theria atuais. Um grande tuberosidade ocorre na extremidade distal da crista teres, em *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Luangwa* (Kemp, 1980a), *Pascualgnathus* (Bonaparte, 1966), *Oligokyphus* (Kühne, 1956), *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976), *Haldanodon* (Martin, 2005), provavelmente para a inserção do *M. teres major* (Fig. 16G). Jenkins (1970a, 1971a) observou um sulco localizado na mesma área nos cinodontes não-mamaliaformes basais e no Traversodontidae *Massetognathus*. O úmero de *Irajatherium* mostra dois pequenos processos nessa área (Martinelli et al., 2005). Tal tuberosidade está ausente em multituberculados, simetrodotes ou Theria atuais (Hurum e Kielan-Jaworowska, 2008; Chen e Luo, 2012). A crista deltopeitoral e a crista teres encerram uma área larga e côncava, o sulco bicipital ou intertubercular, na superfície anterior do úmero. Este sulco largo é bem marcado proximalmente, mas torna-se indistinto na metade do osso.

A extremidade distal do úmero é larga; e a largura entre os epicôndilos representa pelo menos a metade do comprimento total do osso na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes (Quadro 3). Entre os Probainognathia, a extremidade distal é mais estreita em *Trucidocynodon*, *Probainognathus*, *Oligokyphus* e *Brasilodon* (Abdala, 1999; Bonaparte et al., 2012), mas

permanece mais larga que a extremidade distal de *Morganucodon* ou *Didelphis*. O forame entepicondilar dos cinodontes não-mamaliaformes é oval e grande. O forame ectepicondilar está presente na maioria dos táxons (e.g., Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a; Martinelli et al., 2005; Abdala, 2007; Butler, 2009; Liu e Powell, 2009; Martinelli et al., 2017, Gaetano et al., 2018) mas está ausente nos Tritylodontidae (Young, 1947; Kühne, 1956; Sun et al., 1985; Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017), *Probainognathus* (Abdala, 1999), *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010), *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012), nos mamaliaformes basais (Jenkins e Parrington, 1976; Martin, 2005), e na maioria dos mamíferos (e.g., Jenkins, 1971a). Segundo Abdala (1999), em *Cynognathus* o forame é ausente mas ele foi observado em um espécime bem preservado (NHM-R3772a). Segundo Oliveira (2006), o forame é também ausente em *Therioherpeton*, porém nova observação do material MVP-05.22.04 mostrou que o forame ectepicondilar é presente.

A superfície articular distal do úmero é representada por dois côndilos bulbosos. Um côndilo bulboso ulnar é observado em todos os cinodontes não-mamaliaformes (Kemp, 1980a,b; Abdala, 1999; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010; Sues e Hopson, 2010; Bonaparte et al., 2012; Fedak et al., 2015), mamaliaformes basais (*Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Haldanodon*; Jenkins e Parrington, 1976; Martin, 2005) e multituberculados (Jenkins e Krause, 1983; Kielan-Jaworowska e Gambaryan, 1994). Em simetrodotes, o côndilo ulnar é bulboso anteriormente, mas achatado posteriormente, para formar uma tróclea incipiente (Hu et al., 1997; Chen e Luo, 2012). Em *Gobiconodon*, *Vincelestes* e Theria, a tróclea é sulcada em vez de bulbosa (Jenkins e Schaff, 1988). O côndilo radial (capítulo) é perfeitamente hemisférico e maior que o côndilo ulnar em vista anterior. Os dois côndilos estão próximos e separados um do outro apenas por um sulco intercondilar estreito.

Quadro 3. Ângulos e índices de cinodontes não-mamaliaformes. **Abreviações:** **TH**, torção umeral; **ADC**, ângulo da crista deltopeitoral; **LDC**, ratio de comprimento da crista deltopeitoral (Comprimento da crista deltopeitoral / Comprimento do úmero * 100); **DW**, ratio de largura da extremidade distal (largura da extremidade distal / comprimento do úmero). O ângulo TH foi medido entre os eixos transversais da extremidade proximal e distal, com base em figuras do úmero de vista proximal. O ângulo ADC foi medido entre a crista deltopeitoral e o eixo “Tubérculo menor - Margem medial da cabeça do úmero”, baseado em imagens do úmero em vista proximal. A largura da extremidade distal foi medida entre os dois epicôndilos, baseado em imagens do úmero em vista anterior.

Táxons	TH	ADC	LDC	DW	Referências
<i>Procynosuchus</i>	-	145°	52%	49%	Abdala, 1999
<i>Galesaurus</i>	20-40°	135°	50%	50%	UMZC-T820/T823
<i>Thrinaxodon</i>	40-50°	135°	50%	50%	Jenkins, 1971
<i>Platycraniellus</i>	-	90°	-	-	Abdala, 2007
<i>Cynognathus</i>	20°	125°	60%	51%	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	20°	105-120°	58%	44%	UMZC-T492/T433
<i>Cricodon</i>	40°	-	50%	42%	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	5°	100°	50%	38%	UMZC-T925
<i>Massetognathus</i>	-	90°	52%	38-40%	Jenkins, 1971; Abdala, 1999
<i>Luangwa</i>	5°	102°	53%	40%	OUMNH-TSK121
<i>Andescynodon</i>	-	90°	54-61%	-	Abdala, 1999
<i>Boreogomphodon</i>	-	105°	50%	60%	Liu et al., 2017
<i>Exaeretodon</i>	5°-30°*	150°	54%	56%	*Bonaparte, 1963
<i>Pascualgnathus</i>	15°	95°	52%	45%	MLP-65-V1-18-1
<i>Santacruzodon</i>	65°	-	-	-	Bertoni, 2014
<i>Trucidocynodon</i>	-	90°	50%	30%	UFRGS-PV-1051-T
<i>Chiniquodon</i>	-	125°	54-57%	58-63%	Abdala, 1999
<i>Probainognathus</i>	-	135°	45-50%	34-37%	Abdala, 1999
<i>Prozostrodon</i>	5°	95°	45%	58%	UFRGS-PV-0248-T
<i>Irajatherium</i>	-	90°	53%	55%	UFRGS-PV-599-T
<i>Riograndia</i>	22°	100°	50%	54%	UFRGS-PV-833-T
<i>Bienotheroides</i>	20-45°	-	-	-	Maisch et al., 2004; Sun et al., 1985
<i>Tritylodon</i>	30-40°	100°	50%	48-51%	Gaetano et al., 2017
<i>Oligokyphus</i>	40°	95°	52%	42%	NHMUK-R7402; Kühne, 1956
<i>Kayentatherium</i>	40°	-	53%	60%	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilodon</i>	15°	100°	48%	43%	UFRGS-PV-1043-T
<i>Eozostrodon</i>	50°	-	44%	30%	Jenkins and Parrington, 1976
<i>Haldanodon</i>	60°	-	-	61%	Martin, 2005
<i>Gobiconodon</i>	33°	-	-	43%	Jenkins and Schaff, 1988
<i>Akidolestes</i>	40°	-	-	-	Chen and Luo, 2012
<i>Zhangheotherium</i>	30°	-	-	-	Hu et al., 1997
<i>Vincelestes</i>	25°	120°	44%	38%	MACN-N09
<i>Tachyglossus</i>	60°	95°	48%	95%	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	75°	105°	54%	83%	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	<5°	-	55%	30%	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	<5°	-	41%	20%	UFRGS-PV-14-Z

Posteriormente, a fossa do olécrano é muito rasa, como ainda visto nos mamaliaformes basais (Martin, 2005; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017), contrastando com a profunda fossa do olécrano observada em multituberculados, *Vincelestes* e a maioria dos Theria (Jenkins e Krause, 1983).

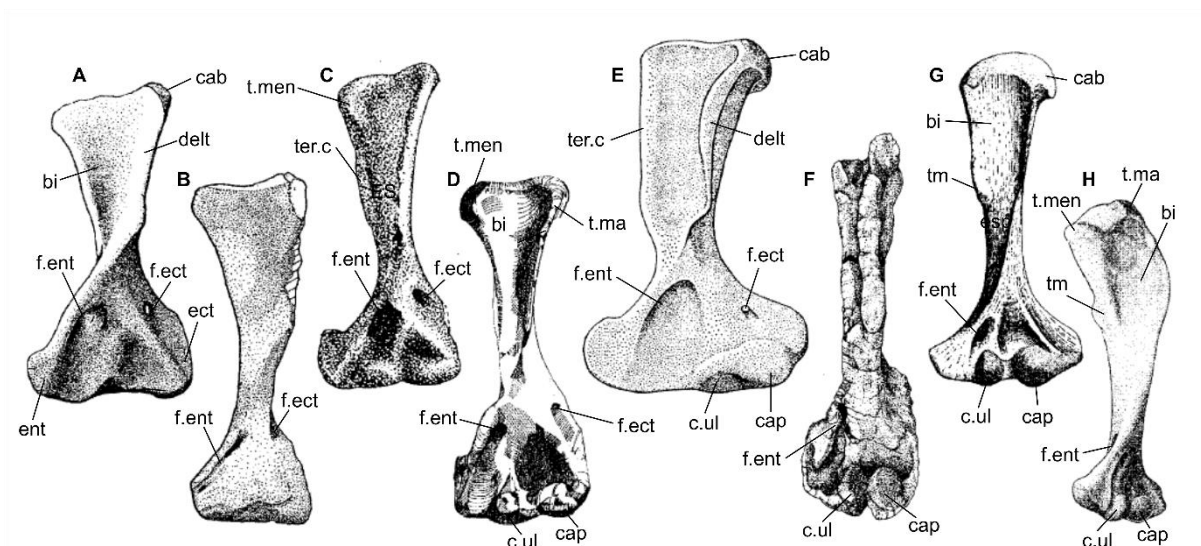


Figura 16. Úmero (esquerdo) nos cinodontes não-mamaliaformes, em vista anterior. **A**, *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971); **B**, *Cynognathus* (Jenkins, 1971); **C**, *Pascualgnathus* (Bonaparte, 1966); **D**, *Luangwa* (Kemp, 1980b); **E**, *Chiniquodon* (Romer e Lewis, 1973); **F**, *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010); **G**, *Oligokyphus* (Kühne, 1956); **H**, *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **bi**, sulco bicipital; **cab**, cabeça umeral; **cap**, capitulo; **c.ul**, côndilo ulnar; **delt**, crista deltopeitoral; **ect**, ectepicondilo; **ent**, entepicondilo; **f.ect**, forame ectepicondilar; **f.ent**, forame ectepicondilar; **tm**, tuberosidade para a inserção do *M. teres major*; **t.ma**, tubérculo maior; **t.men**, tubérculo menor. Figuras sem escala.

Rádio. O rádio dos cinodontes não-mamaliaformes é um osso delgado e alongado, de forma sigmoidal com uma metade distal ligeiramente curvada posteromedialmente para facilitar seu cruzamento sobre o aspecto anterior da ulna (Fig. 17). A cabeça do rádio é quase circular e consiste de uma faceta capitular circular e côncava, margeada por um lábio bulboso. A faceta articular distal é uma depressão superficial aproximadamente igual à área da extremidade proximal (Jenkins, 1971a; Butler, 2009; Bertoni, 2014; Liu et al., 2017; Gaetano et al., 2018).

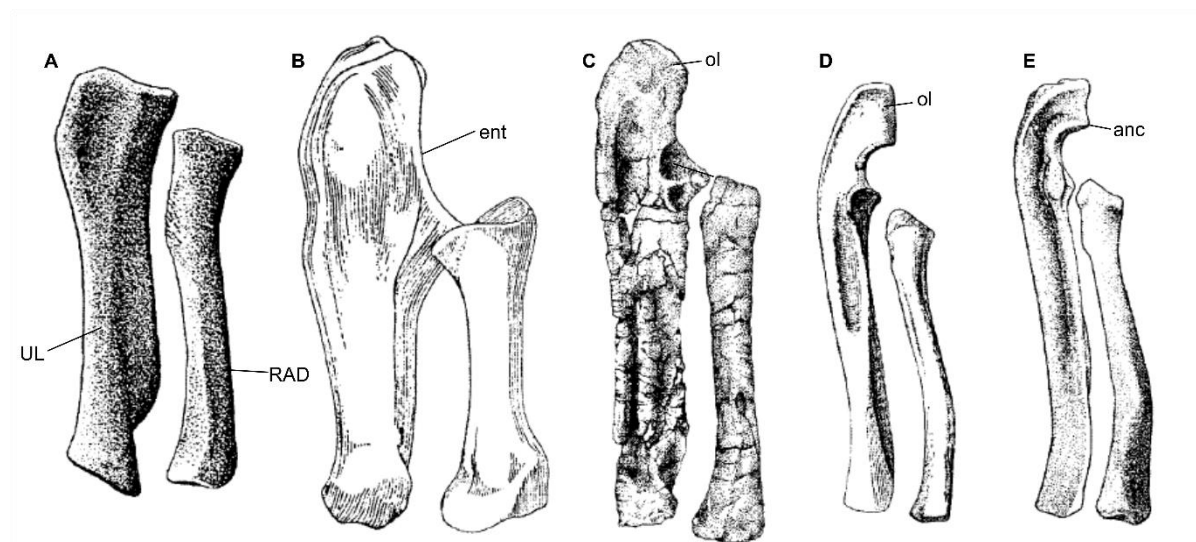


Figura 17. Zigopódios anteriores (direitos) nos cinodontes não-mamaliaformes, em vista lateral. **A**, *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971); **B**, *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963); **C**, *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010); **D**, *Oligokyphus* (Kühne, 1956); **E**, *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **anc**, processo anconeal; **ent**, entalhe semilunar; **ol**, olécrano; **RAD**, rádio; **UL**, ulna. Figuras sem escala.

Ulna. É um osso delgado com uma forma sigmoidal em vista medial (Jenkins, 1970a, 1971a; Liu e Powell, 2009; Bonaparte et al., 2012). Na face anterior, o eixo é estreito. Entre os cinodontes não-mamaliaformes, apenas *Trucidocynodon*, *Brasilodon* e os Tritylodontidae (*Bienotheroides*, *Oligokyphus*, *Tritylodon* e *Kayentatherium*) têm ossificação dos processos do olécrano (Fig. 17C-E). A maioria dos cinodontes basais tinha certamente processos cartilagosos, já que essa estrutura não é preservada em nenhum dos táxons mais basais (Kühne, 1956; Bonaparte, 1966; Romer e Lewis, 1973; Jenkins, 1970a, 1971a; Sues e Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2007, 2010; Bonaparte et al., 2012; Liu et al., 2017; Gaetano et al., 2017, 2018). Medido a partir do centro do entalhe semilunar, o comprimento do olécrano representa pouco menos de 20% do comprimento total da ulna em *Trucidocynodon*, *Brasilodon* e *Megazostrodon*, enquanto que em *Kayentatherium* e *Haldanodon* o olécrano representa respectivamente mais de 30% e 47% do comprimento da ulna (Martin, 2005; Sues e Jenkins, 2006). O entalhe do côndilo ulnar do úmero é grande e semicircular, com um processo anconeal (bico do olécrano) reduzido. Um processo anconeal mais proeminente está presente como uma estrutura parecida com uma crista em *Morganucodon* (Fig. 17E), multituberculados, simetrodontes, *Vincelestes* e Theria generalistas, distinguindo o olécrano do entalhe semilunar (Jenkins e Krause, 1983; Chen e Luo, 2012).

Autopódio. A fileira proximal do carpo é composta por quatro ossos (do mais lateral ao mais medial): pisiforme, ulnare, intermedium e radiale. A linha distal é composta de quatro carpais distais (Jenkins, 1971a). Dois outros ossos, o centrale proximal e o centrale distal, foram encontrados em *Trucidocynodon*. Eles localizam-se respectivamente distalmente do intermedium e do radiale (Oliveira et al., 2010). A fórmula falangeal dos Procynosuchidae e dos Epicynodontia basais é 2-3-4-4-3 (Parrington, 1939, Hopson, 1991). Como nos Mamaliaformes, a fórmula falangeal dos Eucynodontia é 2-3-3-3-3 para os membros anteriores (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971a; Hopson, 1995).

4.3.2. Interpretações morfofuncionais

Sobre a cintura escapular. A robustez da cintura escapular é explicada pela necessidade desta resistir às forças exercidas pelo úmero junto à caixa torácica (Jenkins, 1971a). Com efeito, quando a posição é abduzida, a resultante da força normal N (oposta à força do peso parcial P) atua transversalmente na cintura escapular. Quanto mais um membro estiver posicionado lateralmente em relação ao corpo, maior será a força normal transversal Nt (Fig. 18). A largura da placa coracoide dos “pelicossauros” permitia uma dispersão dessas forças de compressão sobre uma maior superfície do tórax, enquanto as clavículas e a interclavícula maciças permitiam a transferência das forças sobre o membro contralateral. Portanto, a redução da cintura escapular é possível somente quando as forças transversais exercidas são reduzidas e o membro é mantido num plano mais próximo do plano parassagital (diminuição do ângulo a na figura 18). Nos cinodontes não-mamaliaformes, o escapulocoracoide e as clavículas são bem menos maciços que nos “pelicossauros”, o que sugere um membro menos abduzido que neste grupo. No entanto, as clavículas e a interclavícula são firmemente acopladas e formam um “U” em torno da caixa torácica, indicando que uma força transversal ainda era exercida sobre essa região.

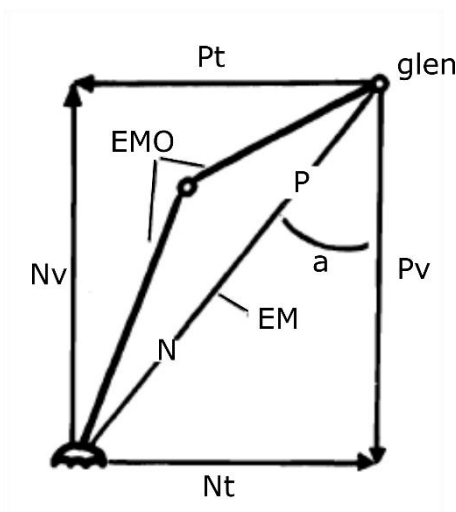


Figura 18. Representação simplificada das forças mecânicas que atuam sobre o membro anterior (modificado de Jenkins, 1971), em vista anterior. **Abreviações:** **a**, ângulo entre o eixo mecânico e o plano parasagital; **EM**, eixo mecânico do membro; **EMO**, eixo morfológico do membro; **glen**, glenoide; **N**, força resultante das forças **Nt** e **Nv**; **Nt**, componente transversal de **N**; **Nv**, força normal, componente vertical de **N**; **P**, peso parcial do corpo; **Pt**, componente transversal de **P**; **Pv**, componente vertical de **P**.

Sobre a glenoide. Segundo Kemp (1980b), o mecanismo da articulação da maioria dos cinodontes não-mamaliaformes ainda era semelhante ao dos terapsidos basais e qualquer posição aduzida levaria à desarticulação. Deste modo, o membro anterior era mantido em posição abduzida e, durante a retração, a cabeça do úmero devia "rolar" sobre a superfície plana da glenoide, provocando a rotação do eixo do úmero sobre seu próprio eixo (Fig. 19). Segundo o mesmo autor, a morfologia da glenoide mais aberta dos *Tritheledontidae* e *Tritylodontidae* e a cabeça hemisférica do úmero permitiam à cabeça de deslizar sobre a glenoide em qualquer direção (protração, retração, abdução, adução, rotação), indicando que o membro podia ficar aduzido sob o corpo (Gow, 2001; Kemp, 2005; Sues e Jenkins, 2006). No entanto, se uma glenoide voltada lateralmente pode evitar uma posição aduzida do úmero, uma glenoide projetada ventralmente não implica necessariamente uma postura aduzida (Kielan-Jaworowska e Hurum, 2006). Como exemplo, pode-se citar os monotremos atuais que têm uma postura abduzida, porém a maior parte de sua fossa glenoide (formada pela escápula) está voltada ventralmente, com apenas uma pequena porção coracoide voltada lateralmente. Nos *Probainognathia* derivados, embora a parte escapular da glenoide seja projetada ventralmente, o coracoide ainda contribui na glenoide, formando a parte ventral e lateral dela. Isto sugere que ainda existia uma força transversal exercida na glenoide, e, então, um úmero ainda semi-

abduzido (Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018). Durante a evolução dos mamíferos, a força normal N se tornou orientada mais verticalmente com um membro mais aduzido, o que foi acompanhado progressivamente pela redução da contribuição do coracoide na glenoide, até que tudo o que restou foi uma faceta escapular voltada ventralmente (Luo, 2015; Lai et al., 2018). A reconstrução da cintura escapular e da cabeça do úmero de *Trucidocynodon* mostra que a adução deste Probainognathia basal era mais desenvolvida que nos terápsidos basais, com um úmero projetado entre 40 e 55° em relação ao plano parassagital (Oliveira e Schultz, 2016).

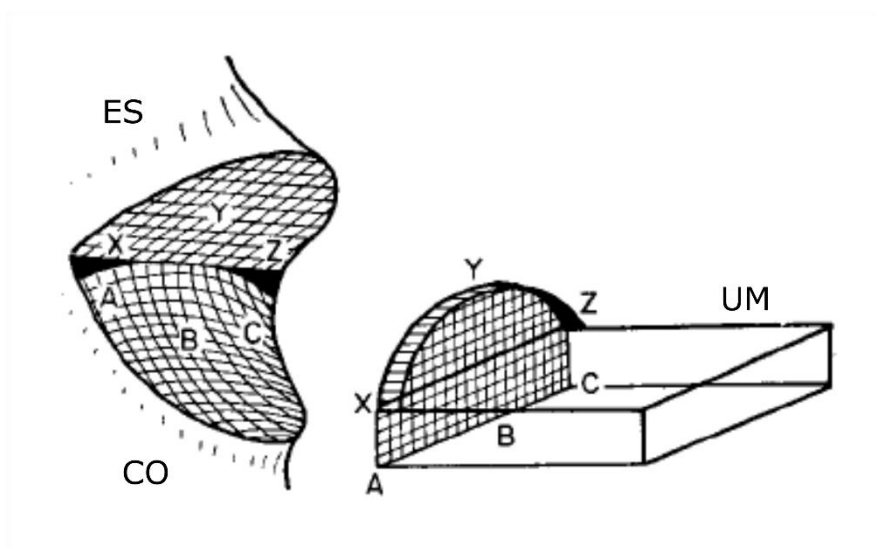


Figura 19. Modelo de Kemp (1980b) para mostrar o funcionamento da articulação do ombro. Como o úmero se move de uma posição protraída para uma posição retraída, os pontos A, B e C na parte ventral e linear de sua superfície de articulação sucessivamente entram em contato com os pontos equivalentes na superfície convexa da parte coracoide da glenoide. Simultaneamente, os pontos X, Y e Z na parte dorsal e convexa da cabeça do úmero fazem sucessivos contatos com os pontos equivalentes na parte escapular plana da glenoide. O úmero, portanto, retrai e gira em torno de seu próprio eixo, sem deslizamento entre as duas superfícies articulares respectivas. A moção está puramente rolando. **Abreviações:** CO, coracoide; ES, escápula; UM, úmero.

Torção do eixo umeral. A torção do úmero é considerada como um caráter muito importante para determinar a postura nos tetrápodes fósseis (Serenó e McKenna, 1995; Kielan-Jaworowska, 1998). A torção do úmero ocorre em tetrápodes terrestres que têm um úmero abduzido (e.g., monotremos, lacertilianos), enquanto ela está ausente em Theria que têm uma postura aduzida (Gambaryan e Kielan-Jaworowska, 1997). A torção do úmero dos cinodontes

não-mamaliaformes permanece mais acentuada do que nos Theria generalistas, indicando pelo menos uma postura semi-abduzida do membro anterior.

Forame ectepicondilar. O forame ectepicondilar, presente nos sinápsidos e répteis basais, serve para a passagem do nervo radial (Landry, 1958). A ausência deste forame nos Tritylodontidae, *Brasilodon* e mamaliaformes indica presumivelmente uma mudança na posição das origens dos músculos extensores da mão, o que teria implicado em uma mudança no curso do nervo radial. Segundo Romer (1945), essa mudança pode ser correlacionada com a posição da extremidade distal do úmero sob o corpo. No entanto, a ausência do forame ectepicondilar em monotremos, que têm uma postura abduzida no membro anterior, contraria esta hipótese.

Côndilo ulnar. Todos os tetrápodes com uma postura abduzida têm uma estrutura condilar na articulação do cotovelo. Em Lacertilia, o côndilo ulnar é bulboso, para permitir a rotação do antebraço, condição necessária para a locomoção abduzida (Gambaryan e Kielan-Jaworowska, 1997; Kemp, 2005). Por outro lado, nos Theria, o côndilo ulnar é em forma de sulco, se sobrepondo à extremidade distal até a superfície posterior do úmero (Kielan-Jaworowska e Hurum, 2006; Chester et al., 2010). O sulco intercondilar, que separa os côndilos ulnar e radial, também é aumentado. Com o côndilo ulnar, esse sulco forma a tróclea, que contém e envolve o movimento da articulação do cotovelo em um plano parassagital (Evans, 1993; Boyer et al., 2010). A presença de um côndilo ulnar bulboso (em vez de uma tróclea, como em Theria) sugere que a rotação do antebraço ainda era um elemento importante da locomoção dos cinodontes não-mamaliaformes. Além disso, o estreito sulco intercondilar, a fossa do olécrano rasa e o processo anconeal ulnar reduzido não conseguiram restringir de maneira eficiente o movimento em um plano parassagital.

4.3.3 Considerações sobre a organização muscular

O aparecimento de alguns caracteres indica que a musculatura dos cinodontes não-mamaliaformes era mais derivada em relação à dos terápsidos basais. O membro anterior dos cinodontes contribuía pouco para as forças locomotoras, e tinha mais a função de manter a parte anterior do animal acima do chão (Kemp, 2005). A seguir, cada músculo envolvido na postura e movimento do membro anterior será comentado.

M. serrati. Nos cinodontes não-mamaliaformes, a curvatura da escápula permitiu a reorientação ventro-lateral do *M. serrati*. Esta reorientação provocou o alinhamento das fibras desse músculo com as forças compressivas exercidas pelo membro abduzido, o que conferiu uma vantagem mecânica para suportar estas forças (Fig. 20). A curvatura da escápula permitiu aos cinodontes não-mamaliaformes reduzir o tamanho da cintura escapular, com as forças de compressão sendo reduzidas pela ação do *M. serrati* (Jenkins, 1971a).

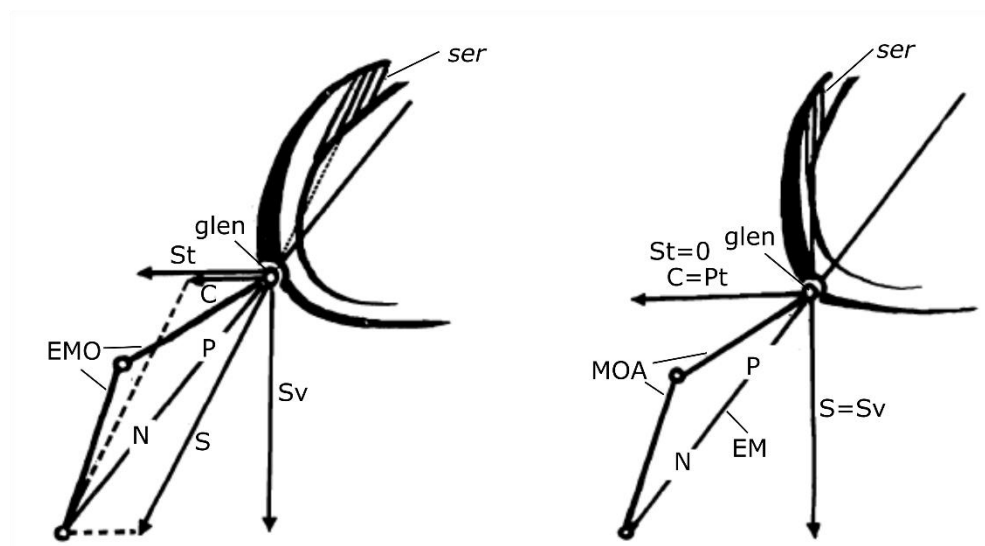


Figura 20. Representação simplificada do *M. serrati* e das forças mecânicas que atuam sobre o membro anterior (modificado de Jenkins, 1971), em vista anterior. **Abreviações:** **C**, força tendendo a deslocar a base da escápula lateralmente; **EM**, eixo mecânico do membro; **EMO**, eixo morfológico do membro; **glen**, glenoide; **N**, resultante da força normal; **P**, peso parcial do corpo; **Pt**, componente transversal de P; **S**, força do peso do corpo transmitido na escápula; **ser**, *M. serrati*; **St**, componente transversal de S; **S_v**, componente vertical de S.

M. deltoideus. *M. deltoideus* está presente em todos os tetrápodes como uma divisão escapular (*M. deltoideus scapularis*) e uma divisão clavicular (*M. deltoideus clavicularis*), com os mamíferos ganhando ainda uma divisão acromial (*M. deltoideus acromialis*; Diogo et al., 2009). O acrômio é uma tuberosidade de forma simples nos cinodontes não-mamaliaformes e não oferece nenhum local óbvio para fixação muscular. Conseqüentemente, autores reconstruíram o *M. deltoideus* com apenas as divisões escapular e clavicular, comuns a todos os tetrápodes (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b; Lai et al., 2018).

A projeção lateral da borda anterior da escápula é provavelmente homóloga à espinha escapular dos mamíferos. Assim, alguns autores propõem que o *M. deltoideus scapularis* se

inseriria na superfície da borda anterior voltada mais posteriormente, como nos Theria (Gregory e Camp, 1918; Romer, 1922; Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018). Kemp (1980b) sugere que uma parte das fibras do *M. deltoideus* e seu derivado, o *M. teres minor*, ocupava a borda anterior da escápula, mas que outra parte ocupava a fossa infra-espinhal, como ocorre nos terápsidos mais basais e monotremos (Howell, 1937a) (Fig. 21A,C). No entanto, como a borda anterior é fortemente projetada lateralmente, parece improvável que esse músculo se origine da borda anterior e da fossa infra-espinhal, uma vez que seria dividido em uma porção voltada posteriormente e uma porção voltada lateralmente. Tal divisão não é observada nem em répteis ou monotremos, já que a borda anterior de sua escápula não é projetada lateralmente, nem em mamíferos térios, já que o *M. deltoideus scapularis* é restrito à espinha da escápula. De fato, esse músculo certamente estava restrito à superfície posterior da borda anterior da escápula nos cinodontes não-mamaliaformes (Lai et al., 2018). No úmero, o *M. deltoideus* se inseria na crista deltopeitoral e era capaz de protrair e abduzir a articulação gleno-umeral, como nos répteis e Theria atuais (Meers, 2003; Fisher et al., 2007, 2008).

***M. supraspinatus* e *M. infraspinatus*.** Há alguma dúvida sobre se *M. supraspinatus* e *M. infraspinatus* estavam diferenciados nos cinodontes não-mamaliaformes, uma vez que ontogenia em Theria mostra que ambos são prováveis derivados do *M. supracoracoideus* presente em tetrápodes não-mamíferos (Cheng, 1955; Romer, 1956). Alguns autores sugerem que a maior parte da superfície lateral da escápula dos cinodontes não-mamaliaformes era uma fossa infra-espinhal, ocupada pela origem do *M. infraspinatus*, e com o *M. supraspinatus* ocupando a área anterolateral da base da escápula e a metade posterodorsal do procoracoide, onde o ancestral *M. supracoracoideus* se originava (Gregory e Camp, 1918; Romer, 1922; Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018). Os dois músculos se inseriam no tubérculo maior do úmero, e a função deles era de estabilizar a articulação do ombro, como nos mamíferos atuais (Fisher et al., 2007, 2009).

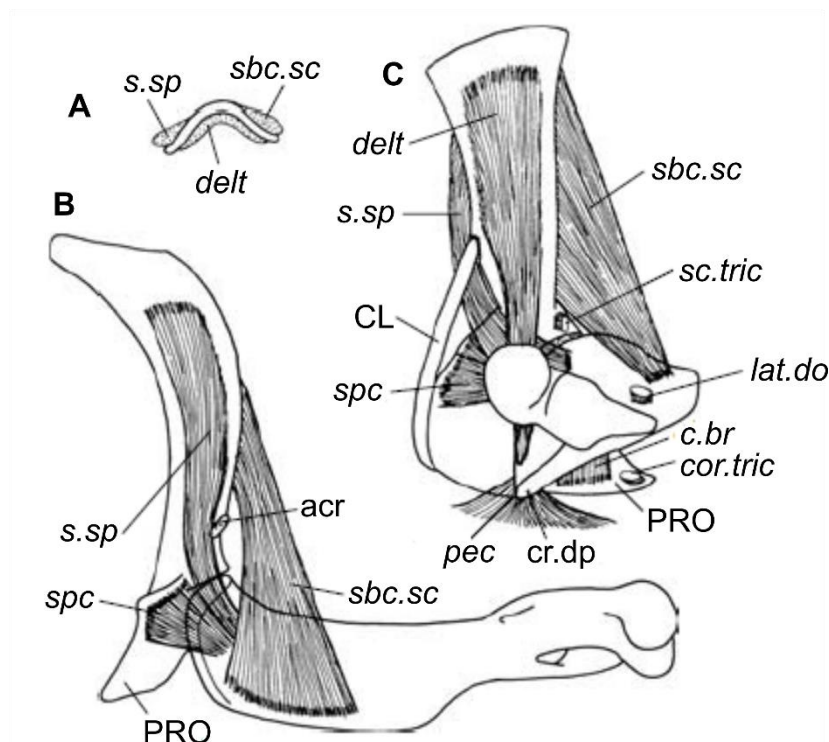


Figura 21. Reconstrução dos músculos principais da cintura escapular dos Eucynodontia, baseado no Traversodontidae *Luangwa* (modificado de Kemp, 1982). **A**, escapulocoracoide e úmero esquerdos mostrando a origem e a inserção dos músculos principais do ombro, quando o úmero é protraído, em vista dorsal. **B**, Idem a A, em vista anterior. **C**, Idem a A, em vista lateral. **Abreviações:** acr, acrômio; **CL**, clavícula; **CO**, coracoide; **c.br**, *M. coraco-brachialis*; **cor.tric**, cabeça do *M. triceps* fixado no coracoide; **cr.dp**, crista deltopeitoral; **delt**, *M. deltoideus*; **lat.do**, *M. latissimus dorsi*; **pec**, *M. pectoralis*; **PRO**, procoracoide; **sbc.sc**, *M. subcoraco-scapularis*; **sc.tric**, cabeça escapular do *M. triceps*; **spc**, *M. supracoracoideus*; **s.sp**, *M. supraspinatus*.

Por outro lado, Kemp (1980b) sugere que o *M. supracoracoideus* ainda era indiferenciado nos epicinodontes basais e se inseria no procoracoide, porque a fossa infra-espinhal era ocupada pelo *M. deltoideus*. Segundo Kemp (1980b), a migração dorsal do *M. supraspinatus* precedeu a do *M. infraspinatus*. Nos eucinodontes, através do espaço disponível entre o acrômio, projetado lateralmente, e o procoracoide e a escápula, posicionados medialmente, uma parte do *M. supracoracoideus* (homólogo ao *M. supraspinatus* dos mamíferos) pôde migrar a partir da superfície lateral do procoracoide para a superfície voltada anteriormente da borda anterior da escápula (Fig. 21A-B). Este espaço é maior nos eucinodontes mais derivados (e.g., *Luangwa*, *Massetognathus*, *Chiniquodon*) do que em

Cynognathus ou *Diademodon*, sugerindo que um maior volume de fibras musculares podia ligar-se à superfície anterior da escápula (Kemp, 1982). Com estas áreas de origem e inserção, o *M. supraspinatus* seria o principal protractor do membro anterior nos eucinodontes (Kemp, 1980b).

M. subscapularis. O *M. subscapularis* (homólogo ao *M. subcoraco-scapularis* dos não-mamíferos) se originava na superfície medial escápula dos cinodontes não-mamaliaformes, como em todos tetrapodes exceto os monotremos (Kemp, 1980b, Lai et al., 2018). Em monotremos, esse músculo origina-se da superfície medial, mas também pósterolateral da escápula, pois a fossa subscapular migrou na parte posterior da superfície lateral (Gambaryan et al., 2015).

O *M. subscapularis* se inseria no tubérculo menor do úmero (Jenkins, 1971a, Lai et al., 2018), atuando provavelmente como um adutor do úmero. Segundo Kemp (1980b), ele era também o principal músculo retrator membro anterior. Em todos cinodontes não-mamaliaformes, o tubérculo menor é maior que o tubérculo maior e se projeta fortemente medialmente, aumentando o braço de alavanca do *M. subscapularis*. O maior diâmetro transversal do tubérculo menor em comparação ao do tubérculo maior reflete a importância deste músculo. Isso é típico para animais com membros anteriores abduzidos, como Lacertilia, monotremos e alguns mamíferos fossoriais com postura abduzida (e.g., Talpidae) ou semi-abduzida (e.g., Chrysochloridae) (Gambaryan e Kielan-Jaworowska, 1997). Em térios com postura parassagital, o tubérculo menor é mais estreito que o tubérculo maior.

M. pectoralis. Em todos os tetrápodes, este músculo origina-se na linha média da superfície ventral do tronco, incluindo a interclavícula (se presente), as séries esternais e, às vezes, as extremidades mediais das cartilagens costais. A sua inserção está na superfície medial ou ápice da crista deltopeitoral em todos os casos. Nos cinodontes não-mamaliaformes, ele originava-se na superfície ventral do ramo posterior da interclavícula, e se inseria na superfície medial da crista deltopeitoral (Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018) (Fig. 21C).

Em tetrápodes e répteis basais, o *M. pectoralis* é principalmente um adutor do membro anterior e desempenha um papel substancial na manutenção da postura do membro, elevando o corpo do solo em animais que têm um úmero abduzido (Jenkins, 1971a; Walker, 1987; Meers, 2003). Por outro lado, a função adutora é limitada ao *M. pectoralis superficialis* nos Theria generalistas, e o *M. pectoralis profundus* é um poderoso retrator, com um papel reduzido na postura (Hildebrand, 1995; Fisher et al., 2007, 2009). O comprimento da crista deltopeitoral e

sua grande projeção anterior, observados nos cinodontes não-mamaliaformes, sugerem que a função adutora do *M. pectoralis* teve um papel importante na postura e que o úmero foi mantido em uma posição abduzida ou semi-abduzida. No entanto, a presença de uma crista deltopeitoral bem desenvolvida é também observada nos animais com uma postura aduzida, como os mamíferos escavadores e arborícolas, os quais necessitam de músculos retratores ou elevadores poderosos (Edwards, 1937; Rose, 1999; Argot, 2001, 2004).

M. coracobrachialis. Esse músculo origina-se no coracoide em todos os tetrápodes atuais, com uma segunda porção originando-se na parte anterior da base da escápula em crocodilianos. Esse músculo se insere na superfície ânteromedial (equivalente à superfície ventroposterior nos répteis) do úmero na maioria dos tetrápodes (Fisher et al., 2007, 2009; Meers, 2003). Em cinodontes não-mamaliaformes, o *M. Coracobrachialis* originava-se na superfície lateral do coracoide e sua inserção ocupava o grande sulco bicipital presente na superfície ântero-medial do úmero (Gregory e Camp, 1918; Romer, 1922; Jenkins, 1971a, Lai et al., 2018). Este sulco é bem marcado e amplo nos cinodontes não-mamaliaformes, fornecendo uma extensa área para a inserção do *M. coracobrachialis*. Este músculo poderia ajudar o *M. pectoralis* a aduzir o úmero e sustentar o corpo. Em contraste, o sulco bicipital é estreito em térios com postura parassagital, já que apenas o tendão do músculo *M. biceps brachii caput longum* passa ao longo do sulco (Gambaryan e Kielan-Jaworowska, 1997).

M. teres major. Na maioria dos Theria e crocodilianos, este músculo se origina perto da região do ângulo dorsocaudal da superfície lateral ou da borda posterior da escápula. Ele insere-se na superfície anterodorsal da metade proximal do úmero em crocodilianos e na tuberosidade do “teres maior” em mamíferos (Fisher et al., 2007, 2009; Meers, 2003). Nos Tritylodontidae, uma fossa pós-escapular localiza-se na borda posterior e foi interpretada como sendo a origem do *M. teres major* (Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). Uma tuberosidade do “teres maior” está presente na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes, localizada medialmente ao sulco bicipital, próximo da metade do úmero, na mesma área que nos mamíferos (Gregory e Camp, 1918; Jenkins, 1971a; Gaetano et al., 2017; Lai et al., 2018). Com uma posição abduzida ou semi-abduzida do úmero, o *M. teres major* ajudaria na abdução e na retração do úmero.

M. triceps brachii. Nos cinodontes não-mamaliaformes, a cicatriz presente na face póstero-medial da escápula, acima da glenoide, é considerada como a origem da divisão

escapular do *M. triceps brachii* (Romer, 1922; Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018). Uma possível divisão adicional poderia ter origem na margem posterior do coracoide, como nos amniotas basais (Jenkins, 1971a; Lai et al., 2018), mas Romer (1922) e Kemp (1980b) sugerem que a divisão coracoideus foi perdida, como nos mamíferos. Não existem áreas não ambíguas de origem para as duas divisões umerais do *M. triceps brachii*, mas é provável que tenham se originado em algum lugar ao longo das superfícies medial e lateral da diáfise do úmero, como no caso de todos os tetrápodes que possuem essas divisões (Lai et al., 2018). Em *Trucidocynodon*, o processo olécrano da ulna é bem desenvolvido (Oliveira e Schultz, 2016). Esta estrutura serve de sítio de inserção para o *M. triceps brachii*, o músculo extensor do cotovelo (Fisher et al. 2007, 2009). Oliveira e Schultz (2016) sugerem que os movimentos de flexão e extensão do cotovelo foram, portanto, os elementos mais importantes na locomoção de *Trucidocynodon*, diferindo-o dos animais com uma postura mais abduzida. Em contraste com as formas mais basais, um processo olécrano bem desenvolvido é também observado nos Tritylodontidae e em *Brasilodon* (Kühne, 1956; Bonaparte e Barberena, 2001; Maich et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). Isto sugere que os movimentos de flexão e extensão do cotovelo desempenhavam um papel importante na locomoção dos cinodontes mais derivados.

Músculos flexores e extensores dos epicôndilos. Segundo Romer (1922), a extremidade distal alargada do antebraço, observada na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes, pode ser relacionada com a presença de músculos flexores e extensores, necessários para sustentar o corpo do animal quando o antebraço tem uma posição inclinada. Nos Mamaliaformes, a posição do antebraço seria mais vertical, com o rádio principalmente sustentando o corpo do animal, em vez dos músculos do antebraço. No entanto, uma extremidade distal alargada do úmero também é observada nos mamíferos atuais arborícolas, e, sobretudo, nos semifossoriais ou fossoriais, uma vez que a escalada e a escavação implicam em uma poderosa função de apreensão da mão (e.g., Taylor, 1974; Hildebrand, 1985; Szalay e Sargis, 2001; Flores, 2009; Debey e Wilson, 2017).

A projeção lateral das bordas anterior e posterior da escápula sugere que os complexos musculares protratores e retratores se tornaram mais poderosos nos cinodontes não-mamaliaformes em contraste aos terápsidos mais basais (Kemp, 1982). Nos Probainognathia mais derivados (e.g., Tritylodontidae, *Brasilodon*), isso também é sugerido pelo desenvolvimento do olécrano da ulna (Kühne, 1956; Maisch et al., 2004; Bonaparte et al., 2012;

Gaetano et al., 2017). No entanto, a reorientação equivalente dos músculos protratores e retratores sugere que o membro anterior não era capaz de gerar uma força locomotora significativa, porque uma força desse tipo teria resultado em um desenvolvimento mais consistente dos músculos retratores em comparação com os protratores (Kemp, 2005). A longa crista deltopeitoral, o robusto tubérculo menor e o amplo sulco bicipital indicam uma musculatura adutora bem desenvolvida e uma postura abduzida do membro anterior.

4.4. Cintura pélvica e membro posterior

4.4.1. Descrição e comparações

Ílio. A maioria dos cinodontes não-mamaliaformes possuem um ílio com uma placa espatulada, formada por uma borda dorsal convexa (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970, 1971a; Kemp, 1980a; Abdala, 1999; Butler, 2009; Liu e Powell, 2009; Oliveira et al., 2009) (Fig. 22A, B). Em contraste, a porção anterior da lâmina ilíaca de *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, *Luangwa*, e dos Tritylodontidae é estreita e projetada anterolateralmente e estreita, com as bordas dorsal e ventral retas e paralelas (Kemp, 1980b; Bonaparte e Barbarena, 2001; Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013) (Fig. 22E, G). Essa morfologia é semelhante à observada em Morganucodon e mamíferos atuais (Jenkins e Parrington, 1976) (Fig. 22H).

A região pré-acetabular do ílio dos cinodontes não-mamaliaformes é bem desenvolvida, em comparação aos “pelicossauros” ou terápsidos mais basais. Em *Procynosuchus* (Brink e Kitching, 1953), *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Luangwa* (Kemp, 1980b), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon* e *Aleodon* (Oliveira et al., 2009, 2010), a porção pré-acetabular do ílio é mais longa do que a região pós-acetabular. O oposto ocorre em *Cynognathus* (Jenkins, 1971a) e *Andescynodon* (Liu e Powell, 2009). Em *Galesaurus* (Parrington, 1934), *Pascualgnathus* (Bonaparte, 1966), *Massetognathus* (Jenkins, 1970a) e *Probainognathus* (Romer e Lewis, 1973), as porções pós-acetabular e pré-acetabular são igualmente desenvolvidas em comprimento. A porção pós-acetabular da lâmina ilíaca é marcadamente reduzida em *Prozostrodon*, correspondendo a uma pequena proeminência, uma condição derivada que também é observada nos Tritylodontidae (Fig. 22G) e varios mamíferos atuais (Bonaparte e Barbarena, 2001; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013). Em

Therioherpeton e nos mamaliaformes basais (*Morganucodon*, *Erythrotherium*; Jenkins e Parrington, 1976), a porção pós-acetabular está completamente ausente.

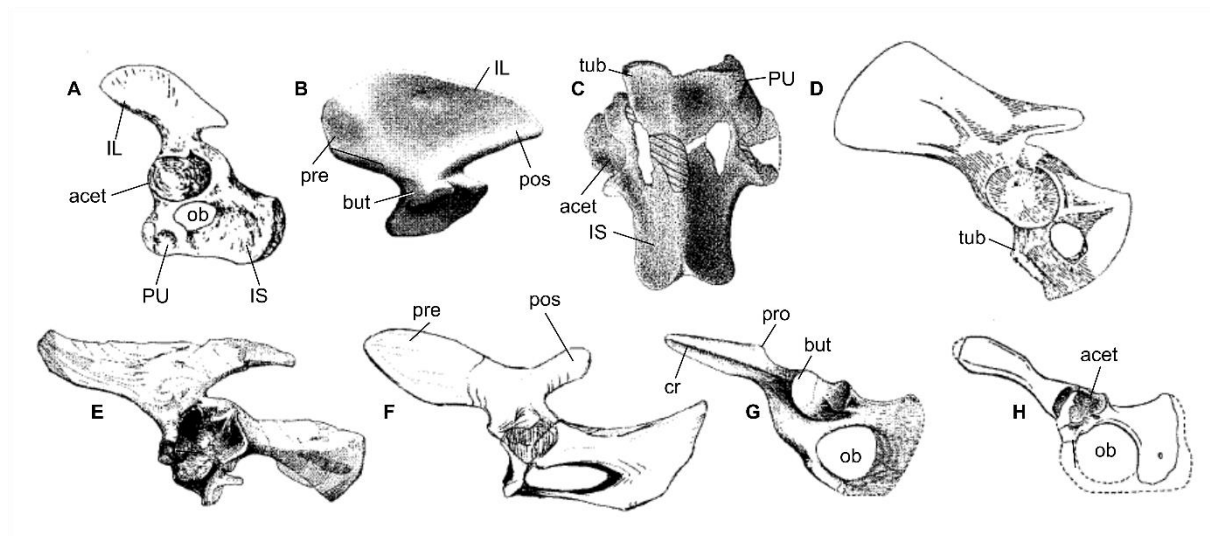


Figura 22. Cintura pélvica (esquerda) nos cinodontes não-mamaliaformes, em vista lateral (exceto o C que é em vista ventral). **A**, *Procynosuchus* (Bonaparte, 1963); **B-C**, *Cynognathus* (Jenkins, 1971); **D**, *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963); **E**, *Luangwa* (Kemp, 1980b); **F**, *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010); **G**, *Oligokyphus* (Kühne, 1956); **H**, *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **acet**, acetábulo; **but**, “buttress” supracetabular; **cr**, crista que separa longitudinalmente a lâmina íliaca; **IL**, ílio; **IS**, ísquio; **ob**, forame obturador; **pos**, porção pós-acetabular; **pro**, proeminência (porção pós-acetabular); **pre**, porção pré-acetabular; **PU**, púbis; **tub**, tuberosidade púbica. Figuras sem escala.

A crista que separa longitudinalmente a porção pré-acetabular do ílio, visível nos mamaliaformes, é, no entanto, ausente nos cinodontes não-mamaliaformes exceto nos Tritylodontidae (Jenkins, 1970a; 1971a; Jenkins e Parrington, 1976; Kemp, 1980a; Butler, 2009; Liu e Powell, 2009; Oliveira et al. 2010; Maisch et al., 2004; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013). O ílio dos Trithelodontidae não é conhecido.

O acetábulo é profundamente côncavo e ovalado, voltado lateralmente. O “buttress” supracetabular do ílio é projetado lateralmente ao plano principal da pélvis. Em *Aleodon* (Oliveira et al., 2009), *Prozostrodon* (Guignard et al., 2018), Traversodontidae (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a; Kammerer et al., 2008) e Tritylodontidae (Sullivan et al., 2013), o “buttress” se encontra anterodorsalmente e não dorsalmente ao acetábulo, deixando a região dorsal do acetábulo aberta. Em contraste, nos cinodontes basais *Procynosuchus* (Kemp, 1980a),

Galesaurus e *Cynognathus*, o “buttress” supracetabular do ílio tem uma posição dorsal (Fig. 22B).

Púbis. Nos cinodontes não-mamaliaformes, o púbis é reduzido em comparação com os “pelicossauros” (Romer, 1940; Jenkins, 1971a; Kemp, 1982). Uma porção do osso é projetada medialmente e posteriormente e forma, com o ísquio, o forame obturador. A tuberosidade púbica está localizada anteriormente ao acetábulo em *Cynognathus* e *Scalenodon* (Fig. 22C), como visto também em monotremos atuais (Jenkins, 1971a). Em *Luangwa*, *Pascualgnathus* e *Probainognathia* não-mamaliaformes, a tuberosidade púbica é projetada ventralmente em vez de anteriormente ao acetábulo, e nenhuma parte do osso é projetada anteriormente ao acetábulo (Kemp, 1980a; Liu e Powell, 2009; Oliveira et al., 2010; Guignard et al., 2018). Esta condição é observada em Theria atuais e em todas as linhagens de mamíferos Mesozoicos cujas pelves são conhecidas (e.g., *Zhangheotherium*, *Maotherium*, *Vincelestes*; Rougier et al., 2003; Li e Luo, 2006; Ji et al., 2009). O osso epipúbis, presente em vários mamaliaformes, foi também encontrado em um Tritylodontidae indeterminado (Fourie, 1962; Sullivan et al., 2013).

Ísquio. O ísquio consiste em uma cabeça projetada anteriormente e uma placa achatada e posicionada horizontalmente (Jenkins 1971a) (Fig. 22C). Em *Luangwa* (Kemp, 1980b), *Andescynodon* (Liu e Powell, 2009), *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Chiniquodon* (Romer, 1969; Romer e Lewis, 1973), *Therioherpeton* (Bonaparte e Barberena, 2001), *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010), Tritylodontidae (Kühne, 1956; Sullivan et al., 2013), e *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976), o forame obturador é amplo, como nos mamíferos atuais. Os cinodontes basais, como *Cynognathus* e *Diademodon*, têm um forame menor, a semelhança dos “pelicossauros” e terápsidos basais (Jenkins, 1971; Butler, 2009).

Fêmur. A extremidade proximal do fêmur dos cinodontes não-mamaliaformes é projetada anteriormente em relação ao eixo da diáfise (e.g., Jenkins, 1970a, 1971a; Kemp, 1980a,b; Oliveira et al., 2009, 2010; Sues e Hopson, 2010; Sullivan et al., 2013; Gaetano et al., 2018). Esta extremidade é composta por uma cabeça femoral, projetada medialmente, e pelo trocânter maior. A projeção medial da cabeça contrasta com a cabeça femoral dos “pelicossauros”, localizada em linha com o eixo do osso (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b). A cabeça femoral é bulbosa e levemente achatada na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes

(Fig. 23). Nos *Tritylodontidae*, ela têm uma forma semi-ovoide, com o eixo posterolateral- anteromedial mais alongado (Kühne, 1956; Sues and Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013). *Tritylodon* e *Brasilodon* têm uma cabeça semi-esférica, com uma morfologia similar aos mamaliaformes (Jenkins and Parrington, 1976; Martin, 2005; Bonaparte et al., 2012; Gaetano et al., 2017). A cabeça femoral é separada do resto da diafise por uma constrição nos *Tritylodontidae* (Kühne, 1956; Sun et al., 1985; Gaetano et al., 2017) e em *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012), mas ausente em outros cinodontes não-mamaliaformes. Um colo femoral curto é também observado nos mamaliaformes (Jenkins e Parrington, 1976). A fovea capitis femoris observada em *Morganucodontidae*, multituberculados e mamíferos vivos (Jenkins e Krause, 1983; Gambaryan e Averianov, 2001) está ausente em todos os cinodontes não-mamaliaformes.

O trocânter maior é consideravelmente desenvolvido nos cinodontes comparado com os terápsidos basais (Jenkins, 1971a) (Fig. 23A-D). Ele ainda é confluyente com a cabeça femoral nos epicinodontes basais (Crompton, 1954; Butler, 2009), *Traversodontidae* (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a; Liu e Powell, 2009; Sues e Hopson, 2010; Bertoni, 2014), *Trucidocynodon*, *Chiniquodon* (Romer e Lewis, 1963; Romer, 1969), *Prozostrodon*, *Therioherpeton* (Bonaparte e Barberena, 2001) e *Irajatherium* (Martinelli et al., 2005). Em contraste, nos *Tritylodontidae*, *Brasilodon* e mamaliaformes basais, o trocânter maior é uma tuberosidade distinta projetada lateralmente separada da cabeça do fêmur por um leve entalhe, como nos mamíferos (Young, 1947; Kühne, 1956; Sues e Jenkins, 2006; Bonaparte et al., 2012; Sullivan et al., 2013) (Fig. 23E-F). Na maioria dos eucinodontes basais (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Cricodon*, *Andescynodon*), o trocânter maior não atinge o nível da cabeça femoral (Crompton 1954; Liu e Powell, 2009; Gaetano et al., 2018). Já os *Probainognathia* derivados têm um trocânter maior mais proeminente, com seu ápice que atinge o nível da cabeça femoral.

Nos cinodontes basais, como *Procynosuchus* e *Cricodon*, o trocânter menor é uma crista projetada na superfície posterior (Crompton, 1954; Kemp, 1980a). Em cinodontes mais derivados, o trocânter menor tem posição pósteromedial e se torna visível em vista anterior (Kühne, 1956; Romer, 1969; Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a; Sues e Hopson, 2010; Bertoni, 2014; Liu et al., 2017; Guignard et al., 2018) (Fig. 23C-F). Nos cinodontes não-mamaliaformes, a fossa trocântérica é circular e superficial. Distalmente à fossa trocântérica, uma fossa triangular se estende até a extremidade distal do trocânter menor e representa a área de inserção dos músculos adutores do quadril. Ela é observada na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes (Jenkins, 1970a, 1971a; Kemp, 1980b; Butler, 2009; Gaetano et al., 2017), mas falta em *Prozostrodon* e *Tritylodon* (Gaetano et al., 2017; Guignard et al. 2018).

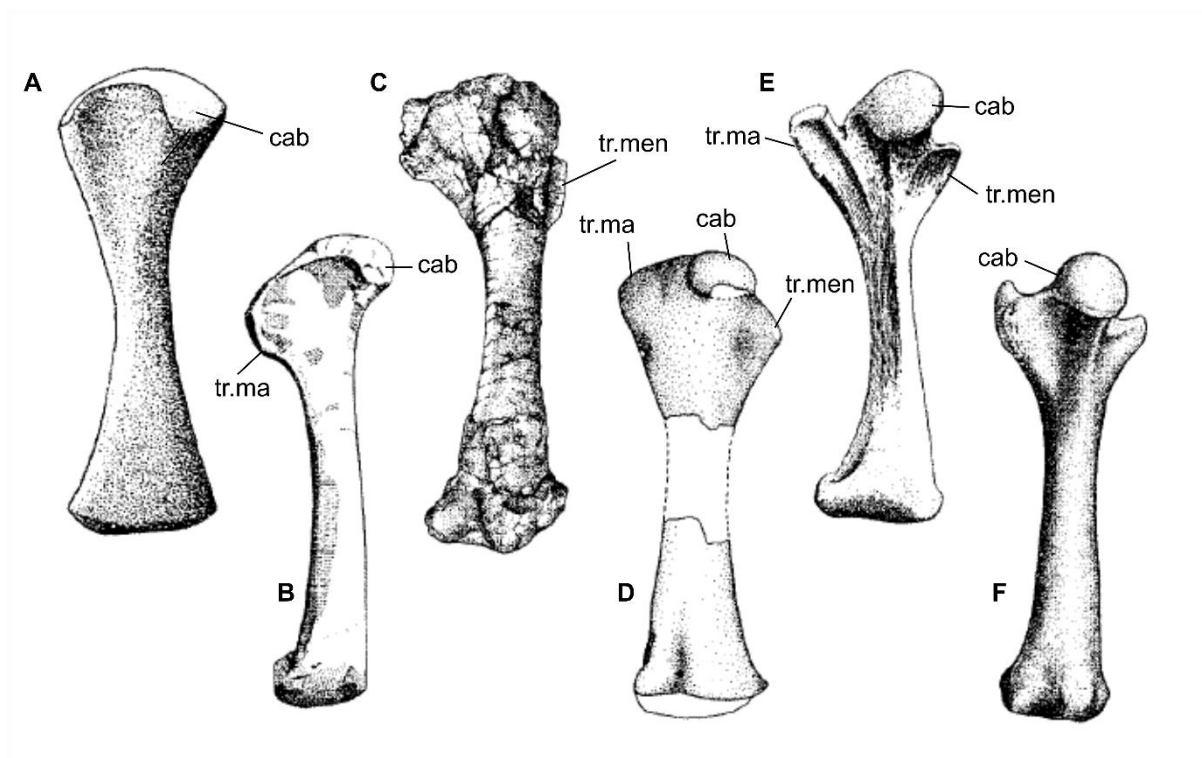


Figura 23. Fêmur esquerdo nos cinodontes não-mamaliaformes, em vista anterior. **A**, *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971); **B**, *Luangwa* (Kemp, 1980b); **C**, *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010); **D**, *Therioherpeton* (Bonaparte e Babarena, 2001); **E**, *Oligokyphus* (Kühne, 1956); **F**, *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **cab**, cabeça femoral; **tr.ma**, trocânter maior; **tr.men**, trocânter menor. Figuras sem escala.

A extremidade distal do fêmur é expandida nos cinodontes não-mamaliaformes e atinge a mesma largura que a proximal. As extremidades proximal e distal não são tão expandidas transversalmente em *Morganucodon* e são apenas ligeiramente mais largas que a diáfise nos Theria generalistas atuais (Jenkins e Parrington, 1976). Ambos os côndilos estão voltados posteriormente. O côndilo medial é mais estreito que o lateral, sendo o primeiro comprimido transversalmente (e.g., Jenkins, 1970a, 1971a; Martinelli et al., 2005; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013), como nos mamaliaformes basais (Gambaryan e Averianov, 2001; Martin, 2005) e a maioria dos mamíferos (e.g., Hu et al., 1997; Li e Luo, 2006).

Tíbia. A maioria dos cinodontes não-mamaliaformes possui uma tíbia curvada medialmente (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970a; Kemp, 1980a; Butler, 2009; Liu et al., 2017), mas a diáfise é reta em *Bienotheroides* (Maisch et al., 2004) e *Prozostrodon* (Guignard et al., 2018) (Fig. 24). A superfície articular proximal é irregularmente ovalada e possui duas facetas

ovais para articulação com os côndilos femorais. Ambas as facetas são ligeiramente côncavas e são separadas por uma crista baixa, orientada no sentido pósteromedial.

Fíbula. A fíbula dos cinodontes não-mamaliaformes é muito mais delgada que a tíbia e é curvada lateralmente ao longo de seu longo eixo (Fig. 24). O fêmur, a tíbia e a fíbula têm relativamente o mesmo comprimento (e.g., Kühne, 1956; Oliveira et al., 2010).

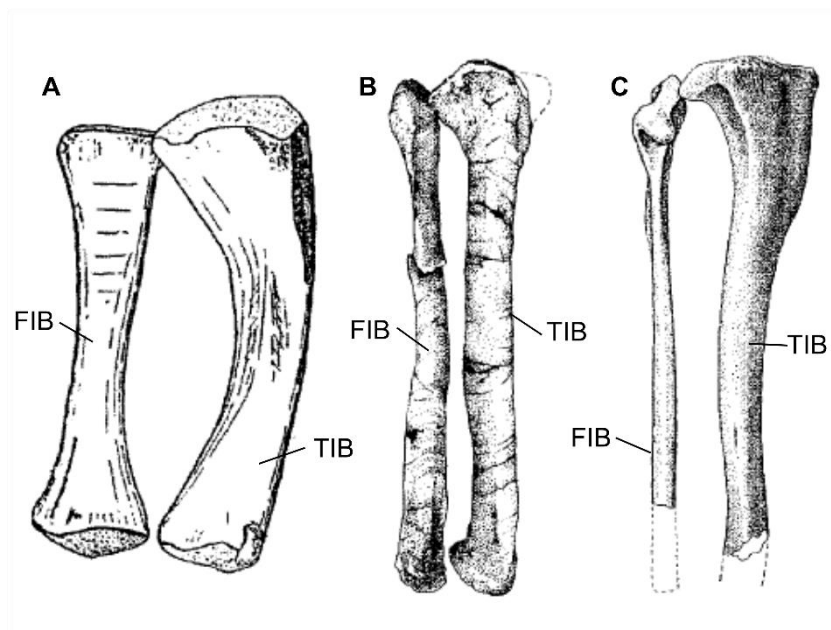


Figura 24. Zigopódios posteriores (direitos) nos cinodontes não-mamaliaformes, em vista anterior. **A**, *Procynosuchus* (Kemp, 1980a); **B**, *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010); **C**, *Morganucodon* (Jenkins e Parrington, 1976). **Abreviações:** **FIB**, fíbula; **TIB**, tíbia. Figuras sem escala.

Autopódio. Uma nova faceta se desenvolveu no calcâneo dos cinodontes não-mamaliaformes, homóloga à faceta sustentacular dos mamíferos, em contato com a superfície posterior do astrágalo. Assim, a face lateral do astrágalo sobrepõe-se ligeiramente sobre o calcâneo (Oliveira et al., 2010). A fórmula falangeal do pé nos Epicynodontia basais é 2-3-4-4-3 (Jenkins, 1971a). Como nos mamaliaformes, a fórmula falangeal dos Eucynodontia é 2-3-3-3-3 (Bonaparte, 1963, Jenkins e Parrington, 1976).

