

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

Ana Carolina Biacchi Brust

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO  
DE MATERIAL CRANIANO DE *Aetosauroides scagliai* CASAMIQUELA 1960  
(ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL  
(ZONA DE ASSOCIAÇÃO *Hyperodapedon*)**

Porto Alegre

2017

Ana Carolina Biacchi Brust

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO  
DE MATERIAL CRANIANO DE *Aetosauroides scagliai* CASAMIQUELA 1960  
(ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL  
(ZONA DE ASSOCIAÇÃO *Hyperodapedon*)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito para obtenção do título de Mestre em Geociências.

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Coorientadora: Dr<sup>a</sup>. Julia Brenda Desojo

Porto Alegre  
2017

Brust, Ana Carolina Biacchi

Descrição osteológica e reconstrução 3D do primeiro registro de material craniano de *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) para o Neotriássico do sul do Brasil (Zona de Associação Hyperodapedon) / Ana Carolina Biacchi Brust. -- 2017.

111 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Coorientadora: Julia Brenda Desojo.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS, 2017.

1. *Aetosauroides scagliai*. 2. Aetosauria. 3. Pseudosuchia. 4. Archosauria. 5. Neotriássico. I. Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Desojo, Julia Brenda, coorient. III. Título.

Ana Carolina Biacchi Brust

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO  
DE MATERIAL CRANIANO DE *Aetosauroides scagliai* CASAMIQUELA 1960  
(ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL  
(ZONA DE ASSOCIAÇÃO *Hyperodapedon*)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito para obtenção do título de Mestre em Geociências.

---

Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz – Orientador

---

Dr<sup>a</sup>. Julia Brenda Desojo – Coorientadora

---

Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França – UNIVASF

---

Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade – PUCRS

---

Dr. Martín Daniel Ezcurra – Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Argentina

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu orientador, Cesar L. Schultz, pela receptividade no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS e por todos o aprendizado que tive tanto em sala de aula, quanto em saídas de campo e mesmo na hora do café.

À minha co-orientadora, Julia B. Desojo, que contribuiu enormemente para o desenvolvimento deste trabalho e para meu desenvolvimento acadêmico, sendo sempre acolhedora ao me receber em Buenos Aires.

Ao Átila A. S. da Rosa, meu orientador na graduação, não apenas pelo empréstimo do material em estudo neste trabalho, mas também pela jornada de ensinamentos desde 2010. À Marina B. Soares, que me recebeu e guiou ao estagiar como docente na disciplina de Paleontologia II, pela qual ela é a professora responsável.

Aos meus pais, Viviane e Carlos Henrique, por sempre me apoiarem (emocionalmente e financeiramente, nas horas de aperto), e estarem comigo em todos os momentos.

À minha tia e dinda, Marli Brust, por ter me recebido e acolhido sempre em sua casa em Porto Alegre, pelas conversas sempre enriquecedoras, e pelo colo de mãe-madrinha.

Aos meus amigos, tanto de dentro como de fora do Laboratório, que sempre me apoiaram, e também compreenderam minha ausência em alguns encontros devido à execução e escrita desde trabalho, principalmente Agustín Martinelli, Marcos A. F. Sales, Marcel Lacerda e Voltaire D. Paes Neto, pelas discussões e pela grande ajuda com minhas dúvidas durante o estudo, e ainda Paulo Martínez, John A. Pereira, Andressa Paim, Flávio Pretto, Tomaz Melo, Adriana Strapasson, Heitor Francischini, Luíza Menezes, e tantos outros com quem dividi risos e cervejas, principalmente nas Horas Felizes da Geo, e que, ao longo da jornada, tornaram-se meus amigos.

Ao meu grande amigo, colega de laboratório e namorado, Fábio H. Veiga, pela paciência, amor e companheirismo no dia-a-dia.

Ao Gustavo N. Dotto, pela execução da tomografia do crânio, indispensável a este trabalho, e ao Jeremias Taborda, por ter me iniciado ao mundo das tomografias e me ensinado o passo-a-passo inicial para geração de imagens em 3D.

Ainda, agradeço à Belén von Baczko pelas discussões, e ao Luiz Flávio P. Lopes, pela paciência e pelas várias fotografias tiradas do material.

E por último, mas não menos importante, à CAPES, pela bolsa concedida nesses anos de Mestrado.

Meu mais sincero muito obrigada a todos vocês!