4.4.2. Interpretações morfofuncionais

A articulação do quadril. Segundo Kemp (1980a), o membro posterior ainda podia adotar ambas as posturas, abduzida e aduzida, nos *Procynosuchidae* e nos *Epicynodontia* basais, como foi sugerido também para alguns grupos de terápsidos mais basais (Kemp, 1978). Esses dois tipos de locomoção são observados também em crocodilos atuais (Cott, 1961). Nos *Cynognathia* basais (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*), entretanto, a cabeça femoral é projetada medialmente e somente se encaixava no acetábulo hemisférico quando o fêmur estava aduzido, significando que a capacidade de manter o membro abduzido desapareceu (Kemp, 2005). A passada iniciava com o fêmur projetado ânterolateralmente e com o deslocamento do joelho ocorrendo distalmente e posteriormente, em um plano próximo ao plano parassagital. Retraído, o fêmur era então projetado ventro-lateralmente em relação ao quadril, a 45° do plano parassagital. Configura-se, assim, uma angulação intermediária entre aquela dos “pelicossauros”, cujo fêmur era projetado em um ângulo de 80°, e a dos mamíferos atuais, com o fêmur, em geral, projetado acerca de 25° (Jenkins, 1971a). Tendo em conta a morfologia da articulação do quadril (cabeça mais ovoidal projetada medialmente e separada do resto da diáfise por um pescoço), o fêmur dos *Tritylodontidae* era provavelmente projetado em um ângulo próximo de 25°, como os mamíferos (Kemp, 1982; Sullivan et al., 2013).

Blob (2001) testou um modelo biomecânico baseado nos esforços exercidos sobre o fêmur durante posturas aduzida e abduzida em crocodilos e iguanas atuais. Verificou que o estresse de curvatura, tende a “entortar” o osso e o estresse de torção tende a girar uma porção do osso em relação à outra (Fig. 25). Os dados experimentais sobre crocodilos e iguanas atuais sugerem que o fêmur sofre mais torção durante a locomoção abduzida, enquanto os estresses de curvatura são mais fortes durante a locomoção aduzida. Nos fósseis, Blob mostrou que a seção transversal da diáfise dos ossos do membro posterior torna-se mais assimétrica nos gorgonópsios, terocefálios, e cinodontes não-mamaliaformes (*Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Luangwa* and *Scalenodon*), em relação aos “pelicossauros”, que têm uma seção simétrica (Fig. 26). Uma seção mais assimétrica do fêmur e da tíbia aumenta a resistência aos estresses de curvatura. As análises de Blob (2001) indicam, portanto, que os dois tipos de locomoção, abduzida e aduzida, seriam biomecanicamente plausíveis para o membro posterior dos cinodontes não-mamaliaformes, apoiando a hipótese do Kemp (1978, 1980).

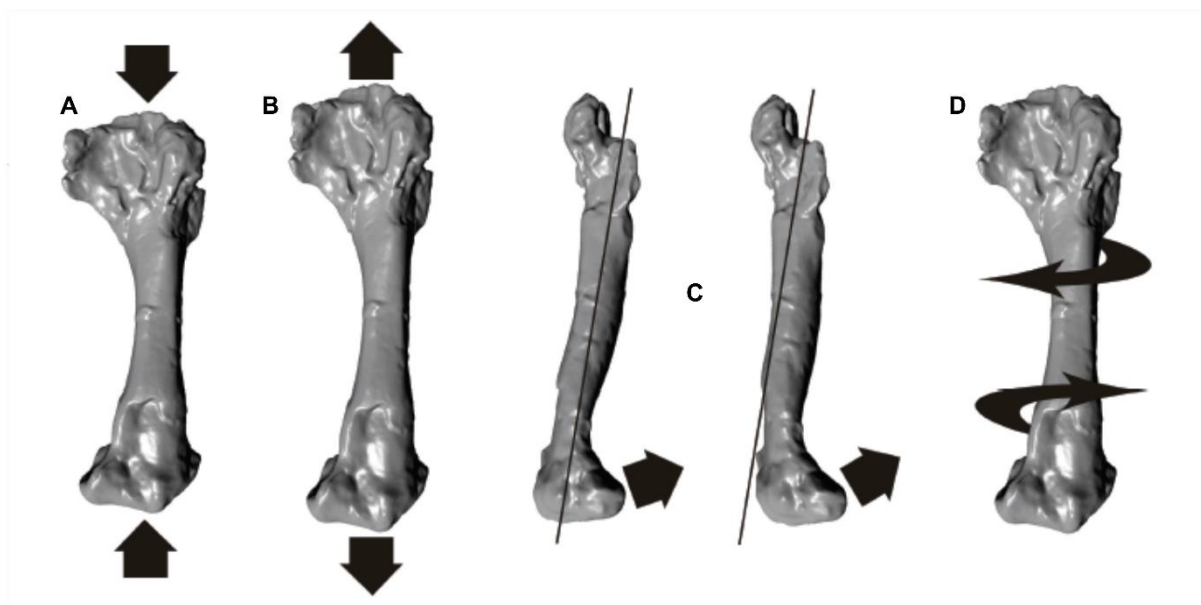


Figura 25. Tipos de estresses que podem afetar os ossos (Oliveira, 2010). As setas indicam o sentido do efeito da força sobre o osso. **A**, compressivo, que tende a encurtar o osso; **B**, tênsil (ou de tração), que tende a alongar o osso; **C**, de Curvatura, que tende a “entortar” o osso; **D**, de torção, que tende a girar uma porção do osso em relação à outra.

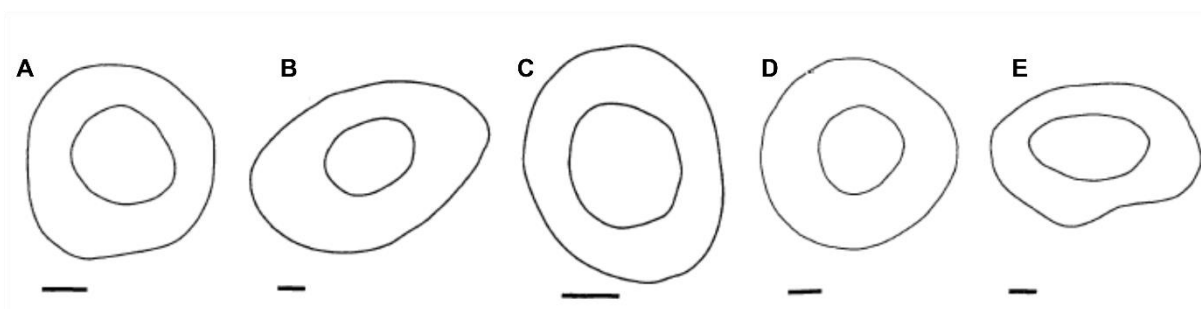


Figura 26. Seção transversal dos ossos do membro posterior nos sinápsidos (Blob, 2001). **A**, seção transversal do fêmur do “pelicossauro” *Clepsydrops colletti*; **B**, seção transversal do fêmur de um gorgonópsio indeterminado; **C**, seção transversal do fêmur do cinodonte *?Scalenodon*; **D**, Seção transversal da tíbia do “pelicossauro” *Ophiacodon mirus*; **E**, seção transversal da tíbia do gorgonópsio *Lycaenops microdon*. Escala = 2 mm.

Côndilos femorais. Os côndilos femorais estão confinados aos aspectos posteriores do osso e não se estendem ao redor de toda a extremidade distal. Esta característica indica uma postura com os zigopódios flexionados (Jenkins e Krause, 1983). A articulação assimétrica do joelho de cinodontes não-mamaliaformes indica que ocorre uma rotação no joelho. Os monotremos têm um fêmur distal assimétrico, e essa configuração é necessária, pois sua locomoção abduzida implica no balanço horizontal do fêmur e, assim, a rotação da articulação

do joelho (Li e Luo, 2006). No entanto, os registros cineradiográficos de *Didelphis* e outros térios não-cursoriais, também dão alguma evidência de rotação no joelho durante o movimento de propulsão (Jenkins, 1971b). O fêmur, orientado no plano sagital no início da passada, abduz durante o movimento propulsor, enquanto a perna permanece em um plano quase parasagital. Tal mudança na orientação relativa do fêmur e da tíbia pode ser acomodada por um mecanismo que permite a rotação na articulação do joelho e, portanto, uma articulação assimétrica. Nos marsupiais Didelfídae, a articulação do joelho mais assimétrica está associada ao joelho mais flexionado habitualmente, para melhor capacidade de escalada (Szalay e Sargis, 2001). Em contraste, uma articulação do joelho mais simétrica tende a estar associada às espécies de Didelfídae com hábitos terrestres (Argot, 2002).

Sobre o tornozelo. O tornozelo dos eucinodontes não precisa mais responder ao estresse gerado pelos dois modos de locomoção, abduzida e aduzida, como ocorre nos terapsídeos basais. Esta estrutura efetua principalmente apenas movimentos de rotação transversal do pé (dorsiflexão e flexão plantar). A articulação calcâneo-astrágalo dos terapsídeos não-eucinodontes (e.g., gorgonópsios, terocefálios ou epicinodontes basais), que efetuava a rotação transversal, foi alterada nos eucinodontes. Nestes, a articulação astrágalo-tíbia é que passou a efetuar essa rotação do pé e o lado lateral do astrágalo se sobrepôs ligeiramente sobre o calcâneo (Jenkins, 1971a; Oliveira et al., 2010). Essa condição representa uma etapa na evolução da articulação do tornozelo mamaliano, uma vez que nos mamíferos, o astrágalo sobrepassa completamente o calcâneo, perdendo o seu contato com o solo (Jenkins, 1971a) (Fig. 27).

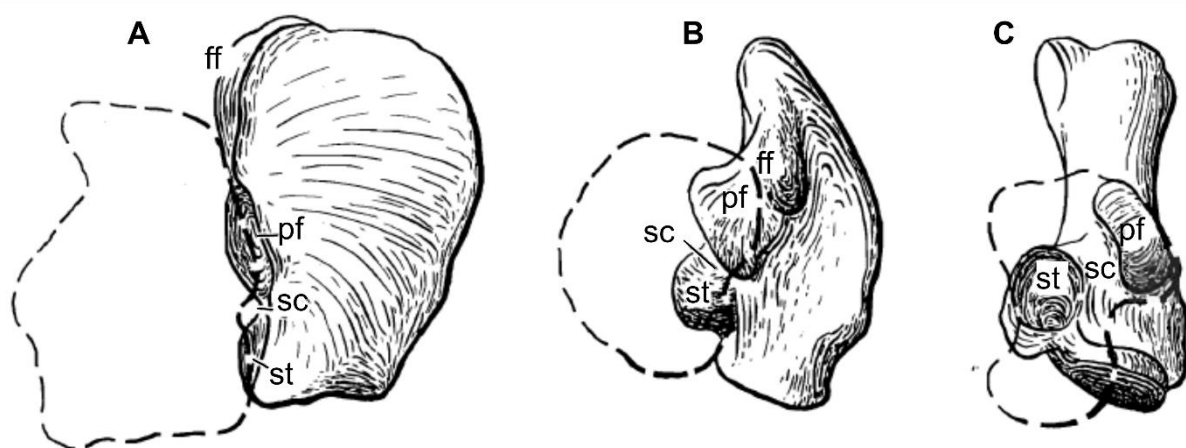


Figura 27. Tarsais proximais nos sinápsidos (modificado de Jenkins, 1971). **A**, “pelicossauros” (vista anterior); **B**, eucinodontes (vista dorsal); **C**, mamíferos (vista dorsal).

Continuação da legenda da Figura 27. Abreviações: **ff**, faceta para a articulação fibular; **pf**, faceta proximal para o astrágalo; **sc**, sulcus calcaneal; **st**, faceta sustentacular. Figuras sem escala.

4.4.3. Considerações sobre a organização muscular

Nos Eucynodontia, devido às mudanças posturais, a musculatura pélvica sofreu modificações em relação aos terápsidos mais basais.

M. glutei. Nos “pelicossauros”, a retração era impulsionada principalmente pelo *M. caudi-femoralis*, que era auxiliado também pela parte posterior do *M. obturador externus* (homólogo do *M. pubo-ischio-femoralis externus* em tetrápodes não-mamíferos). Este é o mesmo padrão dos primeiros amniotas e répteis (Romer, 1922; Gatesy, 1995). Em “pelicossauros” e outros sinápidos basais, o *M. glutei* (homólogo do *M. ilio-femoralis* em tetrápodes não-mamíferos) se originou na superfície lateral das partes posterior e média da lâmina ilíaca (Fig. 28A), como visto em escamados atuais e urodelos (Romer, 1922; Walthall e Ashley-Ross, 2006). Essas áreas eram as mais apropriadas para a função de abdução e rotação do fêmur em torno do seu longo eixo durante a locomoção abduzida (Kemp, 1980b).

Nos cinodontes não-mamaliaformes, a parte pré-acetabular do ílio tornou-se cada vez mais extensa, evidenciando o desenvolvimento da porção anterior do *M. glutei* (Fig. 28B). Com um fêmur aduzido, o trocânter maior era posicionado posterolateralmente em relação à cabeça e, provavelmente, servia como zona de inserção para o *M. glutei*, como nos mamíferos (Kemp, 1980b; Fisher et al., 2008, 2010). As fibras posteriores do *M. glutei* mantiveram a função abduzora, mas as fibras mais anteriores passaram dorsal e posteriormente ao centro de rotação da articulação do quadril para se inserir no trocânter maior, permitindo que a musculatura glútea retraísse o membro posterior (Sullivan et al., 2013) (Fig. 29). Nos Traversodontidae e Probainognathia (e.g., *Luangwa*, *Prozostrodon*, *Oligokyphus*), a extensão anterior da parte pré-acetabular sugere uma maior amplitude de retração, deslocando a diáfise do fêmur mais posteriormente em comparação com cinodontes mais basais (Kemp, 1980b). Em contraste, a parte posterior do *M. glutei* foi reduzida, com a diminuição da parte pós-acetabular (Fig. 28C). De fato, movimentos de abdução do fêmur e de sua rotação sobre seu próprio eixo desapareceram nos eucinodontes (Kemp, 1980b, 1982).

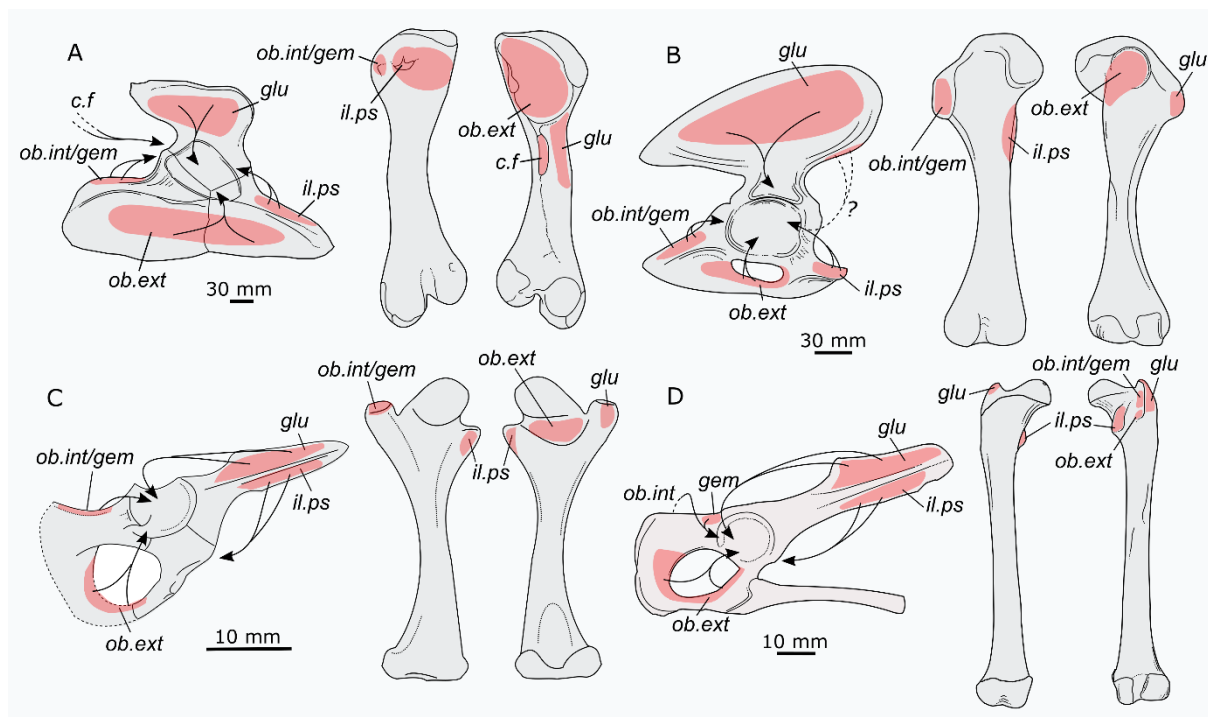


Figura 28. Origem e inserção dos músculos principais da cintura pélvica nos sinápsidos. **A**, pélvis e fêmur direitos do "pelicossauro" *Dimetrodon*; **B**, pélvis e fêmur direitos de *Cynognathus*; **C**, pélvis e fêmur direitos de *Oligokyphus*; **D**, pélvis e fêmur direitos do Theria *Didelphis*; **Abreviações:** *c.f.*, origem e inserção do *M. caudifemoralis*; *glu*, origem e inserção do *M. glutei* (= *M. iliofemoralis*); *il.ps*, origem do *M. iliacus* and inserção do *M. iliopsoas* (= *M. pubo-ischio-femoralis internus*); *ob.ext*, origem e inserção do *M. obturator externus* (= *M. pubo-ischio-femoralis externus*); *ob.int/gem*, origem e inserção do *M. obturator internus* e *M. gemelli* (= *M. ischio-trochantericus*).

M. iliopsoas. Nos "pelicossauros", o *M. iliacus* (homólogo do *M. pubo-ischio-femoralis internus* em tetrápodes não-mamíferos) originava-se na porção anterodorsal da placa puboisquial, como visto também em amniotas basais e monotremos (Romer, 1922; Gambaryan et al., 2002; Walthall e Ashley-Ross, 2006). O *M. iliopsoas* (fusão do *M. iliacus* e do *M. psoas major*) não podia se inserir no trocânter menor levando em consideração a posição posterior deste trocânter. Assim, a inserção do *M. iliopsoas* estava mais provavelmente localizada na face anterior do fêmur, como nos amniotas basais (Jenkins, 1971a; Kemp, 1982). A posição anterior da tuberosidade púbica e a posição posterior do trocânter menor são observadas em *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Diademodon* e *Cynognathus*, indicando que a maioria dos cinodontes basais tinha uma configuração muscular semelhante aos "pelicossauros" (Fig. 28A-B).

Em alguns Traversodontidae e Probainognathia não-mamaliaformes, o púbis é reduzido e projetado posteriormente, e como nenhuma parte do osso ultrapassa anteriormente o acetábulo, nenhum músculo protractor poderia ter ali a sua origem. Uma porção do protractor *M. pubo-ischio-femoralis internus* provavelmente tinha sua origem nos tecidos conjuntivos do corpo e nos processos transversos das vértebras da região lombar, como o *M. psoas major* nos mamíferos atuais (Fisher et al., 2008, 2010). Uma outra parte do *M. pubo-ischio-femoralis internus* tinha sua origem na superfície ventro-lateral do ílio e era o equivalente a *M. iliacus* nos mamíferos (Kemp, 1980b) (Fig. 28C-D). Nos Tritylodontidae, esta parte do *M. pubo-ischio-femoralis internus* era inserida na parte ventral da superfície lateral do ílio e era separada do *M. glutei* pela crista longitudinal da superfície lateral do ílio (Kühne, 1956; Sullivan et al., 2013). A migração dorsal do músculo protractor do fêmur, do púbis para o ílio, é explicada pela posição agora aduzida do fêmur, aproximando esse osso do quadril e, portanto, do ponto de origem e de inserção do *M. iliacus* que, então, se torna menos eficaz. Com uma origem dorsal, esse músculo podia eficazmente protrair a diáfise do fêmur em um plano quase-parassagital, enquanto uma posição ventral era mais eficaz para uma locomoção abduzida. Essa nova origem do *M. iliacus* apoia a ideia que a locomoção abduzida foi abandonada nos eucinodontes (Kemp, 1980b). Além disso, a posição medial do trocânter menor nos Probainognathia derivados permitia ao *M. iliopsoas* inserir-se sobre o ápice do trocânter. A ação do *M. iliopsoas* era então alinhada com o eixo mecânico do membro posterior e permitia uma protração em um plano mais próximo do plano parassagital (ver caixa páginas 76-79).

M. obturator externus. Nos cinodontes não-mamaliaformes, o ísquio é alargado e ali residia a origem do *M. obturator externus* (homólogo ao *M. pubo-ischio-femoralis externus*) como visto em répteis atuais e Theria (Romer, 1922; Otero et al., 2010). Em "pelicossauros" e cinodontes basais, este músculo adutor inseria-se na fossa trocantérica e no ápice do trocânter menor, altamente desenvolvido e posicionado próximo à fossa, no meio da superfície posterior do fêmur (Jenkins, 1971a; Kemp 1980a) (Fig. 28A-B). A nova posição do trocânter menor nos cinodontes mais derivados sugere que esse trocânter era ocupado pela inserção do *M. iliopsoas* e que o *M. obturator externus* era restrito à fossa trocantérica. (Fig. 28C) Com o fêmur orientado em um plano quase parassagital, a musculatura adutora desempenha um papel postural menos importante para elevar o corpo do solo. Juntos, o *M. glutei* e o *M. obturator externus* devem ter substituído completamente o papel retrator do *M. caudi-femoralis* (Kemp, 2005). A cauda, geralmente reduzida nos cinodontes, e a ausência de quarto trocânter (area de inserção desse músculo nos "pelicossauros") suporta a hipótese da diminuição do papel do *M. caudi-femoralis*

(Kemp, 1980b). Nos Tritylodontidae, o ísquio é relativamente menor do que nos outros cinodontes (Fig. 22), sugerindo uma importância reduzida do *M. obturator externus*. Como nos mamíferos, a maior parte da retração era realizada apenas pelo *M. glutei*, que se estendia sobre a porção anterior bem desenvolvida do ílio (Fisher et al., 2008, 2010; Sullivan et al., 2013). O membro posterior era, provavelmente, retraído em um plano próximo do plano parassagital, como nos Theria atuais.

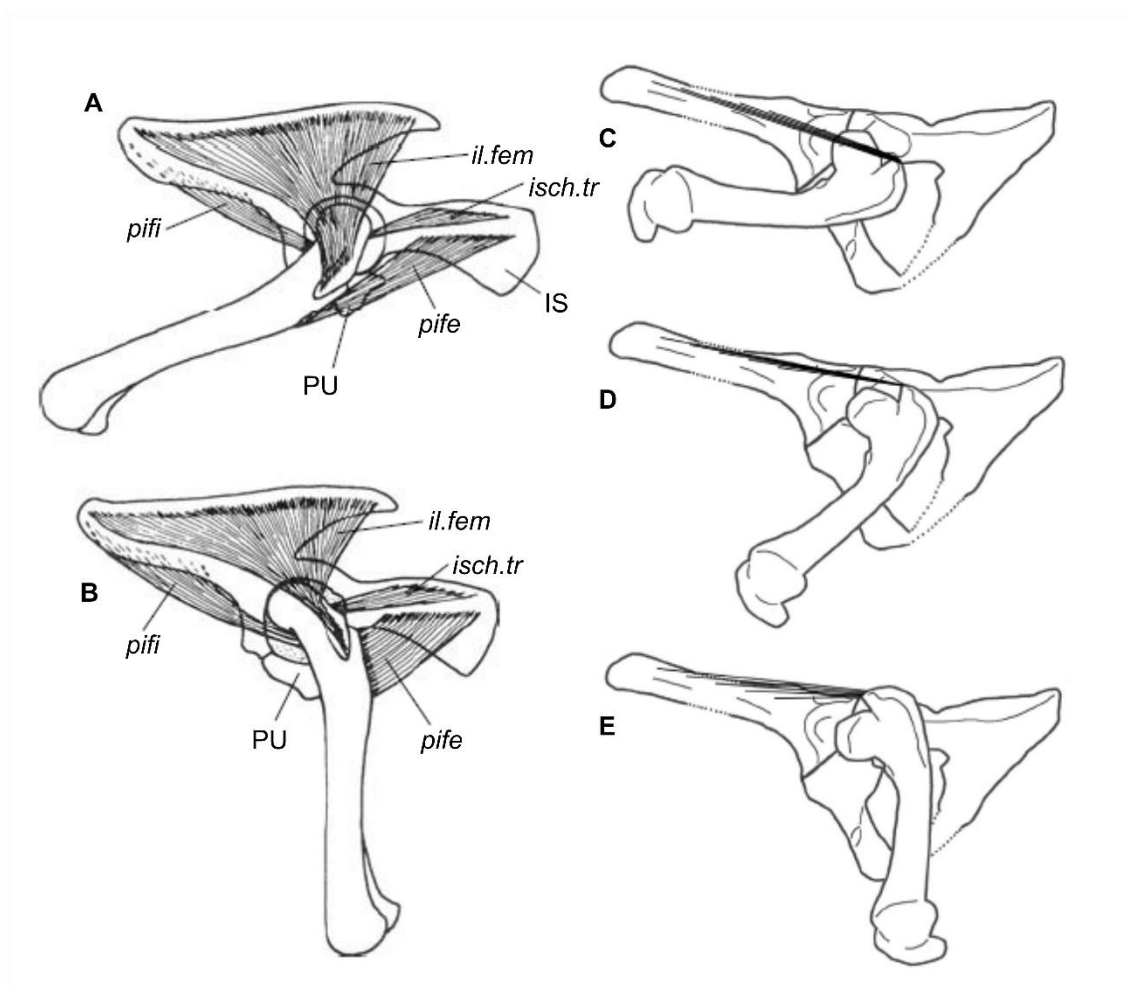


Figura 29. Reconstrução dos músculos principais na cintura pélvica dos Eucynodontia. **A**, pélvis e fêmur esquerdos mostrando a origem e inserção dos músculos principais do quadril, em vista lateral, quando o fêmur é protraído, baseado no Traversodontidae *Luangwa* (modificado de Kemp, 1982); **B**, idem a **A**, quando o fêmur é retraído; **C-E**, modelo hipotético de retração do fêmur, sob a ação do *M. ilio-femoralis*, baseado em um Tritylodontidae (Sullivan et al., 2013). **Abreviações:** *il.fem*, *M. ilio-femoralis*; **IS**, ísquio; *isch.tr*, *M. ischio-trochantericus*; *pife*, *M. pubo-ischio-femoralis externus*; *pifi*, *M. pubo-ischio-femoralis internus*; **PU**, púbis.

O trocânter ânteroventral dos sinápsidos

A homologia do trocânter interno dos répteis e do trocânter menor dos mamíferos foi alternadamente aceita ou rejeitada (Gregory e Camp, 1918; Romer, 1924; Howell, 1941). O trocânter interno dos répteis é posicionado na superfície ântero-ventral do fêmur (na orientação tipo reptiliano) e permite a inserção do adutor *M. pubo-ischio-femoralis externus* (Allen et al., 2014). O trocânter menor dos mamíferos é posicionado na superfície póstero-medial do fêmur (na orientação tipo mamaliano) e permite a inserção do protractor *M. iliopsoas* (Fisher et al., 2007, 2009). A posição dos dois trocânteres é análoga, com a superfície póstero-medial dos mamíferos sendo o equivalente morfológico da superfície ânteroventral dos répteis. No entanto, Howell (1941) postulou que o trocânter interno e o menor não são homólogos porque eles permitem a inserção de músculos não-homólogos. Assim, o interesse passou a ser o surgimento e o desenvolvimento evolutivo do trocânter menor.

A fossa trocântérica e o trocânter ânteroventral dos “pelicossauros” eram as zonas de inserção do *M. obturador externus* (*M. pubo-ischio-femoralis externus*), enquanto o *M. iliopsoas* (*M. pubo-ischio-femoralis internus*) inseria-se provavelmente sobre uma porção áspera localizada ânterodorsalmente na extremidade proximal do fêmur (Romer e Price, 1940) (Fig. 30). Este trocânter era, portanto, o homólogo ao trocânter interno dos répteis. O trocânter ânteroventral dos eucinodontes, tal como no Traversodontidae *Cricodon*, em *Prozostrodon* e nos Tritylodontidae *Bienotherium* e *Oligokyphus*, forma uma série morfológica convincente até os primeiros mamaliaformes (e.g., *Morganucodon*; Jenkins e Parrington, 1976; Sues, 1986). Ele provavelmente serviu para a inserção do *M. iliopsoas* e foi, portanto, homólogo ao trocânter menor dos mamíferos.

Parrington (1961) sugeriu que o trocânter interno dos “pelicossauros” teria migrado posteriormente e, depois, desaparecido gradualmente durante a evolução dos terápsidos basais. Segundo o autor, em Eutheriodontia (Therocephalia + Cynodontia), um novo trocânter seria formado na superfície ântero-dorsal do fêmur, na zona de inserção do *M. iliopsoas*. Este foi migrando ventralmente, ao longo da linhagem Probainognathia, até formar o trocânter menor dos mamíferos. Parrington apoiou-se sobre a morfologia do fêmur dos terocéfálios Whaitsidae e Scapolosauridae, que apresentam um trocânter pósteroventral posicionado sob o trocânter maior. Este seria o trocânter interno. Uma ligeira crista está presente na borda ânterodorsal da extremidade proximal do fêmur, a qual representaria o futuro trocânter menor dos mamíferos, que gradualmente migrou ventralmente para a antiga posição do trocânter interno. Esta migração hipotética da inserção do *M. iliopsoas* sugerida por Parrington (1961) ainda não foi

observada em nenhum terápido basal ou cinodonte não-mamaliaforme. Além disso, é possível que o trocânter interno identificado por Parrington seja apenas o prolongamento do trocânter maior, e que o trocânter interno real teria desaparecido nos terocefálios, como também se observa em anomodontes (Jenkins, 1971a).

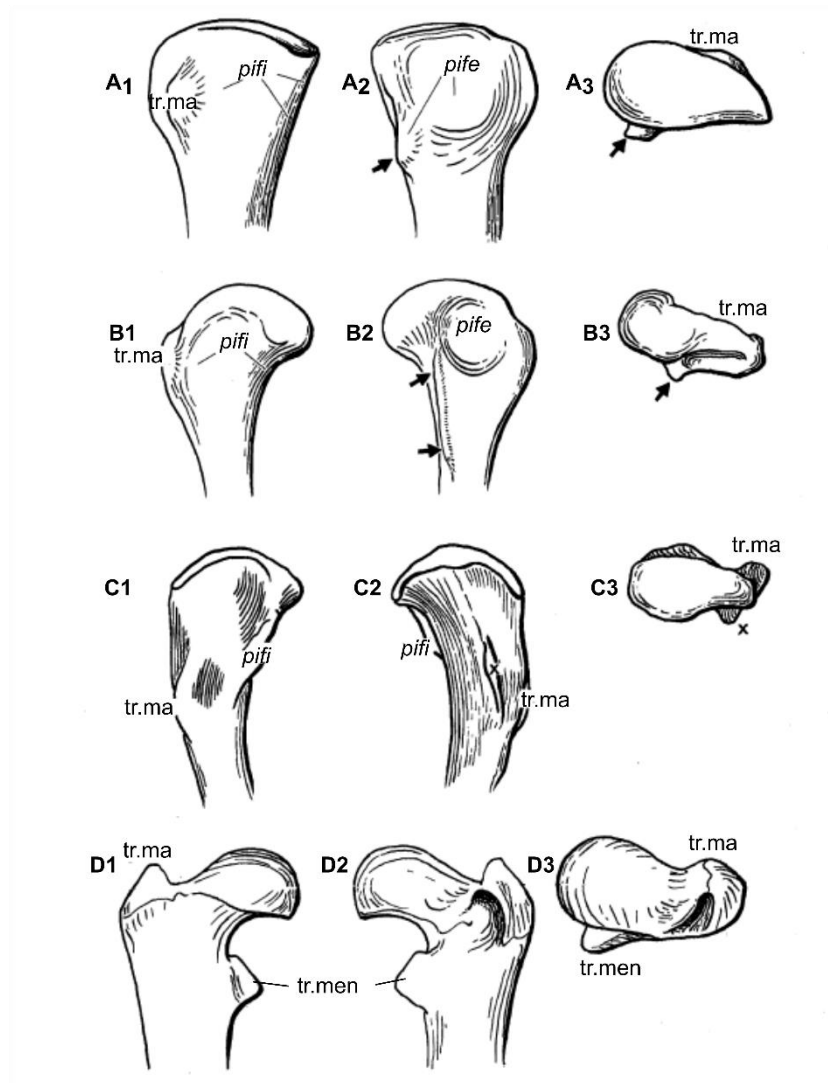


Figura 30. Extremidade proximal do fêmur. **A**, o “pelicossauro” *Dimetrodon*; **B**, o cinodonte *Cynognathus*; **C**, um terocefálio *Whitidae*; **D**, o marsupial *Didelphis* (modificado de Jenkins, 1971). A-D 1 = vista dorsal, A-D 2 = vista ventral, A-D 3 = vista proximal. As setas indicam o trocânter ântero-ventral, considerado como o trocânter interno (nos répteis) ou o trocânter menor (nos mamíferos). O “x”, em C2 e C3, indica a estrutura interpretada por Parrington (1961) como sendo o trocânter interno. **Abreviações:** *pife*, inserção pelo *M. obturador externus*/*M. pubo-ischio-femoralis externus*; *pifi*, inserção pelo *M. iliopsoas*/*M. pubo-ischio-femoralis internus*; **tr.ma**, trocânter maior; **tr.men**, trocânter menor. Figuras sem escala.

Jenkins (1971a) sugere uma hipótese alternativa. Segundo ele, um único trocânter ânteroventral sempre esteve presente nos sinápsidos e apenas as relações musculares mudaram durante a sua evolução. O *M. obturador externus* teria gradualmente abandonado a sua inserção no trocânter ânteroventral para limitar-se à fossa intertrocantérica. O *M. iliopsoas*, fixado na superfície ânterodorsal do fêmur nos “pelicossauros”, não estava posicionado muito longe do trocânter ânteroventral. A posição anterior (medial com a orientação tipo mamaliano) nos Eucynodontia derivados (Bonaparte e Barberena, 2001; Martinelli et al., 2005; Sues e Jenkins, 2006; Sullivan et al. 2013) pode ter favorecido a inserção deste músculo sobre o ápice do trocânter. Esta suposição não se baseia no desaparecimento, no aparecimento *de novo*, nem na migração dos dois trocânteres, que permanecem hipotéticos, uma vez que não foram observados nos sinápsidos fósseis por enquanto.

A redução da área de inserção do *M. obturador externus* está relacionada com a alteração do tipo de locomoção. Em posição abduzida, os músculos adutores têm um papel importante para elevar o corpo acima do chão, enquanto em posição aduzida, este papel postural é reduzido (Jenkins, 1971a). A migração do *M. iliopsoas* também está relacionada com uma alteração da postura. Se o fêmur é mantido na posição vertical, uma posição na borda dorsal conduz a uma rotação externa do fêmur. Posicionada no ápice do trocânter ânteroventral, a inserção é alinhada com o eixo mecânico e permite uma flexão do fêmur em relação ao plano parassagital, sem rotação (Fig. 31).

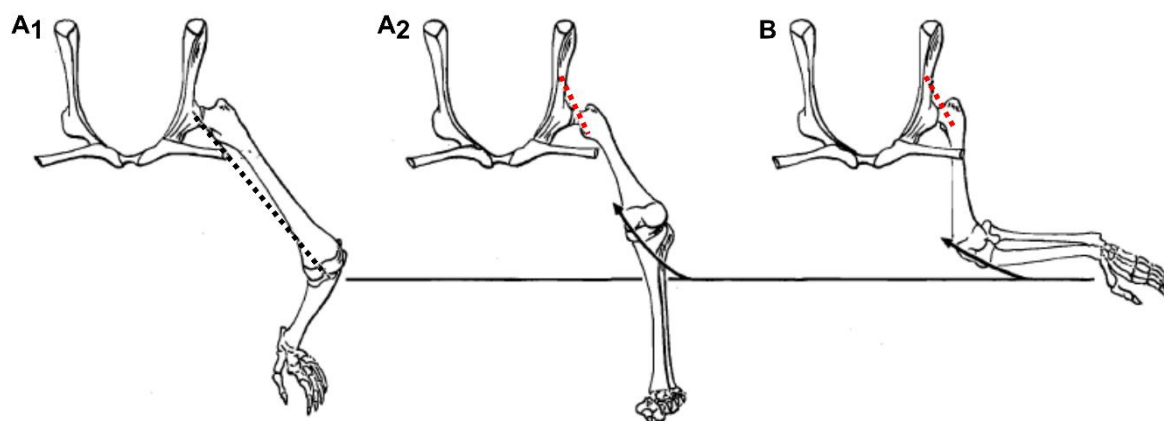


Figura 31. Cintura pélvica e membro posterior de um mamífero, em vista anterior, para demonstrar a ação do *M. iliopsoas* (homólogo ao *M. pubo-ischio-femoralis internus*) (Jenkins, 1971). A inserção deste músculo sobre ou perto do trocânter ântero-ventral permite uma protração do fêmur da posição A₁ à posição A₂.

Continuação da legenda da Figura 31. Se a inserção do *M. iliopsoas* ficasse no lado dorsal do fêmur, a flexão seria acompanhada de uma rotação no sentido anti-horário, provocando uma posição não-funcional, ilustrada em B. A linha horizontal fornece o plano de referência. A linha pontilhada vermelha indica a posição e inserção do *M. iliopsoas*; a linha pontilhada preta indica a posição do eixo mecânico do fêmur.

5. MODIFICAÇÕES EM MAMALIAFORMES

Na diversidade atual dos tetrápodes, o esqueleto pós-craniano dos mamíferos apresenta características únicas e bem distintas das dos outros tetrápodes, devido às suas atividades locomotoras diferenciadas. No entanto, a maioria dessas características surgiu progressivamente nos sinápsidos não-mamaliaformes, mesmo antes o aparecimento dos primeiros Mamaliaformes. Poucas mudanças importantes terão lugar nos Mamaliaformes basais, mas alguns arranjos menores são, no entanto, observados em *Morganucodontidae* (Jenkins e Parrington, 1976). No esqueleto axial, o intercentro e os arcos neurais do atlas são fundidos, como nos mamíferos atuais, e formam um atlas com a forma de anel, que podia girar em torno do processo odontoide do eixo, aumentando a amplitude de rotação do crânio sobre o eixo longitudinal (Kemp, 1969; Hu, 2006). As vértebras cervicais têm zigapófises orientadas horizontalmente, fornecendo uma maior amplitude dos movimentos laterais, nessa região da coluna (Jenkins, 1970a).

No mamaliaforme basal *Haldanodon*, o procoracoide foi completamente perdido, como nos Theria (Romer, 1922; Martin, 2005). Entretanto, esse osso ainda está presente em outros mamaliaformes (e.g., *Morganucodon*, *Sinoconodon*) e permaneceu nos monotremos (Howell, 1937a,b). A partir dos teriomorfos a articulação esterno-clavícula é móvel, permitindo mais movimentos entre o tronco e a escápula (Luo, 2015). A glenoide é voltada ventralmente, com um coracoide reduzido a um pequeno processo na parte anterior da glenoide. A origem do músculo *M. supraspinatus* migrou para a superfície lateral da escápula, na fossa supra-espinhal (Luo, 2015). Esta característica já estava ligeiramente visível no *Tritylodontidae* *Kayentatherium* (Sues e Jenkins, 2006). A espinha escapular (que pode ser originada da borda anterior da escápula ou da ossificação do septo intermuscular – ver página 44) separava o *M. supraspinatus* do *M. infraspinatus*; os dois músculos passaram a ter um papel postural, para estabilizar a articulação do ombro, contribuindo mais para a sustentação do corpo (Kemp, 2005; Fisher et al., 2007, 2009). Nos Theria mais derivados, a cabeça do úmero é hemisférica e projetada dorsalmente e posteriormente (Guignard et al., 2018). A crista deltopeitoral é menos proeminente e não estende tão distalmente como nos cinodontes não-mamaliaformes (Abdala, 1999). Os epicôndilos do úmero são menos desenvolvidos em *Morganucodon* comparados aos cinodontes não-mamaliaformes (Jenkins e Parrington, 1976). O processo olécrano da ulna é bem desenvolvido, permitindo o músculo extensor *M. triceps brachii* efetuar uma extensão mais poderosa; a flexão e a extensão do cotovelo eram os movimentos mais desenvolvidos na

locomoção aduzida. Esses movimentos são mantidos em um plano parasagittal pelo desenvolvimento de uma tróclea nos simetrodontes e nos Theria.

A cintura pélvica foi pouco modificada nos mamaliaformes em relação aos Tritylodontidae. O ílio tem uma região pré-acetabular desenvolvida, mas a região pós-acetabular desapareceu. Uma parte do púbis é projetada posteriormente e o ísquio é orientado horizontalmente e medialmente; púbis e ísquio formam juntos um amplo forame obturador. O acetábulo é circular e profundo, e no fêmur, a cabeça é hemisférica (em vez de ovoidal como nos Tritylodontidae) e medialmente orientada. A superposição do astrágalo e do calcâneo, já iniciada nos eucinodontes (e.g., *Scalenodon*; Jenkins, 1971a) é completa nos mamaliaformes. Perdendo o seu contato com o solo, o astrágalo forma uma unidade com o calcâneo, suportando o peso do corpo, o qual passou a ser transmitido quase exclusivamente pela tíbia. A articulação astrágalo-calcâneo permitiu somente a inversão e a eversão do pé (Isidro e Vazquez, 2006). Os movimentos de rotação ao longo do eixo transversal passaram, então, a ser efetuados pela articulação astrágalo-tíbia e pelos músculos extensores do pé, inseridos no *tuber calcis* bem desenvolvido do calcâneo (Jenkins, 1971a; Luo e Wible, 2005).

6. DISCUSSÃO SOBRE A EVOLUÇÃO DA POSTURA

A existência de espécies atuais adotando uma postura abduzida (por exemplo, os lagartos e monotremos) e outras adotando uma postura aduzida (a maioria dos Theria) sugere que ambas as posturas são eficazes e correspondem apenas a diferentes estratégias locomotoras. O surgimento gradual de uma postura aduzida na história evolutiva dos terápsidos basais, no entanto, significa que essa posição deve ter trazido certas vantagens em relação ao padrão original abduzido dos “pelicossauros”. No entanto, as vantagens e desvantagens funcionais dessa postura ainda são muito discutidas.

O abandono da ondulação lateral da coluna vertebral parece ter sido o passo inicial na evolução do esqueleto pós-craniano dos sinápsidos basais. Mantendo o corpo acima do chão e abandonando a ondulação lateral, a taxa de respiração, possivelmente, foi aumentada (Carrier, 1987). Com efeito, um diafragma localizado na parte posterior da caixa torácica seria menos eficaz se o corpo estivesse contra o chão. Além disso, a ondulação lateral provoca interferências maiores sobre a atividade respiratória, porque a contração unilateral da musculatura torácica interfere com a contração bilateral necessária para a respiração. Os músculos das costelas são contraídos alternadamente, causando o aumento da pressão arterial pulmonar de um pulmão, e a depressão do outro (Fig. 32). A respiração dos lagartos modernos, adotando a postura abduzida, é reduzida durante a sua atividade locomotora, o que apoia esta hipótese (Carrier, 1987). A limitação da ondulação lateral e a elevação do corpo acima do chão poderiam, portanto, ser benéficas nos “pelicossauros” para otimizar a respiração durante a corrida e possibilitar a manutenção de uma velocidade mais alta, durante mais tempo, antes que o oxigênio dos pulmões se esgotasse. Além disso, a ondulação dorso-ventral que foi certamente desenvolvida nos terápsidos não-mamaliaformes também teria possibilitado encher ou esvaziar os pulmões, aumentando e diminuindo o volume do tronco e, assim, aumentando também a pressão pulmonar. Embora não haja evidências diretas, alguns autores sugerem que o diafragma já estava presente nos cinodontes não-mamaliaformes (Brink, 1955). Nestes, na região torácica posterior e na região lombar da coluna, o tamanho dos centros vertebrais é maior, e as costelas tornam-se mais curtas e horizontais e são suturadas firmemente às vértebras. Estes caracteres são também observados nos mamíferos atuais e podem indicar a presença de um diafragma nos cinodontes, cuja função seria já de inflar e desinflar os pulmões e de isolar a respiração das interferências decorrentes da atividade locomotora (Brink, 1955; Carrier, 1987). No entanto, a diferenciação das costelas dorsais anteriores e posteriores é também observada em alguns

repteis atuais (e.g., crocodilianos) sem ser relacionada com o desenvolvimento de um diafragma (Jenkins, 1971a).

Kemp (1982, 2005) sugere que a postura aduzida pode aumentar a manobrabilidade. Nesta postura, a musculatura principal migra acima do membro, enquanto os pés esquerdos e direitos tornam-se mais próximos, porque os membros estão posicionados sob o corpo. No entanto, quanto mais os pontos de apoio estão próximos da projeção vertical do centro de gravidade, mais a estabilidade diminui. Por conseguinte, esta nova configuração reduz a estabilidade do animal, mas provavelmente aumenta a capacidade de manobra e agilidade. Os Theria não-corredores não têm uma velocidade máxima superior do que os lagartos (com um peso equivalente), com postura abduzida (Bakker, 1974). Entretanto, a maioria dos mamíferos parece realmente ser capaz de mudar de velocidade e de direção com mais habilidade em comparação com os répteis de postura abduzida (Kemp, 2005). Portanto, a postura aduzida poderia dar uma vantagem para capturar presas, evitar predadores ou percorrer superfícies irregulares.

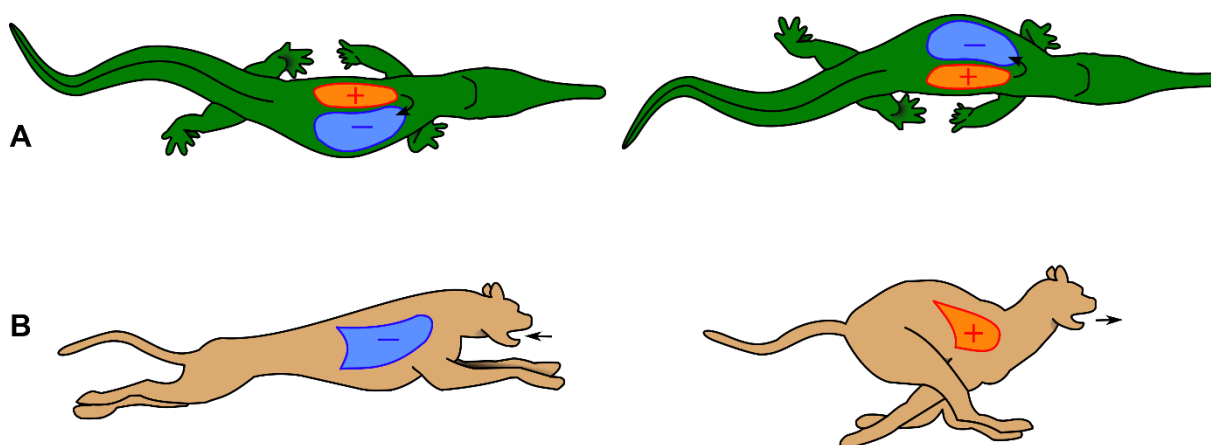


Figura 32. Interação entre a atividade locomotora e a ventilação (baseado em Carrier, 1987). **A**, réptil com uma ondulação lateral da coluna vertebral, onde o ar é impelido de um pulmão para o outro; **B**, mamífero com uma ondulação dorso-ventral da coluna vertebral, onde o ar é impelido dos dois pulmões durante a locomoção. Os sinais indicam uma pressão positiva (“+”) e negativa (“-“), quando o pulmão é inflado e desinflado, respectivamente.

7. ECOLOGIA DOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES

O esqueleto apendicular de *Procynosuchus* tem caracteres muito diferentes daquele dos terápsidos basais ou de outros cinodontes (Kemp, 1980a). A cavidade glenoide e o acetábulo são muito mais amplos e rasos do que nos outros terápsidos primitivos e os ossos dos membros são curtos e robustos. A mão é ampla e pouco ossificada, com metacarpos e falanges achatados, adaptações que são geralmente observadas em animais semi-aquáticos (Kemp, 1980a; Rybczynski et al., 2009). Esses caracteres não são visíveis no Procynosuchidae *Levachia*, indicando que esse gênero era provavelmente totalmente terrestre (Broom, 1948).

Complexos de escavação contendo *Galesaurus*, *Thrinaxodon* e *Langbergia* em afloramentos do Triássico Inferior-Médio da África do Sul sugerem que atividades fossoriais eram um comportamento comum nestes cinodontes não-mamaliaformes (Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003; Jasinowski e Abdala, 2017). Além disso, estruturas complexas de tocas de várias sequências continentais do Triássico Inferior ao Jurássico Inferior da América do Sul, África e Antártida foram principalmente associadas aos cinodontes não-mamaliaformes, interpretados como sendo os organismos produtores mais prováveis (Sidor et al., 2008; Colombi et al., 2012; Bordy et al., 2017; Fiorelli et al., 2018). A geometria transversal dos ossos dos membros anteriores e posteriores revelou uma parede óssea relativamente espessa em *Trirachodon* e suporta propostas anteriores de que este táxon era fossorial (Botha e Chinsamy, 2004). A presença de uma parede óssea espessada no fêmur do *Andescynodon* do Triássico Médio também foi interpretada como sugestiva de um estilo de vida fossorial, mesmo que esse táxon não tenha sido associado à estruturas de tocas (Chinsamy e Abdala, 2008). Martinelli et al. (2005) sugeriram um estilo de vida fossorial para o Tritheledontidae *Irajatherium hernandezii*, baseado na sua morfologia umeral (sulco bicipital mais profundo proximalmente, processos para o *M. teres major* bem desenvolvidos, tubérculo menor robusto), e Sues e Jenkins (2006) sugeriram um estilo de vida semelhante para o Tritylodontidae *Kayentatherium*, baseado na morfologia escapular e ulnar (presença de uma fossa pós-escapular, olécrano representando mais de 30% do comprimento da ulna).

Embora ainda existam poucos estudos morfo-funcionais ou biomecânicos sobre a ecologia dos cinodontes não-mamaliaformes, os estudos acima mencionados mostram que um comportamento fossorial foi recorrente em vários cinodontes não-mamaliaformes, tanto cinognátios quanto probainognátios.

8. ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE

Nesta seção são brevemente apresentados os conteúdos dos artigos desenvolvidos na Tese, ressaltando as principais conclusões obtidas e problemáticas em discussão. O texto completo destes artigos está disponível na Parte II da Tese.

No total foram submetidos três artigos, sendo um já publicado, um aceitado e o último em processo de revisão.

8.1. Apresentação dos artigos

ARTIGO 1 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. 2018. **Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts.** *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1511570.

Prozostrodon brasiliensis, do Triássico Superior do Brasil (ZA de *Hyperodapedon*, Sequência de Candelária), é considerado como um Probainognathia derivado e um táxon fundamental para o estabelecimento do clado Prozostrodontia, sendo o seu membro o mais basal. Bonaparte e Barberena (2001) apresentaram uma breve descrição da maior parte, mas não de todos, os elementos pós-cranianos disponíveis no único espécime conhecido (UFRGS-PV-0248-T). Nesse artigo, apresentamos uma nova descrição, detalhada, do esqueleto pós-craniano de *P. brasiliensis*, reavaliando os elementos já conhecidos e descrevendo material inédito pertencente ao holótipo UFRGS-PV-0248-T. O material inclui vértebras e costelas sacrais e pré-sacrais, possivelmente a primeira vértebra caudal, a interclavícula, o úmero direito quase completo, parte proximal do úmero esquerdo, o ilíio direito, os fêmures e o pé direito. Além desse material, encontram-se uma clavícula direita, dois ísquios, duas tíbias, e possivelmente a fíbula esquerda que não haviam sido descritos até o presente. Comparações foram feitas com outros cinodontes não-mamaliaformes, com mamaliaformes e com mamíferos.

A cintura peitoral e o úmero de *P. brasiliensis* apresentam uma combinação de características plesiomórficas e derivadas entre os cinodontes não-mamaliaformes. Por exemplo, as clavículas e a interclavícula robustas, a cabeça umeral achatada, a crista deltopeitoral longa, a extremidade distal do úmero expandida e a presença de forame ectepicondilar são características observadas em cinodontes não-mamaliaformes basais. Por

outro lado, as extensões laterais da interclavícula e a torção reduzida do eixo longo do úmero são características semelhantes à condição observada em membros mais derivados de Prozostrodontia (e.g., *Brasilodon*) e de Theria. A cintura pélvica e o fêmur de *P. brasiliensis* revelam características derivadas como uma porção pós-acetabular reduzida e uma porção pré-acetabular do íliaco projetada anterodorsalmente, um forame obturador grande e o trocanter menor medialmente projetado, semelhante aos Prozostrodontia derivados (e.g., Tritylodontidae, *Brasilodon*), mamaliaformes basais (e.g., *Morganucodon*) e Theria atuais. No entanto, *P. brasiliensis* também possui características semelhantes às de cinodontes não-mamaliaformes basais, como a cabeça femoral bulbosa, sem pescoço e confluenta com o trocanter maior.

A reconstrução muscular e as implicações funcionais do pós-crânio de *P. brasiliensis* também foram investigadas a fim de aprimorar o conhecimento sobre os avanços posturais e locomotores na evolução “pré-mamífero”. Embora a articulação escápulo-umeral não seja preservada, a presença de uma cintura peitoral robusta e rígida, a longa crista deltopeitoral e o amplo sulco bicipital de *P. brasiliensis* indicam uma importante musculatura adutora e, portanto, que o seu membro anterior era mantido em posição abduzida ou semiabduzida. No membro posterior, uma redução da região pós-acetabular do ílio, associada ao desenvolvimento pré-acetabular, o desenvolvimento do trocânter maior do fêmur, além da localização medial do trocânter menor, permitiram a reorganização dos músculos retratores e protratores, que passaram a deslocar o fêmur em um plano quase parassagital. Nos cinodontes, essa nova orientação muscular do quadril ocorreu durante a evolução dos Prozostrodontia, antes do aparecimento do clado Mammaliaformese se refere a uma postura ereta mais teriana e a uma locomoção parassagital para o membro posterior de *P. brasiliensis*.

ARTIGO 2 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. **Postcranial anatomy of *Riograndia guaibensis* (Cynodontia: Ictidosauria)**. *Geobios*, Submetido.

Nesse artigo, é apresentada uma descrição detalhada dos primeiros materiais pós-cranianos referentes a *Riograndia guaibensis*, um Prozostrodontia não-mamaliaforme do Triássico Superior do Brasil (ZA de *Riograndia*, Sequência da Candelária), intimamente relacionado com os Tritheledontidae. Apesar da posição filogenética relevante de *R. guaibensis* como um ictidosauro basal e alta abundância (muitos espécimes coletados) em sua respectiva zona de assembléia, seu esqueleto pós-craniano permanecia desconhecido. O espécime descrito neste artigo UFRGS-PV-833-T inclui crânio e mandíbula associados, com um úmero esquerdo

parcialmente incompleto, mas bem preservado. Materiais adicionais atribuídos a este táxon, são constituídos por um úmero esquerdo isolado incompleto (UFRGS-PV-800-T), uma escápula direita completa (UFRGS-PV-1379-T), e elementos axiais e apendiculares desarticulados em associação, com nove costelas pré-costais, ambos os úmeros, a escápula direita e fragmentos de clavícula, ísquio e fêmur (UFRGS-PV-1320-T).

A escápula e o úmero de *R. guaibensis* apresentam características plesiomórficas entre os cinodontes, como a ausência de fossa supra-espinhal, as bordas escapulares lateralmente projetadas, a cabeça umeral bulbosa, a crista deltopeitoral longa, a extremidade distal do úmero expandida e a presença de um forame ectepicondilar. Por outro lado, a orientação ventral da glenoide, a fossa infra-espinhal localizada anteriormente e o tubérculo menor do úmero distinto, são características semelhantes às observadas nos táxons mais derivados de Prozostrodontia (e.g., Tritylodontidae, *Brasilodon*). A torção umeral, o comprimento da crista deltopeitoral, o amplo sulco bicipital e o tubérculo menor bem desenvolvido, indicam que o membro anterior de *R. guaibensis* era mantido em uma posição abduzida ou semi-abduzida, com músculos adutores bem desenvolvidos para manter o corpo acima do chão.

O úmero de *R. guaibensis* é semelhante ao do triteledontídeo *Irajatherium hernandezii*. No entanto, o úmero de *R. guaibensis* tem um espessamento do ápice da crista deltopeitoral e apenas uma única tuberosidade para o *M. teres major*, em vez de duas para *Irajatherium hernandezii*. Tal semelhança entre os úmeros de *Riograndia* e *Irajatherium* está relacionada à sua proximidade filogenética e seus hábitos de vida similares. Martinelli et al., (2005) sugeriram um hábito fossorial para *Irajatherium* e este é, neste artigo, estendido a *R. guaibensis*. De fato, uma musculatura retratora maciça do ombro é sugerida pela fossa pós-escapular e pela proeminente tuberosidade do *M. teres major*, características que ocorrem principalmente em mamíferos fossoriais. O entepicôndilo medialmente expandido também é associado a músculos flexores de punho e de dígitos bem desenvolvidos, vistos em mamíferos atuais semifossoriais ou fossoriais, já que escavar implica uma poderosa apreensão da mão.

ARTIGO 3 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. **The postcranial anatomy of *Brasilodon quadrangularis* and the acquisition of mammaliaform traits among non-mammaliaform cynodonts.** *PloS ONE*, Submetido.

Análises cladísticas posicionaram *Brasilodon quadrangularis* do Triássico Superior do Brasil (ZA de *Riograndia*, Sequência de Candelária) como o táxon-irmão de

Mammaliaformes. Neste artigo seguimos a posição de Liu e Olsen (2010) e de Martinelli et al (2016) que é a de considerar *Brasilitherium riograndensis* como sinônimo de *Brasilodon quadrangularis*. Os dois táxons foram descritos por Bonaparte et al (2003). Bonaparte et al. (2012), mantendo a separação dos dois táxons, descreveu brevemente o esqueleto apendicular de *Brasilitherium*, resumindo somente uma parte dos elementos disponíveis na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE-UFRGS. Nesse artigo, é apresentada uma nova descrição detalhada do pós-cranio de *B. quadrangularis*, descrevendo novos materiais e espécimes, e adicionando informações sobre sua morfologia apendicular, para fornecer uma visão mais completa sobre a transição anatômica entre cinodontes não-mamaliaformes derivados e formas basais de mamíferos. O material é composto por vários espécimes (UFRGS-PV-0765-T, UFRGS-PV-0778-T, UFRGS-PV-0853-T, UFRGS-PV-0922-T, UFRGS-PV-1043-T, UFRGS-PV-1361-T), incluindo vértebras e costelas incompletas, escápula incompleta, úmeros completos, rádio esquerdo, ulnas, acetábulo esquerdo, fêmures completos, tíbia esquerda e alguns elementos do pé. Este material foi comparado ao de alguns cinodontes não-mamaliaformes, de mamaliaformes basais, e de linhagens de mamíferos mesozoicos e mamíferos atuais.

A significativa torção umeral, o tubérculo menor mais amplo que o tubérculo maior, a crista deltopeitoral longa e anteriormente expandida e o largo sulco bicipital, indicam que o membro anterior de *B. quadrangularis* era ainda mantido em uma posição abduzida ou semi-abduzida, com músculos adutores bem desenvolvidos para manter o corpo acima do chão. O côndilo ulnar bulboso (em vez de uma tróclea) e a fossa rasa do olécrano no úmero (associada a um bico de olécrano reduzido) mostram que o movimento da articulação do cotovelo não estava restrito ao plano parassagital. Por outro lado, o colo femoral curto e a forte projeção medial da cabeça femoral indicam que o fêmur era mantido em uma postura mais aduzida do que nos outros cinodontes não-mamaliaformes. A pélvis apresenta características observadas nos outros Prozostrodontia (e.g., a região pós-acetabular reduzida da lâmina ilíaca, o forame obturador amplo, nenhuma parte do púbis projetando-se anteriormente ao acetábulo, o trocânter menor medialmente projetado), indicando um papel postural menos importante da musculatura adutora, e novas origens e inserções dos músculos protratores e retratores do quadril, capazes de balançar o fêmur em um plano quase parassagital, como em Theria.

A maioria dos elementos pós-cranios de *B. quadrangularis* apresentam uma morfologia semelhante aos dos Theria. Características como ausência de forame ectepicondilar no úmero, processo de olécrano ossificado na ulna, cabeça femoral destacada na diáfise femoral, trocânter maior distinto, são condições observadas apenas em Tritylodontidae e Mamaliaformes

(incluindo mamíferos). Além disso, o tubérculo maior distinto e ossificado no úmero, o acetábulo perfeitamente circular, as cabeças umeral e femoral hemisféricas e a crista intertrocantérica proeminente revelam características derivadas e mamalianas, que não são presentes nos outros cinodontes não-mamaliaformes.

Embora os hábitos fossoriais ou semifossoriais pareçam ter sido comuns em Probainognathia não-mamaliaformes derivados (e.g., *Riograndia*, *Irajatherium* e *Kayentatherium*), a análise pós-cranial de *B. quadrangularis* mostra adaptações mais generalizadas, como uma extremidade umeral distal mais estreita e um processo olécrano mais curto, comparado com as espécies supramencionadas.

8.2. Considerações Finais

O estudo do esqueleto pós-cranial dos cinodontes probainognátios não-mamaliaformes da América do Sul é certamente essencial para compreender os passos anatômicos prévios à origem dos mamíferos. No Triássico do Brasil são conhecidos os táxons mais bem preservados, incluindo vários espécimes com elementos pós-craniais preservados. Mesmo que estudos comparativos e morfofuncionais tenham aumentado nos últimos anos, uma série de aspectos sobre este tema ainda necessita ser mais bem compreendida. Assim, trabalhos de campo visando o achado de novos materiais mais completos é condição *sine qua non*.

Os artigos apresentados nesta tese revelaram que a morfologia dos membros, mais particularmente, a dos membros posteriores já estava profundamente alterada nos Prozostrodontia em relação ao padrão dos sinápsidos e cinodontes mais basais. Neste clado derivado de Probainognathia, a postura do membro anterior era provavelmente ainda abduzida, mas a nova orientação da musculatura do quadril permitia ao membro posterior se manter em uma postura mais aduzida, com o fêmur se deslocando em um plano quase parassagital durante a locomoção. Além disso, o estudo desse material mostrou que estratégias ecológicas distintas foram desenvolvidas entre os Prozostrodontia não-mamaliaformes de pequeno tamanho da ZA de *Riograndia*, como hábito fossorial em *Riograndia* e *Irajatherium* e adaptações para um modo de vida mais generalista em *Brasilodon*.

9. REFERÊNCIAS

- Abdala, F., 1996. Los Chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodontia) Sudamericanos. Universidad Nacional de Tucumán, Tese de Doutorado, 381p.
- Abdala, F., 1999. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. *Revista Española de Paleontología* 14, 13–24.
- Abdala, F., 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationship of Eutheriodonts. *Palaeontology* 50, 591–618.
- Abdala, V., Diogo, R., 2010. Comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature of tetrapods with special attention to extant limbed amphibians and reptiles. *Journal of Anatomy* 217, 536–573.
- Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian–Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139, 529–545.
- Allen, V., Elsey, R.M., Jones, N., Wright, J., Hutchinson, J.R., 2010. Functional specialization and ontogenetic scaling of limb anatomy in *Alligator mississippiensis*. *Journal of Anatomy* 216, 423–445.
- Allen, V., Molnar, J., Parker, W., Pollard, A., Nolan, G., Hutchinson, J.R., 2014. Comparative architectural properties of limb muscles in Crocodylidae and Alligatoridae and their relevance to divergent use of asymmetrical gaits in extant Crocodylia. *Journal of Anatomy* 225, 569–582.
- Allin, E.F., Hopson, J.A., 1992. Evolution of the auditory system in Synapsida (‘mammal-like reptiles’ and primitive mammals) as seen in the fossil record. In D.B. Webster, R.R.

- Fay and A.N. Popper (eds) The evolutionary biology of hearing. Springer-Verlag: New York, pp. 587–614.
- Anderson, J.M., Cruickshank, A.R.I., 1978. The biostratigraphy of the Permian and the Triassic. Part 5. A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. *Palaeontologia Africana* 21, 15–44.
- Argot, C., 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247, 51–79.
- Argot, C., 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253, 76–108.
- Argot, C., 2004. Functional-adaptive analysis of the postcranial skeleton of a Laventan borhyaenoid, *Lycopsis longirostris* (Marsupialia, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 689–708.
- Bakker, R.T., 1974. Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics. In D. Gates and R. Schmerl (eds). *Perspectives in biophysical ecology*. Springer-Verlag: New York, pp. 365–399.
- Bertoni, R.S., 2014. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil. [Master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Blob, R., 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. *Paleobiology* 27, 14–38.
- Bonaparte, J.F., 1963. Descripción del esqueleto postcraniano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana* 6, 5–53.