*“The Road goes ever on and on  
Down from the door where it began,  
Now far ahead the Road has gone,  
And I must follow if I can,  
Pursuing it with eager feet,  
Until it joins some larger way  
Where many paths and errands meet.  
And whither then? I cannot say.”*

(J. R. R. Tolkien)

## RESUMO

Aetosauria é um grupo de arcossauros pseudossúquios, restritos a depósitos do Triássico Superior, totalizando 25 gêneros e 29 espécies atualmente. Três delas ocorrem no Brasil, sendo apenas uma delas registrada também para a Argentina, chamada *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960. Essa espécie tem sido considerada, na maior parte das últimas análises filogenéticas, como o táxon mais basal dentre os Aetosauria, mesmo sem o conhecimento completo de todos seus elementos cranianos. A pré-maxila, um dos elementos-chave para a morfologia craniana dos aetossauros, juntamente da dentição e porção posterior da mandíbula, não haviam sido descritos até então para *A. scagliai*. UFSM 11505 possui um crânio com as duas hemimandíbulas, encontrado no afloramento Faixa Nova – Cerrito I, Sequência Candelária (Triássico Superior, Carniano), na cidade de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. Neste trabalho, o crânio de UFSM 11505 foi tomografado em CT *scan* convencional e descrito em detalhe. Além disso, medidas cranianas foram tomadas. As imagens obtidas a partir das tomografias foram editadas para geração da imagem 3D do material. Posteriormente, foi feita a análise filogenética baseada na matriz de dados de Parker (2016). UFSM 11505 foi recuperado em uma politomia com *A. scagliai* na base da árvore, indicando seu estado plesiomórfico. Nesse estudo, focamos na discussão dos estados de caracteres em UFSM 11505, os quais adicionam novas informações para *A. scagliai* e para Aetosauria como um todo, objetivando a contribuição para uma visão mais clara dos estados de caracteres para a espécie e, desse modo, para a filogenia.

**Palavras-chave:** *Aetosauroides scagliai*. Aetosauria. Pseudosuchia. Archosauria. Neotriássico.



## ABSTRACT

Aetosauria is a group of pseudosuchian archosaurs, restricted to deposits of the Upper Triassic, totaling currently 25 genres and 29 species. Three species occur in Brazil, and one of these is recover also in Argentina, named *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960. This species has been considered in most phylogenetic analysis to be the earlier taxon within Aetosauria, even without the complete knowledge of all its cranial elements. The premaxilla, one of the key elements to the cranial morphology of aetosaurs, along with the posterior portion of the mandible, were not described until now in *A. scagliai*. UFSM 11505 has a skull with both hemimandibles found at Faixa Nova – Cerrito I Outcrop, Candelária Sequence (Upper Triassic, Carnian), in the city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Brazil. In this study, UFSM 11505 skull was CT scanned and described in detail. In addition, measurements of the skull were taken. The file obtained from the CT scan was edited to generate a 3D model of the material. Posteriorly, we ran a phylogenetic analysis based on the data matrix of Parker (2016). UFSM 11505 was recovered in a polytomy with *A. scagliai* at the base of the tree, indicating its plesiomorphic state. In this study, we focused on discuss the states of characters in UFSM 11505, which add new information to *A. scagliai* and to Aetosauria clade in general, aiming to contribute to a clearer view of the species's states of characters and, thereby, to the phylogeny.

**Keywords:** *Aetosauroides scagliai*. Aetosauria. Pseudosuchia. Archosauria. Neotriassic.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – A - Ilustração de *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte (1969), um aetossauro. Retirado de Desojo e Báez (2007); B - Cladograma indicando a posição de *Aetosauroides scagliai* Casamiquela (1960), integrante do clado Aetosauria, o mais basal dentre os Suchia, na filogenia de Ezcurra (2016). Modificado de Ezcurra, 2016; C - Coluna do tempo geológico, indicando a presença do grupo nas idades Carniano a Rético. Modificado de Cohen et al. (2013)..... 17
- Figura 2 – A - Reconstrução do crânio de *A. scagliai* por Emilio López Rolandi. Retirado de Desojo e Ezcurra (2011). B - Reconstrução digital em 3D de *A. scagliai* por Adolfo Luis Schedler Bittencourt. .... 18
- Figura 3 – UFSM 11505 durante o processo de preparação. A - porção anterior do crânio com a presença da pré-maxila; B - porção posterior do crânio, contendo a porção posterior da mandíbula direita.....20
- Figura 4 – A - Localização da Supersequência Santa Maria no Estado do Rio Grande do Sul e na Bacia do Paraná. Retirado de Horn et al. (2014); B - Arcabouço bioestratigráfico da Supersequência Santa Maria. Modificado de Horn et al. (2014) .....24
- Figura 5 – Quadro da estrutura bioestratigráfica da Supersequência Santa Maria comparado à África do Sul, Madagascar e Argentina. Retirado de Soares et al. (2011).....26
- Figura 6 – Cronoestratigrafia das unidades do Triássico do Sul do Brasil com as Biozonas inclusas. Retirado de Horn et al. (2014) .....27
- Figura 7 – Distribuição geográfica global dos taxa de aetossauros no mapa paleogeográfico da Pangéia. Modificado de Desojo et al. (2013) .....29
- Figura 8 – Material referente a *Aetosaurus ferratus* descrito por Fraas (1877) e redescrito por Schoch (2007). Retirado de Schoch (2007) .....30
- Figura 9 – Reconstrução de esqueletos de aetossauros. *Aetosaurus ferratus* de Schoch (2007) em vistas lateral (a) e dorsal (b); escala: 10 cm. Escala para todos os outros aetossauros: 1 m. *Aetosaurus ferratus* em vistas dorsal e lateral (c); *Neoaetosauroides engaeus* modificado de Desojo e Báez (2005) em vista lateral (d); *Stagonolepis robertsoni* modificado de Walker (1961) em vistas dorsal (e) e lateral (f); *Longosuchus meadei* modificado de Sawin (1947) em vista dorsal (g); *Desmatosuchus spurensis* modificado de Parker (2008) em vistas dorsal (h) e lateral (i); *Typothorax coccinarum* modificado de Heckert et al. (2010) em vistas dorsal (j) e lateral (k). Retirado de Desojo et al. (2013). ....31

- Figura 10 – Reconstrução de alguns crânios de aetossauros e, em detalhe, o *snout* referente a espécie. Sem escala. A, *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007); B, *Paratypothorax andressorum* (SCHOCH; DESOJO, 2016); C, *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961); D, *Desmatosuchus smalli* (SMALL, 2002); E, *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), as linhas pontilhadas representam ossos não preservados. Abreviações: a, angular; aof, fenestra anterorbital; ar, articular; d, dentário; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxila; maf, fenestra mandibular; n, nasal; p, parietal; pf, pós-frontal; pmx, pré-maxila; pm-pr, projeção dorsal da pré-maxila; po, pós-orbital; prf, pré-prontal; q, quadrado; qj, quadrado-jugal; sp, esplenial; sq, esquamosal. .... 33
- Figura 11 – Vista lateral da hemimandíbula direita de (A) *Stagonolepis robertsoni* (modificado de WALKER, 1961), (B) *Stenomyti hungae* (modificado de SMALL; MARTZ, 2013) e (C) *Aetosaurus ferratus* (modificado de SCHOCH, 2007). Abreviações anatômicas: a, angular; ar, articular; cop, processo coronóide do surangular; d, dentário; pra, pré-articular; sp, esplenial. Escala: 10 mm. .... 35
- Figura 12 – Alguns elementos pós-cranianos de *Stagonolepis robertsoni*. A, vista ventral e B, vista dorsal do fêmur esquerdo; C, *pes* esquerdo; D, vista anterior de vértebra dorsal; E, cintura pélvica e sacro em vista anterior; F, vista anterior e G, vista posterior da tíbia esquerda; H, vista lateral e I, vista medial da fíbula esquerda; J, cintura pélvica em vista medial. Escala na figura. Modificado de Walker (1961) ..... 38
- Figura 13 – Escudo dérmico e osteodermas de aetossauros. A-F, *Stagonolepis robertsoni* (modificado de Walker, 1961); G, *Aetosauroides scagliai*, sem escala (modificado de CASAMIQUELA, 1967); H, *Paratypothorax andressorum* (modificado de SCHOCH; DESOJO, 2016). A, osteoderma paramediano dorsal esquerdo; B, vista ventral de osteoderma pré-pélvico; C, osteoderma lateral dorsal esquerdo; D, osteoderma paramediano caudal esquerdo; E, vista dorsal de osteoderma pré-pélvico; F, osteodermas ventrais; G, escudo dérmico ventral. Abreviação: de, eminência dorsal..... 41
- Figura 14 – Cladograma mostrando a primeira hipótese filogenética dos Aetosauria. Retirado de Parrish, 1994 ..... 43
- Figura 15 – A - Árvore consenso estrito derivada das cinco árvores mais parcimoniosas, modificada de Heckert et al. (1996); B - Árvore mais parcimoniosa, modificada de Heckert e Lucas (1999)..... 44
- Figura 16 – A, Árvore consenso estrito das 10 árvores mais parcimoniosas, retirado de Parker (2007) ..... 46