- Bonaparte, J.F., 1966. Una nueva “fauna” Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4, 243–296.
- Bonaparte, J.F., 2013. Evolution of the Brasilodontidae (Cynodontia Eucynodontia). *Historical Biology* 25, 643–653.
- Bonaparte, J.F., Barberena, M.C., 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156, 59–80.
- Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.L., 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8, 25–46.
- Bonaparte, J.F., Soares, M.B., Martinelli, A.G., 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2, 5–30.
- Bordy, E., Sciscio, L., Abdala, F., Mcphee, B., Choiniere, J., 2017. First Lower Jurassic vertebrate burrow from southern Africa (upper Elliot Formation, Karoo Basin, South Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 468, 362–372.
- Botha, J., Abdala, F., Smith, R., 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149, 477–492.
- Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. *Acta Palaeontologica Polonica* 49.
- Boyer, D.M., Prasad, G.V., Krause, D.W., Godinot, M., Goswami, A., Verma, O., Flynn, J.J., 2010. New postcrania of *Deccanolestes* from the Late Cretaceous of India and their

- bearing on the evolutionary and biogeographic history of euarchontan mammals. *Naturwissenschaften* 97, 365–377.
- Brink, A.S., 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontologia Africana* 3, 3–39.
- Brink, A.S., 1956. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. *Palaeontologia Africana* 4, 77–96.
- Brink, A.S., Kitching, J.W., 1953. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge Collection. *South African Journal of Science* 49, 313–317.
- Broom, R., 1948. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo Beds of South Africa. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 61, 577–629.
- Butler, E., 2009. The postcranial skeleton of the Early Triassic non-mammalian cynodont *Galesaurus planiceps*: implications for biology and lifestyle.
- Carpenter, K., 2002. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana lethaea* 82, 59–75.
- Carrier, D.R., 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology* 13, 326–341.
- Chen, M., Luo, Z.X., 2012. Postcranial skeleton of the Cretaceous mammal *Akidolestes cifellii* and its locomotor adaptations. *Journal of Mammalian Evolution* 20, 159–189.
- Cheng, C.C., 1955. The development of the shoulder region of the opossum, *Didelphys virginiana*, with special reference to the musculature. *Journal of Morphology* 97, 415–471.
- Chester, S.G., Sargis, E.J., Szalay, F.S., Archibald, J.D., Averianov, A.O., 2010. Mammalian distal humeri from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica* 55, 199–211.

- Chinsamy, A., Abdala, F., 2008. Palaeobiological implications of the bone microstructure of South American traversodontids (Therapsida: Cynodontia). *South African Journal of Science* 104, 225–230.
- Colombi, C.E., Fernández, E., Currie, B.S., Alcober, O.A, Martínez, R., Correa, G., 2012. Large-diameter burrows of the Triassic Ischigualasto Basin, NW Argentina: paleoecological and paleoenvironmental implications. *PloS one* 7, e50662.
- Crompton, A.W., 1954. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the Zoological Society of London* 125, 617–669.
- Cott, H., 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *The transactions of the Zoological Society of London*. 29, 211–356.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J., 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *The transactions of the Zoological Society of London* B270, 1747–1751.
- DeBey, L.B., Wilson, G.P., 2017. Mammalian distal humerus fossils from eastern Montana, USA with implications for the Cretaceous-Paleogene mass extinction and the adaptive radiation of placentals. *Palaeontologia Electronica* 20, 1–93.
- Diogo, R., Abdala, V., Aziz, M.A., Lonergan, N., Wood, B.A., 2009. From fish to modern humans—comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy* 214, 694–716.
- Edwards, L.F., 1937. Morphology of the forelimb of the mole (*Scalops aquaticus*, L.) in relation to its fossorial habits. *The Ohio Journal of Science* 37, 20–41.
- Ellsworth, A., 1974. Reassessment of muscle homologies and nomenclature in conservative amniotes: the echidna, *Tachyglossus*; the opossum *Didelphis*; and the tuatara *Sphenodon*. R. E. Krieger Pub. Co.

- Evans, H.E., 1993. Miller's Anatomy of the Dog, third edition. Saunders, W.B., Philadelphia, Pennsylvania, 1113 pp.
- Fedak, T.J., Sues, H.D., Olsen, P.E., 2015. First record of the tritylodontid cynodont *Oligokyphus* and cynodont postcranial bones from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 52, 244–249.
- Fiorelli, L.E., Rocher, S., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Ezpeleta, M. 2018. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 496, 85–102.
- Fisher, R.E., Scott, K.M., Naples, V.L., 2007. Forelimb Myology of the Pygmy Hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *The Anatomical Record* 290, 673–693.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Elrod, C., Hicks, M., 2008. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy* 213, 607–628.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Barton, M., Holmgren, G., Tang, S.Y., 2009. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy* 215, 611–635.
- Fisher, R.E., Scott, K.M., Adrian, B., 2010. Hind limb myology of the common hippopotamus, *Hippopotamus amphibius* (Artiodactyla: Hippopotamidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158, 661–682.
- Flores, D.A., 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 320, 1–81.
- Fourie, S., 1962. Notes on a new tritylodontid from the Cave Sandstone of South Africa. *Nature Lond* 198, 201.
- Fourie, S., 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley.

- Fourie, H., Rubidge, B.S., 2009. The postcranial skeleton of the basal therocephalian *Glanosuchus macrops* (Scylacosauridae) and comparison of morphological and phylogenetic trends amongst the Theriodontia. *Palaeontologia Africana* 44, 27–39.
- Gaetano, L.C., Abdala, F., Govender, R., 2017. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaeus* from southern Africa. *Ameghiniana* 54, 1–35.
- Gaetano, L.C., Mocke, H. Abdala, F., 2018. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). *Journal of Vertebrate Paleontology* DOI: 10.1080/02724634.2018.1451872.
- Gambaryan, P.P., Aristov, A.A., Dixon, J.M., Zubitsova, G.Y., 2002. Peculiarities of the hind limb musculature in monotremes: an anatomical description and functional approach. *Russian Journal of Theriology* 1, 1–36.
- Gambaryan, P.P., Averianov, A.O., 2001. Femur of a morganucodontid mammal from the Middle Jurassic of Central Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 99–112.
- Gambaryan, P.P., Kielan-Jaworowska, Z., 1997. Sprawling versus parasagittal stance in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 42, 13–44.
- Gambaryan, P.P., Kuznetsov, A.N., Panyutina, A.A., Gerasimov, S.V., 2015. Shoulder girdle and forelimb myology of extant Monotremata. *Russian Journal of Theriology* 14, 1–56.
- Gatesy, S.M., 1995. Functional evolution of the hind limb and tail from basal theropods to birds. *Functional morphology in vertebrate paleontology* 219–234.
- Gow, C.E., 2001. A partial skeleton of the tritheledontid *Pachygenelus* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana* 37, 93–97.
- Gregory, W.K., Camp, C.L., 1918. *Studies in comparative myology and osteology* (No. 3). American Museum of Natural History.

- Groenewald, G.H., Welman, J., MacEachern, J.A., 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic Cynognathus zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo basin, South Africa. *Palaios* 16, 148–160.
- Guignard, M.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2018. Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1–18.
- Hildebrand, M., 1985. Digging in quadrupeds, p. 89–109. In Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hildebrand, M., 1995. *Analysis of Vertebrate Structure*. John Wiley and Sons. New York.
- Hopson, J.A., 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. In H.-P. Schultze and L. Trueb (eds) *The origin of higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Cornell University Press: Ithaca 635–693.
- Hopson, J.A., 1995. Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 615–639.
- Hopson, J.A., Kitching, J.W., 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156, 5–35.
- Horn, B.L.D., Melo T.M., Schultz C.L., Philipp R.P., Kloss R.P., Goldberg K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55, 123–132.
- Howell, A.B., 1937a. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part V. Monotremata. *The Quarterly Review of Biology* 12, 191–205.

- Howell, A.B., 1937b. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. *The Quarterly Review of Biology* 12, 440–463.
- Howell, A.B., 1941. The femoral trochanters. *Field Museum for Natural History, Zoological Series* 27, 279–291.
- Hu, Y., 2006. Postcranial morphology of *Repenomamus* (Eutriconodonta, Mammalia): implications for the higher-level phylogeny of mammals. Graduate Faculty in Biology, The City University of New York, Tese de Doutorado, 421 p.
- Hu, Y., Wang, Y., Luo, Z., Li, C., 1997. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature* 390, 137.
- Hurum, J.H., Kielan-Jaworowska, Z., 2008. Postcranial skeleton of a Cretaceous multituberculate mammal *Catopsbaatar*. *Acta Palaeontologica Polonica* 53, 545–566.
- Isidro, A., Vazquez, M.T., 2006. Phylogenetic and ontogenetic parallelisms on talo-calcaneal superposition. *The Foot* 16, 1–15.
- Jasinowski, S.C., Abdala, F., 2017. Aggregations and parental care in the Early Triassic basal cynodonts *Galesaurus planiceps* and *Thrinaxodon liorhinus*. *PeerJ* 5, e2875.
- Jenkins, F.A.Jr., 1970a. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora* 352, 1–28.
- Jenkins, F.A.Jr., 1970b. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. *Journal of Mammalogy* 51, 288–301.
- Jenkins, F.A.Jr., 1971a. The postcranial skeleton of African cynodonts. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 36, 1–216.
- Jenkins, F.A.Jr., 1971b. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology* 165, 303–315.

- Jenkins, F.A.Jr, Bramble, D.M., 1989. Structural and functional integration across the reptile-mammal boundary. In D.B. Wake and G. Roth (eds) *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates*. John Wiley & Sons: Chichester, pp. 133–146.
- Jenkins, F.A., Krause, D.W., 1983. Adaptations for climbing in North American multituberculates (Mammalia). *Science* 220, 712–715.
- Jenkins, F.A.Jr, Parrington, F.R., 1976. The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B273*, 387–431.
- Jenkins, F.A.Jr, Schaff, C.R., 1988. The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8, 1–24.
- Ji, Q., Luo, Z.X., Yuan, C.X., Tabrum, A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. *Science* 311, 1123–1127.
- Kammerer, C.F., 2016. A new taxon of cynodont from the Tropidostoma Assemblage Zone (upper Permian) of South Africa, and the early evolution of Cynodontia. *Papers in Palaeontology* 2, 387–397.
- Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranimoharimanana, L., Wyss, A.R., 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 445–462.
- Kardong, K.V., 1995. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution* (No. QL 805. K35 1995).
- Kemp, T.S., 1969. The atlas-axis complex of the mammal-like reptiles. *Journal of Zoology* 159, 223–248.

- Kemp, T.S., 1978. Stance and gait in the hindlimb of a therocephalian mammal-like reptile. *Journal of Zoology*, London. 186, 143–161.
- Kemp, T.S., 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 285, 73–122.
- Kemp, T.S., 1980a. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 288, 217–258.
- Kemp, T.S., 1980b. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology* 191, 193–239.
- Kemp, T.S., 1980c. Origin of the mammal-like reptiles. *Nature*. 283, 378–380.
- Kemp, T.S., 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. Academic Press: London.
- Kemp, T.S., 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press.
- Kielan-Jaworowska, Z., 1998. Humeral torsion in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 43, 131–134.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L., Luo, Z.-X., 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs: origins, evolution, and structure*. New York, Columbia University Press, 630p.
- Kielan-Jaworowska, Z., Hurum, J.H., 2006. Limb posture in early mammals: sprawling or parasagittal. *Acta Palaeontologica Polonica* 51, 393–406.
- Kühne, W.G., 1949. On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan. *Proceedings of the Zoological Society of London* 119, 345–350.
- Kühne, W.G., 1956. *The Liassic therapsid Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History). 149p.

- Lai, P.H., Biewener, A.A., Pierce, S.E., 2018. Three dimensional mobility and muscle attachments in the pectoral limb of the Triassic cynodont *Massetognathus pascuali* (Romer, 1967). *Journal of anatomy* 232, 383–406.
- Landry, S.O. Jr., 1958. The function of the entepicondylar foramen in mammals. *American Midland Naturalist* 100–112.
- Langer, M.C., Ramezani J., Da-Rosa Á.A., 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from - south Brazil. *Gondwana Research* 57, 133–140.
- Laurin, M., Reisz, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113, 165–223.
- Lewis, G.E., 1986. *Nearctylodon broomi*, the first Nearctic tritylodont. In N. Hotton III, P.D. MacLean, J.J. Roth, and E.C. Roth (eds) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press: Washington, DC. pp. 295–303.
- Lima, F.C., Leite, A.V., Santos, A.L.Q., Sabec-Pereira, D.K., Araújo, E.G., Pereira, K.F., 2016. Muscular anatomy of the pectoral and forelimb of *Caiman crocodilus crocodilus* (Linnaeus, 1758) (Crocodylia: Alligatoridae). *Ciência Animal Brasileira* 17, 285–295.
- Liu, J., Olsen, P., 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution* 17, 151–176.
- Liu, J., Powell, J., 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates* 1–19.
- Liu, J., Schneider, V.P., Olsen, P.E., 2017. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. *PeerJ* 5, e3521.
- Lucas, S.G., Hunt, A.P., 1994. The chronology and paleobiology of mammalian origins. In N.C. Fraser and H.-D. Sues (eds) *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press: Cambridge, pp. 335–351.

- Li, G., Luo, Z.X., 2006. A Cretaceous symmetrodont therian with some monotreme-like postcranial features. *Nature* 439, 195.
- Luo, Z.X., 2015. Origin of the mammalian shoulder. *Great Transformations: Major Events in the History of Vertebrate Life*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 167–187.
- Luo, Z.X., Crompton, A.W., 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from nonmammalian cynodonts to mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14, 341–374.
- Luo, Z.X., Wible, J.R., 2005. A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification. *Science* 308, 103–107.
- Maisch, M.W., Matzke, A.T., Sun, G., 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Zinjiang, NW china). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 649–656.
- Martinelli, A.G., Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Rubert, R., 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42, 191–208.
- Martin, T., 2005. Postcranial anatomy of *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Portugal and its bearing for mammalian evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145, 219–248.
- Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, Á.A, Langer, M.C., 2017. A new cynodont from the Santa Maria formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* 3, 401–423.

- Martinelli, A.G., Rougier, G.W., 2007. On *Chalimnia musteloides* Bonaparte (Cynodontia, Tritheledontidae) and the phylogeny of the Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 442–460.
- Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schwanke, C., 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. *PloS One* 11, e0162945.
- McElroy, E.J., Wilson, R., Biknevicius, A.R., Reilly, S.M., 2014. A comparative study of single-leg ground reaction forces in running lizards. *Journal of Experimental Biology* 217, 735–742.
- Meers, M.B., 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record* 274, 891–916.
- Oliveira T.V., Martinelli A.G. & Soares M.B. 2011. New material of *Irajatherium hernandesi* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*. **85**: 67–82.
- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., 2005. A possível ocorrência de rotação atlanto-axial em *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia: Traversodontidae). *In*: Congresso Latinoamericano De Paleontologia De Vertebrados, 2, 2005. Boletim de Resumos, Rio de Janeiro, Museu Nacional 194–196.
- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., 2016. Functional morphology and biomechanics of the cynodont *Trucidocynodon riograndensis* from the Triassic of Southern Brazil: Pectoral girdle and forelimb. *Acta Palaeontologica Polonica*. 61, 377–386.
- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon Riograndensis* Abdala *et al.* (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista brasileira de paleontologia* 10, 79–94.

- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2009. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 113–122.
- Oliveira, T.V., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2010. *Trycidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382, 1–71.
- Otero, A., Gallina, P.A., Herrera, Y., 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal* 20, 173–184.
- Palmer, D., 1999. *The Marshall illustrated encyclopedia of dinosaurs and prehistoric animals*. London: Marshall Editions 229.
- Parrington, F.R., 1934. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. *Annals and Magazine of Natural History* 10, 38–67.
- Parrington, F.R., 1939. XXI.—On the Digital Formulæ of Theriodont Reptiles. *Journal of Natural History* 3, 209–214.
- Parrington, F.R., 1961. The evolution of the mammalian femur. *Proceedings of the Zoological Society of London* 137, 285–298.
- Parsons, F.G., 1898. The muscles of mammals, with special relation to human myology: a course of lectures delivered at the Royal College of Surgeons of England. *Journal of anatomy and physiology* 32, 721.
- Reichel, M., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2009. A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 52, 229–250.
- Reisz, R.R., 1972. Pelycosaurian reptiles from the Middle Pennsylvanian of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 144, 27–62.

- Reisz, R.R., 1986. Pelycosauria. Handbook of paleoherpetology, Part 17A. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.
- Regnault, S., Pierce, S.E., 2018. Pectoral girdle and forelimb musculoskeletal function in the echidna (*Tachyglossus aculeatus*): insights into mammalian locomotor evolution. Royal Society Open Science 5, 181400.
- Romer, A.S., 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History 48, 517–606.
- Romer, A.S., 1924. Pectoral limb musculature and shoulder girdle structure in fish and tetrapods. The Anatomical Record 27, 119–143.
- Romer, A.S., 1945. Vertebrate Paleontology, Univ. Chicago Press, Chicago, 687 pp.
- Romer, A.S., 1956. Osteology of the reptiles. Chicago, The University of Chicago Press, 770p.
- Romer, A.S., 1969. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. Museum of Comparative Zoology.
- Romer, A.S., Lewis, A.D., 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. Breviora 407, 1–26.
- Romer, A.S., Price, L.W., 1940. Review of the Pelycosauria. Special Papers - Geological Society of America 28, 1–538.
- Rose, K.D., 1999. Burrowing adaptations in vertebrates. p.220–226. In: Singer, R. (ed.). Encyclopedia of Paleontology. 2 vol. Chicago, Fitzroy Dearborn Publishers, 1435p.
- Rougier, G.W., Qiang, J., Novacek, M.J., 2003. A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China. Acta Geologica Sinica-English Edition 77, 7–14.

- Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A., Benton, M.J., 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proceedings of the Zoological Society of London, Series B* 280, 20131865.
- Rybczynski, N., Dawson, M.R., Tedford, R.H., 2009. A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature* 458, 1021–1024.
- Sánchez-Villagra, M.R., Maier, W., 2002. Ontogenetic data and the evolutionary origin of the mammalian scapula. *Naturwissenschaften* 89, 459–461.
- Sereno, P.C., McKenna, M.C., 1995. Cretaceous multituberculate skeleton and the early evolution of the mammalian shoulder girdle. *Nature* 377, 144.
- Sidor, C.A., 2001. Simplification as a trend in synapsid cranial evolution. *Evolution* 55, 1419–1442.
- Sidor, C.A., Miller, M.F., Isbell, J.L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 277–284.
- Sidor, C.A., Smith, R.M., 2004. A new galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the lower Triassic of South Africa. *Palaeontology* 47, 535–556.
- Soares, M.B., Schultz, C.L., Horn, B.L., 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83, 329–354.
- Soares, M.B., Martinelli, A.G., Oliveira, T.V., 2014. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86, 1673–1691.
- Sues, H.-D., 1986. Locomotion and body form in early therapsids (Dinocephalia, Gorgonopsia, and Therocephalia). *In*: N. Hotton III, P.D. MacLean, J.J. Roth, and E.C.

- Roth (eds) The ecology and biology of mammal-like reptiles. Smithsonian Institution Press: Washington 61–70.
- Sues, H.-D., Hopson, J.A., 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1202–1220.
- Sues, H.-D., Jenkins, F.A., 2006. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. *In: Carrano, Matthew T., Gaudin, T.J., Blob, R.W., Wible, J.R., Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles: The University of Chicago Press*, p. 114–152.
- Sullivan, C., Liu, J., Roberts, E.M., Huang, T.D., Yang, C., Zhong, S., 2013. Pelvic morphology of a tritylodontid (Synapsida: Eucynodontia) from the Lower Jurassic of China, and some functional and phylogenetic implications. *Comptes Rendus Palevol* 12, 505–518.
- Sun, A., Cui, G., Li, Y., Wu, X., 1985. [A verified list of Lufeng Saurischian Fauna.]. *Vertebrata Palasiatica* 22, 1–12. [Chinese]
- Szalay, F.S., Sargis, E.J., 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23, 139–302.
- Tatarinov, L.P., Matchenko, E.N., 1999. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. *Paleontological Journal* 33, 422–428.
- Taylor, M.E., 1974. The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143, 307–335.

- Taylor, G.K., Thomas, A.L.R., 2014. *Evolutionary Biomechanics. Selection, phylogeny, and constraint.* Oxford University Press.
- Van den Heever, J.A., 1994. The cranial anatomy of the early Theriocephalia (Amniota: Therapsida). *Ann. Univ. Stellenbosch.* 1, 1–59.
- Walker, W.F.Jr., 1987. *Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective.* Saunders College Publishing 781.
- Walthall, J.C., Ashley Ross, M.A., 2006. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa*. *The Anatomical Record* 288, 46–57.
- Whidden, H.P., 2000. Comparative myology of moles and the phylogeny of the Talpidae (Mammalia, Lipotyphla). *American Museum Novitates* 1–53.
- Whittle, M., 2002. *Gait analysis: an introduction.* Butterworth-Heinemann Medical.
- Young, C.C., 1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of London* 117, 537–597.

Figura da página de rosto de Jorge Blanco

PARTE II

Artigos

Artigos publicados e submetidos para periódicos com corpo editorial, desenvolvido durante o período do doutoramento, diretamente relacionados ao tema da Tese

ARTIGO 1 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. 2018. **Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts.** *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1511570.

Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and
implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts

MORGAN L. GUIGNARD,*¹ AGUSTIN G. MARTINELLI,^{2,3} and MARINA B. SOARES^{1,2}

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento
Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

²Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande
do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

³CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino
Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina

RH: GUIGNARD ET AL.—REVISION OF *PROZOSTRODON BRASILIENSIS*

*Corresponding author

ABSTRACT—Postcranial anatomical studies on non-mammaliaform cynodonts are essential to understand the postural and locomotor advances in mammalian evolution and provide information about the transition from the sprawling posture of basal synapsids to a more erect posture. Nevertheless, the number of functional analyses about this group remains understudied because few postcranial material was discovered and the articular surfaces of bones are rarely preserved. Here, we present a detailed description of the postcranial skeleton of *Prozostrodon brasiliensis* (Probainognathia, Prozostrodontia), a non-mammaliaform cynodont from the Late Triassic of Brazil (*Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence), closely related to Mammaliaformes. The study adds new information on postcranial morphology and functional implications are also investigated. *Prozostrodon brasiliensis* had a semi-sprawling forelimb and a more therian-like erect hindlimb. These results confirm that the evolution of an erect posture and a new muscular orientation of the hindlimb occurred within Cynodontia before the appearance of the clade Mammaliaformes.

INTRODUCTION

Non-mammaliaform cynodonts are considered a crucial therapsid group as their remains document the anatomical steps that led to the mammalian pattern. First recorded from the early part of the late Permian of South Africa (Botha et al., 2007; Kammerer, 2016), cynodonts survived the end-Permian crisis and underwent a broad radiation during the Triassic with the clade Eucynodontia (Abdala, 2007; Ruta et al., 2013). Recent cladistic analyses support a major dichotomy of Eucynodontia into mainly, although not exclusively, herbivorous/omnivorous cynognathians (with its basalmost form being a carnivoran taxon) and the mainly faunivorous probainognathians (Hopson and Kitching, 2001; Ruta et al., 2013; Martinelli et al., 2017b), in which the crown group Mammalia is included (Rowe, 1988;

Kielan-Jaworowska et al., 2004). Non-mammaliaform probainognathians include several morphologically disparate clades such as Ecteniniidae, Chiniquodontidae, Probainognathidae, Tritheledontidae, Tritylodontidae, Brasilodontidae in addition to several species unassigned to family such as *Prozostrodon brasiliensis*, *Botucaraitherium belarminoi* and *Alemoatherium huebneri* (Fig. 1). *Prozostrodon brasiliensis*, from the Late Triassic of Brazil, is considered a derived probainognathian and a key taxon to the foundation of the clade Prozostrodontia (*sensu* Liu and Olsen, 2010), being its basalmost member (Ruta et al., 2013; Soares et al., 2014; Martinelli et al., 2016, 2017b).

In spite of the relevant phylogenetic position of *P. brasiliensis*, several aspects of its anatomy remain unclear. The holotype was originally described as *Thrinaxodon brasiliensis* by Barberena et al. (1987) based on the apparent similarity of its “triconodont” postcanine teeth (Fig. 2) with those of the African epicynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley 1894. Subsequently, the specimen was restudied and placed in the new genus *Prozostrodon* by Bonaparte and Barberena (2001). These authors summarized most, but not all, of the available elements of the only known specimen at that moment. After those contributions, several cranial and dental features of *P. brasiliensis* were addressed by other authors (e.g., Martinelli et al., 2005, 2016, 2017a, b; Liu and Olsen, 2010; Soares et al., 2014). More recently, Pacheco et al. (2017) reported the second known specimen of this taxon, based on an isolated lower jaw.

Here, we present a new detailed postcranial description of this basal prozostrodontian, reassessing the already known postcranial elements and describing new material of the holotype specimen. Moreover, functional implications of the postcranium are also investigated to improve our knowledge of postural and locomotor advances in pre-mammalian evolution.

MATERIALS AND METHODS

The postcranial description of *P. brasiliensis* is based on a single specimen, holotype UFRGS-PV-0248-T, housed at the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Brazil. The specimen includes the skull, jaws and an incomplete and disarticulated axial and appendicular skeleton. Most postcranial elements are well preserved, in spite of lack of the epiphysis in the long bones.

The postcranial elements of *P. brasiliensis* were directly compared to other non-mammaliaform cynodonts: *Aleodon cromptoni* (UFRGS-PV-0146-T); *Trucidocynodon riograndensis* (UFRGS-PV-1051-T); *Irajatherium hernandezii* (UFRGS-PV-599-T, UFRGS-PV-1068-T); *Brasilodon quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T); *Therioherpeton cargini* (MVP-05.22.04); *Cricodon metabolus* (UMZC T905); *Cynognathus crateronotus* (NHMUK-R2571); *Cynognathus* sp. (NHMUK-R3772a); *Diademodon* sp. (NHMUK-R2803, R3581, UMZC T433, T436, T447, T448, T449, T455, T456, T489-502, T503, T971, T1017); *Galesaurus planiceps* (UMZC T823); *Galesaurus* sp. (UMZC T820-821); *Luangwa drysdalli* (OUMNH-TSK121); *Oligokyphus* sp. (NHMUK-R7386-7491); *Scalenodon angustifrons* (UMZC T925, T972); *Scalenodon* sp. (NHMUK-R36802, R9391, UMZC T974); *Thrinaxodon liorhinus* (NHMUK-R15957, UMZC T1101). For comparative purposes, we also considered extant monotremes, marsupials and placentals, such as *Ornithorhynchus anatinus* (MNHN 1906-484), *Tachyglossus aculeatus* (MNHN 1903-537, 1903-538), *Caluromys philander* (MNHN 1999-1061), *Didelphis marsupialis* (MNHN 1978-538), *Marmosa demerarae* (MNHN 1998-1832), and *Canis lupus familiaris* (UFRGS-PV-14-Z).

Comparisons with other non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Procynosuchus*, *Menadon*) and early mammaliaforms (e.g., *Eozostrodon*, *Megazostrodon*) were also made on

the basis of detailed descriptions in the literature (e.g., Jenkins and Parrington, 1976; Kemp, 1980a; Gambaryan and Averianov, 2001; Kammerer et al., 2008).

Further preparation of the holotype was done, using needles and pneumatic hammer (PaleoTools Micro-Jack 2.0, 5.0). The postcranial measurements were taken directly on the specimen with a digital caliper to the nearest 0.1 mm. Angle measurements were made with the software Inkscape, based on photographs.

Some structures (fossae, crests) present on the appendicular skeleton of *P. brasiliensis* permit the determination of the approximate position or development of muscles. The origin and insertion of main muscles were estimated using homology models including non-mammaliaform therapsids (Romer, 1922; Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b) and studies dealing with osteology and myology of living amphibians (Mivart, 1869; Davison, 1895; Walthall and Ashley-Ross, 2006), squamates (Holmes, 1977; Jenkins and Goslow, 1983; Zaaf et al., 1999), crocodylians (Romer, 1956; Otero et al., 2010; Meers, 2003; Lima et al., 2016), monotremes (Howell, 1937a; Walter, 1988; Gambaryan et al., 2002, 2015), metatherians (Howell, 1937b; Jenkins and Weijs, 1979; Stein, 1981; Argot, 2002), and eutherians (McEvoy, 1982; Thorington et al., 1997; Fisher et al., 2007, 2008, 2009, 2010).

“Mammalian” rather than “reptilian” terminology is used to designate bone structures and muscles, but the “reptilian” homologue of each structure and muscle is given the first time the structure/muscle is mentioned. Muscle nomenclature and homology between mammals and reptiles are mainly based on the work of Ellsworth (1974), Diogo et al. (2009), and Abdala and Diogo (2010).

Institutional Abbreviations—**CAPPA/UFSM**, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Brazil; **MVP**, Museu de Patronato Alves Ramos, Santa Maria, Brazil; **MNHN**, Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, France; **NHMUK**, Natural History Museum, London, United Kingdom;

OUMNH, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, United Kingdom;
UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **UMZC**,
 University Museum of Zoology, Cambridge, United Kingdom.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

CYNODONTIA Owen, 1861

PROBAINOGNATHIA Hopson, 1990

PROZOSTRODONTIA Liu and Olsen, 2010

PROZOSTRODON Bonaparte and Barberena, 2001

PROZOSTRODON BRASILIENSIS Barberena, Bonaparte and Teixeira, 1987

Holotype—UFRGS-PV-0248-T, anterior portion of skull with dentition and without zygomatic arches, complete right and partial left dentary with dentition (Fig. 2), 17 vertebral centra, four dorsal neural arches, three sacral vertebrae, fragments of ribs, right clavicle, interclavicle, partial right and left humeri, right ilium, both ischia, both femora, both tibiae, partial left fibula, and partial left foot (Fig. 3, 4, 5, 6).

Referred Material—CAPPA/UFSM 0123, right lower jaw with partial dentition (Pacheco et al., 2017).

Emended Diagnosis—Probainognathian cynodont with the following association of features (autapomorphies marked with an asterisk*): four upper incisors, increasing in size posteriorly; four lower incisors slightly spatulate, decreasing in size posteriorly, with the 1/3 apical portion of the crown posteriorly inclined; lower canine with finely serrated distal margin; middle and posterior upper postcanine teeth with low crown, without distinctive cingula, with four mesiodistally aligned cusps (A-D), being $A > C \geq B > D^*$; posteriormost upper postcanine with distolabial accessory cusp; anterior lower postcanine teeth with

conspicuous cusp a, and small cusps b, c, and usually d*; posterior lower postcanine teeth of “triconodont” type with cusps a>c>b>d, with continuous lingual cingulum bearing up to nine small discrete cusps*; length of the lower tooth row more than half the length of the dentary; lacrimal with large dorsal exposure; pronounced posterodorsal process of the premaxilla between the septomaxilla and maxilla; frontal, palatine, and orbitosphenoid contact in the orbital wall; secondary bony palate extended posteriorly beyond the last upper postcanine tooth; ribs without expanded processes; Y-shaped interclavicle; weakly twisted humerus with a perpendicularly projected deltopectoral crest, reaching the midshaft; expanded distal end representing about 58% of the humeral length; presence of an ectepicondylar foramen; iliac blade with a reduced postacetabular portion and a well-developed anterodorsally projected preacetabular region; bulbous femoral head confluent with the greater trochanter and the shaft; short and medially projected lesser trochanter; and oval intertrochanteric fossa without marked trochanteric ridge (modified from Bonaparte and Barberena, 2001; Pacheco et al., 2017; personal study of UFRGS-PV-0248-T).

Locality and Horizon—The holotype UFRGS-PV-0248-T was found about 200 m northwest of the Cerriquito Hill, in a road cut of the Highway BR-287, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil (Fig. 1). The presence of the rhychosaur *Hyperodapedon* allowed its inclusion within the *Hyperodapedon* AZ of the Candelária Sequence (Horn et al., 2014), Santa Maria Supersequence (Zerfass et al., 2003). The *Hyperodapedon* AZ is biostratigraphically correlated to the lower section of the Ischigualasto Formation, western Argentina (e.g., Langer et al., 2007), dated as Late Carnian (e.g., Martínez et al., 2011, 2013).

DESCRIPTION AND COMPARISON

Axial Skeleton

The presacral vertebrae and ribs of *P. brasiliensis* were briefly described and figured by Bonaparte and Barberena (2001). Here, additional material of the holotype specimen, such as sacral vertebrae and the possibly first caudal vertebra is described.

Vertebrae—Neither atlas nor axis are preserved. In addition to 17 isolated centra of presacral vertebrae, four isolated neural arches are also preserved without their respective centra. Additionally, four sacral and the first caudal vertebrae are articulated but isolated from the rest of the vertebral column.

All the centra are approximately circular in cross section and are deeply amphicoelous as in most non-mammaliaform cynodonts (e.g., Jenkins, 1970, Abdala, 1999; Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2009, 2010; Reichel et al., 2009). However, the centra of some tritylodontids such as *Tritylodon* and *Bienotheroides* are anteriorly and posteriorly flat (platycoelous) as in the early mammaliaform *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976; Gaetano et al., 2017). There is no evidence of intercentra in *P. brasiliensis*. The lack of intercentra was described for most cynodonts but cervical intercentra are retained in *Galesaurus* (Parrington, 1934), *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a), *Cynognathus* (Jenkins, 1971a), *Diademodon* (Gaetano et al., 2018), and *Menadon* (Kammerer et al., 2008).

In cynodonts, the limit between cervical and dorsal vertebral series is marked by an abrupt change in zygapophyseal orientation, which is inclined (35°-55° to the sagittal plane) in cervical vertebrae to become nearly vertical in anterior thoracic vertebrae (Jenkins, 1971a). This structure is not preserved in the vertebral elements of *P. brasiliensis*, so this distinction cannot be made. However, two centra could be considered as cervical because they are anteroposteriorly short, dorsoventrally low and transversely wide (length/width ratio is 0.58 and 0.59) with an oval shape in anterior view. This morphology is seen in the cervical vertebrae of *Therioherpeton*, *Bienotheroides*, and *Tritylodon* (Sun et al., 1985; Maisch et al., 2004; Gaetano et al., 2017). Two facets are located dorsally for the neural arches but the latter

are not preserved. The neural canal is large and represents approximately 50% of the width of the centrum. Two parapophyseal facets lie ventrolaterally on the anterior edge of the centrum. The cervical centra of *P. brasiliensis* lack parapophyseal facets at their posterior edge, implying that the cervical ribs did not articulate intervertebrally. This condition is also observed in tritylodontids (Gaetano et al., 2017). By contrast, cervical centra of basal cynodonts (e.g., *Galesaurus*, *Thrinaxodon* and *Cynognathus*) have dorsally positioned parapophyseal facets both anteriorly and posteriorly (Jenkins, 1971a; Butler, 2009).

The remaining centra are longer anteroposteriorly with a higher length to width ratio (from 0.74 to 1.04) and a circular shape in anterior view (Fig. 3A-C). We refer to them as dorsal vertebrae given the incompleteness of the material and the uncertainty concerning the thoracic-lumbar transition in the taxon. Their neural arch is narrower than that in cervical vertebrae and never exceeds 40% of the width of the centrum. The parapophyseal facets of the dorsal vertebrae are displaced dorsally compared to the cervical vertebrae, lying on dorsolaterally on the anterior edge of the centrum.

On four preserved neural arches, no accessory zygapophyseal articulations (anapophyses) are present (Fig. 3D-E). Anapophyses occur in all basal epicynodonts (e.g., *Galesaurus*, *Thrinaxodon*) and several cynognathians (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Cricodon*, *Andescynodon*, *Luangwa*, *Protuberum*; Liu and Powell, 2009; Reichel et al., 2009). They are not observed in the axial skeleton of *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), several traversodontids (e.g., *Menadon*, *Massetognathus*, *Exaeretodon*; Jenkins, 1970; Oliveira et al., 2007; Kammerer et al., 2008) and probainognathians (Bonaparte and Barberena, 2001; Sues and Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2009).

Two different morphologies are found in the neural arches. Three neural arches have a long neural spine inclined posteriorly about 30-35°, with parallel anterior and posterior borders. Their prezygapophyses are not visible but the postzygapophyses are inclined about

45° from the parasagittal plane and narrowly spaced, about 1.9 mm apart. In non-mammaliaform cynodonts, this inclination is usually found in cervical vertebrae, posterior thoracic or lumbar vertebrae (Jenkins, 1971a; Abdala, 1999). The neural canals have a width of about 4 mm. Transverse processes are eroded.

One other arch has a different morphology with more inclined neural spine (40-45°) and appearing shorter, although the top of the spine is eroded. The prezygapophyses are spaced 4.6 mm, with nearly vertical orientation. Its postzygapophyses are spaced 2.0 mm and nearly horizontal (about 70°). This neural arch is considered one of first lumbar vertebra, as zygapophyses of the lumbar series appear to be nearly horizontal in most cynodonts (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970; Kemp, 1980a).

The four preserved sacral vertebrae are articulated with their respective ribs, except for the first and the last one which are articulated with only one rib. They are associated with the two ischia and a possible first caudal vertebra. As the connection with the lumbar series is not preserved, *P. brasiliensis* had possibly more sacral vertebrae. Indeed, it was suggested that *Andescynodon* and *Aleodon* have four sacral vertebrae (Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2009), while *Thrinaxodon* has five (Jenkins, 1971a), *Massetognathus* has six (Jenkins, 1970), and *Exaeretodon* has seven (Bonaparte, 1963).

The prezygapophyses and postzygapophyses of sacral vertebrae are located at the same level and firmly connected to each other. The prezygapophyses are widely spaced (4.5 mm) as well as the facets of the postzygapophyses, which are spaced 3.5 mm. Although the articular surfaces of the pre- and postzygapophyses in the articulated vertebrae are difficult to observe, the zygapophyses seem nearly vertical and inclined only about 10° to the parasagittal plane. The neural spines are eroded. The transverse processes are very short and stout. The centra of the sacral vertebrae cannot be described more precisely as they are overlapped by the two ischia.

A last vertebra is connected posteriorly to the fourth sacral vertebra. As there is no rib associated to this vertebra, it is difficult to refer it to the sacral or caudal series. Its morphology is similar to sacral vertebrae, except for the space between their prezygapophyses which is wider (5.0 mm); also, their orientation is more inclined (about 30° to the parasagittal plane). These differences suggest this vertebra is the first caudal vertebra. The poor preservation of this element does not permit the description of the postzygapophyses or the posterior part of the centrum.

Ribs—Nine presacral ribs are present but they are isolated, incomplete and damaged. Neither proximal nor distal ends are preserved and no remarkable features can be described considering their poor preservation. They are long and slightly curved. None of the ribs show expanded costal plates, structures that are found in basal epicynodonts (e.g., *Galesaurus* and *Thrinaxodon*; Jenkins, 1971a) and most cynognathians (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Andescynodon*, *Menadon*, *Protuberum*, *Pascualgnathus*, and *Scalenodon*; Jenkins, 1971a; Kammerer et al., 2008; Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2009; Reichel et al., 2009). Costal plates were probably common in all basal epicynodonts and were secondarily lost in derived traversodontids (e.g., *Exaeretodon*; Oliveira et al., 2007) and all the probainognathians (e.g., Hopson and Kitching, 2001). Short and stout sacral ribs are associated to the sacral vertebrae. Their distal end bears broad facets, connected to each other, forming a unique articular surface for the ilium.

Pectoral Girdle and Forelimb

The pectoral girdle preserves a right clavicle and an interclavicle. One little fragment of scapula is also preserved but no remarkable features can be described considering its poor preservation. The forelimb includes both humeri. All these elements were briefly described by Bonaparte and Barberena (2001).

Clavicle—Only the right clavicle is preserved. It is fragmented but almost complete, only lacking the lateral extremity. The clavicle is robust and curved (Fig. 4B), similar to most non-mammaliaform cynodonts. The medial long axis constitutes two-thirds of the clavicle. It is a slender shaft that extends proximally into a spatulate plate for the articulation with the interclavicle. The lateral third of the clavicle is a fairly robust rod projected posterodorsally.

The main difference with other non-mammaliaform cynodonts is the angle between the long axis of the lateral third and the medial two-thirds which is almost perpendicular in *P. brasiliensis* (about 95°). The lateral third is projected more laterally in other non-mammaliaform cynodonts, with an angle of about 130°-150° in *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), *Galesaurus*, *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a), *Cynognathus* (Jenkins, 1971a), *Diademodon*, *Massetognathus* (Jenkins, 1970), *Andescynodon* (Liu and Powell, 2009), *Boreogomphodon* (Liu et al., 2017), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Probainognathus* (Romer and Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Pachygenelus* (Gow, 2001), *Oligokyphus* and in the mammaliaform *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). The angular clavicle of *P. brasiliensis* is a condition also observed in the ecteniniid *Trucidocynodon* and the tritylodontid *Kayentatherium* (Sues and Jenkins, 2006).

The medial end has several striations on the dorsal surface, which extend parallel to the longitudinal axis of the bone. These striations indicate the attachments of connective or ligamentous tissues, connecting the clavicle to the interclavicle. A flange is present on the ventral aspect of the lateral third. Distally, this flange should form the concavity for the acromion process of the scapula although this feature is not seen considering the damaged lateral extremity.

Interclavicle—The interclavicle is retained in *P. brasiliensis*, as in other non-mammaliaform cynodonts. The right extension and the ventral surface of the interclavicle are damaged and the posterior edge of the bone is missing. The interclavicle is a flat bone, bowed

ventrally from front to back. It has a Y-shape, composed of a posterior ramus and two well-developed clavicular processes for the attachment of the clavicles (Fig. 4A). The two processes are flat, anterolaterally projected and placed at an angle about 105° .

This morphology contrasts with the plesiomorphic pattern found in basal epicynodonts (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*; Jenkins, 1971a; Butler, 2009), and some gomphodonts (e.g., *Diademodon*, *Boreogomphodon*, *Massetognathus*; Jenkins, 1970; Liu et al., 2017). These taxa lack the lateral extension and the two clavicles articulate directly on shallow concavities located on the ventral surface of the proximal end of the plate. *Probainognathus* (Romer and Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963) and *Trucidocynodon* have an intermediate morphology with short lateral extensions. The lateral extensions are present in tritylodontids (Sun et al., 1985; Sues and Jenkins, 2006), early mammaliaforms and monotremes (Jenkins and Parrington 1976; Luo, 2015). However, in *Bienotheroides*, *Sinoconodon*, *Eozostrodon*, *Tachyglossus* and *Ornithorhynchus*, extensions are longer and narrower than in *P. brasiliensis* and the interclavicle has a T-shape with the two extensions projected laterally and spaced by an angle about 180° (Luo, 2015). *Kayentatherium* is the only taxon with anterolaterally projected extensions, giving a Y-shape to the interclavicle, similar to that of *P. brasiliensis*.

The posterior ramus of the interclavicle is an elongate plate in *P. brasiliensis*. This is the most common condition in non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*, *Diademodon*, *Massetognathus*, *Chiniquodon*; Jenkins, 1970, 1971a; Romer and Lewis, 1973; Butler, 2009; Gaetano et al., 2018) and as seen in the mammaliaform *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). In *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010) and *Kayentatherium* (Sues and Jenkins, 2006), the posterior ramus is wide transversally and short anteroposteriorly. Striations are present on the dorsal surface of the posterior ramus for muscle attachment.

Humerus—The right humerus lacks almost completely the humeral head, the most medial region of the proximal end, and the proximal and distal epiphysis. The left humerus is only represented by the proximal mid-shaft with a partial part of the caput humeri. In both bones, the greater and lesser tuberosities are eroded. The bone is described with the shaft held vertically, with a mammalian orientation.

The shaft of the humerus is stout (Fig. 4C-H). It is almost straight as in *Trucidocynodon*, *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Oligokyphus*, *Brasilodon*, *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and living mammals as *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus* and *Didelphis*. The shaft is curved dorsally in most non-mammaliaform cynodonts (Jenkins, 1970; Kemp, 1980a; Sues and Jenkins, 2006; Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2011; Bertoni, 2014; Fedak et al., 2015). The shaft differs from most non-mammaliaform cynodonts and monotremes by weak torsion, because the transversal axis of the proximal end lies almost in the same plane of the distal end in proximal view (Table 1). This feature is not an effect of distortion as the right humerus is three-dimensionally preserved. It can also be observed in *Luangwa*, *Scalenodon* and *Brasilodon*, as well as generalized therians (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997). The humerus of other non-mammaliaform cynodonts has a more twisted shaft.

Although incomplete, the humeral head of the left humerus appears flat as in most non-mammaliaform cynodonts. It was probably extended by a cartilaginous extremity. *Brasilodon* and *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) differ from other non-mammaliaform cynodonts with a sub-spherical humeral head. The head is facing posterolaterally as in other non-mammaliaform cynodonts (e.g., Jenkins, 1971a; Romer and Lewis, 1973; Sues and Hopson, 2010; Bonaparte et al., 2012; Bertoni, 2014; Fedak et al., 2015). On the posterior surface, a conspicuous ridge runs distally from the humeral head to become confluent with the ectepicondylar crest at the distal end of the bone. On this posterior

ridge, near the humeral head, a prominent osseous process is facing laterally. This process indicates the area of insertion of the *M. teres minor*.

The deltopectoral crest is a rectangular flange extending for approximately half the length of the humerus, a common feature in non-mammaliaform cynodonts (Table 2). The flange is projected perpendicularly to the transversal axis formed by the head and the lesser tubercle (Fig. 4D). This angle is perpendicular also in *Platycraniellus*, *Massetognathus*, *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Trucidocynodon*, *Irajatherium*, *Oligokyphus* and the monotreme *Tachyglossus*. *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Exaeretodon*, *Probainognathus*, and *Chiniquodon* have an angle exceeding 120°, with a crest projected anterolaterally (Table 2). The crest is thicker along connection with the shaft. As in most non-mammaliaform cynodonts, the crest is greatly expanded anteriorly in *P. brasiliensis* compared to generalized mammals. The teres crest is eroded. It originates distal to the lesser tuberosity and extends as far distally as the deltopectoral crest. The two crests and the shaft enclose a concave area, the bicipital or intertubercular groove, on the anterior surface of the humerus. The groove is broad and shallow. It is well-marked proximally but becomes indistinct by the mid-length of the shaft.

Distally, the deltopectoral crest connects with a robust ridge which runs mediodistally to the bridge of the entepicondylar foramen. The entepicondyle protrudes medially and represents one third of the distal end. It reaches distally the same level of the ulnar condyle. The ectepicondylar crest is well-developed and extends proximal to the ectepicondyle, along the distal half of the humeral diaphysis. In distal view, the entepicondyle is thicker anteroposteriorly than the ectepicondyle resulting in an asymmetrical distal end of the humerus. This difference of thickness is observed in small non-mammaliaform cynodonts as *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a) and *Kayentatherium* (Sues and Jenkins, 2006). In contrast, the

ectepicondyle is thicker in larger cynodonts to transfer the weight on the radius, whereas the weight is not such a critical factor in smaller forms (Jenkins, 1971a).

The entepicondylar foramen is oval and large. It is enclosed by a stout flange of the bone and prolonged by a groove which continues to the distal end. This groove separates the prominent entepicondyle and the distal articular facet. As in most non-mammaliaform cynodonts, there is an ectepicondylar foramen near the ectepicondylar crest, opening distally. It is smaller than the entepicondylar foramen and enclosed by a thin flange. This ectepicondylar foramen is lacking in tritylodontids (Young, 1947; Kühne, 1956; Sun et al., 1985; Maisch et al., 2004; Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017), *Probainognathus* (Abdala, 1999), *Trucidocynodon*, *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012), and *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). According to Abdala (1999), it is also lacking in *Cynognathus* but an ectepicondylar foramen can be observed in the well-preserved sample NHM-R3772a. The lack of an ectepicondylar foramen is a synapomorphy of most derived non-mammaliaform cynodonts (Hopson and Kitching, 2001).

The distal extremity is transversally two times wider than the proximal extremity. The width across the two epicondyles represents about 58% of the estimated total proximodistal length of the bone (Table 3). An expanded distal end is a common feature in non-mammaliaform cynodonts and monotremes, contrasting with the narrow distal end seen in *Eozostrodon* and generalized living therians.

The distal articular surface is damaged and incomplete, represented by a bulbous condyle facing anteriorly. Bonaparte and Barberena (2001) considered this structure to be the capitulum, but the medial position of the condyle implies that it is the ulnar condyle and that the capitulum is not preserved in this specimen. A bulbous ulnar condyle is present in all non-mammaliaform cynodonts (Kemp, 1980a, b; Abdala, 1999; Oliveira et al., 2010; Sues and Hopson, 2010; Bonaparte et al., 2012; Fedak et al., 2015) as well as the mammaliaforms

Eozostrodon and *Megazostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). This feature contrasts with the concave trochlea observed in extant eutherians (Fisher et al., 2007, 2009). A shallow olecranon fossa is present posteriorly. Well-marked striations are present in the dorsal aspects of the two condyles and slight striations are also present on the ventral surface of the stout flange enclosing the entepicondylar foramen.

Pelvic Girdle and Hindlimb

The pelvis is known from the right ilium and both ischia, all displaced from their original position. Only few fragments of the pubis are partially preserved and no remarkable features can be described for this bone. The hindlimb is known from the two femora and tibiae, a possible left fibula and right hindfoot. Only the ilium and the hindfoot were previously described by Bonaparte and Barberena (2001).

Ilium—The most anterior part of the iliac blade is broken off and the edge of the posterior margin is slightly damaged leaving the exact outline in doubt in these areas. The ilium of *P. brasiliensis* is formed by a thin and expanded blade separated from a base by a constricted neck (Fig. 5A). Although damaged, the edge of the posterior margin becomes very thin suggesting the ilium was not much more extended posteriorly. The postacetabular portion of the blade is reduced in *P. brasiliensis* corresponding to a small prominence, a derived condition that is also observed in tritylodontids (Sues and Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013; the specimen NHM-R7445), although the prominence is smaller in this clade. In *Therioherpeton* and the early mammaliaforms (e.g., *Eozostrodon*, *Erythrotherium*; Jenkins and Parrington, 1976), the postacetabular portion is completely absent. In *Procynosuchus* (Brink and Kitching, 1953), *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Luangwa*, *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon*, and *Aleodon* (Oliveira et al., 2009), the preacetabular portion of the ilium is longer than the postacetabular region. The opposite occurs in

Cynognathus (Jenkins, 1971a) and *Andescynodon* (Liu and Powell, 2009). In *Galesaurus* (Parrington, 1934), *Pascualgnathus* (Bonaparte, 1966), *Massetognathus* (Jenkins, 1970), and *Probainognathus* (Romer and Lewis, 1973), the postacetabular and the preacetabular portions are equally developed in length.

As in *Galesaurus*, *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Therioherpeton* and tritylodontids (Maisch et al., 2004; Sues and Jenkins, 2006), the iliac blade of *P. brasiliensis* was projected anterodorsally from the acetabular region rather than anteriorly in life position. It is the typical condition in living mammals, also present in *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). The lateral surface of the blade is slightly concave but a ridge separates the blade in two fossae on the anteroposterior axis. The iliac blade of *P. brasiliensis* is dorsoventrally narrow with a straight and paralleled dorsal and ventral edge. This “rod-like” morphology is similar to that seen in several non-mammaliaform cynodonts such as *Therioherpeton*, *Luangwa*, tritylodontids (Maisch et al., 2004; Sues and Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013), the mammaliaform *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and living mammals. However, the iliac blade of *P. brasiliensis* remains wider dorsoventrally than in the mammaliaforms, *Therioherpeton* and tritylodontids. Other non-mammaliaform cynodonts have an ilium with a spatulate plate formed by a convex dorsal edge (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970, 1971a; Kemp, 1980a; Abdala, 1999; Butler, 2009; Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2009). The medial surface of the blade is damaged and no scars or other indications of sacral rib attachment can be observed.

Besides the facet for the acetabulum, the base of the ilium consists of the laterally directed supracetabular buttress, the posteriorly directed surface for the articulation with the ischium and the anteroventrally directed process for the articulation with the pubis. The iliac facet of the acetabulum is semi-circular and facing laterally and posteroventrally rather than

ventrally. The iliac facet of the acetabulum is facing mainly ventrally in basal cynodonts (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a; Butler, 2009) and *Trucidocynodon*.

The supracetabular buttress is projected laterally to the main plane of the pelvis. It is moderately developed and lies anterodorsally rather than dorsally to the acetabulum, a condition found in *Aleodon* (Oliveira et al., 2009), traversodontids (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970; Kammerer et al., 2008), and tritylodontids (Sullivan et al., 2013). By contrast, in basal cynodonts *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), *Galesaurus*, and *Cynognathus*, the iliac buttress has a dorsal position. In *Oligokyphus*, *Kayentatherium*, and *Eozostrodon*, there is no lateral projection of the superior margin on the acetabulum (Kühne, 1956; Jenkins and Parrington, 1976; Sues and Jenkins, 2006).

Ischium—Except for the partially damaged acetabular facet, the two ischia are greatly preserved. The ischium consists of one large and flat blade and a neck projected anteriorly (Fig. 5B). The head of the ischium is composed of one part of the acetabular surface as well as surfaces for the ilium and the pubis. The acetabular facet of the ischium appears to have an oval shape and is oriented anterolaterally. Dorsal to the acetabulum, there is a damaged facet for the articulation with the ilium, facing anterodorsally. Another facet is present medioventrally to the acetabular facet and is corresponding to the articulation with the pubis. This facet is rectangular and faces anteroventrally.

The thin ischial blade of *P. brasiliensis* is expanded transversally and is slightly concave medially. No ridge or groove is present on the surface of the blade. The posterior margin of the blade is slightly convex and is limited laterodorsally by the tuberosity of the ischium and the dorsal ramus, and medioventrally by a straight symphyseal edge. The high angle (about 130°) between the posterior edge and the symphysis line gives a triangular shape to the ischium of *P. brasiliensis*. The dorsal ramus and the posterior edge form an acute angle, about 65°. The morphology of the ischium of *P. brasiliensis* is similar to that seen in

Eozostrodon but in this latter, the ischium is L-shaped with a perpendicular angle between the posterior and dorsal edge (Jenkins and Parrington, 1976). The ischia of *P. brasiliensis* are slightly scattered in preservation suggesting the symphysis was not fused in life. The ischium forms a semi-circular margin for the obturator foramen.

Although no pubis is preserved and the exact size of the obturator foramen remains difficult to determine, the relatively long and narrow neck of the ischium and the curved margin for the obturator indicates an extended and oval foramen. In *Luangwa* (Kemp, 1980b), *Andescynodon* (Liu and Powell, 2009), *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Chiniquodon* (Romer, 1969; Romer and Lewis, 1973), *Therioherpeton*, *Trucidocynodon*, tritylodontids (Kühne, 1956; Sullivan et al., 2013), and *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976), the obturator is large, as seen in living mammals. The basal cynodonts like *Cynognathus* and *Diademodon* have a smaller foramen with the anteromedial margin of the ischium projected more medially, as in early therapsids (Jenkins, 1971a). Medially, the ischial plate becomes narrow and meets the posterior edge of the pubic plate, anteromedially to the obturator foramen.

Femur—The two femora are nearly complete but the distal epiphyses are missing. The proximal part of the right femur is damaged with a fractured and slightly displaced greater trochanter. The following description is based upon the better-preserved left femur and describes the femur with the shaft held vertically, with a mammalian orientation. The femur is 45.4 mm long (Fig. 5C-H).

The proximal part of the shaft is projected anteriorly in *P. brasiliensis*, which is a non-mammaliaform cynodont condition also observed in *Eozostrodon* (Jenkins, 1971a; Jenkins and Parrington, 1976). The proximal portion of the shaft is only slightly dorsally projected in living mammals (Jenkins 1971a). The femoral head is projected medially with an angle of about 45° relative to the longitudinal axis of the femur. Among prozostrodonians, the angle is

variable. The femoral head is less projected medially in *Therioherpeton* and *Irajatherium* (about 20°), similarly projected in *Oligokyphus* and *Eozostrodon* (about 40°) and more medially projected in *Brasilodon* (about 60°). The medial projection of the femoral head of *P. brasiliensis* and other non-mammaliaform cynodonts contrasts with the femoral head of ‘pelycosaurs’, located on line with the axis of the shaft (Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b).

As in most non-mammaliaform cynodonts, the femoral head of *P. brasiliensis* is bulbous and nearly flattened. Most tritylodontids have a hemi-ovoid head elongated along the posterolateral-anteromedial axis (Kühne, 1956; Sues and Jenkins, 2006; Sullivan et al., 2013). *Tritylodon* (Gaetano et al., 2017) and *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012) have a hemispherical head with morphology similar to *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and most living mammals. The femoral head of *P. brasiliensis* is not set off from the shaft by a constriction and is confluent with the greater trochanter. This feature is observed in basal non-mammaliaform cynodonts (Crompton, 1954; Butler, 2009), traversodontids (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970; Liu and Powell, 2009; Sues and Hopson, 2010; Bertoni, 2014), *Trucidocynodon*, *Chiniquodon* (Romer, 1969; Romer and Lewis, 1963), *Therioherpeton*, and tritheledontids (Martinelli et al., 2005). The head is prominently set off from the shaft in most derived non-mammaliaform cynodonts (e.g., tritylodontids, *Brasilodon*; Kühne, 1956; Sun et al., 1985; Bonaparte et al., 2012; Gaetano et al., 2017), the mammaliaform *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and living mammals.

The well-developed greater trochanter is projected laterally and its lateral extremity is slightly thicker than the ridge connecting it to the femoral head. The greater trochanter reaches the same level of the femoral head proximally. The lesser trochanter is a tuberosity separated from the head and located near the trochanteric fossa. It is projected posteromedially and remains visible in anterior view (Fig. 5E). This is a derived feature found in several non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Therioherpeton*, *Trucidocynodon*,

Irajatherium, *Andescynodon*, tritylodontids; Kühne, 1956; Sues and Jenkins, 2006; Liu and Powell, 2009; Sullivan et al., 2013) and in *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). However, in this latter genus the lesser trochanter migrated proximally and reached the same level of the greater trochanter (Jenkins and Parrington, 1976). In basal cynodonts such as *Procynosuchus* and *Cricodon*, the lesser trochanter is projected posteriorly (Crompton, 1954; Kemp 1980a). In *Thrinaxodon*, *Diademodon*, *Chiniquodon* (Romer, 1969), the traversodontids *Boreogomphodon* (Sues and Hopson, 2010; Liu et al., 2017), *Menadon* (Bertoni, 2014), *Massetognathus* (Jenkins, 1970), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963) and *Santacruzodon* (Bertoni, 2014) the lesser trochanter has a posteromedial position but is not projected as medially as in *P. brasiliensis* and is not visible in anterior view. This trochanter is a short tuberosity in *P. brasiliensis* like in *Irajatherium* (Martinelli et al., 2005), *Therioherpeton*, tritylodontids (Sullivan et al., 2013) and *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976). In most non-mammaliaform cynodonts, the trochanter is a long and well-developed crest (Crompton, 1954; Bonaparte, 1963; Romer, 1969; Jenkins, 1970; Kemp, 1980a, b; Bertoni, 2014; Liu et al., 2017; Gaetano et al., 2018). A third trochanter is absent.

The trochanteric fossa is located posteriorly, immediately distally to the femoral head. It is shallow and circular, a typical condition in non-mammaliaform cynodonts (Jenkins, 1971a; Butler, 2009; Liu and Powell, 2009; Bertoni, 2014). No intertrochanteric crest is present in *P. brasiliensis* as in other non-mammaliaform cynodonts except *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012). However, the distal border of the trochanteric fossa is connecting the two trochanters and is certainly the homologue of the intertrochanteric crest of extant mammals, although this border remains poorly defined in non-mammaliaform cynodonts. Distal to the trochanteric fossa, the posterior surface of the proximal portion of the shaft is flat in *P. brasiliensis*, lacking the fossa for the adductor muscles, like that described by Jenkins

(1971a). This fossa is also lacking in tritylodontids like *Tritylodon* (Gaetano et al., 2017) and *Oligokyphus*.

The shaft of the femur is straight. It is approximately square in cross-section but becomes more rectangular distally, being compressed anteroposteriorly. The distal extremity of the femur is gradually and symmetrically expanded transversally. This extremity reaches the same width than the proximal one. In *P. brasiliensis*, the popliteal fossa is wide and long, representing one third of the bone. The two complete condyles are lacking in both femora. No patellar groove is present as in most non-mammaliaform cynodonts (Sues and Jenkins, 2006; Sues and Hopson, 2010) although the femur of one indeterminate species of tritylodontids shows a weakly developed patellar groove (Sullivan et al., 2013).

Tibia—Both tibiae are preserved but lack their proximal and distal epiphyses. The tibiae are approximately 42 mm long and are slightly shorter than the femur. The proximal end has a triangular shape for the left tibia but is enlarged transversally and flattened anteroposteriorly for the right tibia, probably due to the compression of this bone during preservation. The epiphysis is missing and no other information can be known about the articulation surface in life. The cnemial crest arises from the anterolateral margin of the proximal end and reaches one third of the tibia (Fig. 6A). Its prominence decreases progressively distally. A well-marked fossa is present on the lateral side of the crest, reaching one-fourth of the shaft.

The most characteristic feature is the straight shaft of *P. brasiliensis* whereas other non-mammaliaform cynodonts have a medially bowed tibia (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1970, Kemp, 1980a; Butler, 2009; Liu et al., 2017). The shaft is straight in *Bienotheroides* (Maisch et al., 2004) and *Brasilodon*. The shaft of the tibia of *P. brasiliensis* is moderately slender and flattened lateromedially. The diameter of the shaft decreases gradually distally before

becoming wider at the distal end. The posterior surface of the shaft is flat proximally but become more convex after the mid-shaft.

Fibula—A poorly preserved, possible left fibula is recovered (Fig. 6A). Its epiphyses are not preserved leaving the true surfaces of the articulation unknown. The fibula has approximately the same size as the tibia (39 mm) and is more slender than the latter. The shaft is rounded but the proximal and distal extremities are transversally expanded and anteroposteriorly flattened. The proximal end is slightly projected medially and the fibular crest on its lateral side is less developed than in *Trucidocynodon* (Oliveira et al., 2010). The fibula is bowed laterally in *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971a), *Galesaurus* (Butler, 2009), *Cynognathus* (Jenkins, 1971a), *Trucidocynodon*, *Massetognathus* (Jenkins, 1970), *Boreogomphodon* (Liu et al., 2017), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Menadon* (Bertoni, 2014) but is straight in *P. brasiliensis*, *Eozostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976), *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus* and didelphids. In *Procynosuchus*, the fibula differs markedly from other non-mammaliaform cynodonts with a straight, robust and flat shaft (Kemp, 1980a).

Foot—The right hind foot is present and almost integrally semi-articulated (Fig. 6C-D). The astragalus is a quadrangular bone. The bone is broken, so its orientation remains uncertain and no remarkable features can be described. The calcaneum and the navicular are only represented by small fragments. Three small bones, probably cuneiforms, are present between the proximal tarsals and the metatarsals.

All metatarsals and phalanges are preserved except for the unguis phalanx of digit V. The pedal phalangeal formula is 2-3-3-3-3. This formula is the advanced mammalian condition also observed in *Kayentatherium* (Lewis, 1986) whereas the exact phalangeal formula remains in doubt in basal cynodonts (Jenkins, 1971a). Metatarsals are symmetrical. The metatarsals III, IV and V have approximately the same size (about 8.5 mm) whereas

metatarsal I is shorter (6.5 mm, the length of metatarsal II cannot be determined clearly due to his poor preservation). On metatarsals III, IV and V, the proximal end is moderately expanded lateromedially but has a dorsoplantar expansion. The distal end is more broadly expanded lateromedially than the proximal end, to form the metatarsal phalangeal articulations. The metatarsal I is the widest metatarsal and its proximal end is greatly expanded lateromedially with a width superior to the distal end. Lack of epiphyses suggests the presence of cartilage coverage on the proximal and distal joint.

The anterior and posterior ends of the proximal phalanges are wide whereas the distal end on the intermediate phalanges is less broadly expanded. The proximal end of the phalanges consists of a concave surface and two prominent posteroproximal projections located on the posterior edge. The distal articular facet of the proximal and intermediate phalanges is a wide trochlea that extends plantarly and dorsally. The unguals are slightly curved and short.

Muscular Reconstruction of the Appendicular Skeleton of *P. brasiliensis*

Muscles of the Shoulder Joint—In all tetrapods, the deltoid muscle is present as a clavicular division (*M. deltoideus clavicularis*) and a scapular division (*M. deltoideus scapularis*), with an additional division from the acromion (*M. deltoideus acromialis*), in mammals (e.g., Gambaryan et al., 2015). The lateral margin of the deltopectoral crest of *P. brasiliensis* was the area of insertion of the *M. deltoideus* (Fig. 7), as seen in living tetrapods (e.g., Stein, 1981; Jenkins and Goslow, 1983; Walthall and Ashley-Ross, 2006; Meers, 2003). The *M. deltoideus* protracted the forelimb and was also able to abduct the glenohumeral joint, as in living reptiles and therians.

In mammals, the *M. teres minor* derives from the *M. deltoideus scapularis* (Abdala and Diogo, 2010). It originates from the ventral half of the posterior border of the scapula in

therians and inserts on the posterolateral surface of the humerus, distal to the greater tuberosity. In *P. brasiliensis* and most non-mammaliaform cynodonts, a tuberosity is present on the proximal portion of the posterolateral ridge of the humerus, near the greater tuberosity. This structure is interpreted to be the area of insertion of the *M. teres minor* (Jenkins, 1970, 1971a; Kemp, 1980b; Butler, 2009). The *M. teres minor* would assist in abduction of the humerus.

In all living tetrapods, the *M. coracobrachialis* originates from the coracoid, with a second portion originating from the anterior part of the scapular base in crocodylians. This muscle inserts on the anteromedial surface (equivalent to the posteroventral surface in reptile) of the humerus in most living tetrapods (Fisher et al., 2007, 2009; Meers, 2003). In *P. brasiliensis* and non-mammaliaform cynodonts, the large bicipital groove present on the anteromedial surface of the humerus was the area of insertion of the *M. coracobrachialis*. The muscle possibly extended until the entepicondylar ridge, as seen in monotremes and some therians (Fisher et al., 2009; Gambaryan et al., 2015), but no osteological evidence can support this assumption. Its function was mainly to adduct the humerus, as in living crocodylians or therians.

The *M. pectoralis* complex originates mainly from the sternum in therians, crocodylians and amphibians, and interclavicle and sternal ribs in monotremes and squamates. In *P. brasiliensis* and other non-mammaliaform cynodonts, the origin of this muscle was certainly on the posterior ramus of the interclavicle, as in living monotremes (Jenkins, 1971a; Gambaryan et al., 2015). The *M. pectoralis* ran proximodistally along the medial margin of the deltopectoral crest, as seen in other tetrapods. Its function was to retract and adduct the limb.

Muscles of the Elbow Joint—The *M. triceps brachii* consists of four divisions in urodelans, squamates and mammals, and five in crocodylians (Abdala and Diogo, 2010). On

the scapula, the *M. triceps brachii scapularis* originates from a scar located on the posterior border, above the glenoid, in squamates, crocodylians and mammals. The humeral portions originate from the posteromedial and posterolateral surface of the humeral shaft, in all tetrapods possessing them (e.g., Jenkins and Weijjs, 1979; Walter, 1988; Zaaf et al., 1999; Walthall and Ashley-Ross, 2006; Fisher et al., 2007, 2009). In *P. brasiliensis*, the ectepicondylar crest provides a wide area of origin for the extensor muscles of the elbow joint, like the *M. triceps brachii caput laterale*, as seen in didelphid marsupials (Argot, 2001). In living tetrapods, all the divisions of the *M. triceps brachii* insert on the olecranon process of the ulna, retracting the humerus, extending the elbow and supporting the body off the ground against gravity.

From the anterior side of the ectepicondylar crest, originated the *M. brachioradialis*, flexor of the elbow joint, as seen in didelphid marsupials (Argot, 2001).

Muscles of the Wrist Joint and Digits—Marked striations are present on the posterior and distal margin of the entepicondyle and ectepicondyle of *P. brasiliensis* and indicate, respectively, the area of origins of digits and wrist flexor and extensor muscles, as seen in living mammals and reptiles (Fisher et al., 2009; Meers, 2003).

Muscles of the Hip Joint—In squamates and crocodylians, the *M. iliofemoralis* (homologue of the *M. glutei* in mammals) originates from the lateral surface of the iliac blade (Zaaf et al., 1999; Otero et al., 2010). In mammals, the origin is limited to the preacetabular portion of the iliac blade, as the postacetabular region is extremely reduced or absent. The postacetabular portion of the ilium of *P. brasiliensis* is greatly reduced, indicating the area of origin of the *M. glutei* was limited to the preacetabular portion of the blade. The longitudinal crest on the lateral side of the iliac blade of *P. brasiliensis* is slight marked but could already separate the *M. glutei* (superior part of the blade) from the *M. iliacus* (inferior part) origins as in monotremes and many therians (Jenkins and Parrington, 1976). In *P. brasiliensis* the *M.*

glutei inserted on the apex and lateral aspect of the greater trochanter, as in most living tetrapods. This muscle abducted and retracted the leg. The retractor function of the *M. glutei* is discussed in detail below.

In *P. brasiliensis* and other non-mammaliaform cynodonts, the *M. obturator internus* and the *M. gemelli* (homologue of the *M. ischio-trochantericus* in non-mammalian tetrapods) probably took their origin on the dorsal surface and the prominent tuberosity of the ischium, as seen in some therians (Fisher et al., 2008). The anterior reflection of the greater trochanter seen in other non-mammaliaform cynodonts provides a laterally projected surface for the insertion of the *M. obturator internus* and *M. gemelli*. This reflection is not visible in *P. brasiliensis* but the *M. glutei* probably retained its insertion on the anterior aspect of the greater trochanter, as the circular trochanteric fossa was occupied by the *M. obturator externus*. From these areas of origins and insertion, the muscle could retract the femur, working in tandem with the *M. glutei*.

In *P. brasiliensis* and non-mammaliaform cynodonts, the *M. obturator externus* (homologue of the *M. pubo-ischio-femoralis externus* in non-mammalian tetrapods) originated from the lateral surface of the pubis and the ischial plate, as seen in living reptiles and therians (Romer, 1922; Otero et al., 2010). This muscle inserts on the proximal region of the posterior femoral surface in living tetrapods, including the lesser trochanter in urodelans and squamates but restricted to the trochanteric fossa in therians. The lesser trochanter of *P. brasiliensis* is a short tuberosity, located more medially than posteriorly and suggesting the insertion *M. obturator externus* was already restricted to the trochanteric fossa, letting the trochanter for the insertion of the *M. iliopsoas*, as in therians. The *M. obturator externus* had retractor and adductor functions.

In urodelans, the *M. pubo-ischio-femoralis internus* (homologue of the *M. iliacus* in mammals) originates from the ventromedial surface of the puboischial plate. Although the

pubis of *P. brasiliensis* remains unknown, it is probable that no part of this bone was projected anteriorly to the acetabulum, as seen in other probainognathians (Bonaparte and Barberena, 2001; Oliveira et al., 2010). As a matter of fact, the *M. iliacus* originated from the ventral part of the lateral surface of the well-developed preacetabular portion of the ilium, as seen in therians (Argot, 2002). It could also originate further forwards than the ilium, on the lumbar or thoracic vertebrae, but no osteological evidence supports this assumption. In therians, the distal part of the *M. iliacus* originates from the preacetabular of the ilium and fused with the *M. psoas major*, arising from the transverse processes of dorsal vertebrae and thoracic vertebrae (Fisher et al., 2008, 2010), to form the *M. iliopsoas*. As in therians, the lesser trochanter of *P. brasiliensis* is located medially and its apex is facing proximally instead of posteriorly, providing an area of insertion for the *M. iliopsoas*. This muscle was a protractor of the hindlimb.

There is no fourth trochanter for the insertion of the *M. gluteofemoralis* (homologue of the *M. caudifemoralis* in non-mammalian tetrapods) on the femur of *P. brasiliensis*. The size of the tail of *P. brasiliensis* is unknown, but it is relatively reduced in other non-mammaliaform cynodonts compared to ‘pelycosaurs’ (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971a) suggesting the reduction in importance of this muscle in cynodonts.

DISCUSSION

The pectoral girdle and humerus of *P. brasiliensis* bear a combination of plesiomorphic and derived features among cynodonts. For example, the robust clavicles and interclavicle, the flat humeral head, the long deltopectoral crest, the expanded humeral distal end, and the presence of an ectepicondylar foramen are features seen in basal non-mammaliaform cynodonts. On the other hand, the lateral extensions of the interclavicle, the

absence of significant long-axis torsion of the humerus and the perpendicularly projected deltopectoral crest are traits similar to the condition seen in more derived members of prozostrodonians (e.g., *Brasilodon*) and mammaliaformes. The pelvic girdle and the femur of *P. brasiliensis* reveal derived features as a reduced postacetabular portion and an anterodorsally projected preacetabular portion of the ilium, a large obturator foramen, and the short and medially projected lesser trochanter, similar to the derived prozostrodonians (e.g., tritylodontids, *Brasilodon*), early mammaliaforms (e.g., *Eozostrodon*) and living therians. However, *P. brasiliensis* bears also distinctive features such as the bulbous femoral head without a constricted neck and confluent with the greater trochanter, similar to those of more basal non-mammaliaform cynodonts.

Postural and Functional Inferences

An important functional shift in early synapsids was the transition from a sprawling posture, shared with early amniotes and living reptiles in general, to an erect or semi-erect posture, shared essentially by therians (e.g., Romer, 1922; Kemp, 2005) amongst the synapsid lineage. The sprawling posture is mainly characterized by the lateral undulation of the vertebral column, the horizontal retraction and protraction of the limbs, the rotation of the stylopods, and the extension of the elbow and the knee to improve the stride length (Jenkins, 1971a). In living therians, the lateral undulation of the vertebral column and the rotation of the stylopods were lost whereas the retraction and protraction of the limbs and the flexion and extension of the elbow and the knee were developed. Moreover, the dorsoventral undulation of the column and the move of the shoulder girdle on the thoracic cage were added (Jenkins, 1971b).

Within cynodonts, the previous proposed models describe an evolutionary trend towards a more erect hindlimb posture, whereas the forelimb retains a sprawling posture

(Jenkins, 1971a; Kemp, 1980b). The independent acquisition of a parasagittal gait of the hind limb has been proposed for a number of terrestrial tetrapod lineages, including dinocephalians, anomodonts, and theriodonts within synapsids (Blob, 2001; Fröbisch, 2006; Ray, 2006), and raiisuchians, ornithosuchids, early crocodylomorphs, pterosaurs, and dinosauromorphs within sauropsids (e.g., Bonaparte, 1984; Kubo and Benton, 2007).

Pectoral Girdle—The function of the pectoral girdle is to resist to the compressive and transverse force transmitted by the limb and exerted on the thorax (Jenkins, 1971a). This force is more important in animals with sprawling posture and gait than in erect animal, as generalized therians. In these mammals, only minor transverse forces are generated on the thorax as the scapula is located above the limb, approximately in a parasagittal plane. As a matter of fact, Monotremata is the only group of extant mammals to retain the interclavicle and the procoracoid-coracoid complex as they have a sprawling posture (Howell, 1937a). In therians, the interclavicle and procoracoid are lost, the clavicles are reduced in size or lost, and the coracoid is reduced to a small process located on the anterior part of the glenoid (e.g., Howell, 1937b). The robust pectoral girdle of *P. brasiliensis* suggests that important compressive forces were still generated by the forelimb on the thorax, and thus a sprawling or semi-sprawling posture for this cynodont is proposed. As in most non-mammaliaform cynodonts, the posterior ramus of the interclavicle in *P. brasiliensis* is broader than in ‘pelycosaur’ synapsids (Jenkins, 1971a) indicating better fixation of the *M. pectoralis*, and thus permitting powerful humeral adduction to sustain the body above ground.

The clavo-interclavicular articulation of *P. brasiliensis* is relatively similar to that of tritylodontids, early mammaliaforms and monotremes, consisting of rigid clavicular processes of the interclavicle overlapping the medial end of the clavicle. Although this configuration is a derived condition compared to the concave articular facets observed in most non-mammaliaform cynodonts, the planar morphology of the processes and the medial end of the

clavicle limited the elevation, depression and long-axis rotation of this bone. Moreover, in monotremes, the clavicle and the clavicular processes of the interclavicle are bound by ligaments and no clavo-interclavicular mobility is present in this group (e.g., Luo, 2015). Eutriconodontians are the first basal-most group of Mesozoic mammals which developed a mobile clavo-interclavicular articulation, with a single point of contact between the two bones, as seen in living therians (Ji et al., 1999).

Torsion of the Humeral Shaft—Torsion of the humerus occurs in terrestrial tetrapods which have a sprawling posture. The weak torsion measured on the humerus of *P. brasiliensis* could suggest a more erect posture of the forelimb, compared to basal non-mammaliaform cynodonts. However, a lack of torsion is not necessarily indicative of a parasagittal gait. Indeed, there is no humeral torsion in fossorial therians, such as talpids, spalacids, and myospalacids, which secondarily acquired sprawling or semi-sprawling posture due to adaptations to the fossoriality (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997).

Importance of the Adductor Musculature—A long deltopectoral crest can increase the efficiency of the *M. pectoralis*. In basal tetrapods and reptiles, the *M. pectoralis* plays a substantial role in the maintenance of limb posture, elevating the body from the ground in animals which have an abducted humerus (Jenkins, 1971a; Walker, 1987; Meers, 2003). By contrast, the adductor function is limited to the *M. pectoralis superficialis* in generalized mammals, and the *M. pectoralis profundus* is a powerful retractor, with a reduced role in posture (Hildebrand, 1988; Fisher et al., 2007, 2009). The length of the crest and its great anterior projection seen in *P. brasiliensis* and all non-mammaliaform cynodonts indicate that the adductor function of the *M. pectoralis* had an important role in posture and the humerus was held in a sprawling or semi-sprawling position. The bicipital groove of the humerus is well-marked and broad in *P. brasiliensis* and non-mammaliaform cynodonts, providing a wide area for the *M. coracobrachialis*. This muscle could assist the *M. pectoralis* to adduct

the humerus, and sustain the body. According to Abdala (1999), the reduced angle of the deltopectoral crest found in *P. brasiliensis* and others small non-mammaliaform cynodonts can be correlated by a relatively reduced *M. pectoralis* compared to larger cynodonts as these need more powerful adductor muscles to sustain their weight.

Musculature of the Forearm – According to Romer (1922), the development of the elbow extensor and flexor muscles is necessary to maintain the elevated position of the body when the forearm is inclined. Romer (1922) suggested these muscles are less developed in mammals as the sustentation is maintained by the vertical position of the radius rather than muscle. Thus, the development of the condyles and their associated muscles in *P. brasiliensis* could be correlated with an inclined position of the forearm. However, this inclination is not necessarily associated to a sprawling posture. Indeed, arboreal mammals have well-developed elbow extensor and flexor muscles to bring the body close to the substrate with an inclined forearm (Argot, 2001, 2004).

Femoral Head—The femoral head of *P. brasiliensis* is bulbous, permitting a higher range of motion than the flattened head of ‘pelycosaurs’ synapsids. However, it did not provide the same range of motion as the hemispherical head of most derived non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms and living therians. The articular area for the acetabulum is not located in line with the axis of the shaft as in ‘pelycosaurs’ (Romer and Price, 1940), but is oriented more medially, with an angle of 45° to the shaft as in living therians. The position of the femoral head of *P. brasiliensis* indicates that the shaft was held close to the parasagittal plane and a shift toward a more erect hindlimb posture.

Hip Muscular Evolution in Basal Synapsids and Non-mammaliaform Cynodonts

The transition to a more erect hindlimb posture of mammals was associated with the evolution of a muscular organization and a new mode of hip retraction within the Synapsida,

which occurred independently in multiple lineages of Permian-Triassic therapsids. In ‘pelycosaur’ synapsids, the retraction was driven mainly by the *M. caudifemoralis*, which was assisted also by the posterior part of the *M. obturator externus*, as in early amniotes and reptiles (Romer, 1922; Gatesy, 1995). In ‘pelycosaurs’ and other basal synapsids, the *M. glutei* originated on the lateral surface of the posterior and middle parts of the iliac blade (Fig. 8), as seen in living squamates and urodelans (Romer, 1922). These areas were the most appropriate to the function of abduction and rotation of the femur about its long axis during sprawling locomotion (Kemp, 1980b). In basal non-mammaliaform cynodonts as *Cynognathus*, the preacetabular portion of the iliac blade is extended anteriorly permitting the reorientation of the gluteal musculature, closer to mammals than to ‘pelycosaurs’. The posterior fibers of the *M. glutei* retained an abductor function but the most anterior fibers can pass dorsally and posteriorly to the center of rotation of the hip joint to insert on the greater trochanter, permitting the gluteus musculature to retract the hindlimb. The most anterior fibers could permit to increase the posterior extent to which the femur could retract compared to that of basal synapsids (Kemp, 1980a). The anteriorly extended blade and prominent greater trochanter observed in other derived non-mammaliaform cynodonts suggest the mechanism of gluteus-driven retraction may have been widespread in traversodontids, tritylodontids and other probainognathians (Kemp, 1980b; Sullivan et al., 2013) and progressively replaced the reptilian *M. caudifemoralis* as the main retractor muscle of the leg. The ilium of *P. brasiliensis* is more similar to derived non-mammaliaform cynodonts and mammals than to the basal non-mammaliaform cynodont morphology (Fig. 5 and 8), having a rod-like shaped iliac blade with a reduced postacetabular portion. As a matter of fact, the area of origin of the *M. glutei* was limited to the preacetabular portion of the blade in *P. brasiliensis*. This morphology indicates that the main function of this muscle was to retract the limb, as seen in therians (Fisher et al., 2008, 2010).

In basal synapsids and non-mammaliaform cynodonts, the *M. obturator externus* originated from the lateral surface of the pubis and the ischial plate, as seen in living reptiles and therians (Romer, 1922; Otero et al., 2010). In ‘pelycosaurs’ and basal non-mammaliaform cynodonts, this muscle inserted in the trochanteric fossa and on the apex of the lesser trochanter, as this trochanter is a crest located near the fossa and posteriorly projected (Crompton, 1954; Jenkins, 1971a; Kemp, 1980a). In ‘pelycosaurs’, this muscle was probably able to retract the femur, but its main function was adduction, to elevate the body from the ground during locomotion, as seen in living reptiles (Romer, 1922; Otero et al., 2010). In mammals, the *M. obturator externus* is restricted to the trochanteric fossa because the apex of the lesser trochanter is medially located and used for the insertion of the *M. iliopsoas*. The morphology and the position of the lesser trochanter suggest this was also the case in *P. brasiliensis* and other basal prozostrodontians (e.g., *Therioherpeton*, *Irajatherium*). As the femur of non-mammaliaform prozostrodontians was oriented in a nearly parasagittal plane, the adductor musculature plays a less important postural role to elevate the body from the ground and the *M. obturator externus* can be restricted to the trochanteric fossa.

In ‘pelycosaurs’, the homologue of the *M. iliacus* originated from the anterodorsal portion of the puboischial plate, as seen in basal amniotes (Romer, 1922; Walthall and Ashley-Ross, 2006). The *M. iliopsoas* could not insert on the internal trochanter taking account of the posterior position of this trochanter. The insertion of the *M. iliopsoas* was more likely located on the anterior surface of the femur, as in basal amniotes (Jenkins, 1971a; Kemp, 1982). According to Kemp (1980b), the *M. iliopsoas* inserted on the anterior surface of the femur in the traversodontid *Luangwa*, as the lesser trochanter had still a posterior position and remained inaccessible from the anterior surface. The posterior position of the lesser trochanter is observed in *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Diademodon* and *Cynognathus* and indicates that basal cynodonts had similar muscular configuration to ‘pelycosaur’ synapsids.

In *P. brasiliensis* and tritylodontids, the *M. iliacus* originated from the ventral part of the lateral surface of the well-developed preacetabular portion of the iliac blade, as seen in *Didelphis* (Argot, 2002). The dorsal migration of the origin of the *M. iliacus* was accentuated by the projection of the iliac blade, which is more anterodorsal than anterior in prozostrodontians. In therians, the *M. iliopsoas* insert on the lesser trochanter (Argot, 2002; Fisher et al., 2008, 2010) which protrudes medially. Jenkins (1971a) proposed the *M. iliopsoas* progressively gained its insertion on the apex of the lesser trochanter during early mammaliaform evolution. The lesser trochanter of *P. brasiliensis* is located medially and its apex is facing proximally instead of posteriorly, providing an area of insertion for the *M. iliopsoas* (Fig. 8C). This condition supports the hypothesis of Jenkins (1971a) but suggests the new insertion for the *M. iliopsoas* occurred in basal prozostrodontians, before the origin of Mammaliaformes. This muscle is a protractor of the hindlimb in main tetrapods, including amphibians, reptiles, and mammals. However, the new origin and insertion of the *M. iliopsoas* seen in *P. brasiliensis* indicates an important shift of the movement generated. Indeed, the origin and insertion of this muscle are approximately at the same horizontal level in ‘pelycosaurs’. With this disposition, the muscle protracted the femur in a horizontal arc, instead of parasagittally. In *P. brasiliensis*, with its new area of origin and insertion, the *M. iliopsoas* was protracting the femur in a nearly parasagittal plane, as in living therians.

The hip muscular organization changed considerably during the evolution of non-mammaliaform cynodonts. The *M. obturator externus* replaced progressively the *M. caudifemoralis*, providing the main locomotory force during the initial phase of retraction. As the femur progressively swung backwards and the trochanter major had a more dorsal position, the most anterior fibers of the *M. glutei* were able to retract the femur during the latter half of the propulsive phase. In *P. brasiliensis*, the rotational and abductor function of the *M. glutei* became less important, whereas the retraction function became more developed.

Finally, the *M. iliopsoas* shifted its origin from the pubis to the ventral part of the preacetabular portion and its insertion from the anteroventral part of the femur to the apex of the lesser trochanter, permitting the swinging of the femur in a nearly parasagittal plane. This muscular reorientation refers to an erect or semi-erect position and locomotion for the hindlimb of *P. brasiliensis*, similar to that of generalized mammals.

CONCLUSION

The postcranium of *P. brasiliensis* bears plesiomorphic and derived features reflecting the non-linearity of probainognathian evolution. Although the scapula-humeral articulation is not preserved, the presence of a robust and rigid pectoral girdle, the long deltopectoral crest and the large bicipital groove of *P. brasiliensis* indicate that the forelimb was held in a sprawling or semi-sprawling position. On the contrary, the pelvis and hindlimb of *P. brasiliensis* show several derived features like the well-developed preacetabular portion of the iliac blade, the reduced postacetabular portion and the medial position of the lesser trochanter, which indicate a muscular reorientation compared to early synapsids and basal non-mammaliaform cynodonts. In cynodonts, this new muscular orientation of the hip occurred before the appearance of the clade Mammaliaformes, during the evolution of non-mammaliaform probainognathians, and refers to a more therian-like erect posture and a parasagittal locomotion for the hindlimb of *P. brasiliensis*. Detailed studies of more derived probainognathians such as *Brasilodon* would be a great opportunity to provide a complete picture of the postcranial evolution of prozostrodontians and to fill in the gap in our knowledge regarding the mode of locomotion of this group.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the financial support. We thank also the crew of the PaleoVertebrate Lab UFRGS for continuous support. Photographs were skillfully taken by L. F. Lopes (UFRGS). We specially thank S. D. Chapman and P. Gill (NHMUK), M. Lowe (UMZC), G. Veron (MNHN), D. Sanches Venturini (MVP), A. M. Ribeiro (Fundação Zoobotânica-RS) and C. L. Schultz (UFRGS) for permission to access the respective collections. Finally, we thank the editor T. Martin, the reviewers J. Fröbisch and C. Kammerer for comments and valuable contributions that greatly improve this manuscript.

LITERATURE CITED

- Abdala, F. 1999. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. *Revista Española de Paleontología* 14:13–24.
- Abdala, F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationship of eutheriodonts. *Palaeontology* 50:591–618.
- Abdala, V., and R. Diogo. 2010. Comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature of tetrapods with special attention to extant limbed amphibians and reptiles. *Journal of Anatomy* 217: 536–573.
- Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247:51–79.

- Argot, C. 2002. Functional adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76–108.
- Argot, C. 2004. Functional-adaptive analysis of the postcranial skeleton of a Laventan borhyaenoid, *Lycopsis longirostris* (Marsupialia, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:689–708.
- Barberena, M. C., J. F. Bonaparte, and A. M. S. Teixeira. 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrência de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. *Anais do X Congresso Brasileiro de Geologia (Rio de Janeiro)* 1:67–74.
- Bertoni, R. S. 2014. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil. [Master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Blob, R. W. 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. *Paleobiology* 27:14–38.
- Bonaparte, J. F. 1963. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana* 6:5–53.
- Bonaparte, J. F. 1966. Una nueva “fauna” Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4:243–296.
- Bonaparte, J. F. 1984. Locomotion in raiisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3:210–218.
- Bonaparte, J. F., and M. C. Barberena. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156:59–80.

- Bonaparte, J. F., M. B. Soares, and A. G. Martinelli. 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2:5–30.
- Botha, J. F. Abdala, and R. Smith. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:477–492.
- Brink, A. S., and J. W. Kitching. 1953. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge Collection. *South African Journal of Science* 49:313–317.
- Butler, E. 2009. The postcranial skeleton of the Early Triassic non-mammalian cynodont *Galesaurus planiceps*: implications for biology and lifestyle. MSc thesis, University of the Free State.
- Crompton, A. W. 1954. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the Zoological Society of London* 125:617–669.
- Davison, A. 1895. A contribution to the anatomy and phylogeny of *Amphiuma* means (Gardner). *Journal of Morphology* 11:375–410.
- Diogo, R., V. Abdala, M. A. Aziz, N. Lonergan, and B. A. Wood. 2009. From fish to modern humans—comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy* 214:694–716.
- Ellsworth, A. 1974. Reassessment of muscle homologies and nomenclature in conservative amniotes: the echidna, *Tachyglossus*; the opossum *Didelphis*; and the tuatara *Sphenodon*. R. E. Krieger Pub. Co.
- Fedak, T. J., H. D. Sues, and P. E. Olsen. 2015. First record of the tritylodontid cynodont *Oligokyphus* and cynodont postcranial bones from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 52:244–249.

- Fisher, R. E., K. M. Scott, and B. Adrian. 2010. Hind limb myology of the common hippopotamus, *Hippopotamus amphibius* (Artiodactyla: Hippopotamidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158:661–682.
- Fisher, R. E., K. M. Scott, and V. L. Naples. 2007. Forelimb myology of the pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *The Anatomical Record* 290:673–693.
- Fisher, R. E., B. Adrian, M. Barton, G. Holmgren, and S. Y. Tang. 2009. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy* 215:611–635.
- Fisher, R. E., B. Adrian, C. Elrod, and M. Hicks. 2008. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy* 213:607–628.
- Fröbisch, J. 2006. Locomotion in derived dicynodonts (Synapsida, Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb of *Tetragonias njalilus*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 43:1297–1308.
- Gaetano, L. C., F. Abdala, and R. Govender. 2017. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaevus* from southern Africa. *Ameghiniana* 54:1–35.
- Gaetano, L. C., H. Mocke, and F. Abdala. 2018. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). *Journal of Vertebrate Paleontology* DOI: 10.1080/02724634.2018.1451872.
- Gambaryan, P. P., and A. O. Averianov. 2001. Femur of a morganucodontid mammal from the Middle Jurassic of Central Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 46:99–112.
- Gambaryan, P. P., and Z. Kielan-Jaworowska. 1997. Sprawling versus parasagittal stance in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 42:13–44.
- Gambaryan, P. P., A. A. Aristov, J. M. Dixon, and G. Y. Zubitsova. 2002. Peculiarities of the hind limb musculature in monotremes: an anatomical description and functional approach. *Russian Journal of Theriology* 1:1–36.

- Gambaryan, P. P., A. N. Kuznetsov, A. A. Panyutina, and S. V. Gerasimov. 2015. Shoulder girdle and forelimb myology of extant Monotremata. *Russian Journal of Theriology* 14:1–56.
- Gatesy, S. M. 1995. Functional evolution of the hind limb and tail from basal theropods to birds. *Functional morphology in vertebrate paleontology* 219–234.
- Gow, C. E. 2001. A partial skeleton of the tritheledontid *Pachygenelus* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana* 37:93–97.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure* (3rd Ed.). New York Wiley.
- Holmes, R. 1977. The osteology and musculature of the pectoral limb of small captorhinids. *Journal of Morphology* 152:101–140.
- Hopson, J. A. 1990. Cladistic analysis of therapsid relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9:28A.
- Hopson, J. A., and J. W. Kitching. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156:5–35.
- Horn, B. L. D., T. M. Melo, C. L. Schultz, R. P. Philipp, R. P. Kloss, and K. Goldberg. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55:123–132.
- Howell, A. B. 1937a. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part V. Monotremata. *The Quarterly Review of Biology* 12:191–205.
- Howell, A. B. 1937b. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. *The Quarterly Review of Biology* 12:440–463.

- Jenkins, F. A. Jr. 1970. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora* 352:1–28.
- Jenkins, F. A. Jr. 1971a. The postcranial skeleton of African cynodonts. Peabody Museum of Natural History 36:1–216.
- Jenkins, F. A. Jr. 1971b. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology* 165:303–315.
- Jenkins, F. A., and G. E. Goslow. 1983. The functional anatomy of the shoulder of the savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). *Journal of Morphology* 175:195–216.
- Jenkins, F. A. Jr., and F. R. Parrington. 1976. The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273:387–431.
- Jenkins, P. A., and W. A. Weijs. 1979. The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology* 188:379–410.
- Ji, Q., Z.-X. Luo, and S. A. Ji. 1999. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature* 398:326–330.
- Kammerer, C. F. 2016. A new taxon of cynodont from the *Tropidostoma* Assemblage Zone (upper Permian) of South Africa, and the early evolution of Cynodontia. *Papers in Palaeontology* 2:387–397.
- Kammerer, C. F., J. J. Flynn, L. Ranivoharimanana, and A. R. Wyss. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:445–462.

- Kemp, T. S. 1980a. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 288:217–258.
- Kemp, T. S. 1980b. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology* 191:193–239.
- Kemp, T. S. 1982. Mammal-like reptiles and the origin of mammals. Academic Press: London.
- Kemp, T. S. 2005. The origin and evolution of mammals. Oxford University Press.
- Kielan-Jaworowska, Z., R. L. Cifelli, and Z.-X. Luo. 2004. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. Columbia University Press, New York, xv+630 pp.
- Kubo, T., and M. J. Benton. 2007. Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates. *Palaeontology* 50:1519–1529.
- Kühne, W. G. 1956. The Liassic therapsid *Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History). 149 pp.
- Langer, M. C., A. M. Ribeiro, C. L. Schultz, and J. Ferigolo. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 41:201–218.
- Lewis, G. E. 1986. *Nearctylodon broomi*, the first Nearctic tritylodont. In N. Hotton III, P.D. MacLean, J.J. Roth, and E.C. Roth (eds) *The ecology and biology of mammallike reptiles*. Smithsonian Institution Press: Washington, DC. pp. 295–303.
- Lima, F. C., A. V. Leite, A. L. Q. Santos, D. K. Sabec-Pereira, E. G. Araújo, and K. F. Pereira. 2016. Muscular anatomy of the pectoral and forelimb of *Caiman crocodilus crocodilus* (Linnaeus, 1758) (Crocodylia: Alligatoridae). *Ciência Animal Brasileira* 17:285–295.

- Liu, J., and J. Powell. 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates* 1–19.
- Liu, J., and P. Olsen. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution* 17:151–176.
- Liu, J., V. P. Schneider, and P. E. Olsen. 2017. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. *PeerJ* 5:e3521.
- Luo, Z. X. 2015. Origin of the mammalian shoulder. *Great Transformations: Major Events in the History of Vertebrate Life*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois 167–187.
- Maisch, M. W., A. T. Matzke, and G. Sun. 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Zinjiang, NW china). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:649–656.
- Marsicano, C. A., R. B. Irmis, A. C. Mancuso, R. Mundil, and F. Chemale. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:509–513.
- Martinelli, A. G., M. B. Soares, and C. Schwanke. 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. *PloS One* 11:e0162945.
- Martinelli, A. G., J. F. Bonaparte, C. L. Schultz, and R. Rubert. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42:191–208.

- Martinelli, A. G., E. Eltink, Á. A. Da-Rosa, and M. C. Langer. 2017a. A new cynodont from the Santa Maria formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* 3:401–423.
- Martinelli, A. G., M. B. Soares, T. V. Oliveira, P. G. Rodrigues, and C. L. Schultz. 2017b. The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. *Acta Palaeontologica Polonica* 62:527–542.
- Martínez, R. N., E. Fernandez, and O. A. Alcober. 2013. A new non mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, northwestern Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16:61–76.
- Martínez, R. N., P. C. Sereno, O. A. Alcober, C. E. Colombia, P. R. Renne, I. P. Montañez, and B. S. Currie. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur Era in southwestern Pangaea. *Science* 331:206–210.
- McEvoy, J. S. 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the AMNH* v. 173, article 4.
- Meers, M. B. 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record* 274:891–916.
- Mivart, S. G. 1869. Notes on the myology of *Menopoma alleghaniense*. *Journal of Zoology* 37:254–271.
- Ogg, J. G., G. Ogg, and F. M. Gradstein. 2016. A concise geologic time scale: 2016. Elsevier.
- Oliveira, T. V., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. 2011. New material of *Irajatherium hernandesi* Martinelli, Bonaparte, Schultz and Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift* 85:67–82.

- Oliveira, T. V., C. L. Schultz, and M. B. Soares. 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10:79–94.
- Oliveira, T. V., C. L. Schultz, M. B. Soares. 2009. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12:113–122.
- Oliveira, T. V., M. B. Soares, and C. L. Schultz. 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382:1–71.
- Otero, A., P. A. Gallina, and Y. Herrera. 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal* 20:173–184.
- Owen, R. 1861. *Palaeontology, or a Systematic Summary of Extinct Animals and Their Geological Relations*, 2nd edition. Adam and Charles Black, Edinburgh, xvi + 463 pp.
- Pacheco, C. P., A. G. Martinelli, A. E. Pavanatto, M. B. Soares, and S. Dias-da-Silva. 2017. *Prozostrodon brasiliensis*, a probainognathian cynodont from the Late Triassic of Brazil: second record and improvements on its dental anatomy. *Historical Biology* 1–11.
- Parrington, F. R. 1934. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. *Annals and Magazine of Natural History* 10:38–67.
- Ray, S. 2006. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts (Synapsida, Therapsida). *Palaeontology* 49:1263–1286.
- Reichel, M., C. L. Schultz, and M. B. Soares. 2009. A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 52:229–250.

- Romer, A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48:517–606.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Romer, A. S. 1969. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora* 302:1–16.
- Romer, A. S., and A. D. Lewis. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora* 407:1–26.
- Romer, A. S., and L. W. Price. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geological Society of America Special Papers* 28:1–538.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:241–264.
- Ruta, M., J. Botha-Brink, S. A. Mitchell, and M. J. Benton. 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20131865.
- Seeley, H. G. 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil reptilia.—Part IX, section 1. On the Therosuchia. *Journal of Natural History* 13:374–376.
- Soares, M. B., A. G. Martinelli, and T. V. Oliveira. 2014. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86:1673–1691.
- Stein, B. R. 1981. Comparative Limb Myology of Two Opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. *Journal of Morphology* 169:113–140.

- Sues, H.-D., and J. A. Hopson. 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1202–1220.
- Sues, H.-D., and F. A. Jenkins. 2006. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. In: Carrano, Matthew T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. and Wible, J. R., *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles: The University of Chicago Press*, pp. 114–152.
- Sullivan, C., J. Liu, E. M. Roberts, T. D. Huang, C. Yang, and S. Zhong. 2013. Pelvic morphology of a tritylodontid (Synapsida: Eucynodontia) from the Lower Jurassic of China, and some functional and phylogenetic implications. *Comptes Rendus Palevol* 12:505–518.
- Sun, A., G. Cui, Y. Li, and X. Wu. 1985. [A verified list of Lufeng Saurischian Fauna.]. *Vertebrata Palasiatica* 22:1–12. [Chinese]
- Thorington Jr, R. W., K. Darrow, and A. D. Betts. 1997. Comparative myology of the forelimb of squirrels (Sciuridae). *Journal of Morphology* 234:155–182.
- Walker, W. F. Jr. 1987. *Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective.* Saunders College Publishing, pp.781.
- Walter, L. R. 1988. Appendicular Musculature in the Echidna, *Tachyglossus aculeatus* (Monotremata, Tachyglossidae). *Australian journal of zoology* 36:65–81.
- Walthall, J. C., and M. A. Ashley Ross. 2006. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa*. *The Anatomical Record* 288:46–57.
- Young, C. C. 1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of London* 117:537–597.

Zaaf, A., A. Herrel, P. Aerts, and F. De Vree. 1999. Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology* 119:9–22.

Zerfass, H., E. L. Lavina, C. L. Schultz, A. J. V. Garcia, U. F. Faccini, and Jr. F. Chemale. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161:85–105.

Submitted January 3, 2018; accepted Month DD, YYYY

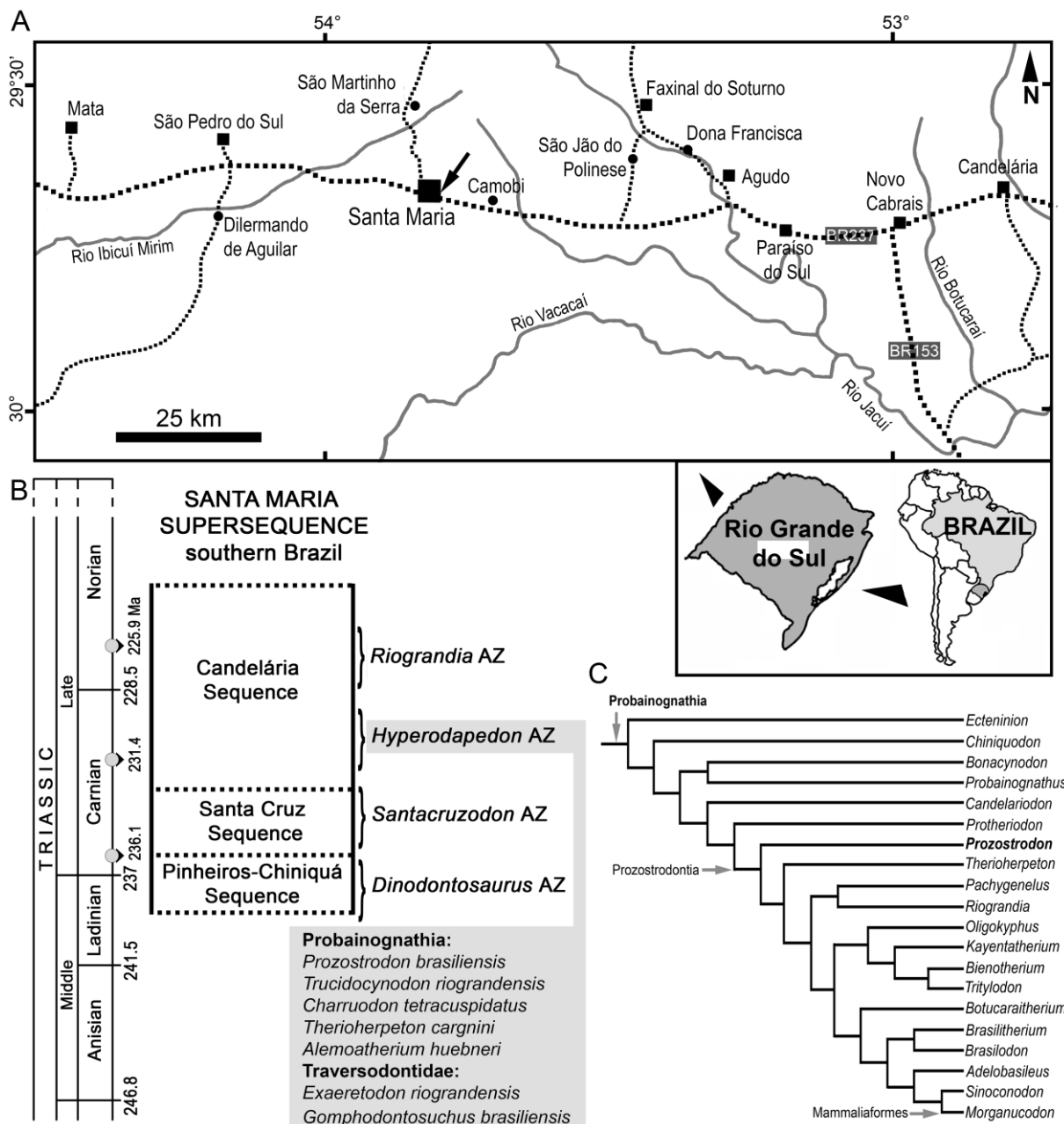


FIGURE 1. **A**, location map of Santa Maria city, state of Rio Grande do Sul, Brazil, where the holotype specimen of *P. brasiliensis* was found; **B**, chrono- and biostratigraphy of the Triassic Santa Maria Supersequence from southern Brazil with vertebrate assemblage zones (AZ), detailing the non-mammaliaform cynodont fossil content of *Hyperodapedon* AZ. The ages of the column follow Ogg et al. (2016). The radiometric dating of 236.1, 231.4 and 225.9 Ma correspond to the first half of the Chañares Formation (Marsicano et al., 2016), the base of the Ischigualasto Formation, and the base of Los Colorados Formation (Martinez et al., 2013),

respectively. C, phylogenetic relationships of *P. brasiliensis* (based on Liu and Olsen, 2010; Martinelli et al., 2017b). [planned for page width]

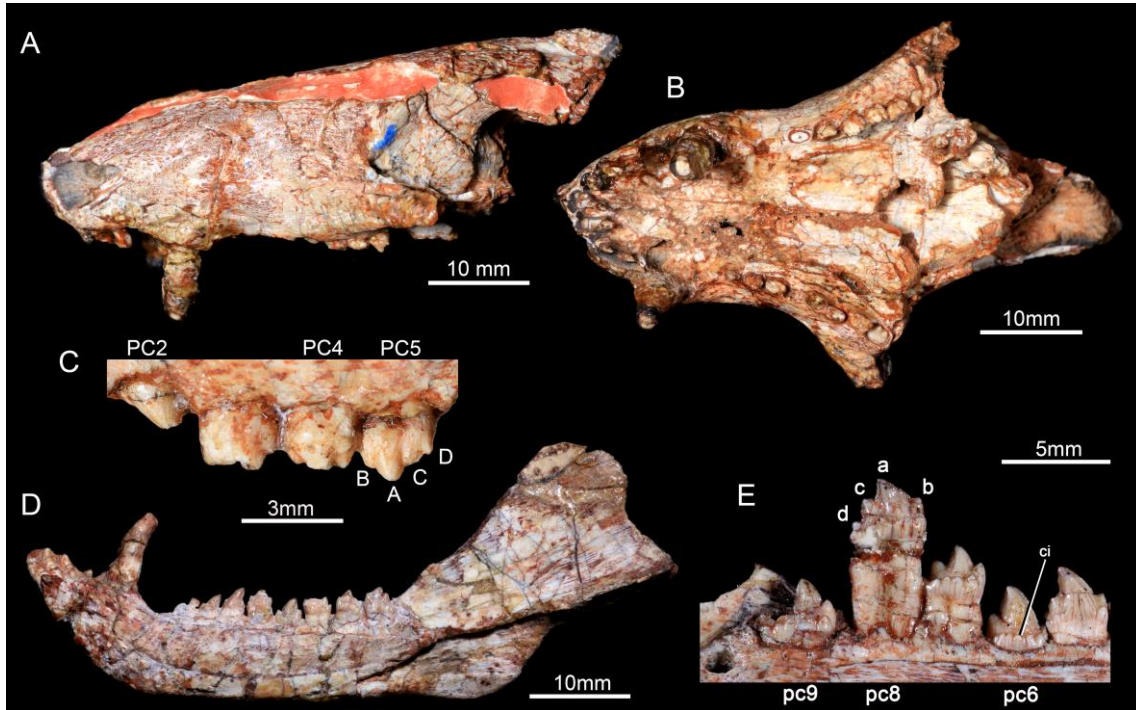


FIGURE 2. *Prozostrodon brasiliensis*, holotype UFRGS-PV-0248-T. **A**, skull in left lateral view; **B**, skull in ventral view; **C**, left second to sixth left upper postcanines in labial view; **D**, right lower jaw in lingual view; **E**, detail of left lower fifth to ninth postcanines in lingual view. **Abbreviations:** A/a, B/b, C/c, D/d, name of upper/lower cusps; ci, cingulum; PC/pc, upper and lower postcanine tooth. [planned for page width]

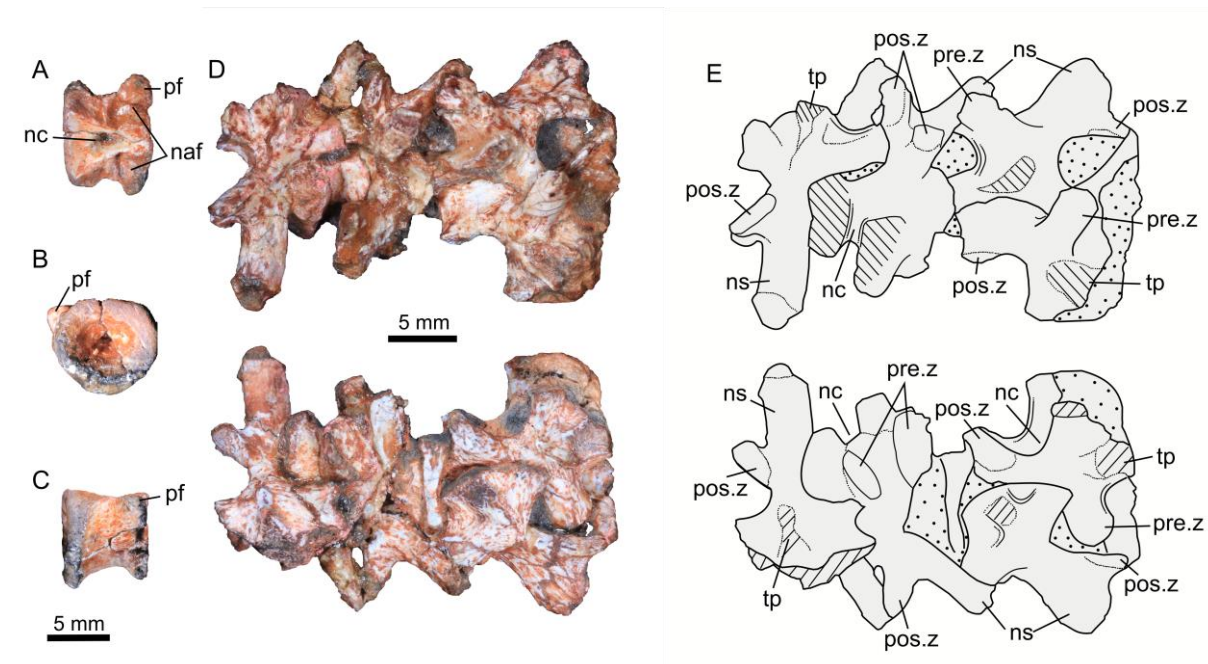


FIGURE 3. Axial skeleton of *P. brasiliensis*, holotype UFRGS-PV-0248-T. **A**, dorsal view of one dorsal centra; **B**, same material in posterior view; **C**, same material in lateral view; **D**, pictures of the four preserved neural arch, from both side; **E**, schematic drawing of the same material. **Abbreviations:** **naf**, facet for neural arch; **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **pf**, parapophyseal facet; **pos.z**, postzygapophyse; **pre.z**, prezygapophyse; **tp**, transverse process (eroded). [planned for page width]

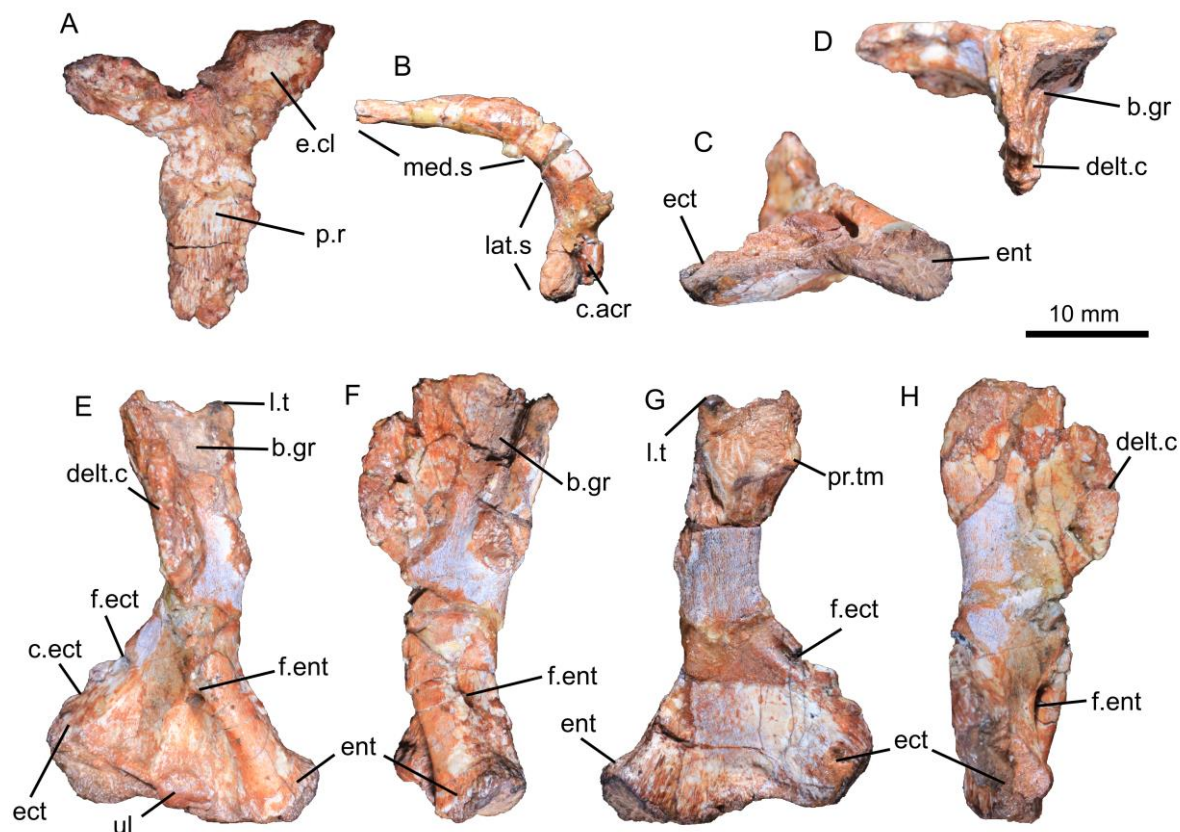


FIGURE 4. Pectoral girdle and forelimb of *P. brasiliensis*, holotype UFRGS-PV-0248-T. **A**, interclavicle in dorsal view; **B**, right clavicle in dorsal view; **C**, right humerus in distal view; **D**, right humerus in proximal view; **E**, right humerus in anterior view; **F**, right humerus in medial view; **G**, right humerus in posterior view; **H**, right humerus in lateral view.

Abbreviations: **b.gr**, bicipital groove; **c.acr**, concavity for reception of the acromial process; **c.ect**, ectepicondylar crest; **delt.c**, deltopectoral crest; **e.cl**, extension for articulation with medial end of the clavicle; **ect**, ectepicondyle; **ent**, entepicondyle; **f.ect**, ectepicondylar foramen; **f.ent**, entepicondylar foramen; **lat.s**, lateral segment; **l.t**, lesser tuberosity; **med.s**, medial segment; **p.r**, posterior ramus; **pr.tm**, process for insertion of the *M. teres minor*; **ul**, ulnar condyle. [planned for page width]

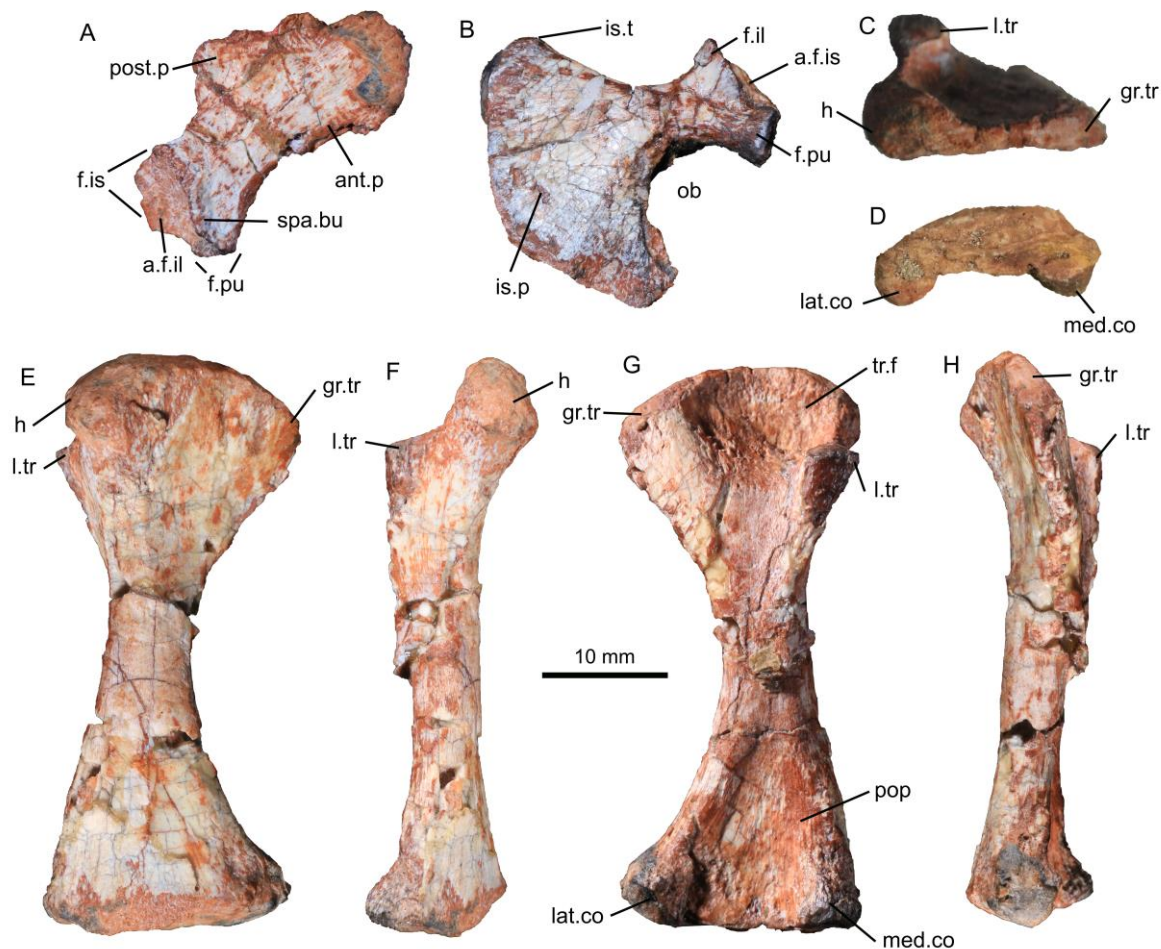


FIGURE 5. Pelvic girdle and hindlimb (stylopod) of *P. brasiliensis*, holotype UFRGS-PV-0248-T. **A**, right ilium in lateral view; **B**, right ischium in ventral view; **C**, left femur in proximal view; **D**, left femur in distal view; **E**, left femur in anterior view; **F**, right femur in medial view; **G**, left femur in posterior view; **H**, left femur in lateral view. **Abbreviations:** **a.f.il**, acetabular facet of the ilium; **a.f.is**, acetabular facet of the ischium; **ant.p**, anterior process of the ilium; **f.il**, facet for articulation with the ilium; **f.is**, facet for articulation with the ischium; **f.pu**, facet for articulation with the pubis; **gr.tr**, greater trochanter; **h**, femoral head; **is.p**, ischial plate; **is.t**, ischium tuberosity; **lat.co**, surface for the lateral condyle; **l.tr**, lesser trochanter; **med.co**, surface for the medial condyle; **ob**, obturator foramen; **pop**, popliteal fossa; **post.p**, postacetabular portion of the ilium; **spa.bu**, supra-acetabular buttress of the ilium; **tr.f**, trochanteric fossa. [planned for page width]

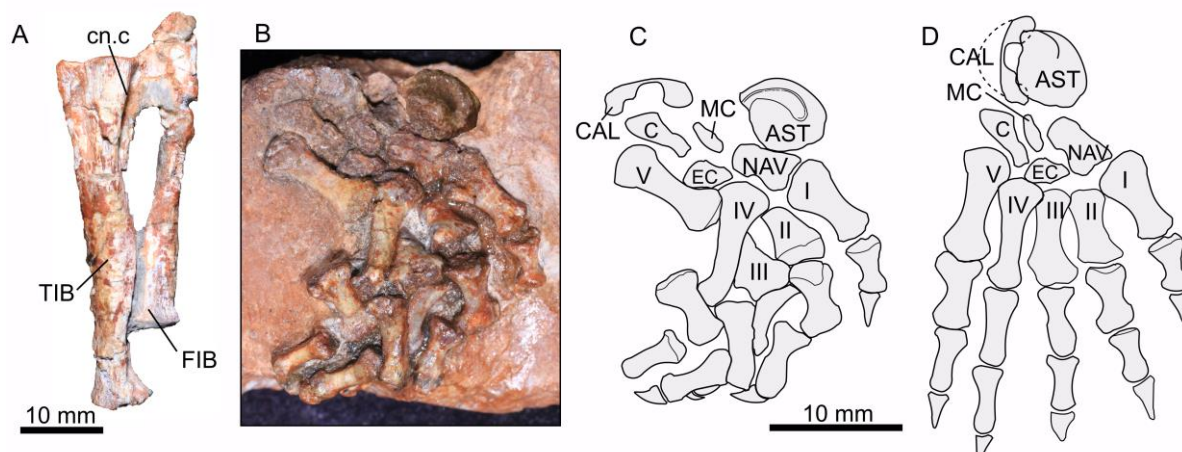


FIGURE 6. Hindlimb (zeugopod and autopod) of *P. brasiliensis*, holotype UFRGS-PV-0248-T. **A**, left tibia and fibula in anterior view; **B**, right foot as preserved; **C**, schematic drawing of the same material; **D**, reconstruction of the right foot in dorsal view. **Abbreviations:** **AST**, astragal; **C**, cuneiform; **CAL**, calcaneum; **cn.c**, cnemial crest of the tibia; **EC**, ectocuneiform; **FIB**, fibula; **MC**, mesocunifform; **NAV**, navicular; **TIB**, tibia; **I-V**, metatarsals I through V.

[planned for page width]

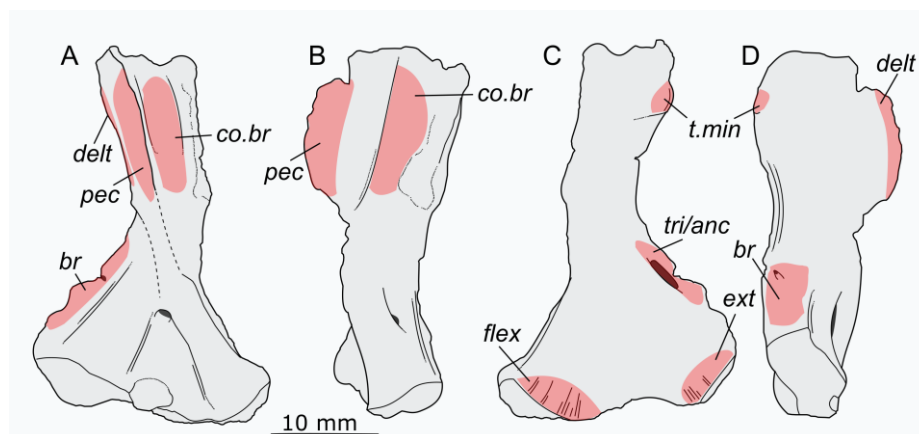


FIGURE 7. Humeral muscular origins and insertions of *P. brasiliensis*. **A**, right humerus in anterior view; **B**, in medial view; **C**, in posterior view; **D**, in lateral view. **Abbreviations:** **br**, origin of the *M. brachioradialis*; **co.br**, insertion of the *M. coracobrachialis*; **delt**, insertion of the *M. deltoideus*; **ext**, origin of extensor muscles of the wrist joint and digits; **flex**, origin of flexor muscles of the wrist joint and digits; **pec**, insertion of the *M. pectoralis*; **t.min**, insertion

of the *M. teres minor*; **tri/anc**, origin of the *M. triceps brachii* and *M. anconeus*. [planned for 2/3 page width]

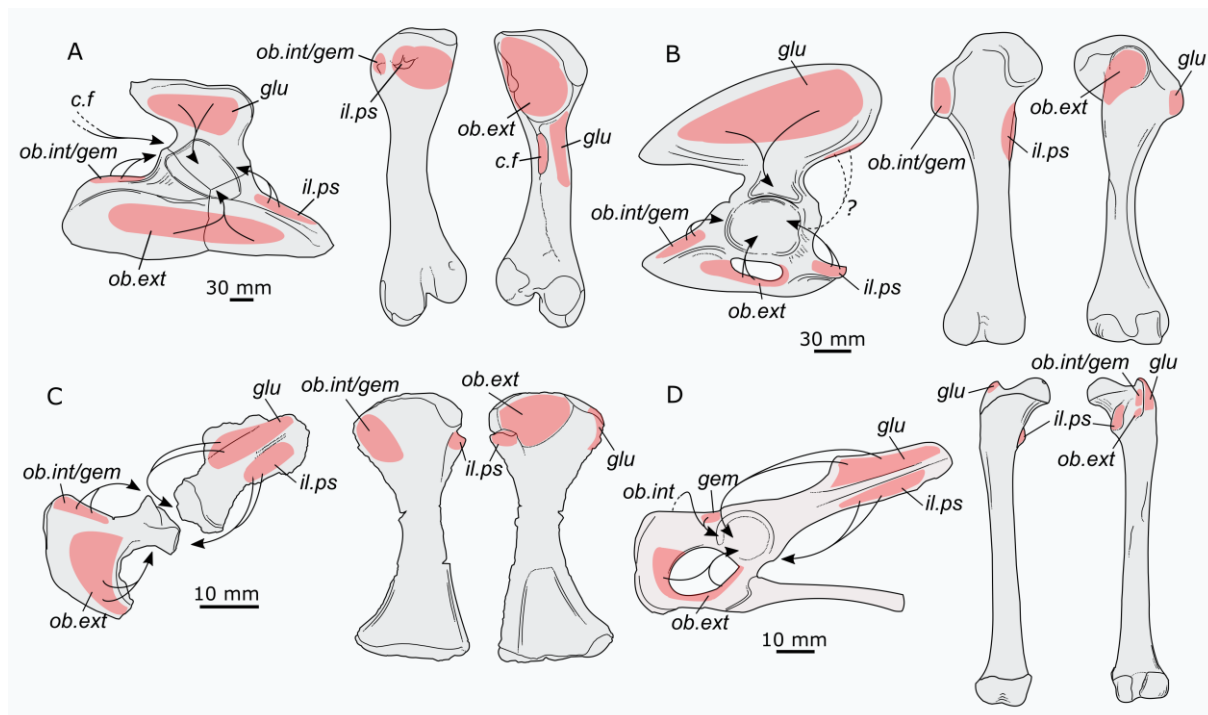


FIGURE 8. Hip muscular origins and insertions. **A**, right pelvis and femur of the ‘pelycosaur’ *Dimetrodon*; **B**, right pelvis and femur of the basal cynognathian *Cynognathus*; **C**, right pelvis and femur of *P. brasiliensis*; **D**, right pelvis and femur of the therian *Didelphis*. **Abbreviations:** *c.f.*, origin and insertion of the *M. caudifemoralis*; *glu*, origin and insertion of the *M. glutei* (= *M. iliofemoralis*); *il.ps*, origin of the *M. iliacus* and insertion of the *M. iliopsoas* (= *M. pubo-ischio-femoralis internus*); *ob.ext*, origin and insertion of the *M. obturator externus* (= *M. pubo-ischio-femoralis externus*); *ob.int/gem*, origin and insertion of the *M. obturator internus* and *M. gemelli* (= *M. ischio-trochantericus*). [planned for page width]

TABLE 1. Degree of torsion of the humeral shaft in cynodonts. The angle was measured between the transversal axes of the proximal end and the distal end, based on pictures of the humerus from proximal view.