Figura 17 – Árvore consenso estrito após a retirada <i>a posteriori</i> de <i>Coahomasuchus kahleorum</i> . Abreviação: Typoth., Typothoracisinae. Retirado de Desojo et al. (2012).....	47
Figura 18 – Árvore consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas, retirado de Parker (2016) .....	48
Figura 19 – Árvore filogenética com suporte de Bremer recuperada após retirada, <i>a posteriori</i> , de taxa terminais com alta taxa de falta de dados. Retirado de Ezcurra (2016) .....	49
Figura 20 – A, reconstrução de <i>A. scagliai</i> , retirado de Casamiquela (1967); B, <i>A. scagliai</i> ; C, <i>Stagonolepis robertsoni</i> ; D, <i>Neoaetosauroides engaeus</i> ; E, <i>Desmotosuchus</i> . B-E, retirado de Desojo e Ezcurra (2011). Abreviações: a n-pmx, (ausência de) contato nasal-pré-maxila; cd, margem ventral do dentário gradualmente convexa; ctc, base da coroa dentária constricta; id, margem ventral do dentário com inflexão brusca; utc, coroa dentária com base não constricta. Sem escala .....	53
Figura 21 – Tomografias computadorizadas (A, B, C) e reconstrução 3D (D, E, F) do bloco contendo a pré-maxila do crânio de UFSM 11505. A, <i>slice</i> axial; B, <i>slice</i> sagital; C, <i>slice</i> coronal; D, vista lateral direita; E, vista lateral esquerda; F, vista dorsal .....	56
Figura 22 – Tomografias computadorizadas (A, B, C) e reconstrução 3D (D, E, F) do bloco contendo a porção posterior da mandíbula de UFSM 11505. A, <i>slice</i> axial; B, <i>slice</i> sagital; C, <i>slice</i> coronal; D, vista lateral direita; E, vista lateral esquerda; F, vista occipital .....	57

## SUMÁRIO

### PARTE I

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	16
<b>2</b>	<b>OBJETIVOS</b> .....	19
2.1	OBJETIVOS GERAIS .....	19
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	19
<b>3</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	20
<b>4</b>	<b>CONTEXTO GEOLÓGICO DA ÁREA EM ESTUDO</b> .....	22
4.1	BIOESTRATIGRAFIA COM BASE EM VERTEBRADOS FÓSSEIS .....	25
<b>5</b>	<b>ESTADO DA ARTE</b> .....	28
5.1	O CLADO AETOSAURIA .....	28
<b>5.1.1</b>	<b>Morfologia Geral</b> .....	30
5.1.1.1	Crânio .....	31
5.1.1.2	Mandíbula e dentição .....	34
5.1.1.3	Pós-crânio .....	35
5.1.1.4	Osteodermas .....	39
<b>5.1.2</b>	<b>Relações filogenéticas dos Aetosauria</b> .....	42
<b>5.1.3</b>	<b>Histórico de <i>Aetosauroides scagliai</i> (CASAMIQUELA, 1960)</b> .....	50
<b>6</b>	<b>RECONSTRUÇÃO 3D</b> .....	54
6.1	RESULTADOS .....	54
<b>7</b>	<b>ANÁLISE INTEGRADORA</b> .....	58
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	60

### PARTE II

	<b>CARTA DE SUBMISSÃO DO ARTIGO</b> .....	67
	<b>OSTEOLOGY OF THE FIRST SKULL OF <i>AETOSAUROIDES SCAGLIAI</i> CASAMIQUELA 1960 (ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) FOR THE NEOTRIASSIC OF SOUTHERN BRAZIL (<i>HYPERODAPEDON</i> ASSEMBLAGE ZONE) AND ITS PHYLOGENETIC IMPORTANCE</b> .....	68
	<b>APÊNDICE I - FIGURAS PRESENTES NO ARTIGO SUBMETIDO</b> .....	102
	<b>APÊNDICE II - MATERIAL SUPLEMENTAR: MATRIZ DE DADOS</b> .....	110

## **SOBRE A ESTRUTURA DESTA DISSERTAÇÃO**

Esta dissertação está estruturada de acordo com a *Norma 103 – Submissão de teses e dissertações na forma de artigos – do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGEO-UFRGS)* e dividida em duas partes.

A primeira parte apresenta: (1) Introdução; (2) Objetivos; (3) Materiais e Métodos; (4) Contexto Geológico da Área em Estudo; (5) Estado da Arte; (6) Reconstrução 3D; e (7) Análise Integradora. O quinto item, o Estado da Arte, é composto por um panorama sobre o clado Aetosauria, sua morfologia geral, relações filogenéticas, e histórico no Brasil. O sétimo item, por sua vez, a Análise Integradora, destaca os aspectos que foram abordados nessa pesquisa em relação ao panorama apresentado no Estado da Arte, dando destaque aos resultados relevantes obtidos nesse trabalho.