Taxa	Torsion of the humeral shaft	References
<i>Galesaurus</i>	20-40°	UMZC-T820/T823
<i>Thrinaxodon</i>	40-50°	Jenkins, 1971
<i>Cynognathus</i>	20°	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	20°	UMZC-T492
<i>Cricodon</i>	40°	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	5°	UMZC-T925
<i>Luangwa</i>	5°	OUMNH-TSK121
<i>Exaeretodon</i>	30°	Bonaparte, 1963
<i>Santacruzodon</i>	65°	Bertoni, 2014
<i>Prozostrodon</i>	5°	UFRGS-PV0248T
<i>Bienotheroides</i>	20-45°	Maisch et al., 2004; Sun et al., 1985
<i>Tritylodon</i>	30-40°	Gaetano et al., 2017
<i>Kayentatherium</i>	40°	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilitherium</i>	15°	UFRGS-PV1043T
<i>Eozostrodon</i>	50°	Jenkins and Parrington, 1976
<i>Tachyglossus</i>	60°	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	75°	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	<5°	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	<5°	UFRGS-PV14Z

TABLE 2. Length ratio and angle of the deltopectoral crest in cynodonts. Length ratio = Length of deltopectoral crest / Humeral length * 100). The angle was measured between the deltopectoral crest and the axis “Lesser Tuberosity – Medial margin of the humeral head”, based on pictures of the humerus from proximal view.

Taxa	Angle of the deltopectoral crest	Length ratio of the deltopectoral crest	Materials/References
<i>Procynosuchus</i>	145°	52%	Abdala, 1999
<i>Galesaurus</i>	132°-135°	50%	UMZC-T820/T823
<i>Thrinaxodon</i>	135°	50%	Jenkins, 1971
<i>Platycraniellus</i>	90°	-	Abdala, 2007
<i>Cynognathus</i>	125°	60%	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	105-120°	58%	UMZC-T492/T433
<i>Cricodon</i>	-	50%	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	100°	50%	UMZC-T925
<i>Massetognathus</i>	90°	52%	Abdala, 1999
<i>Luangwa</i>	102°	53%	OUMNH-TSK121
<i>Andescynodon</i>	90°	54-61%	Abdala, 1999
<i>Boreogomphodon</i>	105°	50%	Liu et al., 2017
<i>Exaeretodon</i>	150°	52-60%	Abdala, 1999
<i>Pascualgnathus</i>	90°	58%	Bonaparte, 1966
<i>Trucidocynodon</i>	90°	50%	UFRGS-PV1051T
<i>Chiniquodon</i>	125°	54-57%	Abdala, 1999
<i>Probainognathus</i>	135°	45-50%	Abdala, 1999
<i>Prozostrodon</i>	95°	45%	UFRGS-PV0248T
<i>Irajatherium</i>	90°	53%	UFRGS-PV599T

TABLE 2. (Continued)

<i>Tritylodon</i>	100°	50%	Gaetano et al., 2017
<i>Oligokyphus</i>	95°	52%	NHMUK-R7402
<i>Kayentatherium</i>	-	53%	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilitherium</i>	100°	48%	UFRGS-PV1043T
			Jenkins and Parrington,
<i>Eozostrodon</i>	-	44%	1976
<i>Tachyglossus</i>	95°	48%	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	105°	54%	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	-	55%	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	-	41%	UFRGS-PV14Z

TABLE 3. Distal end width / Humeral length ratio in cynodonts. The distal end width was measured between the two epicondyles, based on pictures of the humerus from anterior view.

Taxa	Distal end width	Materials/References
<i>Procynosuchus</i>	49%	Abdala, 1999
<i>Galesaurus</i>	50%	UMZC-T823
<i>Thrinaxodon</i>	50%	Jenkins, 1971
<i>Cynognathus</i>	51%	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	44%	UMZC-T492
<i>Cricodon</i>	42%	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	38%	UMZC-T925
<i>Massetognathus</i>	38-40%	Abdala, 1999; Jenkins, 1971
<i>Luangwa</i>	40%	OUMNH-TSK121
<i>Boreogomphodon</i>	60%	Sues and Hopson, 2010
<i>Exaeretodon</i>	49-57%	Abdala, 1999
<i>Pascualgnathus</i>	46%	Bonaparte, 1966
<i>Trucidocynodon</i>	30%	UFRGS-PV1051T
<i>Chiniquodon</i>	58-63%	Abdala, 1999
<i>Probainognathus</i>	34-37%	Abdala, 1999
<i>Prozostrodon</i>	58%	UFRGS-PV0248T
<i>Irajatherium</i>	55%	UFRGS-PV599T
<i>Tritylodon</i>	48-51%	Gaetano et al., 2017
<i>Oligokyphus</i>	42%	NHMUK-R7402
<i>Kayentatherium</i>	60%	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilitherium</i>	43%	UFRGS-PV1043T

Table 3. (continued)

<i>Eozostrodon</i>	30%	Jenkins and Parrington, 1976
<i>Tachyglossus</i>	95%	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	83%	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	30%	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	20%	UFRGS-PV14Z

ARTIGO 2 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. **Postcranial anatomy of *Riograndia guibensis* (Cynodontia: Ictidosauria)**. *Geobios*, Submetido.

Postcranial anatomy of *Riograndia guaibensis* (Cynodontia: Ictidosauria)

Morgan L. Guignard ^{a,*}, Agustín G. Martinelli ^{b,c}, Marina B. Soares ^{a,b}

^a Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

^b Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

^c CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina

* Corresponding author. E-mail address: guignard.morgan@gmail.com (M.L. Guignard).

Abstract

Postcranial remains of non-mammaliaform cynodonts provide crucial information documenting the anatomical steps and locomotor advances that led to the mammalian pattern. Here, we present a detailed description of the first postcranial specimens referable to *Riograndia guaibensis* (Probainognathia, Ictidosauria), an abundant non-mammaliaform cynodont from the Late Triassic of Brazil (*Riograndia* Assemblage Zone, Candelária Sequence) that is closely related to Mammaliaformes. Functional and ecological implications of these fossils are also investigated, based on scapular and humeral morphology and muscular reconstructions. The pectoral girdle and forelimb show fossorial adaptations, with numeral specializations increasing the mechanical advantages of retractor muscles. *Riograndia guaibensis* retained a semi-sprawling forelimb, with well-developed adductor muscles to hold the body off the ground. These results confirm that the forelimb posture of non-mammaliaform probainognathians was still similar to that of basal synapsids and differed from the more erect posture and parasagittal function of therians.

Keywords:

Cynodont

Ictidosaur

Postcranium

Morpho-functionality

Posture

Fossoriality

1. Introduction

The record of South American Triassic cynodonts is noteworthy when compared with that of other continents, boasting the highest species richness of non-mammaliaform eucynodonts, especially in the clades Traversodontidae (Cynognathia: Gomphodontia) and Probainognathia. The latter includes ~20 species known from Mendoza, San Juan and La Rioja provinces in Argentina and Rio Grande do Sul state in Brazil, spanning from the late Middle Triassic to the Late Triassic (Abdala and Ribeiro, 2010; Bonaparte and Migale, 2015; Martinelli and Soares, 2016; Martinelli et al., 2016).

The record of South American non-mammaliaform probainognathians is represented by an array of morphologically distinctive groups, including ecteniniids (Oliveira et al., 2010; Martínez et al., 2013), chiniquodontids (Abdala and Gianinni, 2002; Martinelli et al., 2017b), probainognathids (Romer, 1973; Martinelli et al., 2016), and prozostrodonians (including ictidosaur, brasilodontids and closely related forms; Bonaparte and Barberena, 2001; Bonaparte et al., 2003; Martinelli and Rougier, 2007; Soares et al., 2014; Martinelli et al., 2017a, c). Among these South American species, *Riograndia guaibensis* is one of the most abundant (Bonaparte et al., 2001, 2010; Soares et al., 2011; Bolze et al., 2015), being the index taxon for the *Riograndia* Assemblage Zone of the Candelária Sequence (Santa Maria Supersequence of southern Brazil). *Riograndia guaibensis* was originally placed in its own family (Riograndidae) within Ictidosauria by Bonaparte et al. (2001). Subsequently, this species was considered as a non-tritheledontid ictidosaur (Martinelli and Rougier, 2007) or included in Tritheledontidae (e.g., Soares et al., 2011; Ruta et al., 2013). Ictidosaur, as re-defined by Martinelli and Rougier (2007), include *Riograndia* plus tritheledontids. Within this latter clade, originally established by Broom (1912), the following species are included: *Trithelodon riconoi* Broom, 1912, *Pachygenelus monus* Watson, 1913, *Diarthrognathus*

broomi Crompton, 1958, *Chalimnia musteloides* Bonaparte, 1980, *Elliotherium kersteni* Sidor and Hancox, 2006 and *Irajatherium hernandezii* Martinelli et al., 2005.

Ictidosaurids are mainly characterized by the hypertrophy of their mesial incisors and several specializations in postcanine dentition, including multiple-cusped, leaf-shaped postcanines (e.g., *Riograndia*) or numerous upper bulbous postcanine teeth with three main cusps and a labial cingulum (e.g., *Pachygenelus*; Gow, 1980). Members of this clade usually have stout skulls, with a tall, broad snout and massive jaws (Gow, 1980; Bonaparte, 1980; Martinelli and Rougier, 2007; Soares et al., 2011). Due to several synapomorphies (mainly in the skull) shared with morganucodontids and *Sinoconodon*, they have been postulated as the sister group of Mammaliaformes (Hopson and Barghusen, 1986; Luo, 1994; Hopson and Kitching, 2001). However, other phylogenetic hypotheses, especially the most recent ones, placed Ictidosauridae in a more distant position, with tritylodontids (Rowe, 1988; Wible, 1991; Ruta et al., 2013) and brasilodontids (Bonaparte et al., 2005; Liu and Olsen, 2010; Soares et al., 2014; Martinelli et al., 2016, 2017c) more closely related to Mammaliaformes. The postcranial anatomy of the ictidosaurids is poorly known and has only been partially described for *Irajatherium hernandezii* (Martinelli et al., 2005; Oliveira et al., 2011) and *Pachygenelus* (Gow, 2001). Rowe (1993) and Hopson and Kitching (2001) also scored postcranial features for this taxon in their cladistic data matrix. In spite of the relevant phylogenetic position of *R. guaibensis* as a basal ictidosaur and its abundance in its respective assemblage zone, its postcranial skeleton remains unknown. Here, we present a detailed description of the first postcranial material to be referred to this taxon. Moreover, functional and ecological implications of the postcranium are also investigated, improving our knowledge of postural and locomotor advances amongst prozostrodontian probainognathians.

2. Material and methods

The postcranial description of *Riograndia guaibensis* is based on four specimens, housed at the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Brazil. The specimen UFRGS-PV-833-T includes skull, jaws and a well-preserved but incomplete left humerus. The association of this element with the skull of *R. guaibensis* is unequivocal. The specimen UFRGS-PV-800-T consists of an incomplete isolated left humerus, similar in morphology than that of UFRGS-PV-833-T. The specimen UFRGS-PV-1320-T includes disarticulated axial and appendicular elements in association, with nine presacral ribs, both humeri, a right scapula, and fragments of clavicle, ischium, femur and small indeterminate bones. This material is referred to *R. guaibensis* due to the humeral morphology. The specimen UFRGS-PV-1379-T includes a complete right scapula, similar to that of UFRGS-PV-1320-T.

The postcranial elements of *R. guaibensis* were directly compared to other non-mammaliaform cynodonts and extant mammals (monotremes, marsupials and placentals) listed in Table 1. Moreover, comparisons with other non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Procynosuchus*, *Andescynodon*, *Tritylodon*) and early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon*, *Megazostrodon*) were also made on the basis of detailed descriptions in the literature (e.g., Jenkins and Parrington, 1976; Kemp, 1980a; Gambaryan and Averianov, 2001; Liu and Powell, 2009; Gaetano et al., 2017, 2018).

The postcranial measurements were taken directly on the specimens with a digital caliper to the nearest 0.1 mm. Angle measurements were made with the software Inkscape, based on pictures of the material (Table 2).

Some structures (fossae, crests) present on the appendicular skeleton of *R. guaibensis* permit the determination of the approximate position or development of muscles. The origin and insertion of main muscles were estimated using homology models including non-mammaliaform therapsids (Romer, 1922; Jenkins, 1971; Kemp, 1980b; Lai et al., 2018) and

studies dealing with osteology and myology of living amphibians (Mivart, 1869; Davison, 1895; Walthall and Ashley-Ross, 2006), squamates (Holmes, 1977; Jenkins and Goslow, 1983; Zaaf et al., 1999), crocodylians (Romer, 1956; Otero et al., 2010; Meers, 2003; Lima et al., 2016), monotremes (Howell, 1937a; Walter, 1988; Gambaryan et al., 2002, 2015), metatherians (Howell, 1937b; Jenkins and Weijs, 1979; Stein, 1981; Argot, 2002), and eutherians (McEvoy, 1982; Thorington et al., 1997; Fisher et al., 2007, 2008, 2009, 2010).

“Mammalian” rather than “reptilian” terminology is used to designate bone structures and muscles, but the “reptilian” homologue of each structure and muscle is given the first time the structure/muscle is mentioned. Muscle nomenclature and homology between mammals and reptiles are mainly based on the work of Ellsworth (1974), Diogo et al. (2009), and Abdala and Diogo (2010).

Institutional Abbreviations: **MCN**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **MVP**, Museu do Patronato Alves Ramos, Santa Maria, Brazil; **MNHN**, Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, France; **NHMUK**, Natural History Museum, London, United Kingdom; **OUMNH**, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, United Kingdom; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; **UMZC**, University Museum of Zoology, Cambridge, United Kingdom.

3. Systematic paleontology

Cynodontia Owen, 1861

Probainognathia Hopson, 1990

Prozostrodonia Liu et Olsen, 2010

Ictidosauria Broom, 1929 (*sensu* Martinelli and Rougier, 2007)

Genus *Riograndia* Bonaparte, Ferigolo et Ribeiro, 2001

Riograndia guaibensis Bonaparte, Ferigolo et Ribeiro, 2001

Holotype: MCN-PV 2264, anterior portion of skull, from the tip of snout to the fronto-parietal contact, with complete dentition (Bonaparte et al., 2001).

Referred material: Many specimens are known. A detailed list of the main specimens can be found in Bonaparte et al. (2001) and Soares et al. (2011).

Locality and Horizon: The new referred specimens are from the Linha São Luiz site, in the municipality of Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul state, Brazil (Fig. 1). The stratigraphic level comprising the *Riograndia* Assemblage Zone (AZ) of Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, is Norian, based on a recent dating of $225.42 \pm 0.37225.6$ Ma (Langer et al., 2018).

Emended diagnosis: Small probainognathian cynodont with the following combination of features (autapomorphies with an asterisk): maxilla participating in the anterior margin of the subtemporal fossa in palatal view, but excluded by the jugal from the ventral margin of this fossa in lateral view; dorsoventrally deep lacrimal; absence of prefrontal and postorbital; weak anterior portion of the zygomatic arch; broad interpterygoid vacuities; jugular foramen separated from the fenestra rotunda; reduced upper incisor 1 and hypertrophied lower incisor 1*; reduced upper and lower canines, with upper ones larger than the lower ones*; last upper and lower postcanine crowns imbricated; teeth implanted at an angle to the long axis of the palate; leaf-shaped upper and lower postcanines with up to 9 small, subequal and sharp cuspsules evenly distributed on the cutting edge*; rectangular scapular blade with anteriorly located supracoracoideus fossa; posteriorly projected postscapular fossa; thick and distinct lesser tubercle; prominent tuberosity for the *M. teres major*; expanded distal end representing about 54% of the humeral length; presence of an ectepicondylar foramen (modified from Bonaparte et al., 2001 and Soares et al., 2011).

Description and Comparisons:

Axial Skeleton. At least nine isolated and incomplete presacral ribs are preserved in UFRGS-PV-1320-T (Fig. 2). The most proximal ends are not preserved but in two ribs, the capitulum and the tuberculum remain visible, although both are eroded. The tuberculum is located distal to the capitulum. The shaft is long and anteroposteriorly flattened. Proximally, the ribs arch laterally and posteriorly. The distal half of the shaft is straighter and ventrally projected. All preserved ribs lack the expanded costal plates or processes found in basal epicynodonts (e.g., *Galesaurus* and *Thrinaxodon*; Jenkins, 1971) and most cynognathians (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Andescynodon*, *Menadon*, *Protuberum*, *Pascualgnathus*, and *Scalenodon*; Jenkins, 1971; Kammerer et al., 2008; Liu and Powell, 2009; Oliveira et al., 2009; Reichel et al., 2009). Costal plates are represented in all basal epicynodonts in which the postcranium is known (Butler et al., 2018) and were secondarily lost in several traversodontids (e.g., *Exaeretodon*, *Boreogomphodon*, Oliveira et al., 2007; Liu et al., 2017) and all probainognathians (e.g., Bonaparte and Barberena, 2001; Oliveira et al., 2010; Guignard et al., 2018).

Pectoral Girdle and Forelimb.

Clavicle. Only one fragment representing the medial portion of a clavicle is preserved. It is a slender shaft that extends proximally into a spatulate plate for the articulation with the interclavicle.

Scapula. The pectoral girdle of *R. guaiibensis* is known from two right scapulae, of which UFRGS-PV-1379-T is the best preserved. Except for the damaged dorsal margin, the bone is almost complete. The scapula consists of a high, narrow and thin blade, with an anteroposterior constriction of the base, above the glenoid, as seen in other epicynodonts (Fig. 3). The scapula of *Procynosuchus* lacks this constriction and the ventral extremity of the scapula is as wide as the dorsal margin (Kemp, 1980a). The scapula of *R. guaiibensis* is

slightly bowed laterally, a common condition in non-mammaliaform cynodonts. The medial surface of the scapular blade is flat. Viewed from the lateral aspect, the blade is rectangular in outline, with almost parallel anterior and posterior border. This rectangular shape is found in most non-mammaliaform cynodonts, but the tritylodontids *Kayentatherium* and *Tritylodon* have a triangular blade, with a wide dorsal margin (Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). The anterior scapular margin of *R. guaiensis* is straight and the posterior one is slightly concave. The widest surface area of the blade is found on the dorsal margin.

The posterior margin of the blade consists of a strong, laterally projected flange extending from the dorsal margin to the base of the scapula where the height of this flange decreases abruptly to end near the glenoid. A distinct, concave postscapular fossa is facing posteriorly along the ventral half of the posterior border. A postscapular fossa has also been described for tritylodontids, but it occupies the entire posterior margin instead of being restricted to the ventral half (Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). The flange on the anterior margin is also laterally projected. It is as prominent as the posterior one, but ventrally this flange is everted and faces anteriorly. Laterally projected anterior and posterior margins are typical in the scapulae of non-mammaliaform cynodonts.

There is no supraspinous fossa, a condition shared with most non-mammaliaform cynodonts. In *Cynognathus*, *Diademodon*, tritylodontids and early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon* and *Megazostrodon*), an incipient supraspinous fossa is present, although it is almost excluded from lateral view and restricted to the anterior surface of the anterior scapular margin (Jenkins and Parrington, 1946; Sun et al., 1985). However, in *Cynognathus* and the tritylodontids *Kayentatherium* and *Tritylodon*, the most dorsal part of the supraspinous fossa is extended anteriorly and faces laterally, like the biplanar supraspinous fossa seen in living therians (Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). The anterior margin ends in a well-developed acromion. It consists of a tuberosity protruding anteriorly, as

in *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Menadon* (Kammerer et al., 2008), *Boreogomphodon* (Liu et al., 2017), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), *Trucidocynodon*, *Probainognathus* (Romer and Lewis, 1973), *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Pachygenelus* (Gow, 2001) and tritylodontids (Sun et al., 1985; Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). According to Jenkins (1971), there is no acromion process in *Thrinaxodon* because in well-preserved specimens the averted anterior edge is very thin and appears to be complete. However, Jenkins (1971) described a local thickening on the ventral part of the anterior edge and suggested it could be the point of acromio-clavicular joint.

A deep supracoracoideus fossa (considered as homologous with the mammalian infraspinous fossa by many authors [e.g., Sues and Jenkins, 2006; Luo, 2015]) is present on the lateral surface of the blade, enclosed by the anterior and posterior borders. This fossa becomes progressively indistinct ventrally. The supracoracoideus fossa is dorsal to the glenoid in basal cynodonts (e.g., *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*; Kemp, 1980a; Butler, 2009) and in *Morganucodon* (Sues and Jenkins, 2006), so that the acromion and the anterior scapular margin are aligned with the anterior margin of the glenoid. In contrast, in *R. guaibensis*, the long axis of the central sulcus of the fossa is displayed anteriorly, with the acromion and the anterior border situated well away from the glenoid (Fig. 3(A)). This condition is also observed in tritylodontids (Sun et al., 1985; Sues and Jenkins, 2006).

The base of the scapula bears a tuberosity, distal to the posterior margin, above the glenoid buttress, for the origin of the *M. teres minor*. The scapular glenoid facet is slightly concave. It faces ventrally and slightly laterally as in *Kayentatherium* (Sues and Jenkins, 2006) and *Tritylodon* (Gaetano et al., 2017), rather than posteroventrally, as seen in *Procynosuchus* (Kemp, 1980a), *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971), *Galesaurus* (Butler, 2009; Butler et al., 2018), *Cynognathus*, *Menadon* (Kammerer et al., 2008) and *Luangwa*.

Anterodorsal to the glenoid facet, the base of the scapula extends anteriorly, forming a well-developed flange below the acromion. This structure is observed in most non-mammaliaform cynodonts. Romer and Lewis (1973) interpreted it as an incipient supraspinous fossa.

However, the incipient supraspinous fossa seen in some non-mammaliaform eucynodonts is located along the dorsal half of the anterior surface of the scapula. Comparing with other non-mammaliaform cynodonts with completely known scapulocoracoids (e.g., *Exaeretodon*, *Menadon*), it is more reasonable to consider this flange to be the articular surface for the procoracoid.

Humerus. The following description is mainly based on the specimen UFRGS-PV-833-T, which includes an almost complete left humerus prepared in the round. The distal end and the diaphysis are perfectly preserved but it lacks the most medial region of the proximal end, with the two tubercles and the medial half of the humeral head broken away (Fig. 4(A-F)). These structures are preserved in the specimen UFRGS-PV-800-T (Fig. 4(G-H)). The bone is described below with a mammalian orientation, with the shaft held vertically and the deltopectoral crest facing anteriorly.

The humerus of *R. guaibensis* is very similar to that of the tritheledontid *Irajatherium*. The shaft of the humerus is expanded transversely and relatively flat. It is almost straight, like in the probainognathians *Trucidocynodon*, *Chiniquodon* (Romer and Lewis, 1973), *Prozostrodon* (Guignard et al., 2018), *Oligokyphus*, *Brasilodon*, the early mammaliaform *Morganucodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and living mammals. By contrast, the shaft is strongly curved dorsally in most non-mammaliaform cynodonts (e.g., Jenkins, 1970; Kemp, 1980a; Sues and Jenkins, 2006; Liu and Powell, 2009; Bertoni, 2014).

The humeral shaft of *R. guaibensis* is twisted, with the transversal axis of the proximal and distal ends forming an angle of 22° in proximal view (Fig. 4(E)). This feature is not an effect of distortion, as the right humerus is three-dimensionally preserved. A twisted humerus

is observed in most non-mammaliaform cynodonts and monotremes (Table 2), but the torsion is very small or absent in therians with parasagittal posture (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997).

The humeral head is bulbous and faces posterolaterally, like in other non-mammaliaform cynodonts and early mammaliaforms (e.g., Martinelli et al., 2005; Oliveira et al., 2010; Sues and Hopson, 2010; Bonaparte et al., 2012; Fedak et al., 2015), contrasting with the posteriorly-facing humeral head of living therians. On the posterior surface, a conspicuous ridge runs distally from the humeral head to become confluent with the ectepicondylar crest at the distal end of the bone.

In *R. guaibensis*, the area representing the greater tubercle is confluent with the humeral head and not developed as a distinct structure (Fig. 4(H)), comparable to that of basal non-mammaliaform cynodonts. However, the greater tubercle could have been more prominent as part of an unpreserved cartilaginous cap. The lesser tubercle is a thick bony tuberosity, which protrudes medially and stands apart from the humeral head.

The deltopectoral crest is a rectangular flange extending for half the length of the humerus, a common feature in non-mammaliaform cynodonts (Table 2). The flange is projected almost perpendicularly to the transversal axis of the proximal end. This angle is also perpendicular in *Platycraniellus*, *Massetognathus*, *Andescynodon*, *Pascualgnathus*, *Trucidocynodon*, *Irajatherium*, *Oligokyphus* and the monotreme *Tachyglossus*. *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Exaeretodon*, *Probainognathus*, and *Chiniquodon* have an angle exceeding 120° , with a crest projected anterolaterally (Table 2). However, it remains uncertain how much of the observed difference of angle is due to deformation, as this thin structure could be easily deformed during fossilization. In the more damaged specimens of *R. guaibensis* (UFRGS-PV-800-T and UFRGS-PV-1320-T), the crest and shaft form an angle of about 125° . The crest is thicker along its apex. As in most non-

mammaliaform cynodonts, the crest is greatly expanded anteriorly in *R. guaibensis* compared to generalized mammals. On the lateral side of the crest, there is a well-defined and deep fossa, becoming shallower distally.

The teres crest originates from the proximomedial border of the shaft and extends as far distally as the deltopectoral crest. A tuberosity is located at the distal extremity of the teres crest, probably for the insertion of the *M. teres major*. Jenkins (1970, 1971) observed a groove in basal non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Thrinaxodon*, *Cynognathus*) and the traversodontid *Massetognathus* located in the same area than the tuberosity of *R. guaibensis*. A prominent tuberosity is also present in *Luangwa*, *Pascualgnathus* (Bonarparte, 1966), *Oligokyphus*, and the early mammaliaform *Morganucodon* (Jenkins and Parrington, 1976). The humerus of *Irajatherium* UFRGS-PV-599-T shows two small processes in this area (Fig. 4(I-J)) and this structure was considered as diagnostic for this taxon (Martinelli et al., 2005). However, although Oliveira et al. (2011) describe two processes on the specimen UFRGS-PV-1068-T of *Irajatherium*, the presence of a second process remains unclear in this specimen. The two crests and the shaft enclose a broad and shallow concave area, the bicipital or intertubercular groove, on the anterior surface of the humerus. It is well-marked proximally but becomes indistinct by the mid-length of the shaft.

Distally, the deltopectoral crest decreases gradually and becomes a small but well-defined ridge. This ridge is anteriorly projected but everted distally toward the medial surface of the bone, to connect with the bridge of the entepicondylar foramen. The entepicondyle protrudes strongly medially and represents more than one third of the distal end. The ectepicondylar crest is well-developed and extends proximal to the ectepicondyle, along the distal half of the diaphysis. The distal extremity is very wide representing about 54% of the proximodistal length of the bone. An expanded distal humeral end is a common feature in non-mammaliaform cynodonts and monotremes, contrasting with the narrow distal end found

in *Morganucodon* and generalized living therians (Table 2). From a distal view, the thickness of the entepicondyle and the ectepicondyle are approximately the same, as seen in other small non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Therioherpeton*, *Oligokyphus*, *Bienotheroides*). In contrast, the ectepicondyle is thicker in larger cynodonts allowing to transfer the body weight on the radius, whereas the weight is not a critical factor in smaller forms (Jenkins, 1971).

The entepicondylar foramen is oval and large. It is enclosed by a stout flange of the bone and prolonged by a groove which continues to the distal end. This groove separates the prominent entepicondyle and the distal articular facet. An ectepicondylar foramen is present near the ectepicondylar crest, opening laterally. It is smaller than the entepicondylar foramen and enclosed by a thin flange. The ectepicondylar foramen is present in most non-mammaliaform cynodonts (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971; Kemp, 1980a; Martinelli et al., 2005; Abdala, 2007; Butler, 2009; Liu and Powell, 2009; Gaetano et al., 2018; Guignard et al., 2018) but is absent in tritylodontids (Young, 1947; Kühne, 1956; Sun et al., 1985; Maisch et al., 2004; Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017), *Probainognathus* (Abdala, 1999), *Trucidocynodon*, *Brasilodon* (Bonaparte et al., 2012), and *Morganucodon* (Jenkins and Parrington, 1976). According to Oliveira (2006), it is also lacking in *Therioherpeton*, but new examination of the material (MVP-05.22.04; Martinelli et al., 2017a) indicates that this foramen is, in fact, present. The lack of an ectepicondylar foramen was considered a synapomorphy of most derived probainognathians (Hopson and Kitching, 2001), but based on the aforementioned examples of non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Probainognathus*, *Trucidocynodon*) the phylogenetic history of this feature seems more complex. In most mammals, the foramen is absent (e.g., Jenkins, 1971).

The distal articular surface is represented by two condyles. The ulnar condyle is located on the middle of the distal extremity. Anteriorly, this condyle is transversely compressed. It wraps around the distal end and extends onto both anterior and posterior

aspects of the humerus. A bulbous ulnar condyle is observed in all non-mammaliaform cynodonts (Kemp, 1980a, b; Abdala, 1999; Sues and Jenkins, 2006; Oliveira et al., 2010; Sues and Hopson, 2010; Bonaparte et al., 2012; Fedak et al., 2015) as well as the early mammaliaforms *Morganucodon* and *Megazostrodon* (Jenkins and Parrington, 1976) and contrasts with the concave trochlea seen in extant therians (Fisher et al., 2007, 2009). The hemispherical capitulum, or radial condyle, is located lateral to the ulnar condyle, being bigger than the ulnar condyle in anterior view. It is confined to the anterior aspect of the distal end, as seen in other non-mammaliaform cynodonts (Bonaparte, 1963; Jenkins, 1971; Liu et al., 2017). The two condyles are close and separated only by a narrow intercondylar groove. A shallow olecranon fossa is present posteriorly.

Pelvic Girdle and Hindlimb.

Ischium. The ischial blade of the left ischium UFRGS-PV-1320-T is preserved (Fig. 2). The blade is thin and expanded transversely. It is concave medially. The posterior margin of the blade is slightly convex and is prolonged medioventrally by a straight symphyseal edge. The size of the obturator foramen is unknown as neither the pubis nor the ventralmost part of the ischial blade are preserved. The posterodorsal corner of the blade forms a well-defined and dorsally directed ischial tuberosity.

Femur. The femur UFRGS-PV-1320-T is only represented by one small fragment of the distal mid-shaft (Fig. 2), which is straight and approximately rectangular in cross-section, being compressed anteroposteriorly. The distal extremity of the femur is gradually expanded transversally but the distal end is broken away.

Muscular Reconstruction of the forelimb of *R. guaibensis*. In all tetrapods, the deltoid muscle is present as a clavicular division (*M. deltoideus clavicularis*) and a scapular division (*M. deltoideus scapularis*), with an additional division from the acromion (*M. deltoideus acromialis*) in mammals (Fisher et al., 2007, 2009; Diogo and Abdala, 2009). The acromion

of *R. guaibensis* is anteriorly projected but is not as developed as in mammals and offers no obvious site for the origin of the *M. deltoideus acromialis*. The *M. deltoideus scapularis* originates from the anterolateral surface of the scapula in reptiles and monotremes (Meers, 2003; Gambaryan et al., 2015) and from the scapular spine (homologous to the anterior border of the scapula in non-mammaliaform cynodonts; Luo, 2015) in therians (Fisher et al., 2007, 2009). Kemp (1980b) suggests this muscle originates from the anterior border and the supracoracoideus fossa in non-mammaliaform cynodonts. However, as the anterior border is strongly laterally projected, it seems unlikely this muscle originates from the anterior border and from the lateral surface as it would be divided in a posteriorly-facing portion and a laterally-facing portion. Such a division is not observed either in living reptiles or monotremes as the anterior border of their scapula is not laterally projected, or in therians as the *M. deltoideus scapularis* is restricted to the scapular spine. This muscle would have been restricted to the posteriorly-facing surface of the reflected anterior scapular margin in *R. guaibensis* and other non-mammaliaform cynodonts. The lateral margin of the deltopectoral crest of *R. guaibensis* was the area of insertion of the *M. deltoideus* (Fig. 5(C, E, F)), as seen in other tetrapods (Meers, 2003; Walthall and Ashley-Ross, 2006; Fisher et al., 2007, 2009). The *M. deltoideus* protracted the forelimb and was also able to abduct the glenohumeral joint, as in living reptiles and therians.

The evolutionary origins of the mammalian *M. teres minor* have been extensively discussed (Diogo and Abdala, 2009). Although some authors initially proposed a homology with the *M. scapulohumeralis anterior* (Romer, 1944; Cheng, 1955), the *M. teres minor* more probably derived from the *M. deltoideus scapularis*, as both the *M. teres minor* and *scapulohumeralis anterior* are present in monotremes (Jouffroy, 1971). Whether a derivative of the *M. scapulohumeralis anterior* or the *M. deltoideus*, the *M. teres minor* have undergone a posterior migration to reach its position along the posterior scapular border in therians.

Kemp (1980b) suggests the *M. teres minor* was still associated with the *M. deltoideus scapularis* in non-mammaliaform cynodonts, and originated from the supracoracoideus fossa, based on the location of this muscle in monotremes (Gambaryan et al., 2015). However, there is no clear area of origin for the *M. teres minor* in the dorsolateral region of the scapula of *R. guaibensis* but the scapular base presents a strong tuberosity posterolaterally. We therefore interpreted this tuberosity to be the area of origin of the *M. teres minor*, agreeing with the muscular reconstruction by Romer (1922), Jenkins (1971) and Lai et al. (2018). In therians, *M. teres minor* inserts on the posterolateral surface of the humerus, distally to the greater tubercle. Further support for a distinct *M. teres minor* in most non-mammaliaform cynodonts, lies in the tuberosity or the ridge on the proximal portion of the lateral region of the humerus, interpreted as the area of insertion of the *M. teres minor* (Jenkins, 1970, 1971; Kemp, 1980b; Butler, 2009). In *R. guaibensis*, a deep fossa is present in this area and represents the site of insertion of this muscle. The *M. teres minor* would assist in abduction of the humerus.

The *M. teres major* is present in crocodylians and mammals but was secondarily lost in lepidosaurs (Abdala and Diogo, 2010). In most therians and crocodylians, it originates near the region of the dorsocaudal angle, from the lateral surface of the scapula or from the posterior border. It inserts on the anterodorsal surface of the proximal half of the humerus in crocodylians and on the teres major tuberosity (located medially, near the midshaft) in mammals. In tritylodontids, a postscapular fossa is located on the posterior border, and was interpreted to be the origin of the *M. teres major* (Sues and Jenkins, 2006; Gaetano et al., 2017). As the postscapular fossa is restricted to the ventral half of the posterior border in *R. guaibensis*, it seems unlikely it was occupied by the origin of the *M. teres major*. This muscle certainly originated from the posteriorly-facing surface of the posterior border, as in mammals without postscapular fossa (Fisher et al., 2007, 2009). A teres major tuberosity is located medially to the bicipital groove, near the midshaft of the humerus, indicating the *M. teres*

major inserted in the same area than in mammals. With a sprawling or semi-sprawling position of the humerus, the *M. teres major* would assist in abduction and retraction of the humerus.

In living tetrapods, the *M. latissimus dorsi* originates mainly from the thoracodorsal and dorsal fascia and inserts on the proximal portion of the posterior (dorsal in reptiles) surface of the humerus, near the insertion of the *M. teres major* (Fisher et al., 2007, 2009; Meers, 2003). However, in monotremes, the *M. latissimus dorsi* inserts more distally on the posterior surface of the shaft, near the entepicondyle (Gambaryan et al., 2015). Jenkins (1971) proposed that this muscle inserted on an oblique and proximal ridge present on the posterior surface of the humerus of *Cynognathus*. No ridge is present in this area in *R. guaibensis*, and the *M. latissimus dorsi* inserted along the posterior side of the teres crest, near the insertion of the *M. teres major*, as in therians. The *M. latissimus dorsi* retracted the humerus, as seen in living mammals and crocodylians (Meers, 2003; Fisher et al., 2009).

The *M. coracobrachialis* originates from the coracoid in all living tetrapods, with a second portion originating from the anterior part of the scapular base in crocodylians. This muscle inserts on the anteromedial surface (equivalent to the ventroposterior surface in reptiles) of the humerus in most living tetrapods (Fisher et al., 2007, 2009; Meers, 2003). In non-mammaliaform cynodonts, the large bicipital groove present on the anterior surface of the humerus was the area of insertion of the *M. coracobrachialis*. The muscle possibly extended until the entepicondylar ridge, as seen in monotremes and some therians (Fisher et al., 2009; Gambaryan et al., 2015), but no osteological evidence exists to support this assumption. Its function was mainly to adduct the humerus, as seen in living crocodylians or therians.

Also present in living tetrapods, the *M. pectoralis* complex originates mainly from the sternum in therians, crocodylians and amphibians, and from the interclavicle and sternal ribs in monotremes and lepidosaurs (Zaaf et al., 1999; Meers, 2003; Walthall and Ashley-Ross,

2006; Gambaryan et al., 2015). In *R. guaibensis*, the *M. pectoralis* inserted along the apex and medial margin of the deltopectoral crest, as seen in other tetrapods. Its function was to adduct and possibly retract the forelimb.

The *M. subscapularis* (*M. subcoracoscapularis* in non-mammalian tetrapods) originates from the medial scapular surface in living tetrapods, with additional portions originating from the medial surface of the coracoid and procoracoid in lepidosaurs and monotremes. In monotremes, the *M. subscapularis* originates from the medial but also posterolateral surfaces of the scapula, as the posterior border is laterally reflected (Gambaryan et al., 2015). The posterior border of the scapula of *R. guaibensis* is also laterally reflected, but it is occupied by a large postscapular fossa, and shows no continuity with the medial surface. The origin of the *M. subscapularis* was restricted to the medial surface, as in all other tetrapods. This muscle passed along the posterior margin of the scapula to insert on the lesser tubercle of the humerus of *R. guaibensis*. Its function was mainly to stabilize and adduct the shoulder joint but its posterior fibers may also retract the humerus, as seen in crocodylians and therians (Meers, 2003; Fisher et al., 2007, 2009).

The *M. infraspinatus* and *M. supraspinatus* of mammals are both derived from the *M. supracoracoideus* present in non-mammalian tetrapods (Abdala and Diogo, 2010). They respectively originate from the infraspinous and the supraspinous fossa in therians. Some authors suggest the two muscles were still undifferentiated in non-mammaliaform cynodonts, and that the ancestral *M. supracoracoideus* originated from the anterolateral base of the scapula and the posterolateral part of the procoracoid (Kemp 1980b). This interpretation is based on the monotreme condition, wherein the *M. infraspinatus* and *M. supraspinatus* originates from the procoracoid and the anterior base of the scapula (Howell, 1937a; Gambaryan et al., 2015). However, it is inappropriate to interpret monotremes as a “prototherian” model of organization, as they are highly specialized and adapted for aquatic

or fossorial lifestyles (Jenkins, 1971). Moreover, the anterior migration of the *M. deltoideus* on the anterior border in non-mammaliaform cynodonts permits a dorsal migration of one part of the *M. supracoracoideus* fibers (homologous to the *M. infraspinatus*) on the lateral fossa. We therefore reconstructed the origin of this muscle from the anterolateral base of the scapula and the supracoracoideus fossa, following the muscular reconstruction of Jenkins (1971) and Lai et al. (2018). The *M. supraspinatus* originates from the suprapinous fossa in therians, located laterally, anterior to the scapular spine. Only tritylodontids, among non-mammaliaform cynodonts, have this fossa present. Moreover, although the anterior projection of the acromion could open a route for the *M. supracoracoideus* migration, the procoracoid (and the scapular articular surface for the procoracoid) appears to have blocked *M. supracoracoideus* fibers from passing beneath the clavicle to the anterior scapular surface. The *M. supracoracoideus* inserted on the greater tubercle of the humerus, as seen in living tetrapods. Considering their area of origin and insertion, the function of this muscle was similar of those of living therians, stabilizing the shoulder joint (Fisher et al., 2007, 2009). It could also have protracted the humerus, considering the anterior position of the supracoracoideus fossa relative to the glenoid joint.

The *M. triceps brachii* consists of four divisions in urodeles, lepidosaurs and mammals, and five divisions in crocodylians (Abdala and Diogo, 2010). On the scapula, the *M. triceps brachii scapularis* originates from a scar located on the posterior border, above the glenoid, in lepidosaurs, crocodylians and mammals. In *R. guaibensis*, the deep postscapular fossa probably represents the area of origin of this muscle. The humeral heads of the *M. triceps brachii* originate from the posteromedial and posterolateral surface of the humeral shaft, in all tetrapods possessing them. In *R. guaibensis*, there is no structure to determine the exact site of origin of the humeral heads of the *M. triceps brachii*, but the two muscles likely originated along the posteromedial and posterolateral surfaces of the humeral diaphysis.

Inserting on the olecranon process of the ulna, the *M. triceps brachii* retracted the humerus, extended the elbow and supported the body off the ground against gravity.

The posterior and distal margin of the entepicondyle and ectepicondyle of *R. guaibensis* were, respectively, the area of origins of digits and wrist flexor and extensor muscles, as seen in living mammals and reptiles (Fisher et al., 2009; Meers, 2003).

4. Discussion

The scapula and humerus of *R. guaibensis* bear a combination of plesiomorphic and derived features among cynodonts. The absence of the supraspinous fossa, the laterally projected scapular borders, the bulbous humeral head, the long deltopectoral crest, the expanded humeral distal end, and the presence of an ectepicondylar foramen are features seen in basal non-mammaliaform cynodonts. On the other hand, the ventral orientation of the glenoid, the anteriorly-located infraspinous fossa and the distinct lesser tubercle of the humerus, are traits similar to the condition seen in more derived prozostrodonts (e.g., tritylodontids, *Brasilodon*). The humerus of *R. guaibensis* is fairly similar to that of *Irajatherium*. However, the former species has a thickening of the apex of the deltopectoral crest and only one teres major tuberosity, instead of two. Such resemblance between *Riograndia* and *Irajatherium* humeri is likely related to their phylogenetic proximity and their similar life habits (see below).

4.1. Postural inferences

Orientation of the glenoid. Although the scapular base of UFRGS-PV-1379-T is slightly damaged, there is no doubt the glenoid scapular facet of this specimen faces ventrally. However, the coracoid and the procoracoid of *R. guaibensis* remain unknown, leaving the complete orientation of the glenoid ambiguous. Moreover, if a laterally facing glenoid can

prevent an adducted position of the humerus, a ventrally facing glenoid does not necessarily imply an erect posture (Kielan-Jaworowska and Hurum, 2006). Living monotremes have a sprawling posture, but a major part of their glenoid fossa (formed by the scapula) faces ventrally, with only a small coracoid portion facing laterally.

Torsion of the humeral shaft. The torsion (or twisting) of the humerus is regarded as a very important character to determine sprawling or erect posture in fossil tetrapods (Serenio and McKenna, 1995; Kielan-Jaworowska, 1998). Humeral torsion is indicative of sprawling posture and occurs in terrestrial tetrapods which have an abducted humerus (e.g., monotremes, lacertilians [Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997]). Although weaker than in monotremes, the torsion measured on the humerus of *R. guaibensis* is significantly higher than in therians (Table 2) and indicates a sprawling or at least semi-sprawling posture of the forelimb.

Importance of the adductor musculature. A long deltopectoral crest can increase the efficiency of the *M. pectoralis*. In basal tetrapods and reptiles, this muscle plays a substantial role in the maintenance of limb posture, elevating the body from the ground in animals which have an abducted humerus (Jenkins, 1971; Walker, 1987; Meers, 2003). By contrast, the adductor function is limited to *M. pectoralis superficialis* in generalized therians, and *M. pectoralis profundus* is a powerful retractor, with a reduced role in posture (Hildebrand, 1988; Fisher et al., 2007, 2009). The length of the crest and its great anterior projection in *R. guaibensis* and all non-mammaliaform cynodonts indicate that the adductor function of the *M. pectoralis* had an important role in posture and the humerus was held in a sprawling or semi-sprawling position. The broad and proximally deep bicipital groove of the humerus in *R. guaibensis* provides a wide area for the *M. coracobrachialis*. This muscle could assist the *M. pectoralis* to adduct the humerus, and sustain the body. In contrast, the bicipital

groove is narrow in therians, as only the tendon of the *M. biceps brachii caput longum* passes along the groove (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997).

In *R. guaibensis*, the lesser tubercle is bigger than the greater tubercle and strongly protrudes medially, increasing the lever arm of *M. subscapularis*, which inserts on the lesser tubercle. The large transverse diameter of the lesser tubercle reflects the importance of this humeral adductor muscle. It occurs in lacertilians, monotremes, and some burrowing mammals with sprawling (talpids) or semi-sprawling (chrysochlorids) posture (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997). In therians with a parasagittal posture, the lesser tubercle is smaller and narrower than the greater tubercle.

Ulnar condyle. All tetrapods with a primary sprawling posture have a condylar structure of the elbow joint. In lacertilians, the ulnar and radial condyles are seen only in anterior and distal views (Gambaryan and Kielan-Jaworowska, 1997). This is consistent with the horizontal orientation of the humerus during the whole propulsive phase. As the elbow extension is relatively small (Jenkins and Goslow, 1983), the condyles will be useless on the posterior part. In therians, the ulnar condyle is cam-shaped (Kielan-Jaworowska and Hurum, 2006; Chester et al. 2010). It is flat anteriorly and overlaps the distal end until the posterior surface of the humerus. The intercondylar groove separating the ulnar and radial condyles is also enlarged. With the flat ulnar condyle, this groove forms the trochlea, which contains and embraces the motion of flexion and extension of the elbow joint in a parasagittal plane (Evans, 1993; Boyer et al., 2010).

The presence of a bulbous ulnar condyle in *R. guaibensis* suggests that the rotation of the forearm was still an important element of the locomotion, as in most tetrapods with a sprawling posture.. The ulnar condyle of *R. guaibensis* is compressed and extends until the posterior part of the humerus, indicating an incipient origin of the trochlear structure and wider flexion-extension capability of the elbow joint. It should be remembered, however, that

such capability does not necessarily imply parasagittal locomotion and is observed in fossorial and semifossorial mammals, which secondarily acquired a sprawling or semi-sprawling posture (Edwards, 1937). Moreover, in spite of the posterior extension of the ulnar condyle, the intercondylar groove of *R. guaibensis* is narrow and the olecranon fossa is shallow, which could not contain the motion in a parasagittal plane.

Although the ulnar condyle could permit better flexion and extension of the elbow, the humeral torsion, the length of the deltopectoral crest, the large bicipital groove and the well-developed lesser tubercle, indicate that the forelimb of *R. guaibensis* was held in a sprawling or semi-sprawling position.

4.2. Ecological inferences

A medially-extensive entepicondyle is associated with well-developed wrist and digit flexors. It is observed in arboreal, semifossorial or fossorial living mammals, as climbing and digging requires powerful grasping of the hand (e.g., Taylor, 1974; Hildebrand, 1985; Szalay and Sargis, 2001; Flores, 2009; Debey and Wilson, 2017).

The humerus of *R. guaibensis* lacks the prominent processes found in some fossorial mammals (e.g., talpids; Edwards, 1937) but several scapular and humeral features are indicative of powerful retractor muscles. The postscapular fossa occurs principally in fossorial mammals (e.g., talpids, geomyids, ctenomyids, myrmecophagids, dasypodids; Edwards, 1937; Lehmann, 1963, Gaudin and Branham, 1998, Hildebrand and Goslow, 2001) but also in forms with a powerful forelimb stroke (e.g., bears, pinnipeds), in which the *M. teres major* is hypertrophied (Sues and Jenkins, 2006). Whether the postscapular fossa of *R. guaibensis* was for the origin of the humeral retractor *M. teres major* or the elbow extensor and humeral retractor *M. triceps brachii scapularis*, it reflects massive retractor shoulder musculature. The prominent teres major tuberosity also indicates a massive *M. teres major* and this character is

seen in fossorial rodents with great retraction capabilities to burrow (Lehmann, 1963). Both the deltopectoral crest and the teres crest are reaching midshaft in *R. guaibensis*, resulting in an increase of the lever arm of the *M. pectoralis* and *M. latissimus dorsi*. These muscles assisted the *M. teres major* to retract the humerus to the scapula.

Burrow complexes containing *Galesaurus*, *Thrinaxodon* and *Langbergia* in outcrops of the Early-Middle Triassic of South Africa suggest that fossorial activities were a common behavior in these basal non-mammaliaform cynodonts (Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003; Jasinowski and Abdala, 2017). Moreover, complex burrow structures from several Early Triassic to Early Jurassic continental sequences from South America, Africa and Antarctica were mostly associated with non-mammalian cynodonts as the most probably producer (Sidor et al., 2008; Colombi et al., 2012; Bordy et al., 2017; Fiorelli et al., 2018). The presence of thickened bone in the femur of the Middle Triassic *Andescynodon* was also interpreted as suggestive of a fossorial lifestyle (Chinsamy and Abdala, 2008) and Martinelli et al. (2005) suggested a fossorial behaviour for *Irajatherium* based on humeral morphology. The ulna, radius and hand of *R. guaibensis* are still unknown, but various specializations of its scapula and humerus would have increased the mechanical advantage of muscles used in the digging power stroke, indicating that *R. guaibensis* was a fossorial or semifossorial cynodont.

5. Conclusion

The postcranium of *R. guaibensis* has a mosaic of plesiomorphic and derived features. The morphology of the ulnar condyle suggests more abilities for extension and flexion of the elbow, a necessary component for a parasagittal locomotion. However, the humeral torsion, the length of the deltopectoral crest, the large bicipital groove and the well-developed lesser tubercle, indicate that the forelimb of *R. guaibensis* was hold in a sprawling or semi-sprawling position, with well-developed adductor muscles to maintain the body off the ground.

Although the forearm is not preserved, functional analysis of the scapula and humerus of *R. guaibensis* show strong evidence that some advanced non-mammaliaform cynodonts (especially the small body-sized species) were fossorial or semifossorial. This study also highlights that in the same assemblage zone, at least two cynodonts (i.e., *Riograndia* and *Irajatherium*) have fossorial-semifossorial habits. Further studies are still required to determinate if such behavior was shared with other contemporaneous non-mammaliaform probainognathians (e.g., *Brasilodon*) or if other ecological strategies were developed among the fossil taxa recovered from the *Riograndia* AZ.

Acknowledgments

We thank CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the financial support. We thank also the crew of the PaleoVertebrate Lab UFRGS for continuous support. We specially thank S. D. Chapman and P. Gill (NHMUK), M. Lowe (UMZC), G. Veron (MNHN), D. Sanches Venturini (MVP), A. M. Ribeiro (MCN) and C. L. Schultz (UFRGS) for permission to access the respective collections. Photographs were skillfully taken by L. F. Lopes (UFRGS). Finally, we thank the editor J. Martin, the reviewers F. Abdala and C. Kammerer for comments and valuable contributions that greatly improve this manuscript.

References

- Abdala, F., 1999. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. *Revista Española de Paleontología* 14, 13–24.
- Abdala, F., 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationship of eutheriodonts. *Palaeontology* 50, 591–618.

- Abdala, F., Giannini, N.P., 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Palaeontology* 45, 1151–1170.
- Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286, 202–217.
- Abdala, V., Diogo, R., 2010. Comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature of tetrapods with special attention to extant limbed amphibians and reptiles. *Journal of Anatomy* 217, 536–573.
- Argot, C., 2002. Functional adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253, 76–108.
- Bertoni, R.S., 2014. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil. [Master's thesis]. [Porto Alegre (RS)]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Bolze, G.J., Martinelli, A.G., Paes Neto, V., Soares, M.B., 2015. Composição faunística da Zona de Assembleia de *Riograndia* (Triássico Superior) dos sítios Sesmaria do Pinhal 1 (Candelária) e Linha São Luiz (Faxinal do Soturno): análise preliminar. In: Reunião anual regional da sociedade brasileira de paleontologia, Paleo RS, São Gabriel, Brasil, Resumos, 2015, p. 4.
- Bonaparte, J.F., 1963. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana* 6, 5–53.
- Bonaparte, J.F., 1966. Una nueva “fauna” Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicyodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4, 243–296.
- Bonaparte, J.F., 1980. El primer Ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chalimnia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Buenos Aires, 1978, pp. 123–133.
- Bonaparte, J.F., Barberena, M.C., 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156, 59–80.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., 2001. A primitive late Triassic ‘ictidosaur’ from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 44, 623–635.

- Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.L., Rubert, R., 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de paleontologia* 5, 5–27.
- Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.L., Rubert, R., 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8, 25–46.
- Bonaparte, J.F., Migale, L.A., 2015. *Protomamíferos y Mamíferos Mesozoicos de América del Sur*, 2nd edn. Mercedes, Buenos Aires, Argentina.
- Bonaparte, J.F., Soares, M.B., Martinelli, A.G., 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2, 5–30.
- Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Soares, M.B., Martinelli, A.G., 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 13, 233–246.
- Bordy, E., Sciscio, L., Abdala, F., Mcphee, B., Choiniere, J., 2017. First Lower Jurassic vertebrate burrow from southern Africa (upper Elliot Formation, Karoo Basin, South Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 468, 362–372.
- Boyer, D.M., Prasad, G.V., Krause, D.W., Godinot, M., Goswami, A., Verma, O., Flynn, J.J., 2010. New postcrania of *Deccanolestes* from the Late Cretaceous of India and their bearing on the evolutionary and biogeographic history of euarchontan mammals. *Naturwissenschaften* 97, 365–377.
- Broom, R., 1912. On a new type of cynodont from the Stormberg. *Annals of the South African Museum* 7, 334–336.
- Butler, E., 2009. The postcranial skeleton of the Early Triassic non-mammalian cynodont *Galesaurus planiceps*: implications for biology and lifestyle. MSc thesis, University of the Free State.
- Butler, E., Abdala, F., Botha-Brink, J., 2018. Postcranial anatomy of the Early Triassic non-mammaliaform cynodont *Galesaurus planiceps* (Owen, 1859) from the Karoo Basin, South Africa. *Papers in Palaeontology* Doi:10.1002/spp2.1220
- Cheng, C.C., 1955. The development of the shoulder region of the opossum, *Didelphys virginiana*, with special reference to the musculature. *Journal of Morphology* 97, 415–471.

- Chester, S.G., Sargis, E.J., Szalay, F.S., Archibald, J.D., Averianov, A.O., 2010. Mammalian distal humeri from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica* 55, 199–211.
- Chinsamy, A., Abdala, F., 2008. Palaeobiological implications of the bone microstructure of South American traversodontids (Therapsida: Cynodontia). *South African Journal of Science* 104, 225–230.
- Colombi, C.E., Fernández, E., Currie, B.S., Alcober, O.A., Martínez, R., Correa, G., 2012. Large-diameter burrows of the Triassic Ischigualasto Basin, NW Argentina: paleoecological and paleoenvironmental implications. *PloS one* 7, e50662.
- Crompton, A.W., 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosauran. *Proceedings of the Zoological Society of London* 130, 183–216.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J., 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *The transactions of the Zoological Society of London* B270, 1747–1751.
- Davison, A., 1895. A contribution to the anatomy and phylogeny of *Amphiuma* means (Gardner). *Journal of Morphology* 11, 375–410.
- DeBey, L.B., Wilson, G.P., 2017. Mammalian distal humerus fossils from eastern Montana, USA with implications for the Cretaceous-Paleogene mass extinction and the adaptive radiation of placentals. *Palaeontologia Electronica* 20, 1–93.
- Diogo, R., Abdala, V., Aziz, M.A., Lonergan, N., Wood, B.A., 2009. From fish to modern humans—comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy* 214, 694–716.
- Edwards, L.F., 1937. Morphology of the forelimb of the mole (*Scalops aquaticus*, L.) in relation to its fossorial habits. *The Ohio Journal of Science* 37, 20–41.
- Ellsworth, A., 1974. Reassessment of muscle homologies and nomenclature in conservative amniotes: the echidna, *Tachyglossus*; the opossum *Didelphis*; and the tuatara *Sphenodon*. R.E. Krieger Pub. Co.
- Evans, H.E., 1993. *Miller's Anatomy of the Dog*, third edition. Saunders, W.B., Philadelphia, Pennsylvania, 1113 pp.
- Fedak, T.J., Sues, H.D., Olsen, P.E., 2015. First record of the tritylodontid cynodont *Oligokyphus* and cynodont postcranial bones from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 52, 244–249.
- Fiorelli, L.E., Rocher, S., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Ezpeleta, M., 2018. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La

- Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 496, 85–102.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Barton, M., Holmgren, G., Tang, S.Y., 2009. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy* 215, 611–635.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Elrod, C., Hicks, M., 2008. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy* 213, 607–628.
- Fisher, R.E., Scott, K.M., Adrian, B., 2010. Hind limb myology of the common hippopotamus, *Hippopotamus amphibius* (Artiodactyla: Hippopotamidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158, 661–682.
- Fisher, R.E., Scott, K.M., Naples, V.L., 2007. Forelimb myology of the pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *The Anatomical Record* 290, 673–693.
- Flores, D.A., 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 320, 1–81.
- Gaetano, L.C., Abdala, F., Govender, R., 2017. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaevus* from southern Africa. *Ameghiniana* 54, 1–35.
- Gaetano, L.C., Mocke, H., Abdala, F., 2018. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). *Journal of Vertebrate Paleontology* DOI: 10.1080/02724634.2018.1451872.
- Gambaryan, P.P., Aristov, A.A., Dixon, J.M., Zubtsova, G.Y., 2002. Peculiarities of the hind limb musculature in monotremes: an anatomical description and functional approach. *Russian Journal of Theriology* 1, 1–36.
- Gambaryan, P.P., Averianov, A.O., 2001. Femur of a morganucodontid mammal from the Middle Jurassic of Central Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 99–112.
- Gambaryan, P.P., Kielan-Jaworowska, Z., 1997. Sprawling versus parasagittal stance in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 42, 13–44.
- Gambaryan, P.P., Kuznetsov, A.N., Panyutina, A.A., Gerasimov, S.V., 2015. Shoulder girdle and forelimb myology of extant Monotremata. *Russian Journal of Theriology* 14, 1–56.
- Gaudin, T.J., Branham, D.G., 1998. The phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the relationship of *Eurotamandua* to the Vermilingua. *Journal of Mammalian Evolution* 5, 237–265.
- Gow, C.E., 1980. The dentitions of the Trithelodontidae (Therapsida: Cynodontia). *Proceedings of the Royal Society, London* 208, 461–481.

- Gow, C.E., 2001. A partial skeleton of the tritheledontid *Pachygenelus* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana* 37, 93–97.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G. (Eds.), 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. elsevier.
- Groenewald, G.H., Welman, J., MacEachern, J.A., 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic Cynognathus zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo basin, South Africa. *Palaios* 16, 148–160.
- Guignard, M.L., Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2018. Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1–18.
- Hildebrand, M., 1985. Digging in quadrupeds, p. 89–109. In Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hildebrand, M., 1988. *Analysis of Vertebrate Structure* (3rd Ed.). New York Wiley.
- Hildebrand, M., Goslow, G.E.Jr., 2001. Digging, and crawling without appendages. *Analysis of Vertebrate Structure*. New York: Wiley, pp. 455–474.
- Holmes, R., 1977. The osteology and musculature of the pectoral limb of small captorhinids. *Journal of Morphology* 152, 101–140.
- Hopson, J.A., Barghusen, H., 1986. An analysis of therapsid relationships. In: Hotton, N. MacLean, P.D., Roth, J.J., Roth, E.C. (eds.), *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 83–106.
- Hopson, J.A., Kitching, J.W., 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156, 5–35.
- Horn, B.L.D., Melo, T.M., Schultz, C.L., Philipp, R.P., Kloss, R.P., Goldberg, K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55, 123–132.
- Howell, A.B., 1937a. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part V. Monotremata. *The Quarterly Review of Biology* 12, 191–205.
- Howell, A.B., 1937b. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. *The Quarterly Review of Biology* 12, 440–463.
- Jasinowski, S.C., Abdala, F., 2017. Aggregations and parental care in the Early Triassic basal cynodonts *Galesaurus planiceps* and *Thrinaxodon liorhinus*. *PeerJ* 5, e2875.

- Jenkins, F.A.Jr., 1970. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora* 352, 1–28.
- Jenkins, F.A.Jr., 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts. *Peabody Museum of Natural History* 36, 1–216.
- Jenkins, F.A., Goslow G.E., 1983. The functional anatomy of the shoulder of the savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). *Journal of Morphology* 175, 195–216.
- Jenkins, F.A.Jr., Parrington, F.R., 1976. The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273, 387–431.
- Jenkins, P.A., Weijs, W.A., 1979. The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology* 188, 379–410.
- Jouffroy, F.K., Lessertisseur, J., Saban, R., 1971. Particularités musculaires des Monotrèmes—musculature post-cranienne. *Traité de Zoologie*, XVI: 3 (Mammifères), 679–836.
- Kammerer, C.F., Flynn, J.J., Ranivoharimanana, L., Wyss, A.R., 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 445–462.
- Kemp, T.S., 1980a. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 288, 217–258.
- Kemp, T.S., 1980b. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology* 191, 193–239.
- Kielan-Jaworowska, Z., 1998. Humeral torsion in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 43, 131–134.
- Kielan-Jaworowska, Z., Hurum, J.H., 2006. Limb posture in early mammals: sprawling or parasagittal. *Acta Palaeontologica Polonica* 51, 393–406.
- Kühne, W.G., 1956. The Liassic therapsid *Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History), pp. 149.
- Lai, P.H., Biewener, A.A., Pierce, S.E., 2018. Three dimensional mobility and muscle attachments in the pectoral limb of the Triassic cynodont *Massetognathus pascuali* (Romer, 1967). *Journal of anatomy* 232, 383–406.
- Langer, M.C., Ramezani, J., Da-Rosa, Á.A., 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research* 57, 133–140.

- Lehmann, W.H., 1963. The forelimb architecture of some fossorial rodents. *Journal of Morphology* 113, 59–76.
- Lima, F.C., Leite, A.V., Santos, A.L.Q., Sabec-Pereira, D.K., Araújo, E.G., Pereira, K.F., 2016. Muscular anatomy of the pectoral and forelimb of *Caiman crocodilus crocodilus* (Linnaeus, 1758) (Crocodylia: Alligatoridae). *Ciência Animal Brasileira* 17, 285–295.
- Liu, J., Olsen, P., 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution* 17, 151–176.
- Liu, J., Powell, J., 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates* 1–19.
- Liu, J., Schneider, V.P., Olsen, P.E., 2017. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. *PeerJ* 5, e3521.
- Luo, Z.-X., 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. In: Frazer, N.C., Sues, H.D. (eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, pp. 98–128.
- Luo, Z.-X., 2015. Origin of the mammalian shoulder. *Great Transformations: Major Events in the History of Vertebrate Life*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois pp. 167–187.
- Maisch, M.W., Matzke, A.T., Sun, G., 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Zinjiang, NW china). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 649–656.
- Martinelli, A.G., Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Rubert, R., 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42, 191–208.
- Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, Á.A, Langer, M.C., 2017a. A new cynodont from the Santa Maria formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* 3, 401–423.
- Martinelli, A.G., Kammerer, C.F., Melo, T.P., Neto, V.D.P., Ribeiro, A.M., Da-Rosa, Á.A., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2017b. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS one* 12, e0177948.

- Martinelli, A.G., Rougier, G.W., 2007. On *Chalimonia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 442–460.
- Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2016. Evolution of South American cynodonts. *Contribuciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 6, 183–197.
- Martinelli, A.G., Soares, M.B., Oliveira, T.V., Rodrigues, P.G., Schultz, C.L., 2017c. The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. *Acta Palaeontologica Polonica* 62, 527–542.
- Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schwanke C., 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. *PloS One* 11, e0162945.
- Martínez, R.N., Fernández, E., Alcober, O.A., 2013. A new non mammaliaform eucynodont from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, northwestern Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16, 61–76.
- McEvoy, J.S., 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the AMNH* v. 173, article 4.
- Meers, M.B., 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record* 274, 891–916.
- Mivart, S.G., 1869. Notes on the myology of *Menopoma alleghaniense*. *Journal of Zoology* 37, 254–271.
- Oliveira, E.V., 2006. Reevaluation of *Therioherpeton cargini* Bonaparte & Barberena, 1975 (Probainognathia, Therioherpetidae) from the Upper Triassic of Brazil. *Geodiversitas* 28, 447–465.
- Oliveira, T.V., Martinelli, A.G., Soares, M.B., 2011. New material of *Irajatherium hernandesi* Martinelli, Bonaparte, Schultz and Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift* 85, 67–82.
- Oliveira, T.V., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382, 1–71.

- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10, 79–94.
- Oliveira, T.V., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2009. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 113–122.
- Otero, A., Gallina, P.A., Herrera, Y., 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal* 20, 173–184.
- Reichel, M., Schultz, C.L., Soares, M.B., 2009. A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 52, 229–250.
- Romer, A.S., 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48, 517–606.
- Romer, A.S., 1944. The development of tetrapod limb musculature—the shoulder region of *Lacerta*. *Journal of Morphology* 74, 1–41.
- Romer, A.S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Romer, A.S., 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVIII. *Probelesodon minor*, a new species of carnivorous cynodont; family Probainognathidae nov. *Breviora* 401, 1–4.
- Romer, A.S., Lewis, A.D., 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora* 407, 1–26.
- Rowe, T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8, 241–264.
- Rowe, T., 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In *Mammal phylogeny*. Springer, New York, NY, pp. 129–145.
- Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A., Benton, M.J., 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 280, 20131865.
- Sereno, P.C., McKenna, M.C., 1995. Cretaceous multituberculate skeleton and the early evolution of the mammalian shoulder girdle. *Nature* 377, 144.
- Sidor, C.A., Hancox, P.J., 2006. *Elliotherium kersteni*, a new tritheledontid from the lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South Africa. *Journal of Paleontology* 80, 333–342.

- Sidor, C.A., Miller, M.F., Isbell, J.L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 277–284.
- Soares, M.B., Martinelli, A.G., Oliveira, T.V., 2014. A new prozostroodontian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86, 1673–1691.
- Soares, M.B., Schultz, C.L., Horn, B.L., 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83, 329–354.
- Stein, B.R., 1981. Comparative Limb Myology of Two Opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. *Journal of Morphology* 169, 113–140.
- Sues, H.-D., Hopson, J.A., 2010. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1202–1220.
- Sues, H.-D., Jenkins, F.A., 2006. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. In: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W., Wible, J.R. *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*, The University of Chicago Press, pp. 114–152.
- Sun, A., Cui, G., Li, Y., Wu, X., 1985. [A verified list of Lufeng Saurischian Fauna.]. *Vertebrata Palasiatica* 22, 1–12. [Chinese]
- Szalay, F.S., Sargis, E.J., 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23, 139–302.
- Taylor, M.E., 1974. The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143, 307–335.
- Thorington R.W.Jr., Darrow, K., Betts, A.D., 1997. Comparative myology of the forelimb of squirrels (Sciuridae). *Journal of Morphology* 234, 155–182.
- Walker, W.F.Jr., 1987. *Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective.* Saunders College Publishing, pp.781.
- Walter, L.R., 1988. Appendicular Musculature in the Echidna, *Tachyglossus aculeatus* (Monotremata, Tachyglossidae). *Australian journal of zoology* 36, 65–81.

- Walthall, J.C., Ashley Ross, M.A., 2006. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa*. *The Anatomical Record* 288, 46–57.
- Watson, D.M.S., 1913. On a new cynodont from the Stormberg. *Geological Magazine* 10, 145–148.
- Wible, J.R., 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11, 1–28.
- Young, C.C., 1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of London* 117, 537–597.
- Zaaf, A., Herrel, A., Aerts, P., De Vree, F., 1999. Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology* 119, 9–22.
- Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F., Chemale, Jr.F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161, 85–105.

Table and Figure captions

Table 1. List of specimens used for comparisons.

Taxon	Specimens
Non-mammaliaform cynodonts	
<i>Aleodon cromptoni</i>	UFRGS-PV-0146-T
<i>Brasilodon quadrangularis</i>	UFRGS-PV-1043-T
<i>Cricodon metabolus</i>	UMZC T905
<i>Cynognathus crateronotus</i>	NHMUK-R2571
<i>Cynognathus</i> sp.	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i> sp.	NHMUK-R2803, R3581; UMZC T433, T436, T447-449, T455-456, T489-502, T503, T971, T1017
<i>Galesaurus planiceps</i>	UMZC T823
<i>Galesaurus</i> sp.	UMZC T820-821
<i>Irajatherium hernandezii</i>	UFRGS-PV-599-T, PV-1068-T
<i>Luangwa drysdalli</i>	OUMNH-TSK121
<i>Oligokyphus</i> sp.	NHMUK-R7386-7491
<i>Prozostrodon brasiliensis</i>	UFRGS-PV-0248-T
<i>Scalenodon angustifrons</i>	UMZC T925, T972
<i>Scalenodon</i> sp.	NHMUK-R36802, R9391; UMZC T974
<i>Therioherpeton cargini</i>	MVP-05.22.04
<i>Thrinaxodon liorhinus</i>	NHMUK-R15957; UMZC T1101
<i>Trucidocynodon riograndensis</i>	UFRGS-PV-1051-T
Mammals	
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	MNHN 1906-484
<i>Tachyglossus aculeatus</i>	MNHN 1903-537, 1903-538
<i>Caluromys philander</i>	MNHN 1999-1061
<i>Didelphis marsupialis</i>	MNHN 1978-538
<i>Marmosa demerarae</i>	MNHN 1998-1832
<i>Canis lupus familiaris</i>	UFRGS-PV-14-Z

Table 2. Angles and indices of non-mammaliaform cynodonts. **TH**, torsion of the humeral shaft; **ADC**, angle of the deltopectoral crest; **LDC**, length ratio of deltopectoral crest (Length of deltopectoral crest / Humeral length * 100); **DW**, width ratio of the distal end (Distal end width / Humeral length). The angle TH was measured between the transversal axes of the proximal end (the axis “Lesser Tuberosity – Medial margin of the humeral head”) and the distal end (the axis “Ectepicondyle-Entepicondyle”), based on pictures of the humerus from proximal view. The angle ADC was measured between the deltopectoral crest and the transversal axis of the proximal end, based on pictures of the humerus from proximal view. The distal end width was measured between the two epicondyles, based on pictures of the humerus from anterior view.

Taxa	TH	ADC	LDC	DW	References
<i>Procynosuchus</i>	-	145°	52%	49%	Abdala, 1999
<i>Galesaurus</i>	20-40°	132°-135°	50%	50%	UMZC-T820/T823
<i>Thrinaxodon</i>	40-50°	135°	50%	50%	Jenkins, 1971
<i>Platycraniellus</i>	-	90°	-	-	Abdala, 2007
<i>Cynognathus</i>	20°	125°	60%	51%	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	20°	105-120°	58%	44%	UMZC-T492/T433
<i>Cricodon</i>	40°	-	50%	42%	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	5°	100°	50%	38%	UMZC-T925
<i>Massetognathus</i>	-	90°	52%	38-40%	Jenkins, 1971; Abdala, 1999
<i>Luangwa</i>	5°	102°	53%	40%	OUMNH-TSK121
<i>Andescynodon</i>	-	90°	54-61%	-	Abdala, 1999
<i>Boreogomphodon</i>	-	105°	50%	60%	Sues and Hopson, 2010; Liu et al., 2017
<i>Exaeretodon</i>	30°	150°	52-60%	49-57%	Bonaparte, 1963; Abdala, 1999
<i>Pascualgnathus</i>	-	90°	58%	46%	Bonaparte, 1966
<i>Santacruzodon</i>	65°	-	-	-	Bertoni, 2014
<i>Trucidocynodon</i>	-	90°	50%	30%	UFRGS-PV-1051-T
<i>Chiniquodon</i>	-	125°	54-57%	58-63%	Abdala, 1999
<i>Probainognathus</i>	-	135°	45-50%	34-37%	Abdala, 1999
<i>Prozostrodon</i>	5°	95°	45%	58%	UFRGS-PV-0248-T
<i>Irajatherium</i>	-	90°	53%	55%	UFRGS-PV-599-T
<i>Riograndia</i>	22°	100°	50%	54%	UFRGS-PV-833-T
<i>Bienotheroides</i>	20-45°	-	-	-	Maisch et al., 2004; Sun et al., 1985
<i>Tritylodon</i>	30-40°	100°	50%	48-51%	Gaetano et al., 2017
<i>Oligokyphus</i>	-	95°	52%	42%	NHMUK-R7402

<i>Kayentatherium</i>	40°	-	53%	60%	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilodon</i>	15°	100°	48%	43%	UFRGS-PV-1043-T
<i>Morganucodon</i>	50°	-	44%	30%	Jenkins and Parrington, 1976
<i>Tachyglossus</i>	60°	95°	48%	95%	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	75°	105°	54%	83%	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	<5°	-	55%	30%	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	<5°	-	41%	20%	UFRGS-PV-14-Z

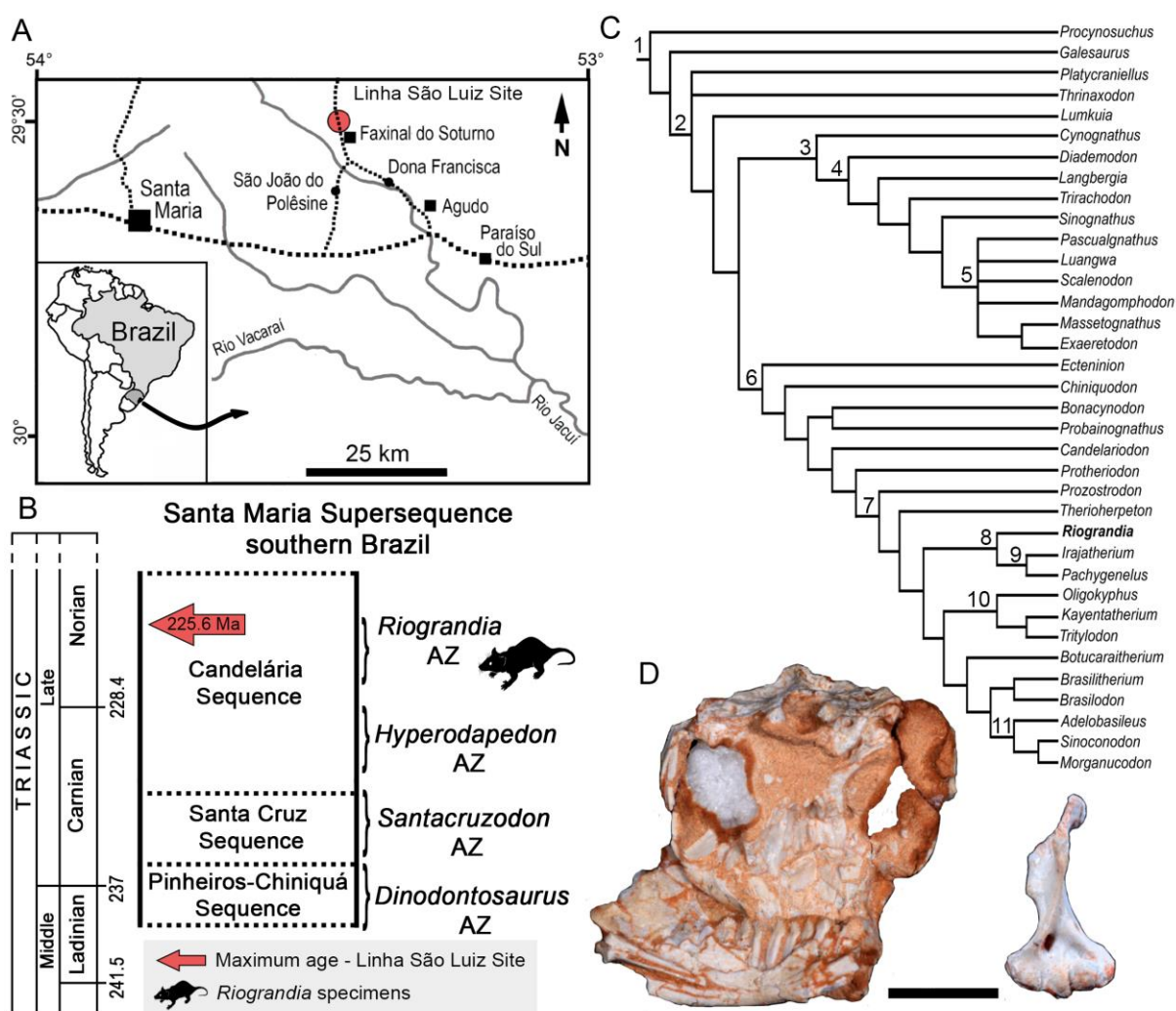


Figure 1. **A**, location map showing the Linha São Luis site, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil; **B**, chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblage zones (AZ); **C**, composite phylogenetic position of *R. guaibensis* amongst Cynodontia (based on Martinelli and Rougier 2007; Liu and Olsen 2010; Martinelli et al. 2017c). Clade names: 1, Cynodontia; 2, Eucynodontia; 3, Cynognathia; 4, Gomphodontia; 5, Traversodontidae; 6,

Probainognathia; 7, Prozostrodonia; 8, Ictidosauria; 9, Tritheledontidae; 10, Tritylodontidae; 11, Mammaliaformes. **D**, partial skull, left lower jaw and left humerus of *R. guaibensis*, specimen UFRGS-PV-833-T. The ages (Ma) of the column follow Gradstein et al. (2012), chrono- and biostratigraphy were modified from Zeffass et al. (2003) and Horn et al. (2014), the absolute age of *Riograndia* AZ was taken from Langer et al. (2018). Scale bar: 10 mm (D).

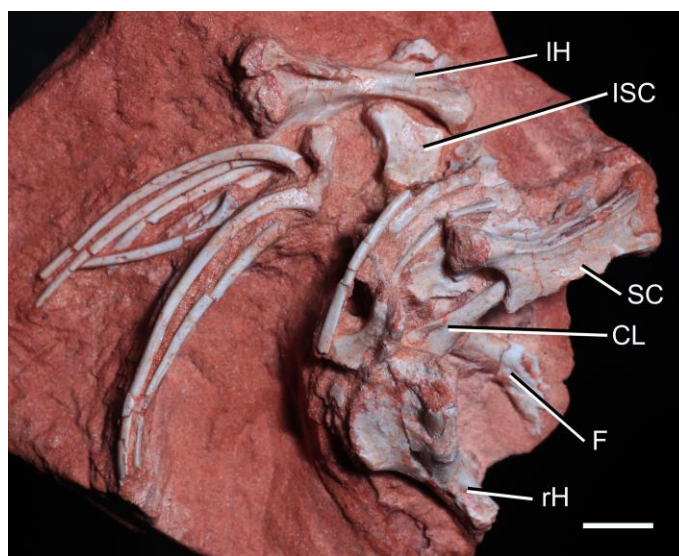


Figure 2. Postcranial elements of *R. guaibensis*, specimen UFRGS-PV-1320-T.

Abbreviations: CL, clavicle; F, femur; ISC, ischium; IH, left humerus; rH, right humerus; SC, right scapula. Scale bar: 5 mm. [planned for one-column width]

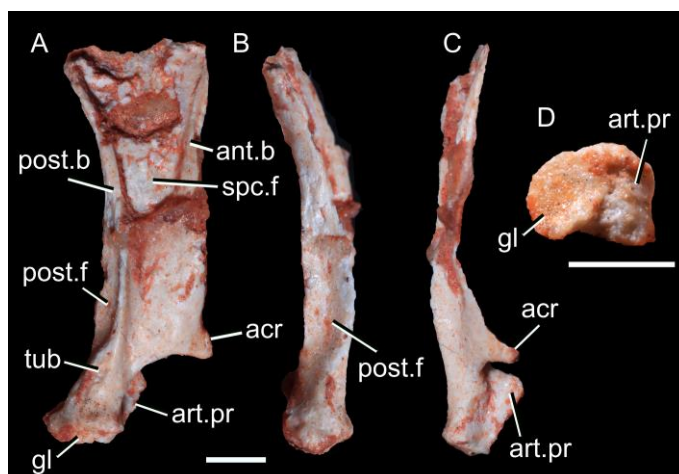


Figure 3. Right scapula of *R. guaibensis*, specimen UFRGS-PV-1379-T. **A**, in lateral view; **B**, in posterior anterior view; **C**, in anterior view; **D**, glenoid fossa in distal view.

Abbreviations: **acr**, acromion; **ant.b**, anterior border; **art.pr**, articular surface for the procoracoid; **gl**, glenoid fossa; **post.b**, posterior border; **post.f**, postscapular fossa; **spc.f**, supracoracoideus/infraspinous fossa; **tub**, tuberosity for the origin of the *M. teres minor*.

Scale bar: 3 mm. [planned for one-column width]

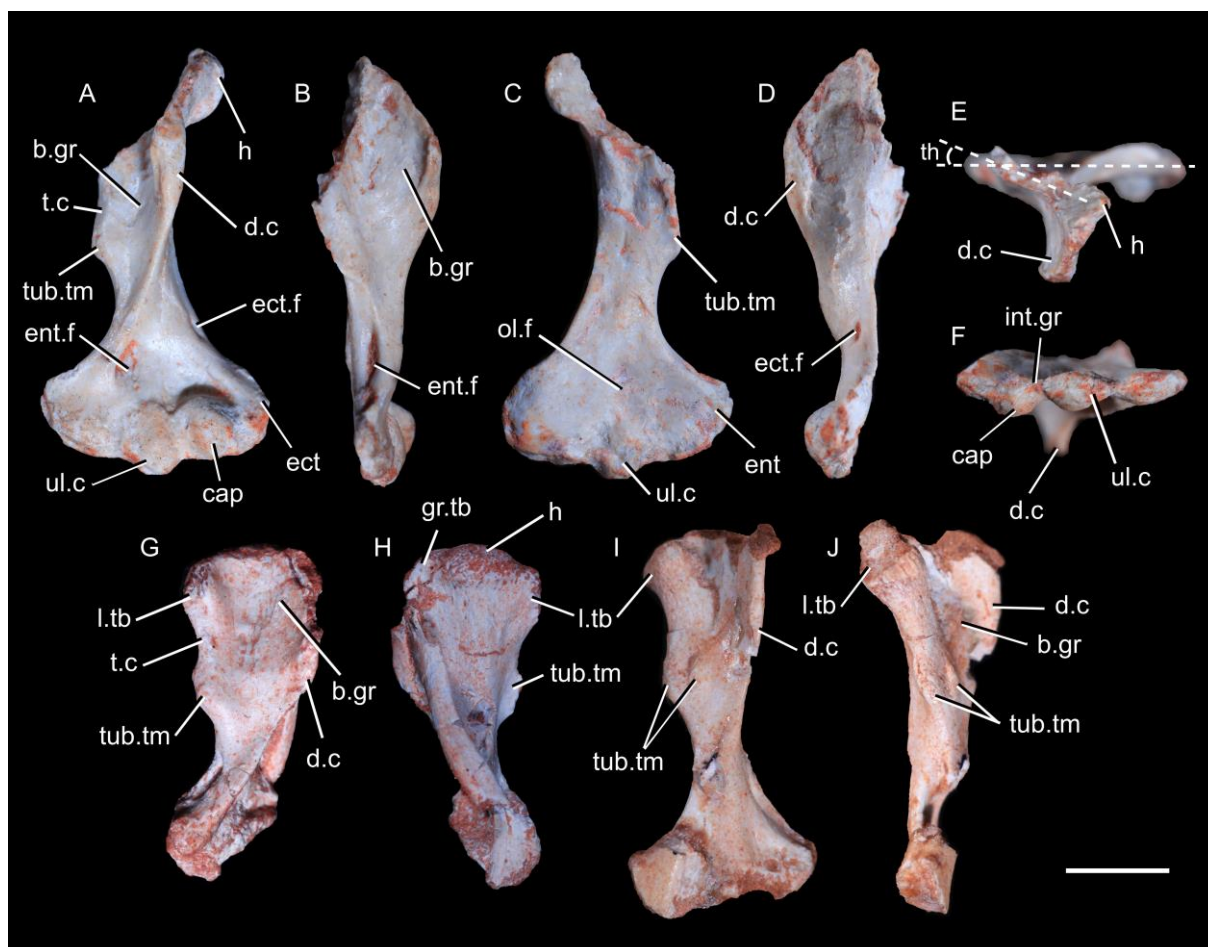


Figure 4. Humerus of *R. guaibensis* (UFRGS-PV-800-T and PV-833-T) and *Irajatherium hernandezii* (UFRGS-PV-599-T). **A**, left humerus PV-833-T in anterior view; **B**, same material in medial view; **C**, same material in posterior view; **D**, same material in lateral view; **E**, same material in proximal view; **F**, same material in distal view; **G**, left humerus PV-800-T in anterior view; **H**, same material in posterior view; **I**, left humerus of *Irajatherium* in

anterior view; **J**, same material in medial view. **Abbreviations:** **b.gr**, bicipital groove; **cap**, capitulum; **d.c**, deltopectoral crest; **ect**, ectepicondyle; **ect.f**, ectepicondylar foramen; **ent**, entepicondyle; **ent.f**, entepicondylar foramen; **gr.tb**, greater tubercle; **h**, humeral head; **int.gr**, intercondylar groove; **l.tb**, lesser tubercle; **ol.f**, olecranon fossa; **t.c**, teres crest; **th**, angle representing the torsion of the humeral shaft; **tub.tm**, tuberosity for the origin of the *M. teres major*; **ul.c**, ulnar condyle. Scale bar: 5 mm. [planned for page width]

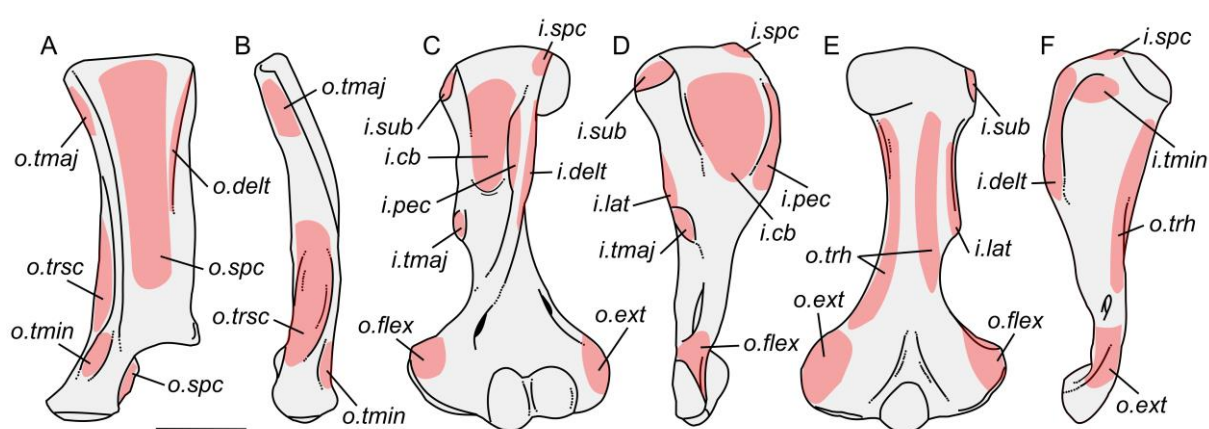


Figure 5. Scapular and humeral muscular origins (o) and insertions (i) of *R. guaibensis*. **A**, right scapula in lateral view; **B**, same material in posterior view; **C**, left humerus in anterior view; **D**, same material in medial view; **E**, same material in posterior view; **F**, same material in lateral view. **Abbreviations:** **cb**, *M. coracobrachialis*; **delt**, *M. deltoideus*; **ext**, extensor muscles of the wrist joint and digits; **flex**, flexor muscles of the wrist joint and digits; **lat**, *M. latissimus dorsi*; **pec**, *M. pectoralis*; **spc**, *M. supracoracoideus*; **sub**, *M. subscapularis*; **trh**, humeral heads of the *M. triceps brachii*; **tmaj**, *M. teres major*; **tmin**, *M. teres minor*; **trsc**, *M. triceps brachii scapularis*. Scale bar: 5 mm. [planned for page width]

ARTIGO 3 - Guignard, M. L., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. **The postcranial anatomy of *Brasilodon quadrangularis* and the acquisition of mammaliaform traits among non-mammaliaform cynodonts.** *PloS ONE*, Submetido.

The postcranial anatomy of *Brasilodon quadrangularis* and the acquisition of mammaliaform traits among non-mammaliaform cynodonts

Morgan L. Guignard^{1,*}, Agustin G. Martinelli^{2,3} and Marina B. Soares^{1,2}

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. guignard.morgan@gmail.com

²CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina. agustin_martinelli@yahoo.com.ar

³Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. marina.soares@ufrgs.br

*Corresponding author. E-mail address: guignard.morgan@gmail.com (M.L. Guignard).

Abstract

Brasilodon quadrangularis (Cynodontia, Probainognathia) is an iconic non-mammaliaform cynodont from the Late Triassic of Brazil (*Riograndia* Assemblage Zone, Candelária Sequence), being considered as the sister taxon of Mammaliaformes. Although the relevant phylogenetic position of this cynodont, several aspects of its postcranial anatomy remain unclear or unstudied. Here, we present a detailed description of the postcranial elements referred to *Brasilodon*, including previously mentioned specimens and new ones, which add relevant information about its postcranial morphology and provide a new insight into the anatomical transition between advanced non-mammaliaform cynodonts and early mammaliaforms. Functional and ecological implications are also investigated, based on the postcranial morphology and muscular reconstructions. The postcranium of *Brasilodon* differs from most non-mammaliaform cynodonts and presents similarities with tritylodontids, basal mammaliaforms and extant therians, such as a ventrally oriented scapular glenoid facet, a distinct and bony greater humeral tubercle, lack of ectepicondylar foramen, osseous olecranon process, hemispherical humeral and femoral heads and a prominent intertrochanteric crest. The humeral torsion, the length of the deltopectoral crest, the large bicipital groove and the well-developed lesser tubercle, indicate that the forelimb of *Brasilodon* was held in a semi-sprawling position, with well-developed adductor muscles to maintain the body off the ground. The short femoral neck and the strong medial projection of the femoral head indicate the femur was held in a more erect posture than in basal non-mammaliaform cynodonts. The anterodorsally projected iliac blade with reduced postacetabular process, reduction of the anterior part of the pubis, medially located lesser trochanter indicate a basically mammalian pattern of pelvic musculature, able to swing the femur in a nearly parasagittal plane.

Keywords. Cynodont, Postcranium, Morpho-functionality, Posture, Locomotion

Introduction

Much attention has been attended to the craniomandibular changes in the non-mammaliaform cynodont to mammaliaform transition (e.g., [1–8]). Comparatively, the postcranial skeleton of derived non-mammaliaform probainognathians is much less known, considering that non-mammaliaform cynodont systematic is mainly based upon dental and cranial features (e.g., [9–10]). Moreover, a general view is that the postcranial skeleton of non-mammaliaform cynodonts is quite conservative compared to craniodental adaptations, having an “intermediate bauplan” between basal therapsids and early mammaliaforms [11]. Nonetheless, the craniodental disparity among Triassic cynodonts also reflexes postcranial diversity, with small to large body sizes, possibly aquatic, or semi-fossorial to fossorial forms (e.g., [11–21]). In addition, the postcranial anatomy in Triassic cynodonts permits to evaluate the main changes to understand the locomotor advances in mammalian evolution and provide information about the transition from the sprawling posture of basal synapsids to a more erect posture. Probainognathian cynodonts, the clade which include the crown Mammalia (e.g., [22–23]), have an extremely conspicuous fossil record in South America, represented by chiniquodontids (e.g., *Chiniquodon theotonicus*, *Aleodon cromptoni*), ecteniniids (e.g., *Ecteninion lunensis*, *Trucidocynodon riograndensis*), probainognathids (*Probainognathus jenseni*, *Bonacynodon schultzi*), ictidosaurians (e.g., *Riograndia guaibensis* plus tritheledontids –*Irajatherium hernandesi*) and other prozostrodontians (e.g., *Prozostrodon brasiliensis*, *Therioherpeton cargini*, *Brasilodon quadrangularis*) which play an important role to understand main changes occurred in the mammalian lineage. Although the relevant phylogenetic position of *Brasilodon quadrangularis* as sister taxon of Mammaliaformes (e.g., [5, 7, 24–26]), several aspects of its postcranial anatomy remain unclear. Some postcranial elements were briefly described and/or mentioned by Bonaparte et al. [5, 27], but deep studies

were never developed. Here, we present a detailed description of the postcranial elements referred to *Brasilodon quadrangularis*, including previously mentioned specimens and new ones, which add relevant information about its postcranial morphology, to provide a new insight into the anatomical transition between advanced non-mammaliaform cynodonts and early mammaliaforms. Moreover, functional implications of its postcranium are also investigated to improve our knowledge of postural and locomotor advances in mammalian precursors.

Materials and Methods

Access to specimens

The specimens described here and those used for comparison belong to public collections and were examined with the explicit permission of appropriate curators and/or collection managers (see Acknowledgments). Repository locations and abbreviations for all specimens cited in the text are listed below. We followed all Brazilian regulations for fossil studies and we complied with the PLoS Paleontological Ethics Statement. In Table 1, we listed selected cynodont species and specimens here used for comparisons.

Table 1. List of specimens used for comparisons.

Taxa	Specimens
Non-mammaliaform cynodonts	
<i>Aleodon cromptoni</i>	UFRGS-PV-0146-T
<i>Brasilodon quadrangularis</i>	UFRGS-PV-1043-T
<i>Cricodon metabolus</i>	UMZC T905
<i>Cynognathus crateronotus</i>	NHMUK-R2571
<i>Cynognathus</i> sp.	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i> sp.	NHMUK-R2803, R3581; UMZC T433, T436, T447-449, T455-456, T489-502, T503, T971, T1017
<i>Exaeretodon</i> sp.	MACN-PV s/n (col. 1958)
<i>Galesaurus planiceps</i>	UMZC T823
<i>Galesaurus</i> sp.	UMZC T820-821

<i>Irajatherium hernandezii</i>	UFRGS-PV-599-T, PV-1068-T
<i>Luangwa drysdalli</i>	OUMNH-TSK121
<i>Oligokyphus</i> sp.	NHMUK-R7386-7491
<i>Pascualgnathus polanskii</i>	MLP-65-V1-18-1
<i>Prozostrodon brasiliensis</i>	UFRGS-PV-0248-T
<i>Scalenodon angustifrons</i>	UMZC T925, T972
<i>Scalenodon</i> sp.	NHMUK-R36802, R9391; UMZC T974
<i>Therioherpeton cargini</i>	MVP-05.22.04
<i>Thrinaxodon liorhinus</i>	NHMUK-R15957; UMZC T1101
<i>Trucidocynodon riograndensis</i>	UFRGS-PV-1051-T
Mammaliaforms	
<i>Megazostrodon rudnerae</i>	NHNUK M26407
<i>Vincelestes neuquenianus</i>	MACN N01, N09, N37-N39
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	MNHN 1906-484
<i>Tachyglossus aculeatus</i>	MNHN 1903-537, 1903-538
<i>Caluromys philander</i>	MNHN 1999-1061
<i>Didelphis marsupialis</i>	MNHN 1978-538
<i>Marmosa demerarae</i>	MNHN 1998-1832
<i>Canis lupus familiaris</i>	UFRGS-PV-14-Z

Materials

The postcranial description of *B. quadrangularis* is based on two main specimens associated to cranial elements, housed at the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Brazil. The specimen UFRGS-PV-0765-T includes an incomplete skull, partial right and left lower jaws, a right ulna, phalanges and some fragments of metapods and indeterminate bones. The ulna was figured and briefly commented by Bonaparte et al. [5], and originally referred as to *B. quadrangularis*. The specimen UFRGS-PV-1043-T consists of an almost complete skull, lower jaws and an incomplete and disarticulate axial and appendicular skeleton, including incomplete vertebrae and ribs, right scapula, left humerus, left radius, ulnae, left acetabulum, right femur, left tibia, left calcaneum, left astragalus, fragments of metapods and phalanges. This specimen was originally described as belonging to *Brasilitherium riograndensis* [27].

Some of its appendicular bones (humerus, ulna, radius, femur and tibia) were figured but briefly or not described at all [27]. The skull of UFRGS-PV-1043-T was also used for reconstruction of the inner ear, brain and nasal cavities studies [28–30]. Most postcranial elements are exquisitely preserved, including the epiphysis in long bones. The histology of both UFRGS-PV-0765T and UFRGS-PV-1043T was studied by Botha-Brink et al. [31]. We conducted the postcranial description considering that *Brasilitherium riograndensis* is considered junior synonym of *B. quadrangularis*, following Liu and Olsen, [7] and Martinelli [25]. This is also supported by histological study of several specimens (see [31]).

These postcranial elements were directly compared to some non-mammaliaform cynodonts, Mesozoic mammal lineages (e.g., *Vincelestes neuquenianus*) and extant mammals (monotremes, marsupials and placentals) listed in Table 1. Moreover, comparisons with other non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Procynosuchus*, *Andescynodon*, *Tritylodon*), early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon* (“*Eozostrodon*”), *Haldanodon*) and Mesozoic mammal lineages (e.g., *Gobiconodon*, *Catopsbaatar*, *Akidolestes*, *Zhangheotherium*) were also made on the basis of detailed descriptions in the literature (e.g., [14, 19, 32–40]).

The postcranial measurements were taken directly on the specimens with a digital caliper to the nearest 0.1 mm. Angle measurements were made with the software Inkscape, based on pictures of the material (Table 2). Some structures (fossae, crests) present on the appendicular skeleton of *B. quadrangularis* permit the determination of the approximate position or development of muscles. The origin and insertion of main muscles were estimated using homology models including non-mammaliaform therapsids ([13, 41–43]) and studies dealing with osteology and myology of living amphibians ([44–46]), squamates ([47–49]), crocodylians ([50–53]), monotremes ([54–57]), metatherians ([58–61]), and eutherians ([62–67]).

Table 2. Angles and indices of non-mammaliaform cynodonts. **TH**, torsion of the humeral shaft; **ADC**, angle of the deltopectoral crest; **LDC**, length ratio of deltopectoral crest (Length of deltopectoral crest / Humeral length * 100); **DW**, width ratio of the distal end (Distal end width / Humeral length). The angle TH was measured between the transversal axes of the proximal end (the axis “Lesser Tuberosity – Medial margin of the humeral head”) and the distal end (the axis “Ectepicondyle-Entepicondyle”), based on pictures of the humerus from proximal view. The angle ADC was measured between the deltopectoral crest and the transversal axis of the proximal end, based on pictures of the humerus from proximal view. The distal end width was measured between the two epicondyles, based on pictures of the humerus from anterior view.

Taxa	TH	ADC	LDC	DW	References
<i>Procynosuchus</i>	-	145°	52%	49%	Abdala, 1999
<i>Galesaurus</i>	20-40°	132°-135°	50%	50%	UMZC-T820/T823
<i>Thrinaxodon</i>	40-50°	135°	50%	50%	Jenkins, 1971
<i>Platycraniellus</i>	-	90°	-	-	Abdala, 2007
<i>Cynognathus</i>	20°	125°	60%	51%	NHMUK-R3772a
<i>Diademodon</i>	20°	105-120°	58%	44%	UMZC-T492/T433
<i>Cricodon</i>	40°	-	50%	42%	Crompton, 1954
<i>Scalenodon</i>	5°	100°	50%	38%	UMZC-T925
<i>Massetognathus</i>	-	90°	52%	38-40%	Jenkins, 1971; Abdala, 1999
<i>Luangwa</i>	5°	102°	53%	40%	OUMNH-TSK121
<i>Andescynodon</i>	-	90°	54-61%	-	Abdala, 1999
<i>Boreogomphodon</i>	-	105°	50%	60%	Sues and Hopson, 2010; Liu et al., 2010
<i>Exaeretodon</i>	5°-30°*	150°	54%	56%	*Bonaparte, 1963
<i>Pascualgnathus</i>	15°	95°	52%	45%	MLP-65-V1-18-1
<i>Santacruzodon</i>	65°	-	-	-	Bertoni, 2014
<i>Trucidocynodon</i>	-	90°	50%	30%	UFRGS-PV-1051-T
<i>Chiniquodon</i>	-	125°	54-57%	58-63%	Abdala, 1999
<i>Probainognathus</i>	-	135°	45-50%	34-37%	Abdala, 1999
<i>Prozostrodon</i>	5°	95°	45%	58%	UFRGS-PV-0248-T
<i>Irajatherium</i>	-	90°	53%	55%	UFRGS-PV-599-T
<i>Riograndia</i>	22°	100°	50%	54%	UFRGS-PV-833-T
<i>Bienotheroides</i>	20-45°	-	-	-	Maisch et al., 2004; Sun et al., 1985
<i>Tritylodon</i>	30-40°	100°	50%	48-51%	Gaetano et al., 2017
<i>Oligokyphus</i>	40°	95°	52%	42%	NHMUK-R7402; Kühne, 1956

<i>Kayentatherium</i>	40°	-	53%	60%	Sues and Jenkins, 2006
<i>Brasilodon</i>	15°	100°	48%	43%	UFRGS-PV-1043-T
<i>Morgancudon</i>	50°	-	44%	30%	Jenkins and Parrington, 1976
<i>Haldanodon</i>	60°	-	-	61%	Martin, 2005
<i>Gobiconodon</i>	33°	-	-	43%	Jenkins and Schaff, 1988
<i>Akidolestes</i>	40°	-	-	-	Chen and Luo, 2012
<i>Zhangheotherium</i>	30°	-	-	-	Hu et al., 1997
<i>Vincelestes</i>	25°	120°	44%	38%	MACN-N09
<i>Tachyglossus</i>	60°	95°	48%	95%	MNHN-1903-537
<i>Ornithorhynchus</i>	75°	105°	54%	83%	MNHN-1906-484
<i>Didelphis</i>	<5°	-	55%	30%	MNHN-1878-538
<i>Canis</i>	<5°	-	41%	20%	UFRGS-PV-14-Z

“Mammalian” rather than “reptilian” terminology and orientation are used to designate bone structures and muscles, but the “reptilian” homologue of each structure and muscle is given the first time the structure/muscle is mentioned. Muscle nomenclature and homology between mammals and reptiles are mainly based on the work of Ellsworth ([68]), Diogo et al. ([69]), and Abdala and Diogo ([70]).

Institutional Abbreviations

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MNHN, Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, France; MVP, Museu do Patronato Alves Ramos, Santa Maria, Brazil; NHMUK, Natural History Museum, London, United Kingdom; OUMNH, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, United Kingdom; UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; UMZC, University Museum of Zoology, Cambridge, United Kingdom.

Results

Systematic Paleontology

CYNODONTIA Owen, 1861

PROBAINOGNATHIA Hopson, 1990

PROZOSTRODONTIA Liu and Olsen, 2010

BRASILODONTIDAE Bonaparte, Martinelli and Schultz, 2005

BRASILODON Bonaparte, Martinelli, Schultz and Rubert, 2003

BRASILODON QUADRANGULARIS Bonaparte, Martinelli, Schultz and Rubert, 2003

Holotype. UFRGS-PV-0611-T, incomplete skull with complete upper postcanine teeth.

Referred Material. Many specimens of this species are known, originally referred to *B. quadrangularis* ([5, 24, 71–72]), *Brasilitherium riograndensis* ([5, 24, 27, 71–72]), and *Minicynodon maieri* ([27, 71]). The two latter species are considered junior synonym of *B. quadrangularis* (see [7, 73]) and a detailed list of main specimens can be found in those published sources.

Emended Diagnosis. Small-sized probainognathian cynodont (~20 to ~40 mm of basal skull length) with the following association of features (autapomorphies marked with an asterisk): upper postcanine teeth with central, large cusp A and a mesial (B) and a distal (C) cusp, symmetrically arranged on the lingual side of the crown, with small accessory mesiolabial and distolingual cusps*; “triconodont-like” lower postcanine teeth with lingual accessory cusps; lower middle postcanine teeth with mesiolingual cusp e and lingual cusp g; presence of a tongue (by cusp d) and groove-like (by cusps b/e) mesiodistal interlocking system among middle postcanine teeth*; upper/lower diastema between canines and postcanines in adult specimens; lower first incisor small and procumbent; postcanines with constricted root, with two separated nutritious canals*; slender zygomatic arch; absence of postorbital bar; absence of prefrontal and postorbital bones; fused ophistotic and prootic (i.e., petrosal) with well-defined promontorium;

long secondary palate; presence of interpterygoid vacuities; separate foramina for nerves V2 and V3; quadrate with a well-developed stapedial process; unfused lower jaw; symphysis anterodorsally projected; articular process of dentary reaching a more posterior position than the surangular, possibly reaching the squamosal (but without a condyle); prominent tuberosity for the *M. teres major*; expanded distal end representing about 43% of the humeral length; lack of ectepicondylar foramen in the humerus; short femoral neck; salient intertrochanteric crest (modified from Bonaparte et al. [5]; Martinelli [73]).

Locality and Horizon. Specimens referred to *B. quadrangularis* were found in the Linha São Luiz and the Sesmaria do Pinhal sites, from the municipalities of Faxinal do Soturno and Candelária, respectively, Rio Grande do Sul state, Brazil (Fig. 1). The stratigraphic level corresponds to the *Riograndia* AZ [74] of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence [75–76], which is considered Norian, based on a recent dating of maximum deposition age of $225.42 \pm 0.37\text{Ma}$ [77].

Fig 1. Localities and stratigraphic level with *Brasilodon quadrangularis*. **A**, location map showing the Linha São Luis and Sesmaria do Pinhal sites, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil; **B**, chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblage zones (AZ); **C**, compositive phylogenetic position of *Brasilodon* amongst Probainognathia (based on [6–7, 25]). Clade names: 1, Cynodontia; 2, Epicynodontia; 3, Cynognathia; 4, Gomphodontia; 5, Traversodontidae; 6, Probainognathia; 7, Prozostrodonia; 8, Ictidosauria; 9, Tritheledontidae; 10, Tritylodontidae; 11, Mammaliaformes. The ages (Ma) of the column follow Ogg et al. [78], chrono- and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. [75] and Horn et al. [76], the absolute age of *Riograndia* AZ was taken from Langer et al. [77].

Description and comparisons

Axial Skeleton

Vertebrae. The specimen UFRGS-1043-T includes four isolated and poorly preserved presacral vertebrae, bearing the centra with eroded neural arches. The centra are flat on the anterior side and concave on the posterior side (platycoelous), as seen in some tritylodontids such as *Tritylodon* and *Bienotheroides* [19] and in the early mammaliaform *Eozostrodon* [32]. Centra are deeply amphicoelous in most non-mammaliaform cynodonts (e.g., [12, 17–18, 38, 79–80]). The neural arches are poorly preserved, with almost all vertebral processes broken off. There is no evidence of neurocentral suture, indicative of fusion between arch and centrum, a feature compatible with the adult nature of the specimen (one of the largest known *Brasilodon* specimen; see also [31]). The neural canal is relatively large, with thin lateral walls. The base of the diapophysis is seen in one element, it is small and circular in cross-section. No accessory zygapophyseal articulations (anapophyses) can be observed. Anapophyses occur in all basal epicynodonts (e.g., *Galesaurus*, *Thrinaxodon*) and several cynognathians (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Cricodon*, *Andescynodon*, *Luangwa*, *Protuberum*; [17, 38]). They are not observed in the axial skeleton of *Procynosuchus* [14], several traversodontids (e.g., *Menadon*, *Massetognathus*, *Exaeretodon*; [12, 81–82]) and probainognathians [16, 80, 83]. The pre- and postzygapophyses are eroded but postzygapophyses appear to have a nearly horizontal orientation and are placed in a relatively high position on the neural arch (Fig. 2A). The base of the neural spine suggests it is anteroposteriorly long and laminar, but its real high it is not possible to estimate.

Fig 2. Vertebra and scapula of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). **A**, photography (1) and drawing (2) of a fragmented vertebra; **B**, photography of the possible dorsal part of the right scapula, in medial view; **C**, photography of the ventral part of the right scapula, in lateral view;

D, photography of the glenoid, in distal view. **Abbreviations:** **ac**, acromion; **ang**, posterodorsal angle; **ant.m**, anterior scapular margin; **cor**, area of contact with the coracoid; **gl**, scapular glenoid facet; **inf**, infraspinous (supracoracoideus) fossa; **pos**, postzygapophyse; **post.m**, posterior scapular margin; **pre**, prezygapophyse. Scale bar = 2 mm.

Ribs. The specimen UFRGS-1043-T includes four isolated fragments of presacral ribs. The shaft is curved and anteroposteriorly flattened. All preserved ribs lack the expanded costal plates or processes. Costal plates are represented in all basal epicynodonts in which the postcranium is known [13, 84] and most cynognathians (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Andescynodon*, *Menadon*, *Protuberum*, *Pascualgnathus*, and *Scalenodon*; [17, 38, 80, 82]). They were lost in several traversodontids (e.g., *Exaeretodon*, *Boreogomphodon*; [80, 85]) and all probainognathians (e.g., [18, 43, 83]).

Pectoral Girdle and Forelimb

Scapula. The specimen UFRGS-PV1043T includes the ventral part of the right scapula (Fig. 2C). An associated and damaged bone could represent the medial surface of the dorsal part of the right scapula and a flange which could be the anterior scapular border (Fig. 2B). The dorsal margin is slightly convex and the posterodorsal angle of the scapula is posteriorly projected. A pointed posterodorsal angle is also observed in *Trucidocynodon*, but not in other non-mammaliaform cynodonts.

Although incomplete, the scapular blade appears to have been thin and narrow. An anteroposterior constriction occurs on the base, above the glenoid, as seen in other epicynodonts (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*, *Cynognathus*, *Luangwa*, *Trucidocynodon*, *Riograndia*). The posterior margin of the blade consists of a laterally projected flange. The posterior surface of this flange is damaged, making difficult to estimate the presence of a postscapular fossa, as

described for tritylodontids and *Riograndia* [16, 19, 21]. The flange on the anterior margin is also laterally projected. Ventrally, this flange is everted and faces anteriorly. Laterally projected anterior and posterior margins are typical in the scapulae of non-mammaliaform epicynodonts. The anterior margin ends in a well-developed acromion. It consists of a tuberosity protruding anteriorly, as in *Cynognathus*, *Diademodon*, *Luangwa*, *Menadon* [82], *Boreogomphodon* [85], *Exaeretodon* [86], *Trucidocynodon*, *Probainognathus* [87], *Chiniquodon* [87], *Pachygenelus* [88] and tritylodontids [16, 19, 89]. According to Jenkins [13], there is no acromion process in *Thrinaxodon* but only a local thickening on the ventral part of the anterior edge. Nothing is preserved anteriorly to the anterior flange, and a supraspinous fossa was probably absent in *Brasilodon*, as most non-mammaliaform cynodonts. A deep infraspinous (supracoracoideus) fossa is present on the lateral surface of the blade, enclosed by the anterior and posterior borders.

The glenoid is preserved but separated from the blade (Fig. 2D). The scapular glenoid facet is concave and hemi-ovoidal. It faces ventrally like in *Riograndia*, *Kayentatherium* [13] *Tritylodon* [19], rather than posteroventrally, as seen in *Procynosuchus* [14], *Thrinaxodon* [13], *Galesaurus* [84], *Cynognathus*, *Menadon* [82] and *Luangwa*. The medial margin of the glenoid is straight, representing the area of contact with the coracoid. Anterodorsal to the glenoid facet, the base of the scapula extends slightly anteriorly to form a flange below the acromion. This flange is broken and was the articular surface for the procoracoid.

Humerus. The following description is based on the specimen UFRGS-PV1043T, which includes a complete and perfectly preserved left humerus, available in all views. The bone is described with a mammalian orientation, with the shaft held vertically and the deltopectoral crest facing anteriorly.

The humerus is 15.6 mm long. The humeral shaft is slender (Fig. 3). It is slightly twisted with the transversal axis of the proximal and distal ends forming an angle of 15° in proximal

view. A twisted humerus is present in most non-mammaliaform cynodonts, the early mammaliaform *Morganucodon*, the docodont *Haldanodon*, the eutriconodont *Gobiconodon*, the spalacotheriid *Akidolestes* and *Zhangheotherium*, the cladotherian *Vincelestes* and monotremes (Table 2), but the torsion is very small or absent in generalized therians [90].

Fig 3. Photography (1) and drawing (2) of the left humerus of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, in anterior view; B, in lateral view; C, in posterior view; D, in medial view; E, in proximal view; F, in distal view. Abbreviations: **b.gr, bicipital groove; **cap**, capitulum; **d.c**, deltopectoral crest; **ect**, ectepicondyle; **ent**, entepicondyle; **ent.f**, entepicondylar foramen; **gr.tb**, greater tubercle; **h**, humeral head; **int.gr**, intercondylar groove; **l.tb**, lesser tubercle; **t.c**, teres crest; **tub.tm**, tuberosity for the origin of the *M. teres major*; **ul.c**, ulnar condyle. Scale bar = 3 mm.**

The humeral head is perfectly hemispherical, as in mammaliaforms, including extant therians (e.g., [32, 36, 39]). In other non-mammaliaform cynodonts, the articular surface of the head is more ovoid, with the long axis extending mediolaterally, and the dorsoventral curvature is less extensive than that seen in *B. quadrangularis*. If the shaft is held with a vertical orientation, the head faces posterolaterally, like in other non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms and *Vincelestes* (e.g., [15, 18, 27, 91–92]) but contrasting with the posteriorly facing humeral head of most living therians. The caput humeri of *B. quadrangularis* extends only on the posterior surface of the humerus, and does not protrude above the proximal outline of the humerus. On the posterior surface, a ridge runs distally from the humeral head to become confluent with the ectepicondylar crest at the distal end of the bone.

The greater tubercle of *B. quadrangularis* is a very small and distinct tubercle, located between the head and the proximal margin of the deltopectoral crest. It is confluent with the

deltopectoral crest, but separated from the caput humeri by a small groove. In tritylodontids and more basal non-mammaliaform cynodonts, the area representing the greater tubercle is confluent with the humeral head (although it may have been more prominent as part of a cartilaginous epiphyseal cap). In contrast, the humerus of early mammaliaforms has distinct bony tubercles, a pattern retained in more derived mammals [16, 32, 36]. The lesser tubercle is a thick and bulbous bony tuberosity, which protrudes medially and stands apart from the humeral head. The lesser tubercle is larger than the greater tubercle. This feature is a condition observed in other non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon*, *Haldanodon*) and monotremes, whereas the lesser tubercle is smaller than the greater one in the spalacotheriids and extant therians [34, 36, 39]. The humerus of multituberculates is characterized by a lesser tubercle that is only slightly smaller than the greater tubercle [93] and the tubercles of *Vincelestes* have approximately the same size. On the posterior surface, a shallow and oval fossa is located distally to the lesser tubercle.

The deltopectoral crest is a rectangular flange projected almost perpendicularly to the transversal axis of the proximal end. The crest extends for approximately half the length of the humerus, a common feature in non-mammaliaform cynodonts (Table 2). The crest is thicker along its apex. It is greatly expanded anteriorly in *B. quadrangularis* compared to *Vincelestes* and generalized therians. A robust deltopectoral crest is also present in other non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms, monotremes and digging therians (e.g., *Talpa*, *Amblysomus*, *Desmana*, *Scalops*; [36, 94]. On the lateral side of the crest, there is a well-defined and deep fossa, becoming shallower distally.

The teres crest originates from the lesser tubercle and extends as far distally as the deltopectoral crest, near the mid-portion of the bone. A similar crest is seen in non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaform and most mesozoic mammals, but not in *Vincelestes* and living therians. One large and oval-shaped osseous process occurs at the distal

extremity of the teres crest, probably for the insertion of the *M. teres major*. Jenkins [12–13] observed a groove located in the same area in early non-mammaliaform cynodonts and the traversodontid *Massetognathus*. A tuberosity is also present in *Exaeretodon*, *Luangwa*, *Pascualgnathus* [95], *Riograndia* [21], *Irajatherium*, *Oligokyphus*, *Morganucodon* [32], *Haldanodon* [36] and *Vincelestes*. Such a tuberosity is absent in multituberculates, spalacotheriids or extant therians [37, 39]. As in other non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms, multituberculates and *Akidolestes*, the deltopectoral crest and the teres crest enclose a wide and concave area, the bicipital or intertubercular groove, on the anterior surface of the humerus. This broad groove is well-marked proximally but becomes indistinct by the mid-length of the shaft.

Distally, the deltopectoral crest decreases gradually and become a small but well-defined ridge. This ridge is anteriorly projected but is everted distally toward the medial surface of the bone, to connect with the bridge of the entepicondylar foramen. The entepicondyle is robust and prominent medially, representing one third of the distal articulation. It almost reaches distally the same level of the capitulum and ulnar condyle. The most medial part of the entepicondyle is a process projecting proximally. The extremity of the entepicondyle represents a thick surface in distal view. The ectepicondylar crest forms a wide surface extending along the distal half of the humeral diaphysis, with a shallow fossa facing anteriorly. The ectepicondyle is narrower and does not protrude as far laterally as the entepicondyle. The distal extremity is wide and the width across the epicondyles represents about 43% of the total proximodistal length of the bone (Table 2). The distal end is narrower than most non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus*, *Exaeretodon*, *Prozostrodon*, *Boreogomphodon*, *Chiniquodon*, *Riograndia*, *Irajatherium*, *Kayentatherium*), *Haldanodon*, *Gobiconodon* and monotremes, but remains wider than the distal end of *Morganucodon* or *Didelphis*.

The entepicondylar foramen is oval and large. It is enclosed by a stout flange of the bone and prolonged by a groove which continues to the distal end. This groove separates the prominent entepicondyle and the distal articular facet. There is no ectepicondylar foramen. This foramen is present in most non-mammaliaform cynodonts (e.g., [13–15, 38, 40, 84, 96]) but is lacking in tritylodontids [16, 19, 89, 97–99], *Probainognathus* [79], *Trucidocynodon* [18], early mammaliaforms [32, 36], and most mammals (e.g., [13]).

The distal articular surface is represented by two bulbous condyles. The ulnar condyle of *B. quadrangularis* is located on the middle of the distal extremity of the bones. Anteriorly, this condyle is transversally compressed. It wraps around the distal end and extends onto both anterior and posterior aspects of the humerus. A bulbous ulnar condyle is also observed in non-mammaliaform cynodonts [14, 16, 18, 27, 42, 79, 91–92], early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Haldanodon*; [32, 36]), and multituberculates [93, 100]. In the spalacotheriids, the ulnar condyle is bulbous anteriorly but flattened posteriorly, to form an incipient trochlea [34, 39]. In *Gobiconodon*, *Vincelestes* and therians, the trochlea is grooved instead of bulbous [33]. The capitulum, or radial condyle, is located laterally to the ulnar condyle. The radial condyle is perfectly hemispherical and bigger than the ulnar condyle in anterior view. The radial condyle is confined to the anterior and ventral aspect of the distal end, as seen in other non-mammaliaform cynodonts. The two condyles are close and separated from each other only by a narrow intercondylar groove. Posteriorly, the olecranon fossa is very shallow as in non-mammaliaform cynodonts and early mammaliaforms [16, 19, 36], contrasting with the deep olecranon fossa seen in multituberculates, *Vincelestes* and therians [100].

Radius. The left radius UFRGS-PV-1043-T is complete and well-preserved, but it is embedded in the rock matrix, leaving the lateral surface unavailable (Fig. 4A). The radius is a slender and elongate bone, with a length of 14.0 mm. Its morphology is similar to that of

didelphid marsupials, although the prominent bicipital tuberosity seen in therians is not seen in *B. quadrangularis*. As in tritylodontids, *Morganucodon*, and didelphids, the radius of *B. quadrangularis* has a sigmoidal shape with a distal half slightly curved posteromedially to facilitate its crossing over the anterior aspect of the ulna. The proximal shaft is circular in cross-section but becomes more rectangular distally, being flattened and transversally widened. Distally, the medial edge of the shaft becomes prominent. The head of the radius is nearly circular, and consists of a circular and concave capitular facet, rimmed by a bulbous lip. The posterolateral rim extends more proximally than the anteromedial one, resulting in an articular facet inclined slightly anteromedially. A small articular facet for the radial notch of the ulna is present posteromedially to the proximal end. There is no distinctive radial tuberosity for the insertion of the *M. biceps brachii* on the radius. The distal articular surface is damaged but shows a concave and more angular morphology.

Fig 4. Forearm of *B. quadrangularis*. **A**, photography (1) and drawing (2) of the left radius (UFRGS-PV-1043-T), in medial view; **B**, photography (1) and drawing (2) of the right ulna (UFRGS-PV-1043-T), in medial view; **C**, photography of the right ulna (UFRGS-PV-0765-T), in posterior view; **D**, same material, in lateral view. **Abbreviations:** **anc**, anconeal process; **f.rad**, facet for the radial head; **not**, notch for the ulnar condyle; **ol**, olecranon. Scale bar = 2 mm.

Ulna. The right ulna UFRGS-PV-1043-T is well-preserved but is embedded in the rock matrix with its medial surface only visible (Fig. 4B). In other prozostrodontians, the medial and lateral surface of the bone are barely similar and the only dissymmetry is the facet for the contact with the radial condyle, located laterally [16, 19]. As this facet is not observed, the ulna of *B. quadrangularis* is considered to be the right bone. The shaft of the left ulna is also preserved

and embedded in the sediment, but the articular facets are lacking and the lateral surface is the only visible. The right ulna of the specimen UFRGS-PV-0765-T lacks the distal midshaft and the olecranon, but permits the observation of most part of the proximal articular facets (Fig. 4C-D). The right ulna is 16.5 mm long. It is a slender bone with a sigmoidal shape in medial view. In anterior view, the shaft is narrow. The sigmoidal shape and the mediolateral narrowness of the shaft are characteristic generalized mammalian pattern, but are also seen in most non-mammaliaform cynodonts, as *Galesaurus*, *Thrinaxodon*, *Cynognathus* [13], *Massetognathus* [12], *Andescynodon* [38], *Pascualgnathus*, *Trucidocynodon*, tritylodontids, and the mammaliaform *Morganucodon* [32]. The anterior and posterior margins are thickened, enclosing one longitudinal groove along the medial surface of the ulna. This groove extends from the proximal extremity to the distal one and represents the area of attachment for extensor muscles. A similar longitudinal groove is present along the lateral surface and is interpreted as for the origin of flexor muscles.

The olecranon is well-developed and projected anteriorly. This feature is also observed in *Trucidocynodon*, tritylodontids [19, 98–99], *Morganucodon* [32], *Haldanodon* [36], *Gobiconodon* [33], *Akidolestes* [39] and *Vincelestes*. Among non-mammaliaform cynodonts, only *Trucidocynodon*, *B. quadrangularis*, and tritylodontids have ossified olecranon processes, and most basal cynodonts had certainly cartilaginous processes, as this structure is not preserved in none of early taxa [12–13, 40, 81, 85, 87, 95]. Measure from the center of the semilunar notch, the length of the olecranon represents slightly less than 20% of the total ulnar length. Similar proportions are found in the basal probainognathian *Trucidocynodon* and the early mammaliaform *Megazostrodon*, whereas in the tritylodontid *Kayentatherium* and *Haldanodon*, the olecranon represents respectively more than 30% and 47% of the ulnar length [16, 36]. The olecranon process is wider transversally than the rest of the shaft. The notch for the ulnar condyle of the humerus is large and remarkably semicircular. The proximal end of this notch is

situated more laterally than the more distal region. The anconeal process (olecranon beak) is reduced. This condition is seen in other non-mammaliaform cynodonts and *Haldanodon* [101], whereas a more prominent anconeal process is present as a crest-like structure in *Morganucodon*, multituberculates, spalacotheriids, *Vincelestes* and generalized therians, demarcating the olecranon from the semilunar notch [39, 100]. The distal portion of this notch is anteriorly prominent relative to the ulnar shaft. A distinct facet for the radial head is developed distal to the facet for the ulnar condyle. The distal articular facet is not preserved.

Pelvic Girdle and Hindlimb

The pelvic girdle is known from the complete left acetabulum including the complete left pubis and incomplete left ilium and ischium of the specimen UFRGS-PV-1043-T (Fig. 5). The pelvis of *B. quadrangularis* differs considerably from those of non-mammaliaform cynodonts and resembles those of extant therians. The acetabulum is a deeply concave and perfectly spherical socket, facing perfectly laterally. As seen in living therians, all of the parts are smoothly confluent with one another, without any symphyseal indication between the three contributing bones. By contrast, in non-mammaliaform cynodonts with completely known acetabulum (e.g., *Pascualgnathus*, *Luangwa*, *Scalenodon*), the articulating faces of the three bones are more distinctly separated from one another by changes in angles, and the acetabulum is ovoidal and elongated along the anteroposterior axis. All of the three component bones contribute moderately developed buttresses, extending laterally to the main plane of the pelvis. The supraacetabular iliac, ischial, and pubic buttresses are highly distinct, spaced 2-3 mm apart. The gap between the margin of the iliac and ischial facets of the acetabulum was presumably filled by fibrocartilage in life. This condition is also observed in tritylodontids, multituberculates [100, 102–103] and *Vincelestes*, and differs from the acetabulum of extant

therians, which have a continuous bony rim (excepting the acetabular notch), without any dorsal emargination.

Fig 5. Photography and drawing of the left acetabulum of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T), in lateral view. Abbreviations: acet, acetabulum; IL, ilium; IS, ischium; ob, obturator foramen; PU, pubis; pu.t, pubic tuberosity. Scale bar = 2 mm.

Ilium. Although only the most posterior part of the blade is preserved in the specimen UFRGS-PV-1043-T, the iliac blade of *B. quadrangularis* appears to have been projected anterodorsally from the acetabular region in life rather than anteriorly. A similar orientation is observed in *Galesaurus*, *Menadon* [82], *Pascualgnathus*, *Chiniquodon* [87], *Prozostrodon*, *Therioherpeton* and tritylodontids [16, 99]. It is also the typical condition in early mammaliaforms and mammals [32]. Considering the morphology of the iliac neck, the postacetabular portion of the blade was reduced in *B. quadrangularis*, corresponding to a small prominence, as in tritylodontids [16, 104], or completely absent as in *Therioherpeton* and the early mammaliaforms (e.g., *Eozostrodon*, *Megazostrodon*, *Erythrotherium*; [32]). In other non-mammaliaform cynodonts, the postacetabular region of the blade is well-developed [12–13, 38, 80, 82, 86–87, 95, 105].

The supracetabular buttress of the ilium is projected laterally to the main plane of the pelvis. It lies anterodorsally rather than dorsally to the acetabulum, leaving the dorsal region of the acetabulum open. This condition is found in *Aleodon* [80], traversodontids [12, 82, 86], *Prozostrodon* [43], and tritylodontids [104]. By contrast, in the basal cynodonts *Procynosuchus* [14], *Galesaurus*, and *Cynognathus*, the iliac buttress has a dorsal position. As in therians, the iliac facet of the acetabulum is semi-circular and facing laterally and posteroventrally rather

than ventrally. The iliac facet of the acetabulum is facing mainly ventrally in basal cynodonts [13–14, 84], *Pascualgnathus* and *Trucidocynodon* [18].

Ischium. Only the medial margin of the ischial blade of UFRGS-PV-1043-T is preserved. This margin is semi-circular and forms an extended and oval obturator foramen with the pubis. In *Luangwa* [42], *Andescynodon* [38], *Menadon* [82], *Exaeretodon* [86], *Chiniquodon* [87, 106], *Therioherpeton*, *Trucidocynodon*, tritylodontids [98, 104] and *Morganucodon* [32], the obturator foramen is large, as seen in mammals. The basal cynognathians (e.g., *Cynognathus* and *Diademodon*) and *Pascualgnathus* have a smaller foramen with the anteromedial margin of the ischium projected more medially, as in basal therapsids [13]. Medially to the obturator foramen, the ischial plate becomes narrow and meets the posterior edge of the pubic plate, anteromedially to the obturator foramen. The buttress is well-marked and located posteriorly to the acetabulum. The acetabular facet of the ischium is concave and facing anteriorly and laterally.

Pubis. The pubis UFRGS-PV-1043-T is almost complete and well-preserved (Fig. 5), although the head of the pubis is slightly damaged. Below the head, the pubis constricts to form a short and twisted neck ending with a pubic tuberosity, located ventrally to the acetabulum. Distally, the neck is everted and projected medially and posteriorly. The pubic tuberosity is projected ventrally to the acetabulum and no part of the bone is projected anteriorly to the acetabulum. In *Luangwa*, *Pascualgnathus*, other non-mammaliaform probainognathians, living therians and all other Mesozoic mammal lineages with known pelves (including *Zhangheotherium*, *Maotherium*, *Vincelestes*; [43, 107–109], the pubic tuberosity is absent or located ventrally to the acetabulum if present. The pubic tuberosity is located anteriorly to the acetabulum rather than ventrally in basal epicynodonts, living monotremes and *Akidolestes*

[39]. The pubic blade of *B. quadrangularis* is flat and relatively expanded transversally. The posterior margin of the blade is straight and represents certainly the symphysis with the opposite pubis. The lateral margin is concave, forming the obturator foramen with the ischium. The acetabular facet is facing dorsally.

Femur. The right femur UFRGS-PV-1043-T is completely preserved (Fig. 6) and the left one is represented only by the proximal end, embedded in the sediment. The bone is described with the shaft held vertically, with a mammalian orientation. The femur is 15.9 mm long. The shaft is straight except the most proximal part which is projected anteriorly. It is a condition observed in other non-mammaliaform cynodonts and early mammaliaforms (e.g., [13, 32, 36]). The proximal portion of the shaft is only slightly dorsally projected in living mammals [13].

Brasilodon quadrangularis has a hemispherical femoral head [27] with a morphology similar to *Tritylodon* [19], early mammaliaforms [32, 36] and most mammals (e.g., [39, 100]). Most tritylodontids have a hemi-ovoid head, elongated along the posterolateral-anteromedial axis [16, 98, 104] and more basal non-mammaliaform cynodonts have a flattened and bulbous femoral head, with less extensive dorsoventral curvature. The femoral head of *B. quadrangularis* is located medially on the proximal end and projects somewhat anteriorly by virtue of the anterior bowing of the proximal part of the shaft. The femoral head of *B. quadrangularis* is set off from the shaft by a constriction although its lateral margin is not clearly distinct from the rest of the proximal end. A short femoral neck is also observed in tritylodontids [19, 89, 98] and mammaliaforms but is absent in other non-mammaliaform cynodonts. The head projects strongly medially with an angle of about 60° relative to the longitudinal axis of the femur. The medial projection seen in *B. quadrangularis* contrasts with the femoral head of ‘pelycosaurs’, located on line with the axis of the shaft [13, 42]. Among

other non-mammaliaform prozostrodontians, this angle is variable but never exceeds 45°. The strong medial projection of the femoral head of *B. quadrangularis* is seen in multituberculates [37, 93, 100] and the spalacotheriids [108], although the neck is shorter in *B. quadrangularis* than in these mammals. The fovea capitis femoris seen in morganucodontids, multituberculates and extant mammals [35, 100] is absent in *B. quadrangularis*, as in all other non-mammaliaform cynodonts.

Fig 6. Photography (1) and drawing (2) of the right femur of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, right femur in anterior view; B, right femur in medial view; C, right femur in posterior view; D, right femur in lateral view; E, right femur in proximal view; F, right femur in distal view. Abbreviations: **add, fossa for hip adductor muscles; **gr.tr**, greater trochanter; **h**, femoral head; **int.c**, intertrochanteric crest; **lat.co**, lateral condyle; **l.tr**, lesser trochanter; **med.co**, surface for the medial condyle; **pop**, popliteal fossa; **tr.f**, trochanteric fossa. Scale bar = 3 mm.**

The well-developed greater trochanter is a distinct tuberosity projected laterally and connected to the femoral head by a narrow ridge. By contrast, the femoral head is confluent with the greater trochanter in basal non-mammaliaform cynodonts [84, 110], traversodontids [12, 38, 86, 91], *Trucidocynodon*, *Chiniquodon* [87, 106], *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, and *Irajatherium*. In tritylodontids and early mammaliaforms, the greater trochanter is separated from the head of the femur by a slight notch, as in mammals [16, 97–98, 104]. The apex of the greater trochanter reaches the midline level of the femoral head. This condition differs from multituberculates and *Zhangheotherium*, which have a greater trochanter reaching well above the level of the femoral head, but also from most basal eucynodonts (e.g., *Cynognathus*, *Diademodon*, *Cricodon*, *Andescynodon*) which have a less prominent greater trochanter, not reaching the level of the femoral head [38, 40, 100, 110–111].

The lesser trochanter is slightly eroded. It is a short crest, separated from the head and located near the trochanteric fossa. The lesser trochanter is projected medially and remains visible in anterior view. This is a derived condition found in several non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, *Trucidocynodon*, *Irajatherium*, *Andescynodon*, tritylodontids; [16, 38, 43, 98, 104, 112] and in early mammaliaforms (*Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Haldanodon*), but the latter differs from *B. quadrangularis* having a trochanter located proximally, reaching the level of the femoral head [32, 36]. In basal cynodonts, as *Procynosuchus* and *Cricodon*, the lesser trochanter is projected posteriorly [110, 14] and in *Thrinaxodon*, *Diademodon*, *Chiniquodon* [106], *Boreogomphodon* [85, 91], *Menadon* [82], *Massetognathus* [12], *Exaeretodon* [86], *Pascualgnathus*, and *Santacruzodon* [113] the lesser trochanter has a posteromedial position but is not projected as medially as in *B. quadrangularis* and is not visible in anterior view. As in other non-mammaliaform cynodonts, a third trochanter is absent.

The trochanteric fossa is narrow and deep instead of being circular as in other non-mammaliaform cynodonts. It is located on the posterior surface of the shaft, immediately distally to the femoral head. The most characteristic feature is the prominent crest, forming the distal margin of the trochanteric fossa and connecting the two trochanters. An intertrochanteric crest is observed in most living therians but is absent in other non-mammaliaform cynodonts, early mammaliaforms and most Mesozoic mammal lineages (e.g., *Akidolestes*, *Vincelestes*). Distally to the crest, a triangular fossa extends until the distal extremity of the lesser trochanter and represents the area of insertion for hip adductor muscles. This fossa is shallower and wider than the trochanteric fossa. It is observed in most non-mammaliaform cynodonts, *Vincelestes* and living therians as *Didelphis*, but is lacking in *Prozostrodon*, *Tritylodon* [19] and *Oligokyphus*.

The shaft of the femur is straight. It is approximately square in cross-section but becomes more rectangular distally, being compressed anteroposteriorly. The distal extremity of the femur gradually expands transversally. This extremity reaches the same width than the proximal one. Proximal and distal ends are also broader than the shaft in other non-mammaliaform cynodonts, *Haldanodon*, *Gobiconodon*, and *Akidolestes* [33, 36, 39]. Proximal and distal ends are not such expanded transversally in *Morganucodon* [32] and are only slightly broader than the shaft in multituberculates, *Zhangheotherium*, *Vincelestes* and extant generalized therians [34, 37, 93, 100]. Distally, a well-defined and triangular popliteal fossa is present on the posterior surface, near the two condyles. Both condyles are facing mainly posteriorly. The medial condyle is narrower than the lateral one, being transversally compressed, as seen in most non-mammaliaform cynodonts (e.g., [12–13, 15–16, 104]), early mammaliaforms [35–36], Mesozoic mammal lineages (e.g., [34, 108]) and didelphids.

Tibia. The left tibia UFRGS-PV-1043-T is well-preserved and almost complete. The distal part of the shaft is damaged and the distal epiphysis is lacking (Fig. 7). The bone has a preserved length of 16.1 mm. Its morphology, including the proximal articular surface, is similar to that of living therians. The proximal end is compound of two oval-shaped and slightly concave facets for the femoral. They have approximately the same size anteroposteriorly, but the medial facet is narrower transversally than the lateral one. The two facets are separated by a low ridge. A projection located on the anterior margin of the articular surface represents the tibial tuberosity for the insertion of patellar ligament. The cnemial crest extends distally from the tibial tuberosity and runs along the anterolateral margin of the shaft. As this surface of the tibia is embedded in the sediment, the length of the crest remains uncertain. A strong process is located on the lateral margin for the contact with the fibula.

Fig 7. Photography (1) and drawing (2) of the left tibia of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, in proximal view; B, in posteromedial view. Abbreviations: f.f, facet for the fibula; lat, facet for the lateral femoral condyle; med, facet for the medial femoral condyle; RIB, fragment of rib; TIB, tibia; t.tub, tibial tuberosity. Scale bar = 2 mm.

The shaft is slender. The diameter of the shaft decreases gradually distally and becomes more flattened. Although the proximal shaft is very slightly curved medially, the tibia of *B. quadrangularis* has a straight shaft, contrasting with most non-mammaliaform cynodonts which have a medially bowed tibia [12, 14, 84–86]. The shaft is straight in the tritylodontid *Beinotheroides* [99] and *Prozostrodon*.

Tarsus. The left calcaneum and astragalus of UFRGS-PV-1043-T were found together but not totally articulated. The calcaneum is dorsoplantarly compressed and transversely broad (Fig. 8A-B), with a peroneal shelf projected laterally to the calcaneal body, as in tritylodontids, *Morganucodon* and *Fruitafossor* [32]. By contrast, *Zhangheotherium*, multituberculates and therians have a transversely narrow calcaneum [111, 114]. In lateral view, it is slightly arched, being concave plantarly and convex dorsally. The tuber calcis is prominent and projected posteroplantarly, as in other eucynodonts [13, 18, 85] whereas the calcaneum of *Galesaurus* and *Thrinaxodon* are oval, with no ossified or developed tuber calcis [13, 84]. Dorsally, the lateral and medial margins of the calcaneum are inflected and enclose a wide fossa, for the passage of tendons of digit extensor muscles. On the medial side of the calcaneum is a stout and bulbous process, lying approximately on the transverse midline of the bone. It is directed dorsomedially and represents the posterior (proximal) facet for the contact with the lateral surface of the astragalus. Anteroplantar to the proximal process is another distinct process, the sustentaculum tali, projected medially. The sustentaculum tali articulated with the plantar

surface of the astragalus. It represents an incipient morphological reorientation of the two proximal tarsi, toward the mammalian condition, in which the astragalus overlaps the calcaneum. This condition is observed in some eucynodonts [13, 18, 85], but no distinct sustentaculum tali can be observed in basal epicyodonts (e.g., *Thrinaxodon*, *Galesaurus*), suggesting it was cartilaginous or not developed yet [13]. The sustentaculum tali and the posterior process are separated by a calcaneal sulcus. A groove is located plantar to the processes, oriented anteroposteriorly, probably for the passage of a long flexor tendon. The rectangular, nearly flat cuboid facet faces anteriorly.

Fig 8. Photography (1) and drawing (2) of the calcaneum and astragalus of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, left calcaneum, in dorsal view; B, left calcaneum, in plantar view; C, left astragalus, in dorsomedial view; D, left astragalus, in lateroplantar view. Abbreviations: **f.cub, facet for the cuboid; **f.na**, facet for the navicular; **f.pc**, facet for the proximal facet of the calcaneum; **f.st**, facet for the sustentaculum tali; **f.tib**, facet for the tibia; **MET**, metatarsus; **pc**, proximal facet of the calcaneum for the astragal; **psf**, peroneal shelf; **st**, sustentaculum tali; **su**, sulcus of the astragalus (tarsal sinus); **tbc**, tuber calcis. Scale bar = 2 mm.**

The astragalus is a hemispherical bone (Fig. 8C-D), with a bulbous dorsomedial surface and a flat lateroplantar surface, as seen in other non-mammaliaform cynodonts. It is notably smaller than the calcaneum. A large, oval facet lies on the posterior half of the lateroplantar surface for the proximal process of the calcaneum. On the anterior half is another facet for the sustentaculum tali. The two facets have approximately the same size and are separated by a deep, concave sulcus, which represent the astragalus half of the tarsal sinus. The dorsomedial surface represents the articulation with the tibia. Anteriorly, the astragalus is constricted to form

a very short but distinct astragalar head, bearing a slightly convex facet for the articulation with the navicular. In therians, the neck separating the astragalar head from the body is longer [115–118].

Metapods and phalanges. Two partial metapods are preserved with the calcaneum of UFRGS-PV-1043-T (Fig. 8A). The first one, representing a proximal end, is ovoid and bears a concave and circular fossa. The second fragment represents a distal end and bears two distinct and symmetric condyles. Another fragment of a possible metapod is also preserved within specimen UFRGS-PV-0765-T (Fig. 9A). The proximal portion is broadly expanded transversally the shaft is narrow. Moreover, a few partial phalanges are preserved among the specimens UFRGS-PV-1043-T and UFRGS-PV-0765-T. One phalange is almost complete (Fig. 9B). It is short and represents probably the middle element of the digit. Its proximal surface is concave and its distal end is marked by two small and distinct condyles.

Fig 9. Photography (1) and drawing (2) of the metapod and phalange of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-0765-T). A, fragment of a metapod; B, intermediate phalange, in dorsal view. Scale bar = 2 mm.

Discussion

The humerus of *B. quadrangularis* bears a combination of plesiomorphic and derived features. For example, posterolaterally facing humeral head, lesser tubercle larger than the greater one, long and anteriorly expanded deltopectoral crest, wide bicipital groove, teres major tuberosity, wide distal humeral extremity, shallow olecranon fossa and bulbous ulnar condyle are features seen in basal non-mammaliaform cynodonts. On the other hand, ventrally oriented scapular glenoid facet, lack of ectepicondylar foramen and osseous olecranon process are

similar to the condition seen only in more advanced families of prozostrodontians (e.g., tritylodontids), and hemispherical humeral head and distinct and bony greater tubercle are seen in mammaliaforms (Fig. 10). The pelvic girdle and the femur of *B. quadrangularis* reveal derived feature as reduced postacetabular region of the iliac blade, large obturator foramen, no part of the pubis projecting anteriorly to the acetabulum, confluent parts of the acetabulum, hemispherical and medially projected femoral head, head set-off the femoral shaft, distinct greater trochanter, medially projected lesser trochanter, and prominent intertrochanteric crest, similar to early mammaliaforms (e.g., *Morganucodon*) or therians (Fig. 11).

Fig 10. Evolutionary patterns of the humeral structures through the probainognathian evolution. The left humeri are represented in anterior and posterior view. **1**, loss of ectepicondylar foramen; **2**, hemispherical humeral head; **3**, distinct and bony greater tubercle; **4**, flat trochlea (instead of bulbous ulnar condyle) with deep olecranon fossa; **5**, tubercle equally developed; **6**, medial tubercle smaller than the greater one; **7**, posteriorly facing humeral head; **8**, less anteriorly expanded deltopectoral crest with narrow bicipital groove **Abbreviations:** **b.gr**, bicipital groove; **cap**, capitulum; **delt**, deltopectoral crest; **ect.f**, ectepicondylar foramen; **gr.tb**, greater tubercle; **h**, humeral head; **l.tub**, lesser tubercle; **ol.f**, olecranon fossa; **tro**, trochlea; **ul**, ulnar condyle.

Fig 11. Evolutionary patterns of the pelvic and femoral structures through the probainognathian evolution. The right pelvis and femora are respectively represented in lateral and posterior view (with exception of the femur of *Irajatherium*, which is represented in anterior view*). **1**, large obturator foramen; **2**, reduced postacetabular region of the iliac blade; **3**, medial projection of the lesser trochanter; **4**, pubic tuberosity projected ventrally to the acetabulum instead of anteriorly; **5**, distinct greater trochanter; **6**, confluent acetabular facets of

the three bones composing the acetabulum; **7**, head set-off from the shaft by a short femoral neck; **8**, hemispherical femoral head; **9**, narrow trochanteric fossa instead of wide and circular; **10**, well-marked intertrochanteric crest; **11**, presence of the fovea capitis; **12**, narrow distal end; **13**, rim of the acetabulum without dorsal emargination; **14**, head strongly projected medially and long femoral neck. **Abbreviations:** **ac**, acetabulum; **f.h**, femoral head; **gr.tr**, greater trochanter; **int.cr**, intertrochanteric crest; **l.tr**, lesser trochanter; **ob**, large obturator foramen; **post.ac**, postacetabular region of the iliac blade; **pre.ac**, preacetabular region of the iliac blade; **p.tb**, pubic tuberosity; **tr.f**, trochanteric fossa.

Limb Posture of *Brasilodon quadrangularis*

Orientation of the glenoid. The glenoid scapular facet of this taxon faces ventrally but the coracoid and the procoracoid of *B. quadrangularis* remain unknown, leaving the complete orientation of the glenoid ambiguous. Moreover, if a laterally facing glenoid can prevent an adducted position of the humerus, a ventrally facing glenoid does not necessarily imply an erect posture [119]. Living monotremes have a sprawling posture, but a major part of their glenoid fossa (formed by the scapula) faces ventrally, with only a small coracoid portion facing laterally.

Torsion of the Humeral Shaft. The torsion (or twisting) of the humerus is regarded as a very important character to determinate sprawling or erect posture in fossil tetrapods [120–121]. Humeral torsion is indicative of sprawling posture and occurs in terrestrial tetrapods which have an abducted humerus (e.g., monotremes, lacertilians) whereas it is absent in therians which have an erect posture [90]. The torsion measured on the humerus of *B. quadrangularis* is weaker than in monotremes, most non-mammaliaform cynodonts and Mesozoic mammal lineages, but remains stronger than in generalized therians, indicating at least a semi-sprawling posture of the forelimb.

Importance of the Adductor Musculature. A long deltopectoral crest can increase the efficiency of the *M. pectoralis*. In basal tetrapods and reptiles, the *M. pectoralis* is mainly an adductor of the forelimb and plays a substantial role in maintenance of limb posture, elevating the body from the ground in animal which have an abducted humerus [13, 51, 122]. By contrast, the adductor function is limited to *M. pectoralis superficialis* in generalized therians, and *M. pectoralis profundus* is a powerful retractor, with a reduced role in posture [64, 66, 123]. The length of the crest and its great anterior projection seen in *B. quadrangularis* and all non-mammaliaform cynodonts suggest that the adductor function of the *M. pectoralis* had an important role in posture and the humerus was held in a sprawling or semi-sprawling position.

The bicipital groove of the humerus is well-marked and deep proximally in *B. quadrangularis*. It is broad, providing a wide area for the *M. coracobrachialis*. This muscle could assist the *M. pectoralis* to adduct the humerus, and sustain the body. In contrast, the bicipital groove is narrow in therians with parasagittal posture, as only the tendon of the *M. biceps brachii caput longum* passes along the groove [90].

In *B. quadrangularis*, the lesser tubercle is bigger than the greater tubercle and protrudes strongly medially, increasing the lever arm of *M. subscapularis*. The larger transverse diameter of the lesser tubercle than of the greater tubercle reflects the importance of this humeral adductor muscle. This is typical for animals with abducted forelimbs, such as lacertilians, monotremes and some burrowing mammals with sprawling (talpids) or semi-sprawling (chrysochlorids) posture [90]. In therians with parasagittal limb, the lesser tubercle is smaller and narrower than the greater tubercle.

Ectepicondylar foramen. The ectepicondylar foramen present in early synapsids and reptiles is for the passage of radial nerve [124]. The absence of this foramen in *B. quadrangularis* and mammaliaforms indicates presumably a change in position of origins of extensor muscles of the hand, which evolved a shift in the course of the radial nerve. According

to Romer [125], this shift can be correlated with a position of the humeral distal end under the body. However, the absence of the ectepicondylar foramen in monotremes, which have a sprawling forelimb posture, argues against this hypothesis. This foramen has disappeared very early during the pre-mammalian evolution (within tritylodontids, *Brasilodon*, and early mammaliaforms), certainly before the adaptation to an erect posture.

Ulnar Condyle. All tetrapods with a primary sprawling posture have a condylar structure of the elbow joint. In lacertilians, the ulnar condyle is bulbous, to permit rotation of the forearm, which is necessary for sprawling locomotion [90, 126]. The ulnar condyle is confined only in anterior and distal view. This is consistent with the horizontal orientation of the humerus during the whole propulsive phase. As the elbow extension is relatively small [48], the condyles will be useless on the posterior part. In contrast, in therians, the ulnar condyle is cam-shaped, being flat anteriorly and overlapping the distal end until the posterior surface of the humerus [119, 127]. The intercondylar groove separating the ulnar and radial condyles is also enlarged. With the ulnar condyle, this groove forms the trochlea, which contains and embraces the motion of the elbow joint in a parasagittal plane [128–129].

The presence of a bulbous ulnar condyle (rather than a trochlea as in therians) suggests that the rotation of the forearm was still an important element of the locomotion of *B. quadrangularis*. The ulnar condyle of *B. quadrangularis* is compressed and extends until the posterior part of the humerus, indicating an incipient origin of the trochlear structure and wider flexion-extension capability of the elbow joint. It should be remembered, however, that such capability does not necessarily imply parasagittal locomotion and is observed in fossorial and semifossorial mammals, which secondarily acquired sprawling or semi-sprawling posture [94]. Moreover, in spite of the posterior extension of the ulnar condyle, the narrow intercondylar groove, the shallow olecranon fossa, and the reduced ulnar anconeal process of *B. quadrangularis* could not contain efficiently the motion in a parasagittal plane.

Olecranon process. The olecranon process of the ulna is the area of insertion for the *M. triceps brachii* in all tetrapods (e.g., [64, 66]). This process is well-developed in *B. quadrangularis*, differing with most non-mammaliaform cynodonts, and indicating extension of the elbow was an important element of the locomotion of this cynodont. This condition differs from animal with sprawling locomotion [48, 126].

Acetabulum and Femoral Head. The acetabulum and femoral morphologies of *B. quadrangularis* are very similar to those of living therians. The hemispherical femoral head permits a higher range of motion than the flattened head of ‘pelycosaurs’ synapsids or basal non-mammaliaform cynodonts, and could provide the same range of motion than early mammaliaforms and living therians [15, 27, 32]. The center of the head is not located on line with the axis of the shaft as in ‘pelycosaurs’, but is strongly projected medially, with an angle of 60° to the shaft, as in living therians. The position of the femoral head of *B. quadrangularis* indicates the shaft was held close to the parasagittal plane and a shift toward a more erect hindlimb posture. However, the short neck suggests a less erect posture than in living therians.

Femoral Condyles. Femoral condyles of *B. quadrangularis* are confined to the posterior aspects of the bone, and do not extend around the distal extremity. This feature can be found in mammals with either sprawling or parasagittal posture, but indicates a crouched posture, with a flexed lowerleg [100]. The asymmetrical knee joint in *B. quadrangularis*, with the medial condyle narrower than the smaller lateral one, can lead to several interpretations. First, it could suggest a sprawling hindlimb posture for this cynodont. The monotremes have an asymmetrical distal femur, and this configuration is necessary as their sprawling locomotion implies horizontal swinging of the femur, and thus rotation of the knee joint [108]. However, cineradiographic records of walking *Didelphis* and other non-cursorial mammals give some evidence of rotation at the knee during the propulsive movement [130]. The femur, oriented obliquely to sagittal at the beginning of a step, abducts during the propulsive movement,

whereas the lower leg, remains in a nearly sagittal plane. Such a change in relative orientation of the femur and tibia may be accommodated by a mechanism permitting rotation at the knee joint and thus an asymmetric joint. Within didelphid marsupials, the more asymmetrical knee joint is associated with more habitually flexed knee (crouched position), for better climbing locomotor capability [131]. In contrast, more symmetric knee joint tends to be associated with the didelphid species with terrestrial habits [61].

Hip Musculature. The hip muscular organization changed considerably during the evolution of non-mammaliaform cynodonts (e.g., [43]). In ‘pelycosaur’ synapsids, the retraction was driven mainly by the *M. caudifemoralis*, which was assisted also by the posterior part of the *M. obturator externus* (homologue of the *M. pubo-ischio-femoralis externus* in non-mammalian tetrapods), as in early amniotes and reptiles [41, 132]. In ‘pelycosaurs’ and other basal synapsids, the *M. glutei* (homologue of the *M. iliofemoralis* in non-mammalian tetrapods) originated on the lateral surface of the posterior and middle parts of the iliac blade (Fig. 8), as seen in living squamates and urodelans [41]. These areas were the most appropriate to the function of abduction and rotation of the femur about its long axis during sprawling locomotion [42]. In most non-mammaliaform cynodonts such as *Cynognathus* or *Chiniquodon*, the preacetabular portion of the iliac blade is extended anteriorly permitting the reorientation of the gluteal musculature, closer to mammals than to ‘pelycosaurs’. The posterior fibers of the *M. glutei* retained an abductor function but the most anterior fibers can pass dorsally and posteriorly to the center of rotation of the hip joint to insert on the greater trochanter, permitting the gluteus musculature to retract the hindlimb. The most anterior fibers could permit to increase the posterior extent to which the femur could retract compared to that of basal synapsids [14]. Although incomplete, the ilium of *B. quadrangularis* was clearly more similar to derived non-mammaliaform cynodonts (e.g., *Prozostrodon* and tritylodontids) and therians than to the

basal non-mammaliaform cynodont morphology, having a rod-like shaped iliac blade with a reduced postacetabular portion. The reduced postacetabular portion and the prominent and distinct greater trochanter observed in *B. quadrangularis* and tritylodontids suggest the mechanism of gluteus-driven retraction had replaced the reptilian *M. caudifemoralis* as the main retractor muscle of the leg.

In ‘pelycosaurs’, the *M. iliacus* (homologue of the *M. pubo-ischio-femoralis internus* in non-mammalian tetrapods) originated from the anterodorsal portion of the puboischial plate, as seen in basal amniotes and monotremes [41, 46, 56]. The *M. iliopsoas* could not insert on the internal trochanter taking account of the posterior position of this trochanter. The insertion of the *M. iliopsoas* (fusion of the *M. iliacus* and the *M. psoas major*) was more likely located on the anterior surface of the femur, as in basal amniotes [13, 133]. The anterior position of the pubic tuberosity and the posterior position of the lesser trochanter is observed in *Procynosuchus*, *Galesaurus*, *Diademodon* and *Cynognathus* and indicates that most basal cynodonts had similar muscular configuration to basal synapsids. In *B. quadrangularis* and other non-mammaliaform probainognathians, the *M. iliacus* originated from the ventral part of the lateral surface of the well-developed preacetabular portion of the iliac blade, as seen in *Didelphis* [61], as no part of the pubis is projected anteriorly to the acetabulum. The dorsal migration of the origin of the *M. iliacus* was accentuated by the projection of the iliac blade, which is more anterodorsal than anterior in prozostroodontians. In therians, the *M. iliopsoas* insert on the lesser trochanter [61, 65, 67] which protrudes medially. The medial projection of lesser trochanter seen in *B. quadrangularis* and most derived non-mammaliaform probainognathians suggests the new insertion for the *M. iliopsoas* occurred in basal prozostroodontians, before the origin of Mammaliaformes. This muscle is a protractor of the hindlimb in main tetrapods, including amphibians, reptiles, and mammals. However, the new origin and insertion of the *M. iliopsoas* seen in *B. quadrangularis* indicates an important shift

of the movement generated. Indeed, the origin and insertion of this muscle are approximately at the same horizontal level in basal synapsids such as ‘pelycosaurs’. With this disposition, the muscle protracted the femur in a horizontal arc, instead of parasagittally. In *B. quadrangularis*, with its new area of origin and insertion, the *M. iliopsoas* was protracting the femur in a nearly parasagittal plane, as in living therians.

In basal synapsids and non-mammaliaform cynodonts, the *M. obturator externus* originated from the lateral surface of the pubis and the ischial plate, as seen in living reptiles and therians [41, 52]. In ‘pelycosaurs’ and basal non-mammaliaform cynodonts, this muscle inserted in the trochanteric fossa and on the apex of the lesser trochanter, as this trochanter is a crest located near the fossa and posteriorly projected [13–14, 110]. In ‘pelycosaurs’, this muscle was probably able to retract the femur, but its main function was adduction, to elevate the body from the ground during locomotion, as seen in living reptiles [41, 52]. In mammals, the *M. obturator externus* is restricted to the trochanteric fossa because the apex of the lesser trochanter is medially located and used for the insertion of the *M. iliopsoas*. The morphology and the position of the lesser trochanter suggest this was also the case in *B. quadrangularis* and other prozostrodonians (e.g., *Prozostrodon*, *Therioherpeton*, *Irajatherium*, tritylodontids). Moreover, the morphology of the trochanteric fossa of *B. quadrangularis* is more similar to that of therians, being narrow instead of wide and circular as in other non-mammaliaform cynodonts. With the femur oriented in a nearly parasagittal plane, the adductor musculature plays a less important postural role to elevate the body from the ground and the *M. obturator externus* can be restricted to the trochanteric fossa.

Lifestyle of *Brasilodon quadrangularis*

Fossorial adaptations. Burrow complexes containing *Galesaurus*, *Thrinaxodon* and *Langbergia* in outcrops of the Early-Middle Triassic of South Africa suggest that fossorial

activities were a common behavior in these basal non-mammaliaform cynodonts [134–136]. Moreover, complex burrow structures from several Early Triassic to Early Jurassic continental sequences from South America, Africa and Antarctica were mostly associated to non-mammaliaform cynodonts as the most probably producer organisms [137–140]. The presence of a thickened bone in the femur of the Middle Triassic *Andescynodon* was also interpreted as suggestive of a fossorial lifestyle [141]. Martinelli et al. [15], Sues and Jenkins [16] and Guignard et al. [21] also suggested a fossorial lifestyle for *Irajatherium*, *Kayentatherium* and *Riograndia*, respectively, based on scapular and humeral morphology.

The humerus of *B. quadrangularis* lacks the prominent processes found in some fossorial mammals (e.g., talpids; [94]) but several humeral features are indicative of powerful retractor muscles. The prominent teres major tuberosity indicates a massive *M. teres major* and this feature is seen in fossorial rodents which need great retraction capabilities to burrow [142]. Both the deltopectoral crest and the teres crest are reaching mid-shaft in *B. quadrangularis*, resulting in an increase of the lever arm of the *M. pectoralis* and *M. latissimus dorsi*. These muscles assisted the *M. teres major* to retract the humerus to the scapula. However, the ulnar olecranon process of *B. quadrangularis* is shorter than in *Kayentatherium* and *Haldanodon*, falling out the range of proportion (from 20% to 75%) determined by Hildebrand [123] for 27 extant genera of fossorial mammals. Moreover, the distal end of the humerus of *B. quadrangularis* is more gracile and narrower than the distal humeral end of *Irajatherium*, *Riograndia*, and *Kayentatherium*. In these three taxa, the distal width represents more than 50% of the humeral length (Table 2) and is associating with large muscle for borrowing [21]. This does not imply lack of fossorial capabilities for *B. quadrangularis*, but this cynodont had probably a more generalized lifestyle than *Irajatherium*, *Riograndia* and *Kayentatherium*.

Scansorial Adaptations. The hemispherical head of the humerus and femur indicates a higher range of rotational movements of the shoulder and the hip compare to other non-

mammaliaform cynodonts, suggesting scansorial adaptations for *B. quadrangularis*. A more hemispherical humeral head is commonly seen in scansorial or arboreal didelphids [143] and primates [144], rather than terrestrial ones.

The shallowness of the olecranon fossa of the humerus and the reduced ulnar olecranon beak are features also seen in arboreal didelphids, whereas terrestrial ones have prominent olecranon beak to contain movement of flexion/extension in a strictly parasagittal plane [145]. High mobility of the elbow is also suggested by the subspherical capitulum and the nearly circular head of the radius. The oval-shaped **head of the radius** is a feature that can be found in more terrestrial or scansorial mammals whereas arboreal mammals have a circular shape [146]. Although the distal humeral end is narrower than in other derived non-mammaliaform probainognathians, the entepicondyle is as developed as in these taxa, representing one third of the distal end. Medially extensive entepicondyle is associated with well-developed wrist and digit flexors. The ectepicondylar (or supinator) crest is well-developed in *B. quadrangularis* and extends more proximally along the shaft than in *Riograndia* or *Kayentatherium*. This crest provides a large area of origin for the *M. brachioradialis*, which is a flexor of the antebrachium. This muscle is particularly active when the hand is in a semi-prone position and during flexion against resistance, giving it an active role during climbing [145]. It may also act as a supinator of the lower arm to bring the hands into semi-prone position so that the palmar side faces toward the medially lying arboreal substrate [62, 145]. In didelphid marsupials and tree shrew species, the entepicondyle and supinator crest are more developed in species with better climbing capability than the terrestrial species (e.g., [145, 147]).

Shoulder, elbow and hip morphology indicate a greater range of mobility than in other non-mammaliaform probainognathians. However, the irregular substrate of the ground requires terrestrial mammals of small sizes to have some significant climbing locomotor adaptations.

This implies that the scansorial features of *B. quadrangularis* shared with mammals are not always or exclusively correlated with arboreal habits.

Other postcranial elements referred to *Brasilodon quadrangularis*

Postcranial remains referred to *Brasilodon* (or “brasilodontids”) not associated to skull and jaw elements in the UFRGS collection include: UFRGS-PV-0778-T, UFRGS-PV-0853-T, UFRGS-PV-0922-T, UFRGS-PV-1042-T, UFRGS-PV-1361-T (Fig. 12).

The specimens UFRGS-PV-0778-T and UFRGS-PV-0853-T consist of poorly preserved humeri and small fragments of indeterminate bones. They both are referred to *Brasilodon*, due to the lack of an ectepicondylar foramen. The specimens UFRGS-PV-0600-T and UFRGS-PV-1361-T include the distal end of a left and a right humerus, respectively, similar but smaller of that of UFRGS-PV-1043-T, as well as fragments of indeterminate bones. The morphology of the humeral distal end differs between the two specimens and UFRGS-PV-1043-T, with an entepicondyle less prominent for UFRGS-PV-0600-T and UFRGS-PV-1361-T. These slight differences can be result of ontogenetic stage, considering the small size of UFRGS-PV-0922-T, UFRGS-PV-0600-T and UFRGS-PV-1361-T, in comparison to the specimen UFRGS-PV-1043-T of *B. quadrangularis*.

Fig 12. Material referred or previously cataloged as indeterminate brasilodontids. A, specimen UFRGS-PV-0600-T; **B,** specimen UFRGS-PV-1361; **C,** specimen UFRGS-PV-0922-T; **D,** specimen UFRGS-PV-1042-T, representing a new morphotype of an indeterminate probaingnathian. **Abbreviations:** **ect**, ectepicondylar foramen; **ent**, entepicondylar foramen; **int.cr**, intertrochanteric crest; **UL**, ulna. Scale bar = 2 mm.

The specimen UFRGS-PV-1042-T consists of the distal end of a very small left humerus articulated with the proximal part of the left ulna. The distal end differs considerably from that of *B. quadrangularis*, in having an ectepicondylar foramen similar to the condition seen in most non-mammaliaform cynodonts [13] and a well-marked olecranon fossa. Particularly, the presence of an ectepicondylar foramen contrasts with the condition of *B. quadrangularis* which lacks this foramen. As a consequence, this material indicates the presence of a different taxon, of a more basal non-mammaliaform probainognathian, still poorly represented in the *Riograndia* AZ. This humerus also differs significantly from the known for *Irajatherium hernandezi* [15] and *Riograndia guaibensis* [21], which have stout humeri, with possibly semi-fossorial adaptations.

The specimen UFRGS-PV-0922-T consists of a small and isolated right femur, presenting several similarities with the femur UFRGS-PV-1043-T, such as the morphology of trochanteric fossa, the presence of a short femoral neck and salient intertrochanteric crest. However, the specimen differs from that of UFRGS-PV-1043-T, in having a less distinct greater trochanter and a narrower distal end. But these differences can be result of ontogenetic changes, considering the larger size of UFRGS-PV-1043-T.

Conclusion

The postcranium of *B. quadrangularis* differs from other non-mammaliaform cynodonts and present similarities with basal mammaliaforms and extant therians (e.g., hemispherical humeral and femoral head, distinct greater tubercle of the humerus, circular acetabulum, salient intertrochanteric crest of the femur). The morphology of the ulnar condyle of the humerus and olecranon process of the ulna suggests more abilities for extension and flexion of the elbow, a necessary component for a parasagittal locomotion. However, the humeral torsion, the length of the deltopectoral crest, the large bicipital groove and the well-developed lesser tubercle,

indicate that the forelimb of *B. quadrangularis* was held in a semi-sprawling position, with well-developed adductor muscles to maintain the body off the ground. The short femoral neck and the strong medial projection of the femoral head indicate the femur was held in a more erect posture than in basal non-mammaliaform cynodonts. The anterodorsally projected iliac blade with reduced postacetabular process, enlarged obturator foramen, reduction of the anterior part of the pubis, prominent and distinctive greater trochanter, medially located lesser trochanter, narrow trochanteric fossa represent a further continuation of trends that indicates a basically mammalian pattern of pelvic musculature, able to swing the femur in a nearly parasagittal plane. Although fossorial or semifossorial habits appear to have been common in derived non-mammaliaform probainognathians (i.e., *Riograndia*, *Irajatherium* and *Kayentatherium*), the postcranial study of *B. quadrangularis* shows more generalized adaptations and highlights that distinctive ecological strategies (Fig. 13) were developed among small-sized non-mammaliaform cynodonts.

Fig 13. Paleoartistic reconstruction of *Brasilodon quadrangularis* (left) and *Riograndia guuibensis* (right), two conspicuous probainognathian cynodonts from the *Riograndia AZ* of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Brazil), which exhibits different adaptations in the skull, dentition and locomotor apparatus. Made by Jorge Blanco.

Acknowledgements

Several specimens here studied were collected during field works led by José F. Bonaparte and Cesar L. Schultz, we are deeply grateful to them and to the National Geographic Society and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for field support (MBS, n°312387/2016-4). We thank also the crew of the PaleoVertebrate Lab UFRGS for continuous support. We thank M. Reguero (MLP), C. Schultz (UFRGS), M. Lowe (UMZC),

G. Veron (MNHN), D. Sanches Venturini (MVP), A. M. Ribeiro (Fundação Zoobotânica-RS), S. D. Chapman, M. Day and P. Gill (NHMUK), for access to specimens under their care. Photographs were skillfully taken by Luiz Flávio Lopes (UFRGS). We specially thank Jorge Blanco for the skillfully artistic reconstruction of the figure 13. Funds were provided by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

REFERENCES

1. Crompton AW. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. In: Joysey KA, Kemp TS, editors. *Studies in Vertebrate Evolution*, Oliver & Boyd, Edinburg; 1972. pp. 231-251.
2. Allin EF, Hopson JA. Evolution of the auditory system in Synapsida ('mammal-like reptiles' and primitive mammals) as seen in the fossil record. In: Webster DB, Fay RR, Popper AN, editors. *The Evolutionary Biology of Hearing*. Springer-Verlag: New York; 1992. pp. 587-614.
3. Luo Z-X, Crompton AW. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from nonmammalian cynodonts to mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1994;14: 341-374.
4. Kielan-Jaworowska Z, Cifelli RL, Luo Z-X. *Mammals from the Age of Dinosaurs: origins, evolution, and structure*. New York, Columbia University Press; 2004. pp. 630.
5. Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 2005;8: 25-46.
6. Martinelli AG, Rougier GW. On *Chalimnia musteloides* Bonaparte (Cynodontia, Trithelodontidae) and the phylogeny of the Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2007;27: 442-460.

7. Liu J, Olsen P. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*. 2010;17: 151-176.
8. Bonaparte JF, Crompton AW. Origin and relationships of the Ictidosauria to non-mammalian cynodonts and mammals. *Historical Biology*. 2018;30: 174-182.
9. Hopson JA, Kitching JW. A revised classification of cynodonts (Reptilia, Therapsida). *Palaeontologia Africana*. 1972;14: 71-85.
10. Hopson JA. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. In Schultze H-P, Trueb L, editors. *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London; 1991. pp. 635-693.
11. Jenkins FA. Cynodont postcranial anatomy and the 'prototherian' level of mammalian organization. *Evolution*. 1970;24: 230-252.
12. Jenkins FA. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*. 1970;352: 1-28.
13. Jenkins FAJr. The postcranial skeleton of African cynodonts. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 1971;36: 1-216.
14. Kemp TS. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1980;288: 217-258.
15. Martinelli AG, Bonaparte JF, Schultz CL, 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*. 2005;42: 191-208.

16. Sues HD, Jenkins FA. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. In: Carrano MT, Gaudin TJ, Blob RW, Wible JR, editors. *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*: The University of Chicago Press; 2006. pp. 114-152.
17. Reichel M, Schultz CL, Soares MB. A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*. 2009;52: 229-250.
18. Oliveira TV, Soares MB, Schultz CL. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa*. 2010;2382: 1-71.
19. Gaetano LC, Abdala F, Govender R. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic *Tritylodon longaevus* from southern Africa. *Ameghiniana*. 2017;54: 1-35.
20. Lai PH, Biewener AA, Pierce SE. Three dimensional mobility and muscle attachments in the pectoral limb of the Triassic cynodont *Massetognathus pascuali* (Romer, 1967). *Journal of anatomy*. 2018;232: 383-406.
21. Guignard ML, Martinelli AG, Soares MB. Postcranial anatomy of *Riograndia guaibensis* (Cynodontia: Ictidosauria). *Geobios*. 2019; Forthcoming.
22. Rowe T. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1988;8: 241-264.
23. Hopson JA, Kitching JW. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 2001;156: 5-35.

24. Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL, Rubert R. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de paleontologia*. 2003;5: 5-27.
25. Martinelli AG, Eltink E, Da-Rosa AA, Langer MC. A new cynodont from the Santa Maria formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology*. 2017;3: 401-423.
26. Martinelli AG, Soares MB, Oliveira TV, Rodrigues PG, Schultz CL. The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2017;62: 527-542.
27. Bonaparte JF, Soares MB, Martinelli AG. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie*. 2012;2: 5-30.
28. Rodrigues PG, Ruf I, Schultz CL. Digital reconstruction of the otic region and inner ear of the non-mammalian cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Late Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian ear. *Journal of Mammalian Evolution*. 2013;20: 291-307.
29. Rodrigues PG, Ruf I, Schultz CL. Study of a digital cranial endocast of the non-mammaliaform cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Later Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian brain. *Paläontologische Zeitschrift*. 2014;88: 329-352.
30. Ruf I, Maier W, Rodrigues PG, Schultz CL. Nasal anatomy of the non-mammaliaform cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Eucynodontia, Therapsida) reveals new insight into mammalian evolution. *The Anatomical Record*. 2014;297: 2018-2030.
31. Botha-Brink J, Soares MB, Martinelli AG. Osteohistology of Late Triassic prozostrodontian cynodonts from Brazil. *PeerJ*. 2018;6: e5029.

32. Jenkins FAJr, Parrington FR. The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 1976;273: 387-431.
33. Jenkins FAJr, Schaff CR. The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. Journal of Vertebrate Paleontology. 1988;8: 1-24.
34. Hu Y, Wang Y, Luo Z, Li C. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. Nature. 1997;390: 137.
35. Gambaryan PP, Averianov AO. Femur of a morganucodontid mammal from the Middle Jurassic of Central Russia. Acta Palaeontologica Polonica. 2001;46: 99-112.
36. Martin T. Postcranial anatomy of *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Portugal and its bearing for mammalian evolution. Zoological Journal of the Linnean Society. 2005;145: 219-248.
37. Hurum JH, Kielan-Jaworowska Z. Postcranial skeleton of a Cretaceous multituberculate mammal *Catopsbaatar*. Acta Palaeontologica Polonica. 2008;53: 545-566.
38. Liu J, Powell J. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. American Museum Novitates. 2009; 1-19.
39. Chen M, Luo Z-X. Postcranial skeleton of the Cretaceous mammal *Akidolestes cifellii* and its locomotor adaptations. Journal of Mammalian Evolution. 2012;20: 159-189.
40. Gaetano LC, Mocke H, Abdala F. The postcranial anatomy of *Diademodon tetragonus* (Cynodontia, Cynognathia). Journal of Vertebrate Paleontology. 2018; doi: 10.1080/02724634.2018.1451872.
41. Romer AS. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History. 1922;48: 517-606.

42. Kemp TS. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*. 1980;191: 193-239.
43. Guignard ML, Martinelli AG, Soares MB. Reassessment of the postcranial anatomy of *Prozostrodon brasiliensis* and implications for postural evolution of non-mammaliaform cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2018; 1-18.
44. Mivart SG. Notes on the myology of *Menopoma alleghaniense*. *Journal of Zoology*. 1869;37: 254-271.
45. Davison A. A contribution to the anatomy and phylogeny of *Amphiuma means* (Gardner). *Journal of Morphology*. 1895;11: 375-410.
46. Walthall JC, Ashley Ross MA. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa*. *The Anatomical Record*. 2006;288: 46-57.
47. Holmes R. The osteology and musculature of the pectoral limb of small captorhinids. *Journal of Morphology*. 1977;152: 101-140.
48. Jenkins FA, Goslow GE. The functional anatomy of the shoulder of the savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). *Journal of Morphology*. 1983;175: 195-216.
49. Zaaf A, Herrel A, Aerts P, De Vree F. Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology*. 1999;119: 9-22.
50. Romer AS. *Osteology of the Reptiles*. Chicago, The University of Chicago Press; 1956. pp. 770.
51. Meers MB. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record*. 2003;274: 891-916.
52. Otero A, Gallina PA, Herrera Y. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal*. 2010;20: 173-184.

53. Lima FC, Leite AV, Santos ALQ, Sabec-Pereira DK, Araújo EG, Pereira KF. Muscular anatomy of the pectoral and forelimb of *Caiman crocodilus crocodilus* (Linnaeus, 1758) (Crocodylia: Alligatoridae). *Ciência Animal Brasileira*. 2016;17, 285-295.
54. Howell AB. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part V. Monotremata. *The Quarterly Review of Biology*. 1937;12: 191-205.
55. Walter LR. Appendicular Musculature in the Echidna, *Tachyglossus aculeatus* (Monotremata, Tachyglossidae). *Australian journal of zoology*. 1988;36: 65-81.
56. Gambaryan PP, Aristov AA, Dixon JM, Zubtsova GY. Peculiarities of the hind limb musculature in monotremes: an anatomical description and functional approach. *Russian Journal of Theriology*. 2002;1: 1-36.
57. Gambaryan PP, Kuznetsov AN, Panyutina AA, Gerasimov SV. Shoulder girdle and forelimb myology of extant Monotremata. *Russian Journal of Theriology*. 2015;14: 1-56.
58. Howell AB. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. *The Quarterly Review of Biology*. 1937;12: 440-463.
59. Jenkins PA, Weijs WA. The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology*. 1979;188: 379-410.
60. Stein BR. Comparative Limb Myology of Two Opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. *Journal of Morphology*. 1981;169: 113-140.
61. Argot C. Functional adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*. 2002;253: 76-108.
62. McEvoy JS. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the AMNH*. 1982;173: 4.

63. Thorington RWJr, Darrow K, Betts AD. Comparative myology of the forelimb of squirrels (Sciuridae). *Journal of Morphology*. 1997;234: 155-182.
64. Fisher RE, Scott KM, Naples VL. Forelimb myology of the pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *The Anatomical Record*. 2007;290: 673-693.
65. Fisher RE, Adrian B, Elrod C, Hicks M. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy*. 2008;213: 607-628.
66. Fisher RE, Adrian B, Barton M, Holmgren G, Tang SY. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy*. 2009;215: 611-635.
67. Fisher RE, Scott KM, Adrian B. Hind limb myology of the common hippopotamus, *Hippopotamus amphibius* (Artiodactyla: Hippopotamidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2010;158: 661-682.
68. Ellsworth A. Reassessment of muscle homologies and nomenclature in conservative amniotes: the echidna, *Tachyglossus*; the opossum *Didelphis*; and the tuatara *Sphenodon*. RE. Krieger Pub. Co; 1974.
69. Diogo R, Abdala V, Aziz MA, Lonergan N, Wood BA. From fish to modern humans—comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy*. 2009;214: 694-716.
70. Abdala V, Diogo R. Comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature of tetrapods with special attention to extant limbed amphibians and reptiles. *Journal of Anatomy*. 2010;217: 536-573.
71. Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB, Martinelli AG. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 2010;13: 233-246.
72. Martinelli AG, Bonaparte JF. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. *Paleontología y*

- Dinosaurios desde América Latina Editora de la Universidad de Cuyo. Mendoza, Argentina. 2011; 179-186.
- 73.** Martinelli AG. Contribuição ao conhecimento dos cinodontes probainognátios (Therapsida, Cynodontia, Probainognathia) do Triássico da América do Sul e seu impacto na origem dos Mammaliaformes. Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil. 2017.
- 74.** Soares MB, Schultz CL, Horn BL. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 2011;83: 329-354.
- 75.** Zeffass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale JrF. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*. 2003;161: 85-105.
- 76.** Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss RP, Goldberg K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*. 2014;55: 123-132.
- 77.** Langer MC, Ramezani J, Da-Rosa ÁA. U-Pb age constraints on dinosaur rise from -south Brazil. *Gondwana Research*. 2018;57: 133-140.
- 78.** Ogg JG, Ogg G, Gradstein FM. *A concise geologic time scale*: 2016. Elsevier; 2016.
- 79.** Abdala F. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. *Revista Española de Paleontología*. 1999;14: 13-24.

- 80.** Oliveira TV, Schultz CL, Soares MB. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 2009;12: 113-122.
- 81.** Oliveira TV, Schultz CL, Soares MB. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon Riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista brasileira de paleontologia*. 2007;10: 79-94.
- 82.** Kammerer CF, Flynn JJ, Ranivoharimanana L, Wyss AR. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2008;28: 445-462.
- 83.** Bonaparte JF, Barberena MC. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 2001;156: 59-80.
- 84.** Butler E, Abdala F, Botha-Brink J. Postcranial anatomy of the Early Triassic non-mammaliaform cynodont *Galesaurus planiceps* (Owen, 1859) from the Karoo Basin, South Africa. *Papers in Palaeontology*. 2018; doi:10.1002/spp2.1220
- 85.** Liu J, Schneider VP, Olsen PE. The postcranial skeleton of *Boreogomphodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Upper Triassic of North Carolina, USA and the comparison with other traversodontids. *PeerJ*. 2017;5: e3521.
- 86.** Bonaparte JF. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*. 1963;6: 5–53.
- 87.** Romer AS, Lewis AD. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora* 1973;407: 1-26.
- 88.** Gow CE. A partial skeleton of the tritheledontid *Pachygenelus* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana*. 2001;37: 93-97.

89. Sun A, Cui G, Li Y, Wu X. [A verified list of Lufeng Saurischian Fauna.]. *Vertebrata Palasiatica*. 1985;22: 1-12. [Chinese]
90. Gambaryan PP, Kielan-Jaworowska Z. Sprawling versus parasagittal stance in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*. 1997;42: 13-44.
91. Sues HD, Hopson JA. Anatomy and phylogenetic relationships of *Boreogomphodon jeffersoni* (Cynodontia: Gomphodontia) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2010;30: 1202-1220.
92. Fedak TJ, Sues HD, Olsen PE. First record of the tritylodontid cynodont *Oligokyphus* and cynodont postcranial bones from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2015;52: 244-249.
93. Kielan-Jaworowska Z, Gambaryan PP. Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals. 1994;36: 1-92.
94. Edwards LF. Morphology of the forelimb of the mole (*Scalops aquaticus*, L.) in relation to its fossorial habits. *The Ohio Journal of Science*. 1937;37: 20-41.
95. Bonaparte JF. Una nueva "fauna" Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicynodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*. 1966;4: 243-296.
96. Abdala F. Redescription of *Platytraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationship of Eutheriodonts. *Palaeontology*. 2007;50: 591-618.
97. Young CC. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1947;117: 537-597.
98. Kühne WG. The Liassic therapsid *Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History); 1956. pp. 149.

- 99.** Maisch MW, Matzke AT, Sun G. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Zinjiang, NW china). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2004;24: 649-656.
- 100.** Jenkins FA, Krause DW. Adaptations for climbing in North American multituberculates (Mammalia). *Science*. 1983;220: 712-715.
- 101.** Martin T. Mammalian postcranial bones from the Late Jurassic of Portugal and their implications for forelimb evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2013;33: 1432-1441.
- 102.** Granger W, Simpson GG. A revision of the Tertiary Multituberculata. *American Museum of Natural History*; 1929.
- 103.** Kielan-Jaworowska Z. Discovery of a multituberculate marsupial bone. *Nature*. 1969;222: 1091.
- 104.** Sullivan C, Liu J, Roberts EM, Huang TD, Yang C, Zhong S. Pelvic morphology of a tritylodontid (Synapsida: Eucynodontia) from the Lower Jurassic of China, and some functional and phylogenetic implications. *Comptes Rendus Palevol*. 2013;12: 505-518.
- 105.** Parrington FR. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. *Annals and Magazine of Natural History*. 1934;10: 38-67.
- 106.** Romer AS. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Museum of Comparative Zoology*. 1969.
- 107.** Rougier GW, Qiang J, Novacek MJ. A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*. 2003;77: 7-14.
- 108.** Li G, Luo ZX. A Cretaceous symmetrodont therian with some monotreme-like postcranial features. *Nature*. 2006;439: 195.

109. Ji Q, Luo ZX, Yuan CX, Tabrum AR. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. *Science*. 2006;311: 1123-1127.
110. Crompton AW. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1954;125: 617-669.
111. Luo ZX, Ji Q. New study on dental and skeletal features of the Cretaceous “symmetrodontan” mammal *Zhangheotherium*. *Journal of Mammalian Evolution*. 2005;12: 337-357.
112. Oliveira TV, Martinelli AG, Soares MB. New material of *Irajatherium hernandesi* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*. 2011;85: 67-82.
113. Bertoni RS. Morfologia pós-craniana de cinodontes traversodontídeos da Zona de Associação de *Santacruzodon*, Triássico médio do Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná, Brasil. Master's thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil. 2014.
114. Luo ZX, Wible JR. A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification. *Science*. 2005;308: 103-107.
115. Kielan-Jaworowska Z. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part II. Postcranial skeleton in *Kennalestes* and *Asioryctes*. *Palaeontologia Polonica*. 1977;37: 65-83.
116. Szalay FS. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*, Cambridge University Press, Cambridge; 1994.
117. Horovitz I. The tarsus of *Ukhaatherium nessovi* (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia: an appraisal of the evolution of the ankle in basal therians. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2000;20: 547-560.

118. Luo ZX, Ji Q, Wible JR, Yuan CX. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*. 2003;302: 1934-1940.
119. Kielan-Jaworowska Z, Hurum JH. Limb posture in early mammals: sprawling or parasagittal. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2006;51: 393-406.
120. Sereno PC, McKenna MC. Cretaceous multituberculate skeleton and the early evolution of the mammalian shoulder girdle. *Nature*. 1995;377: 144.
121. Kielan-Jaworowska Z. Humeral torsion in multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*. 1998;43: 131-134.
122. Walker WFJr. Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective. Saunders College Publishing; 1987. pp. 781.
123. Hildebrand M. Analysis of Vertebrate Structure. John Wiley and Sons. New York; 1995.
124. Landry SOJr. The function of the entepicondylar foramen in mammals. *American Midland Naturalist*. 1958; 100-112.
125. Romer AS. Vertebrate Paleontology, Univ. Chicago Press, Chicago; 1945. pp. 687.
126. Kemp TS. The origin and evolution of mammals. Oxford University Press; 2005.
127. Chester SG, Sargis EJ, Szalay FS, Archibald JD, Averianov AO. Mammalian distal humeri from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2010;55: 199-211.
128. Evans HE. Miller's Anatomy of the Dog, third edition. Saunders, W.B., Philadelphia, Pennsylvania; 1993. pp. 1113.
129. Boyer DM, Prasad GV, Krause DW, Godinot M, Goswami A, Verma O, Flynn JJ. New postcrania of *Deccanolestes* from the Late Cretaceous of India and their bearing on the evolutionary and biogeographic history of euarchontan mammals. *Naturwissenschaften*. 2010;97: 365-377.

- 130.** Jenkins FAJr. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology*. 1971;165: 303-315.
- 131.** Szalay FS, Sargis EJ. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas*. 2001;23: 139-302.
- 132.** Gatesy SM. Functional evolution of the hind limb and tail from basal theropods to birds. *Functional morphology in vertebrate paleontology*. 1995; 219-234.
- 133.** Kemp TS. Mammal-like reptiles and the origin of mammals. Academic Press: London; 1982.
- 134.** Groenewald GH, Welman J, MacEachern JA. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic Cynognathus zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo basin, South Africa. *Palaios*. 2001;16: 148-160.
- 135.** Damiani R, Modesto S, Yates A, Neveling J. Earliest evidence of cynodont burrowing. *The transactions of the Zoological Society of London B*. 2003;270: 1747-1751.
- 136.** Jasinowski SC, Abdala F. Aggregations and parental care in the Early Triassic basal cynodonts *Galesaurus planiceps* and *Thrinaxodon liorhinus*. *PeerJ*. 2017;5: e2875.
- 137.** Sidor CA, Miller MF, Isbell JL. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2008;28: 277-284.
- 138.** Colombi CE, Fernández E, Currie BS, Alcober OA, Martínez R, Correa G. Large-diameter burrows of the Triassic Ischigualasto Basin, NW Argentina: paleoecological and paleoenvironmental implications. *PloS one*. 2012;7: e50662.
- 139.** Bordy E, Sciscio L, Abdala F, McPhee B, Choiniere J. First Lower Jurassic vertebrate burrow from southern Africa (upper Elliot Formation, Karoo Basin, South Africa). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2017;468: 362-372.

- 140.** Fiorelli LE, Rocher S, Martinelli AG, Ezcurra MD, Hechenleitner EM, Ezpeleta M. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2018;496: 85-102.
- 141.** Chinsamy A, Abdala F. Palaeobiological implications of the bone microstructure of South American traversodontids (Therapsida: Cynodontia). *South African Journal of Science*. 2008;104: 225-230.
- 142.** Lehmann WH. The forelimb architecture of some fossorial rodents. *Journal of Morphology*. 1963;113: 59-76.
- 143.** Argot C. Functional-adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*. 2003;255: 279-300.
- 144.** Preuschoft H, Hohn B, Scherf H, Schmidt M, Krause C, Witzel U. Functional analysis of the primate shoulder. *International journal of primatology*. 2010;31: 301-320.
- 145.** Argot C. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*. 2001;247: 51-79.
- 146.** MacLeod N, Rose KD. Inferring locomotor behavior in Paleogene mammals via eigenshape analysis. *American Journal of Science*. 1993;293: 300.
- 147.** Sargis EJ. New views on tree shrews: the role of tupaiids in primate supraordinal relationships. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*. 2004;13: 56-66.

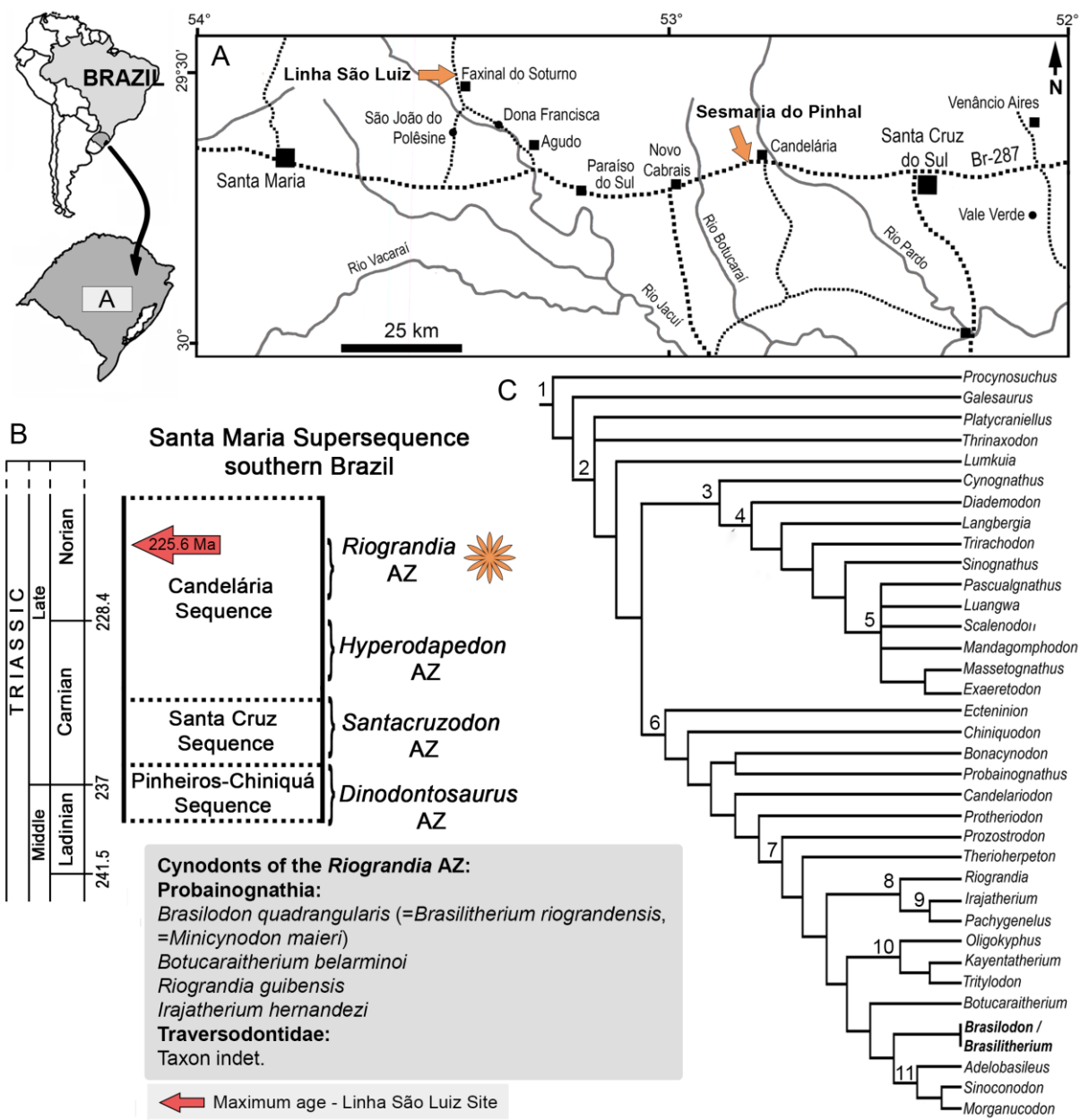


Fig 1. Localities and stratigraphic level with *Brasilodon quadrangularis*. **A**, location map showing the Linha São Luis and Sesmaria do Pinhal sites, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil; **B**, chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblage zones (AZ); **C**, composite phylogenetic position of *Brasilodon* amongst Probainognathia (based on [6–7, 25]). Clade names: 1, Cynodontia; 2, Epicynodontia; 3, Cynognathia; 4, Gomphodontia; 5, Traversodontidae; 6, Probainognathia; 7, Prozoostrodontia; 8, Ictidosauria; 9, Trithelodontidae; 10, Tritylodontidae; 11, Mammaliaformes. The ages (Ma) of the column follow Ogg et al. [78],

chrono- and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. [75] and Horn et al. [76], the absolute age of *Riograndia* AZ was taken from Langer et al. [77].

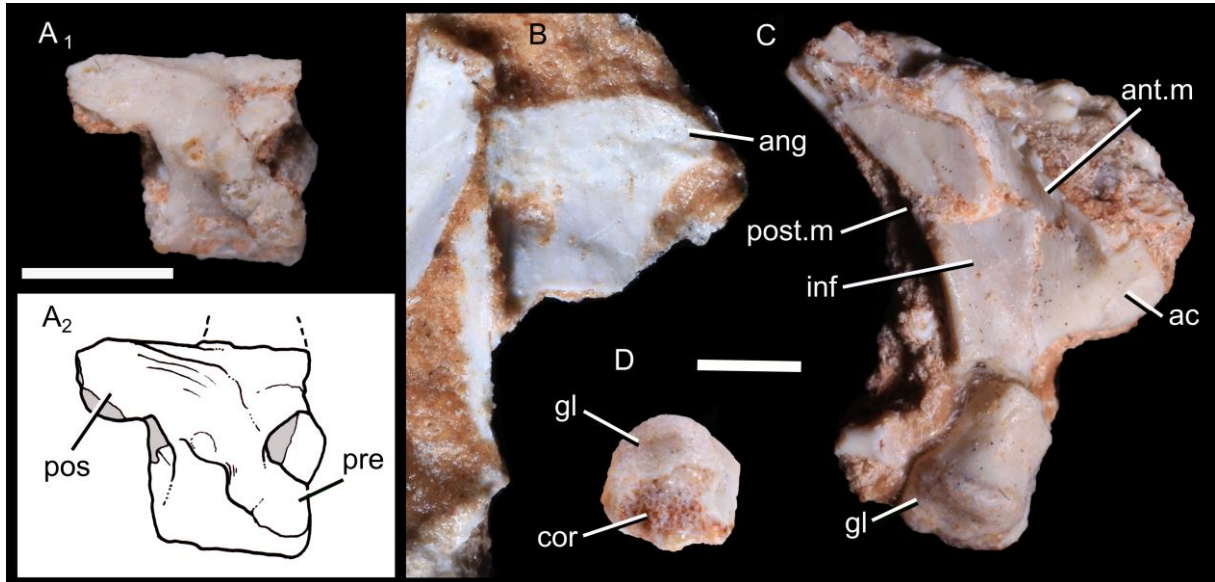


Fig 2. Vertebra and scapula of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). **A**, photography (1) and drawing (2) of a fragmented vertebra; **B**, photography of the possible dorsal part of the right scapula, in medial view; **C**, photography of the ventral part of the right scapula, in lateral view; **D**, photography of the glenoid, in distal view. **Abbreviations:** **ac**, acromion; **ang**, posterodorsal angle; **ant.m**, anterior scapular margin; **cor**, area of contact with the coracoid; **gl**, scapular glenoid facet; **inf**, infraspinous (supracoracoideus) fossa; **pos**, postzygapophyse; **post.m**, posterior scapular margin; **pre**, prezygapophyse. Scale bar = 2 mm.

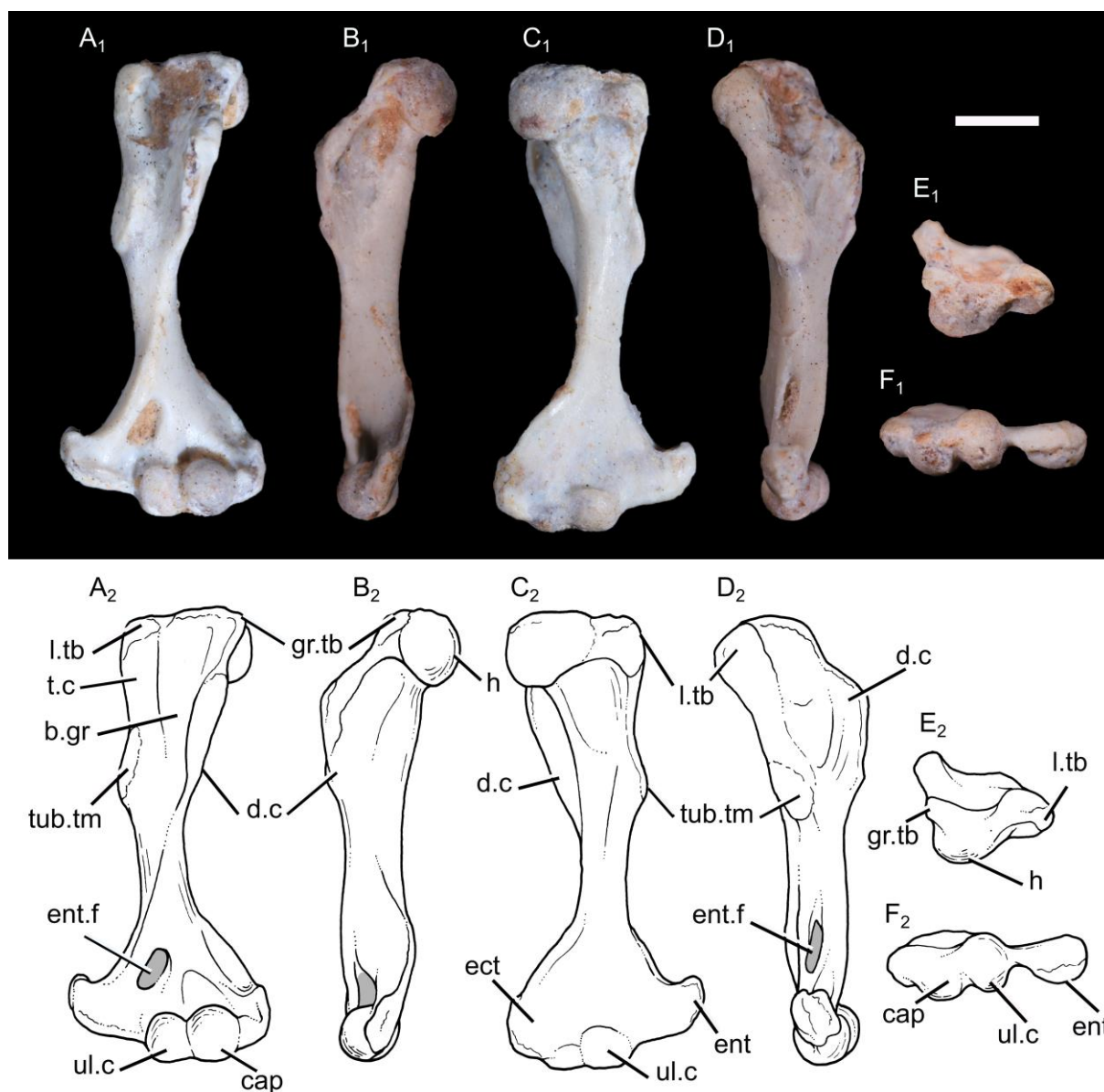


Fig 3. Photography (1) and drawing (2) of the left humerus of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, in anterior view; B, in lateral view; C, in posterior view; D, in medial view; E, in proximal view; F, in distal view. Abbreviations: **b.gr, bicipital groove; **cap**, capitulum; **d.c**, deltopectoral crest; **ect**, ectepicondyle; **ent**, entepicondyle; **ent.f**, entepicondylar foramen; **gr.tb**, greater tubercle; **h**, humeral head; **int.gr**, intercondylar groove; **l.tb**, lesser tubercle; **t.c**, teres crest; **tub.tm**, tuberosity for the origin of the *M. teres major*; **ul.c**, ulnar condyle. Scale bar = 3 mm.**

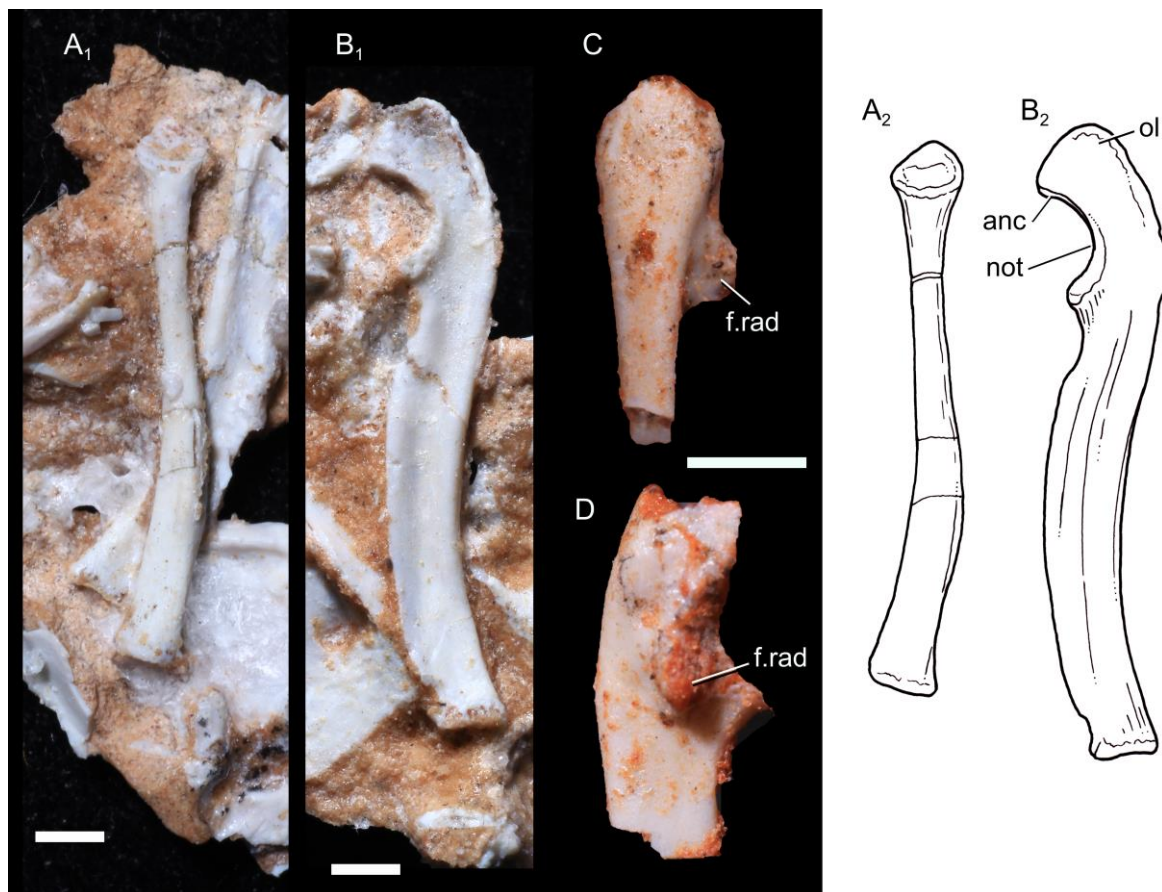


Fig 4. Forearm of *B. quadrangularis*. **A**, photography (1) and drawing (2) of the left radius (UFRGS-PV-1043-T), in medial view; **B**, photography (1) and drawing (2) of the right ulna (UFRGS-PV-1043-T), in medial view; **C**, photography of the right ulna (UFRGS-PV-0765-T), in posterior view; **D**, same material, in lateral view. **Abbreviations:** **anc**, anconeal process; **f.rad**, facet for the radial head; **not**, notch for the ulnar condyle; **ol**, olecranon. Scale bar = 2 mm.

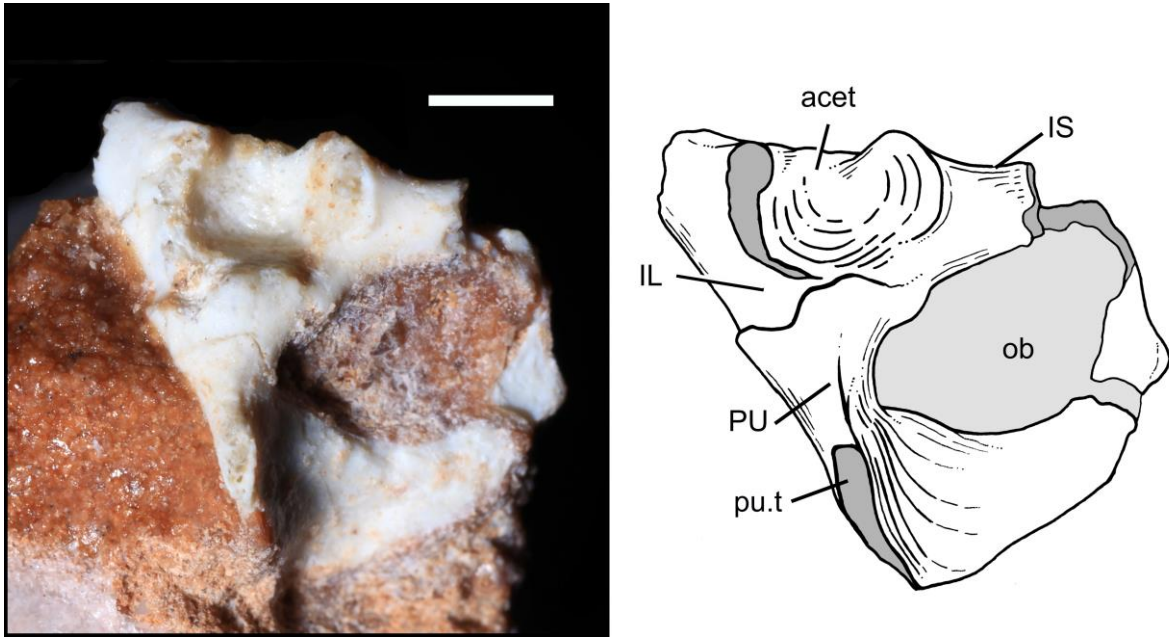


Fig 5. Photography and drawing of the left acetabulum of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T), in lateral view. Abbreviations: acet, acetabulum; IL, ilium; IS, ischium; ob, obturator foramen; PU, pubis; pu.t, pubic tuberosity. Scale bar = 2 mm.

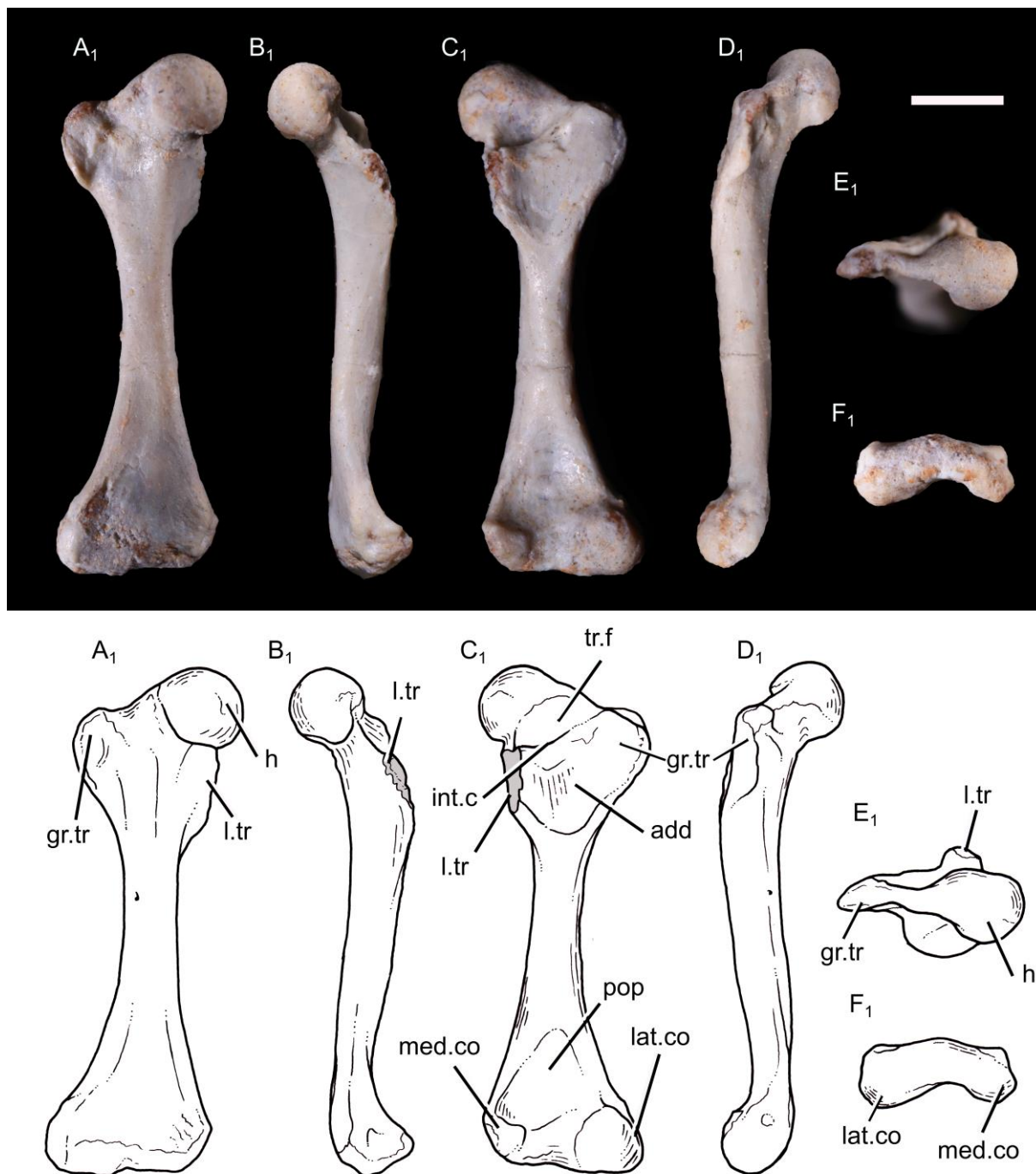


Fig 6. Photography (1) and drawing (2) of the right femur of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). **A**, right femur in anterior view; **B**, right femur in medial view; **C**, right femur in posterior view; **D**, right femur in lateral view; **E**, right femur in proximal view; **F**, right femur in distal view. **Abbreviations:** **add**, fossa for hip adductor muscles; **gr.tr**, greater trochanter; **h**, femoral head; **int.c**, intertrochanteric crest; **lat.co**, lateral condyle; **l.tr**, lesser trochanter;

med.co, surface for the medial condyle; **pop**, popliteal fossa; **tr.f**, trochanteric fossa. Scale bar = 3 mm.

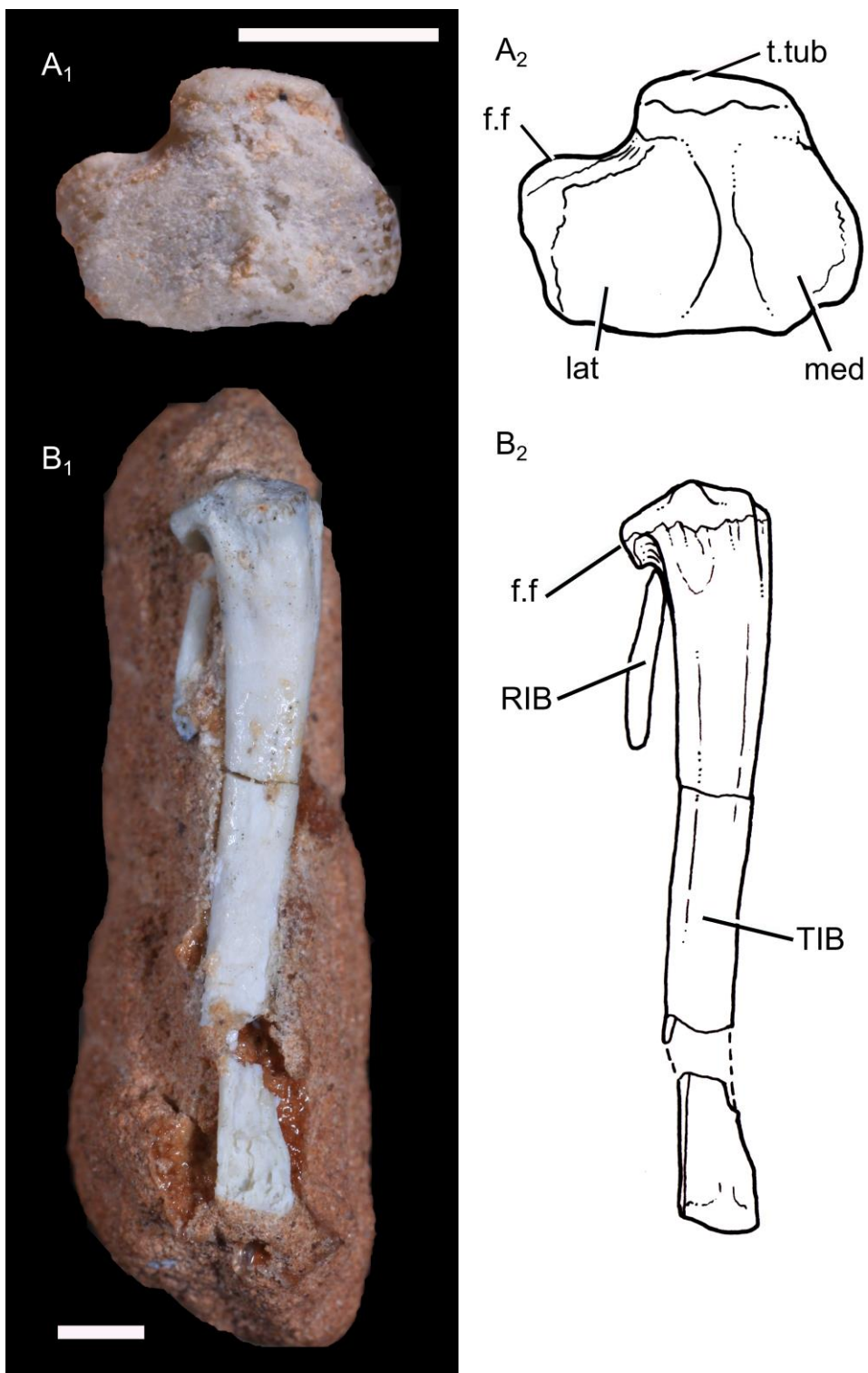


Fig 7. Photography (1) and drawing (2) of the left tibia of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, in proximal view; B, in posteromedial view. Abbreviations: f.f, facet for the fibula; lat, facet for the lateral femoral condyle; med, facet for the medial femoral condyle; RIB, fragment of rib; TIB, tibia; t.tub, tibial tuberosity. Scale bar = 2 mm.

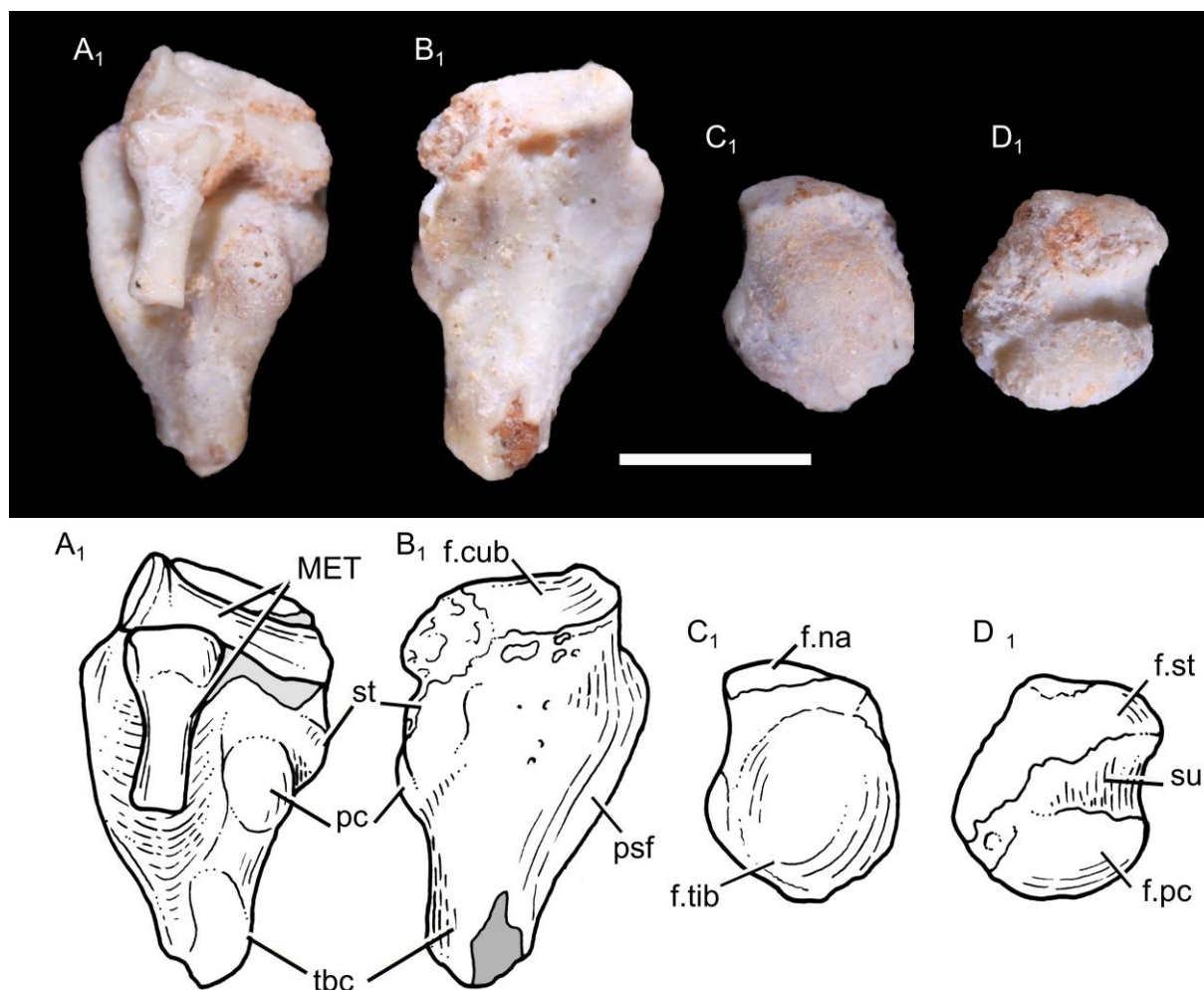


Fig 8. Photography (1) and drawing (2) of the calcaneum and astragalus of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-1043-T). A, left calcaneum, in dorsal view; B, left calcaneum, in plantar view; C, left astragalus, in dorsomedial view; D, left astragalus, in lateroplantar view. Abbreviations: f.cub, facet for the cuboid; f.na, facet for the navicular; f.pc, facet for the proximal facet of the calcaneum; f.st, facet for the sustentaculum tali; f.tib, facet for the tibia; MET, metatarsus; pc, proximal facet of the calcaneum for the astragal; psf, peroneal shelf; st,

sustentaculum tali; **su**, sulcus of the astragalus (tarsal sinus); **tbc**, tuber calcis. Scale bar = 2 mm.

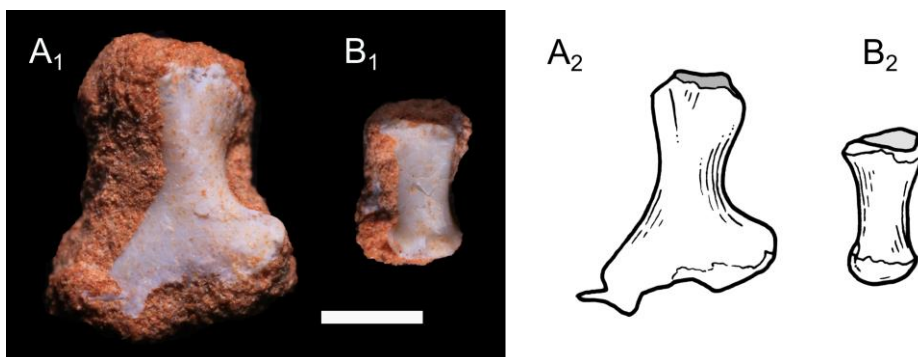


Fig 9. Photography (1) and drawing (2) of the metapod and phalange of *B. quadrangularis* (UFRGS-PV-0765-T). A, fragment of a metapod; B, intermediate phalange, in dorsal view. Scale bar = 2 mm.

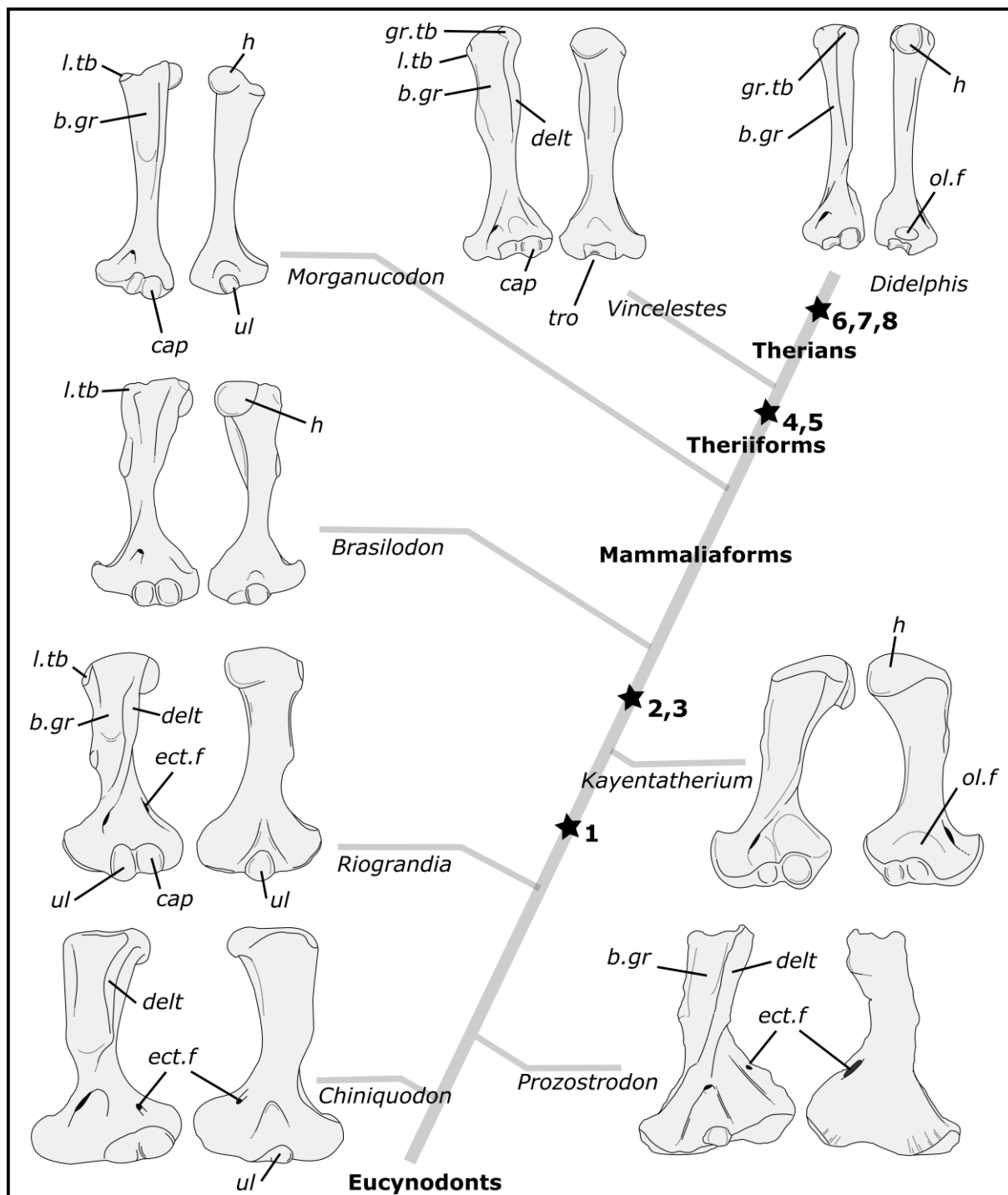


Fig 10. Evolutionary patterns of the humeral structures through the probainognathian evolution. The left humeri are represented in anterior and posterior view. **1**, loss of ectepicondylar foramen; **2**, hemispherical humeral head; **3**, distinct and bony greater tubercle; **4**, flat trochlea (instead of bulbous ulnar condyle) with deep olecranon fossa; **5**, tubercle equally developed; **6**, medial tubercle smaller than the greater one; **7**, posteriorly facing humeral head;

8, less anteriorly expanded deltopectoral crest with narrow bicipital groove **Abbreviations:**

b.gr, bicipital groove; **cap**, capitulum; **delt**, deltopectoral crest; **ect.f**, ectepicondylar foramen; **gr.tb**, greater tubercle; **h**, humeral head; **l.tub**, lesser tubercle; **ol.f**, olecranon fossa; **tro**, trochlea; **ul**, ulnar condyle.

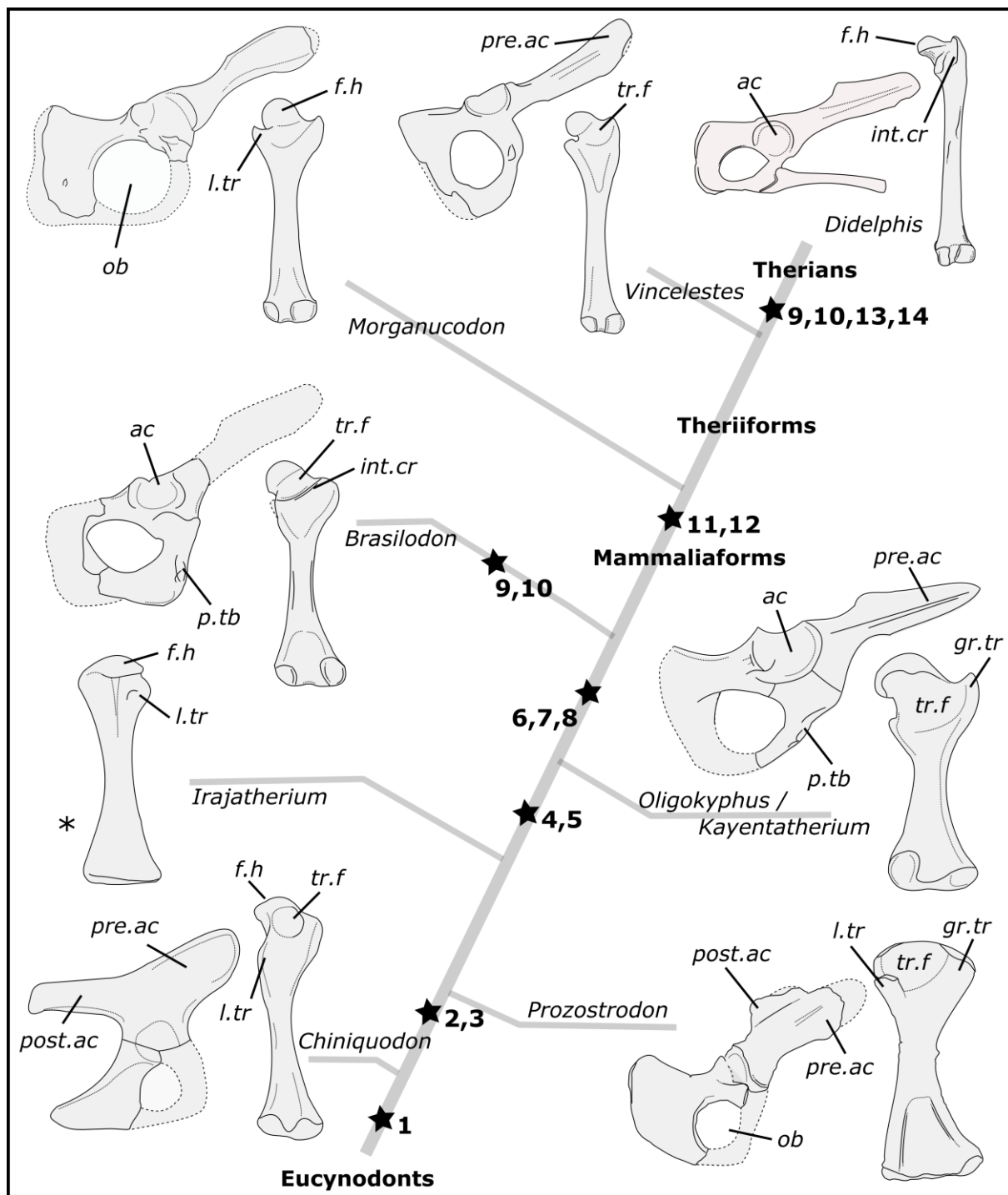


Fig 11. Evolutionary patterns of the pelvic and femoral structures through the probainognathian evolution. The right pelvis and femora are respectively represented in lateral and posterior view (with exception of the femur of *Irajatherium*, which is represented in anterior view*). **1**, large obturator foramen; **2**, reduced postacetabular region of the iliac blade; **3**, medial projection of the lesser trochanter; **4**, pubic tuberosity projected ventrally to the acetabulum instead of anteriorly; **5**, distinct greater trochanter; **6**, confluent acetabular facets of the three bones composing the acetabulum; **7**, head set-off from the shaft by a short femoral neck; **8**, hemispherical femoral head; **9**, narrow trochanteric fossa instead of wide and circular; **10**, well-marked intertrochanteric crest; **11**, presence of the fovea capitis; **12**, narrow distal end; **13**, rim of the acetabulum without dorsal emargination; **14**, head strongly projected medially and long femoral neck. **Abbreviations:** **ac**, acetabulum; **f.h**, femoral head; **gr.tr**, greater trochanter; **int.cr**, intertrochanteric crest; **l.tr**, lesser trochanter; **ob**, large obturator foramen; **post.ac**, postacetabular region of the iliac blade; **pre.ac**, preacetabular region of the iliac blade; **p.tb**, pubic tuberosity; **tr.f**, trochanteric fossa.

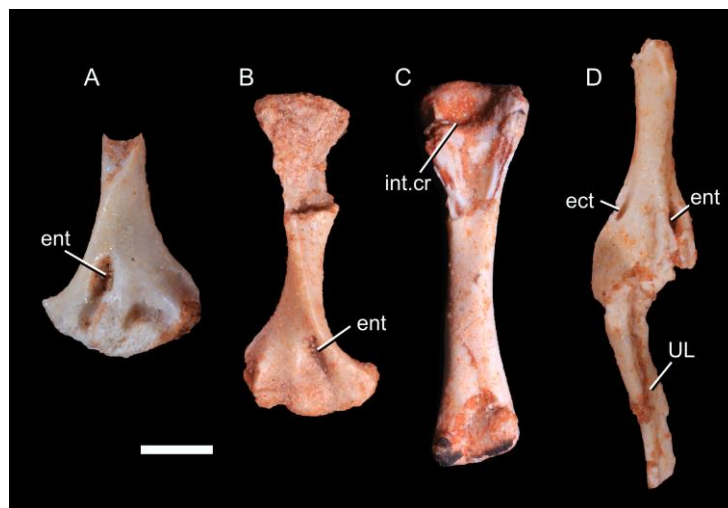


Fig 12. Material referred or previously cataloged as indeterminate brasilodontids. **A**, specimen UFRGS-PV-0600-T; **B**, specimen UFRGS-PV-1361; **C**, specimen UFRGS-PV-0922-T; **D**, specimen UFRGS-PV-1042-T, representing a new morphotype of an indeterminate

probaingnathian. **Abbreviations:** **ect**, ectepicondylar foramen; **ent**, entepicondylar foramen; **int.cr**, intertrochanteric crest; **UL**, ulna. Scale bar = 2 mm.



Fig 13. Paleoartistic reconstruction of *Brasilodon quadrangularis* (left) and *Riograndia guaibensis* (right), two conspicuous probainognathian cynodonts from the *Riograndia* AZ of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Brazil), which exhibits different adaptations in the skull, dentition and locomotor apparatus. Made by Jorge Blanco.

PARTE III

Resumos Publicados em Eventos Científicos

Pôster apresentado durante o congresso *Paleo RS 2015*
(São Gabriel, Brasil, 4 a 6 de dezembro 2015)

**POSTURA E LOCOMOÇÃO EM CINODONTES: ESTUDO MORFO-FUNCIONAL
EM *PROZOSTRODON BRASILIENSIS* BARBERENA, BONAPARTE & SÁ
TEIXEIRA, 1987 DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL**

M. GUIGNARD¹; M. B. SOARES¹
guignard.morgan@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br

A postura e a locomoção dos cinodontes não-mamaliaformes são aspectos essenciais para entender como se deu a transição entre a postura abduzida dos sinápsidos basais e a postura aduzida dos mamíferos. No entanto, os estudos morfo-funcionais são raros neste grupo, por duas razões principais. Por um lado, poucos materiais pós-cranianos foram descobertos até o presente; além disso, esse tipo de estudo requer a análise funcional das articulações e as superfícies articulares raramente são preservadas no registro fóssil. Esta pesquisa centra-se no estudo morfo-funcional do esqueleto pós-cranial de *Prozostrodon brasiliensis* (Probainognathia, Prozostrodontia), um cinodonte não-mamaliaforme do Triássico Superior do Rio Grande do Sul (Zona de Associação de *Hyperodapedon*, Sequência Candelária), proximamente relacionado aos Mammaliaformes. A morfologia da parte proximal do úmero de *Prozostrodon* é similar à da maioria dos demais cinodontes (p. ex., *Procynosuchus*, *Thrinaxodon*, *Chiniquodon*) e o grande desenvolvimento da crista deltopeitoral e da tuberosidade maior, sugerido músculos elevadores (*M. deltoideus* e *M. teres minor*) e protratores (*M. supraspinatus*) bem desenvolvidos. Estes músculos são essenciais para suportar o peso do animal em uma posição abduzida ou semi-abduzida. O fêmur de *Prozostrodon* sugere, no entanto, uma posição aduzida, graças a uma cabeça femoral posicionada medial e dorsalmente, ao acetábulo profundo e ao desenvolvimento da região pré-acetabular do ílio (origem do *M. iliofemoralis*). Os diferentes graus de abdução e adução dos membros anteriores e posteriores de *Prozostrodon* confirmam que a evolução pós-craniana dos cinodontes ocorreu através do desenvolvimento de uma postura mais aduzida dos membros posteriores previamente à dos anteriores. Um modelo biomecânico será utilizado em estudos futuros para determinar a locomoção deste táxon e entender melhor sua ecologia. [CNPq]

¹Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, RS, Brasil.

Curso apresentado durante o congresso *Paleo RS 2015*
(São Gabriel, Brasil, 4 a 6 de dezembro 2015)

A ZONA DE ASSEMBLEIA DE *RIOGRANDIA*: A “PEDRA DE ROSETA” NA EVOLUÇÃO DOS MICROVERTEBRADOS DO NEOTRIÁSSICO

A. MARTINELLI¹; M. LANGER²; M. LACERDA¹; M. CASTRO²; E. DASSIE²; M. GUIGNARD¹;
V. PAES NETO¹; H. FRANCISCHINI¹; F. PRETTO¹; F. VEIGA¹; M. SOARES¹; C. SCHULTZ¹
agustin_martinelli@yahoo.com.ar, mclanger@ffclrp.usp.br, marcel.lacerda@yahoo.com.br,
marielacastro@yahoo.com.br, elisabetedassie@hotmail.com, guignard.morgan@gmail.com,
voltairearts@gmail.com, heitorfrancischini@hotmail.com, flavio_pretto@yahoo.com.br,
flveiga@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

O reconhecimento das sucessivas associações faunísticas do Triássico continental no sul do Brasil tem sido importante para o estudo da diversidade e evolução das comunidades fossilíferas logo após a grande extinção do limite Permo/Triássico. Particularmente, a mais recente associação Triássica com vertebrados corresponde à Zona de Assembleia (ZA) de *Rio grandia*, Sequência Candelária (Supersequência Santa Maria). Os principais afloramentos fossilíferos desta ZA encontram-se em Candelária, Faxinal do Soturno, Agudo e São Martinho da Serra, sendo que, nos dois primeiros municípios, o conteúdo de microvertebrados é notável. A intensificação da prospeção e coleta de fósseis em rochas desta idade teve seu início na década dos 90, quando o Padre Daniel Cargnin, então na cidade de Mata (RS), mencionou a pesquisadores da FZB do RS (J. Ferigolo), UFRGS (M. Barberena) e MACN (J. Bonaparte) a presença de restos de pequenos vertebrados em Faxinal do Soturno e Candelária. Prospeções sistemáticas revelaram uma grande diversidade de vertebrados de pequeno porte, previamente desconhecida para o Triássico mundial, além de formas arcossaurianas de maior porte (Phytosauria indet., *Guaibasaurus*). Entre as formas de pequeno porte destacam-se o procolofônio *Saturnia*, o lepidossauromorfo *Cargninia*, o esfenodonte *Clevosaurus*, o arcossauro *Faxinalipterus* e os cinodontes *Rio grandia*, *Irajatherium*, *Botucaraitherium*, *Brasilodon*, *Brasilitherium* e *Minicynodon*. As coletas feitas ao longo destes anos têm fornecido material para diversos estudos, incluindo TCCs, mestrados e doutorados. Um dos últimos trabalhos de campo, realizado em Maio de 2015, em parceria entre a UFRGS e a USP/Ribeirão Preto, nos sítios Linha São Luís, Sesmária do Pinhal 1, Poste e Cerro Botucaraí, resultou no achado de numerosos novos espécimes. Destacam-se restos de diferentes estágios ontogenéticos de esfenodontídeos e cinodontes probainognatios (*Rio grandia* e *Brasilitherium*), um segundo exemplar de *Botucaraitherium* e diversos materiais ainda em fase de preparação, mas que brindarão novos dados sobre esta ZA que constitui a “Pedra de Roseta” para a compreensão da diversidade faunística do Planeta ao final do Triássico. [FAPESP, CNPq, CAPES]

¹Laboratório de Paleovertebrados, Instituto de Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, Agronomia, Porto Alegre, RS, Brasil. ²Laboratório de Paleontologia, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes 3900, Ribeirão Preto, SP, Brasil.

Pôster apresentado durante o congresso *XXX Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados* (Buenos Aires, Argentina, 17 a 20 de maio 2016)

POSTURE AND LOCOMOTION IN CYNODONTS: COMPARATIVE AND FUNCTIONAL ANALYSIS OF *PROZOSTRODON BRASILIENSIS* BARBERENA, BONAPARTE & SÁ TEIXEIRA, 1987 FROM THE LATE TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL

M. GUIGNARD¹ and M. B. SOARES¹
guignard.morgan@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br

Postcranial studies on non-mammaliaform cynodonts are essential to understand the postural and locomotor advances in mammalian evolution and get information about the transition from the abducted posture of basal synapsids to the adducted posture of mammals. Nevertheless, the number of functional analyses about this group remains limited once few postcranial materials have been discovered and the articular surfaces are rarely preserved. This study focuses on the description and functional analysis of the appendicular skeleton of *Prozostrodon brasiliensis* (Probainognathia, Prozostrodontia), a non-mammaliaform cynodont from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul (*Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence), closely related to Mammaliaformes. The forelimb morphology of *Prozostrodon* is similar to most non-mammaliaform cynodonts (e.g. *Procynosuchus*, *Thrinaxodon*, *Chiniquodon*) with robust clavicles and interclavicles indicating that transverse forces were still applied on the thorax. The well-developed deltopectoral crest on the humerus suggests powerful adductor pectoral muscles to elevate the body off the ground in a sprawling gait. Otherwise, the hindlimb of *Prozostrodon* shows similarities with early Mammaliaformes (e.g. *Eozostrodon*) with a reduced postacetabular process on the ilium, a dorsoanteriorly projected iliac blade, a medial position of the lesser trochanter and a femoral head oriented medially. These features change the muscular orientation of the leg, decreasing the efficiency of the adductor muscles and increasing the mechanical advantage of protractor and retractor muscles, swinging the femur in a nearly parasagittal plane. This set of evidence indicates that the forelimb of *Prozostrodon* was semi-abducted whereas its femur was held in an adducted position, with a hip configuration already similar to that of Mammaliaformes.

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, RS, Brasil.

Pôster apresentado durante o congresso *Paleo RS 2017*
(Riogrande, Brasil, 1 a 3 de dezembro 2017)

**POSTCRANIAL ANATOMY OF *BRASILODON QUADRANGULARIS*
(LATE TRIASSIC, BRAZIL) AND IMPLICATONS FOR POSTURAL EVOLUTION
OF NON-MAMMALIAFORM CYNODONTS**

M. GUIGNARD¹, A.G. MARTINELLI², M. B. SOARES²

¹ Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, UFRGS. Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, Porto Alegre, RS, Brazil

² Laboratorio de Paleovertebrados, Instituto de Geociências, UFRGS. Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, Porto Alegre, RS, Brazil

guignard.morgan@gmail.com, agustin_martinelli@yahoo.com.ar, marina.soares@ufrgs.br

Postcranial skeletons of the non-mammaliaform cynodonts are crucial as they document the postural and locomotor evolution from the sprawling posture of basal synapsids to the erect posture of living therians. Although relatively complete skeletons were reported for a dozen of probainognathian species, few studies have focused on functional postcranial anatomy and most available detailed descriptions about derived prozostrodontians are limited to Tritylodontidae. Cladistics analyses positioned *Brasilodon quadrangularis* (also formally known as *Brasilitherium riograndensis*) as the sister-taxon of Mammaliaformes. However, postcranial materials of this taxon remain poorly known and only few bones have been briefly described yet. This study focuses on the detailed description and functional analysis of the appendicular skeleton of *Brasilodon quadrangularis* (Prozostrodontia, Brasilodontidae), from the Upper Triassic (*Riograndia* Assemblage Zone, Candelária Sequence) of Rio Grande do Sul. The scapula and forelimb morphology of *Brasilodon* bears a combination of primitive and derived features. For example, the absence of a supraspinatous fossa, the extended deltopectoral crest and the expanded distal end of the humerus, resemble those in basal non-mammaliaform cynodonts whereas the anteriorly projected acromion, the glenoid facing mainly ventrally instead of laterally, the hemispherical humeral head, and the lack of the ectepicondylar foramen are similar to that in Mammaliaforms (e.g. *Morganucodon*) and some living therians. The medioposteriorly projected pubis, the perfectly circular acetabulum, and the hemispherical femoral head with lesser and greater trochanters separated by notches from the head, reveal that the hip configuration of *Brasilodon* was similar to that of living therians. All these features indicate significant shifts in muscular orientation of both the anterior and posterior limb, decreasing the efficiency of the adductor muscles and increasing the mechanical advantage of protractor and retractor muscles, essential to swing the limb in a nearly parasagittal plane. [CNPq]

Pôster apresentado durante o congresso *Paleo RS 2017*
(Riogrande, Brasil, 1 a 3 de dezembro 2017)

NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A DENTIÇÃO DE *BOTUCARAITHERIUM BELARMINOI* (CYNODONTIA, PROZOSTRODONTIA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL

¹A.G. MARTINELLI, ²M. GUIGNARD, ^{1,2}M.B. SOARES, ³M. CASTRO, ⁴A.H. AUGUSTIN, ⁴C.T. MARTINHO, ⁵C.N. RODRIGUES, ³M.C. LANGER, ^{1,2}C.L. SCHULTZ

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS

²Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

³Laboratório de Paleontologia, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

⁴Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais, PUC-RS, Porto Alegre, RS.

⁵Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária, RS.

agustin_martinelli@yahoo.com.ar, guignard.morgan@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br, marielacastro@yahoo.com.br, adolpho.augustin@pucrs.br, thais.martinho@pucrs.br, carlosnunesrodrigues@terra.com.br, museudecandelaria@terra.com.br, mclanger@ffclrp.usp.br, cesar.schultz@ufrgs.br

Botucaraitherium belarminoi é um cinodonte prozostrodonte filogeneticamente próximo a *Brasilodon quadrangularis*+Mammaliaformes. *Botucaraitherium* foi inicialmente descrito a partir de uma mandíbula parcial esquerda (MMACR-PV-003-T) proveniente do sítio Cerro Botucaraí (Candelária), da Zona de Assembleia de *Riograndia*, Sequência Candelária (Supersequência Santa Maria), referida ao Triássico Superior. Nesta comunicação, se apresenta o segundo exemplar conhecido para este táxon, que consiste em outra mandíbula esquerda, apresentando a dentição pós-canina (pc) bem preservada. Adicionalmente, foram obtidas imagens de microtomografia (μ CT) do espécime, as quais permitiram acessar novos dados sobre sua substituição dentária. O dentário apresenta preservada a base do canino, seguida por um pequeno diastema, a raiz do pc1 em processo de reabsorção, o alvéolo do pc3, o pc2, pc4, pc5, pc6 e pc7 funcionais, com a coroa preservada, seguidos pelo pc8 e pc9 em processo de erupção, ao final da série dentária. A dentição pós-canina apresenta dentes anteriores de coroas mesio-distalmente curtas e *cingulum* lingual cuspidado incompleto. Por outro lado, os pós-caninos posteriores apresentam coroas mesio-distalmente alongadas, sectoriais, com cúspide a>c>d>b>cúspide acessória distal e *cingulum* lingual cuspidado (com até seis cúspides), mesio-distalmente contínuo. Além dos pc8 e pc9 em processo de erupção (não funcionais), a μ CT revelou um pc em erupção dentro do alvéolo do pc3 e outros debaixo do pc5 e pc7. As coroas em formação dentro do dentário mostram uma sequência de formação ântero-posterior, sendo que a coroa abaixo do pc3 está mais desenvolvida que aquela abaixo do pc7. Embora preliminar, essa informação destaca uma substituição de posições alternadas, substituindo dentes da porção anterior (pcs simples) e posterior (pcs complexos) na série dentária, além da adição de dentes posteriores e, possivelmente, a perda de dentes anteriores. Este novo material será importante para avaliar as transformações anatômicas da dentição e padrões de substituição dentária dentro do clado Probainognathia, antes do estabelecimento da condição mamaliana. [CNPq, FAPESP]

Pôster apresentado durante o congresso *Paleo PR/SC 2018*
(Curitiba, Brasil, 13 a 15 de dezembro 2018)

**POSTCRANIAL ANATOMY OF THE LATE TRIASSIC EUCYNODONT
RIOGRANDIA GUAIBENSIS (PROBAINOGNATHIA, ICTIDOSAURIA)
AND POSTURAL IMPLICATONS**

M. GUIGNARD¹; A.G. MARTINELLI^{2,3}; M. B. SOARES²

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

²Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 9500, Agronomia, 91540-000 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

³CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina

guignard.morgan@gmail.com, agustin_martinelli@yahoo.com.ar, marina.soares@ufrgs.br

Postcranial remains of non-mammaliaform cynodonts are crucial as they document anatomical steps and locomotor advances that led from the sprawling posture of basal synapsids to the erect posture of living therians. Although relatively complete skeletons were reported for a dozen of probainognathian species, few studies have focused on functional postcranial anatomy and most available detailed descriptions about derived non-mammaliaform probainognathians are limited to Tritylodontidae. Among South American non-mammaliaform probainognathians, *Riograndia guaibensis* is one of the most abundant, being the key taxon for the *Riograndia* Assemblage Zone of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence of southern Brazil (Late Triassic). In spite of the relevant phylogenetic position of *R. guaibensis* as a basal ictidosaur and its high abundance in its respective assemblage zone, its postcranial skeleton remains unknown. Here, we present a detailed description of the first postcranial material referred to this taxon, including mainly presacral ribs, scapulae, and humeri. Functional and ecological implications are also investigated, based on the scapular and humeral morphology and muscular reconstructions. The pectoral girdle and forelimb show fossorial adaptations, with numeral specializations (postscapular fossa, prominent teres major tuberosity and teres crest) increasing the mechanical advantages of retractor muscles. In spite of the presence of some derived postcranial features, the humeral torsion, the length of the deltopectoral crest, the large bicapital groove and the well-developed lesser tubercle, indicate that the forelimb of *R. guaibensis* was held in a sprawling or semi-sprawling position, with well-developed adductor muscles to maintain the body off the ground. These results confirm that the forelimb posture of non-mammaliaform probainognathians was still similar to that of basal therapsids and differed from the more erect posture and parasagittal function of living therians. [CNPq]

ATA Nº 004/2019

As quatorze horas do dia vinte e cinco de fevereiro de dois mil e dezenove no Anfiteatro do Centro de Estudos de Geologia Costeira e Oceânica – CECO, no Campus do Vale, reuniu-se a Comissão Examinadora constituída pelos doutores: Téo Veiga de Oliveira (Universidade Estadual de Feira de Santana, UEFS), Leonardo Rodrigo Kerber Tumeleiro (Centro de Apoio a Pesquisa Paleontológica - UFSM) Cesar Leandro Schultz (PPGEO/UFRGS), para defesa da tese intitulada **“ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNATIOS TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES”**, a que se submete **MORGAN LIONEL GUIGNARD** depois de haver cumprido as exigências regulamentares do Programa. A Coordenadora Substituta do Programa Profa. Dra. Marina Bento Soares fez a abertura da sessão e na qualidade de Orientadora presidiu os trabalhos de defesa conforme o previsto no artigo 69 do Regimento do Programa. O candidato fez a apresentação do seu trabalho e a seguir foi arguido pelos membros da Comissão Examinadora. Às dezessete horas e dez minutos a sessão foi suspensa por cinco minutos para julgamento e atribuição dos conceitos, que foram os seguintes: Téo Veiga de Oliveira “A” (EXCELENTE), Leonardo Rodrigo Kerber Tumeleiro “A” (EXCELENTE), e Cesar Leandro Schultz “A” (EXCELENTE). Face aos conceitos foi conferido ao candidato o grau de **DOUTOR EM CIÊNCIAS** pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Às dezessete horas e vinte minutos a sessão foi encerrada, do que para constar, eu, Roberto Martins Pereira, lavrei a presente Ata que é assinada pela Comissão Examinadora.


Prof. Dr. Téo Veiga de Oliveira


Prof. Dr. Leonardo Kerber Tumeleiro


Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz


Profa. Dra. Marina Bento Soares
(Presidente)

ANEXO I
Título da Dissertação:
"ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNATIOS TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES "
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: MORGAN LIONEL GUIGNARD
Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares
Examinador: Prof. Dr. Leonardo Kerber Tumeleiro
Data: 25/02/2019
Conceito: A
PARECER:
<p>O acadêmico Morgan Lionel Guignard apresentou a Tese intitulada "Anatomia pós-craniana dos probainognátios triássicos do Brasil e implicações na evolução nos cinodontes não-mammaliaformes", a qual trata sobre o papel da morfologia dos ossos pós-cranianos na determinação do modo de vida de cinodontes não-mammaliaformes derivados (Prozostrodontia), bem como suas implicações evolutivas (i.e. aquisição de uma postura parassagital nos mamíferos e suas consequências fisiológicas). Guignard cumpriu todas as exigências, referentes a este critério, exigidas pelas normas vigentes da Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, demonstrando domínio do conhecimento sobre a temática bem como sobre os métodos aplicados. A tese encontra-se bem estruturada, e utiliza metodologia convencional em estudos morfofuncionais (i.e. reconstruções musculares com base nas espécies atuais).</p> <p>Na parte I, Guignard apresentou um amplo estado da arte sobre a morfologia pós-craniana de cinodontes não-mammaliaformes, bem como interpretações sobre a funcionalidade das estruturas. Tal revisão constitui uma importante introdução à temática pelos futuros estudantes do tema.</p> <p>Na parte II foram apresentados os três artigos científicos necessários para obtenção do título de doutorado publicados nos periódicos <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>, <i>Geobios</i> e o último submetido e em avaliação no periódico <i>Plos One</i>, com Qualis Capes em Geociências A2, B1 e A2, respectivamente. Os estudos focaram em três táxons chave da</p>

filogenia dos Prozostrodontia, cuja análise é crucial para a compreensão sobre a origem dos Mammaliaformes: *Prozostrodon*, *Riograndia* e *Brasilodon*. Nos artigos, Guignard e colaboradores descreveram a anatomia pós-craniana dos elementos conhecidos nesses táxons e realizaram interpretações morfofuncionais. Além das descrições anatômicas, que foram bem conduzidas, as imagens e ilustrações que acompanham os artigos também são de igual qualidade. Dada a relevância filogenética dos táxons em questão, as interpretações são relevantes para a compreensão a evolução das estruturas presentes nos elementos analisados, bem como sobre a postura dos animais que precedem os Mammaliaformes, o que é especialmente válido para *Brasilodon*.

Além disso, as inferências sobre o hábito de vida dos cinodontes apresentada por Guignard contribui com outros aspectos relacionados a paleontologia do Triássico do Sul do Brasil. A presença de pelo menos dois cinodontes fossoriais e uma generalista nos níveis portadores de vertebrados do afloramento Linha São Luiz (i.e. táxons com diferentes estratégias ecológicas), também está de acordo com uma origem biogênica de seleção por predadores para a concentração ali encontrada, como sugerido por autores prévios. A descrição dos elementos pós-cranianos associados a material craniano também contribuirá para a identificação de elementos anatômicos a serem futuramente encontrados nesse afloramento, uma vez que a coleta de elementos isolados é bastante comum nessa localidade.

Demais comentários e sugestões serão apresentados diretamente ao autor.

Assinatura:  Data: 25/02/2019

Ciente do Orientador: 

Ciente do Aluno:



ANEXO I

Título da Dissertação:

"ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNATIOS TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES"

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **MORGAN LIONEL GUIGNARD**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

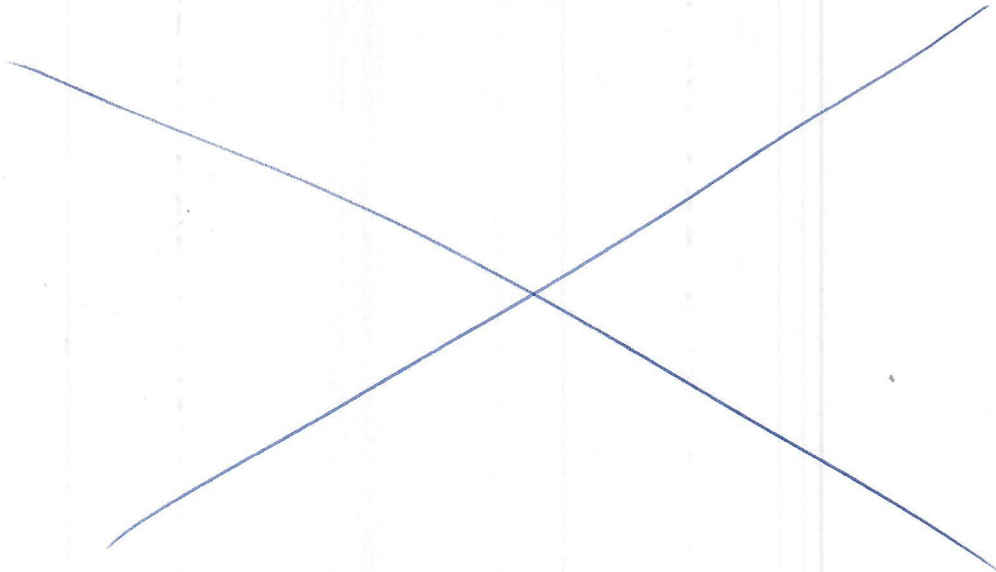
Examinador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Data: 25 de fevereiro de 2019

Conceito: " " **A** EXCELENTE

PARECER:

O candidato cumpriu com brilhantismo todos os requisitos para a obtenção do título pretendido. Trata-se de uma importante contribuição para o conhecimento dos cinodontes, especialmente no que tange à sua evolução postural.



Assinatura:

Leandro Affonso

Data: 25/02/2019

Ciente do Orientador:

Leandro Affonso

Ciente do Aluno:

Suiza

ANEXO I

Título da Dissertação:

"ANATOMIA PÓS-CRANIANA DOS PROBAINOGNATIOS TRIÁSSICOS DO BRASIL E IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DA LOCOMOÇÃO NOS CINODONTES NÃO-MAMALIAFORMES "

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **MORGAN LIONEL GUIGNARD**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Prof. Dr. Téo Veiga de Oliveira

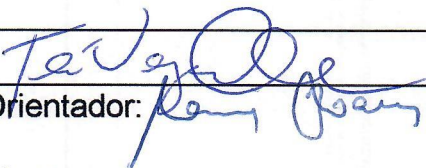
Data: 25 de fevereiro de 2019

Conceito: **A (EXCELENTE)**

PARECER:

A tese do aluno Morgan Lionel Guignard apresenta três artigos significativos associados a um tema comumente relegado na paleontologia de vertebrados, o estudo do esqueleto pós-craniano. Além de apresentar informações inéditas sobre três táxons significantes na evolução das feições mamalianas e do próprio grupo dos mamíferos, o aluno conduziu uma análise funcional do esqueleto destes pequenos cinodontes (*Prozostrodon*, *Riograndia* e *Brasilodon*), fazendo inferências paleoecológicas sobre eles. Assim, a tese se mostra um trabalho bastante relevante, com conteúdo inédito, mostrando o domínio do aluno sobre o tema e sua capacidade em gerar produção acadêmico-científica de excelente qualidade. Dado isto, atribuo Conceito **A** (Excelente) ao presente trabalho.

Assinatura:



Data: 25/02/2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