A segunda parte contém o anexo do manuscrito “**Osteology of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) for the Neotriassic of southern Brazil (*Hyperodapedon* Assemblage Zone) and its phylogenetic importance**”, submetido ao periódico *PLOSOne*.

## PARTE I

## 1 INTRODUÇÃO

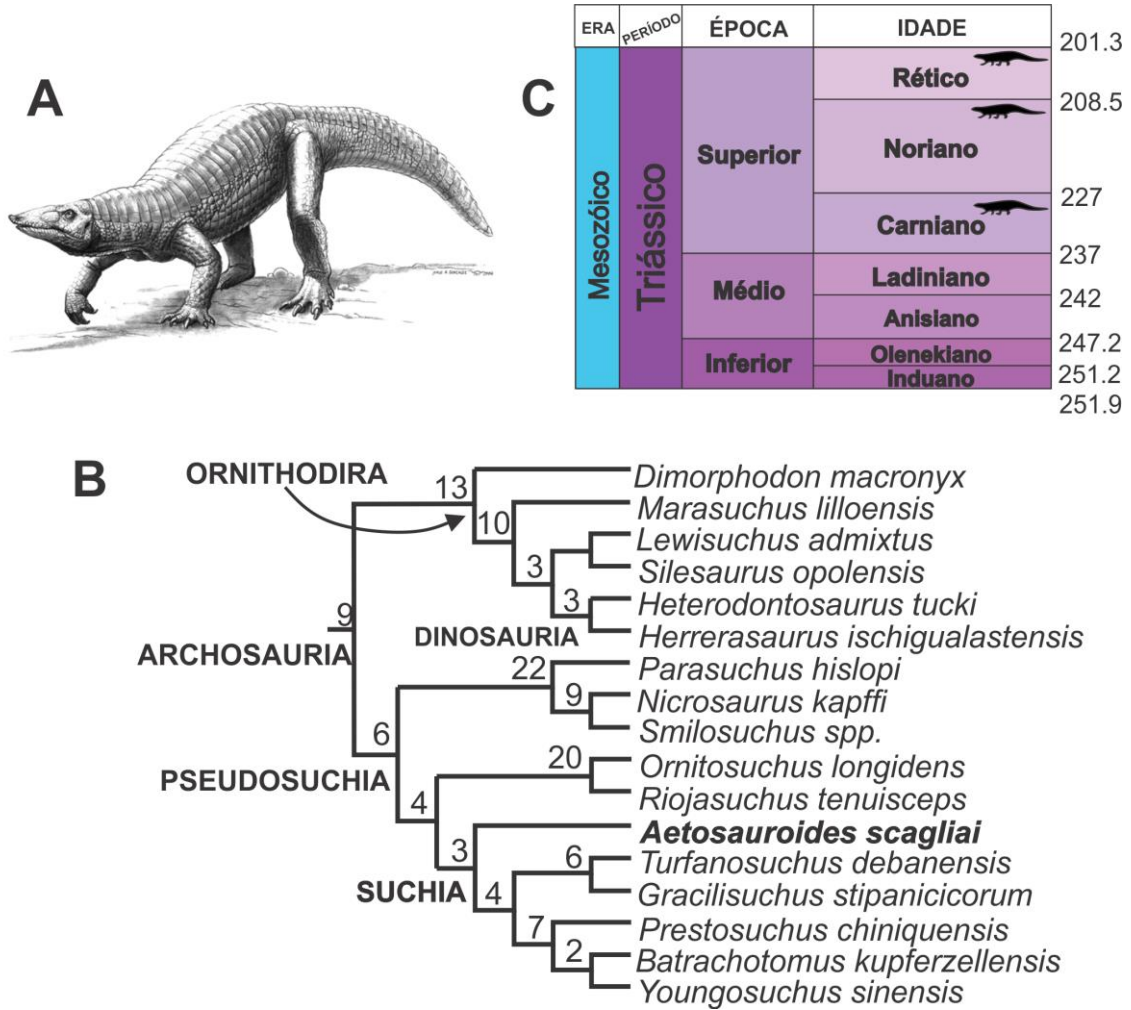
Os aetossauros (Figura 1a), integrantes da ordem Aetosauria, são quadrúpedes obrigatórios, integrantes do clado Suchia (Figura 1b; EZCURRA, 2016), e representados por diversificadas formas distribuídas do Carniano tardio até o Rético (Figura 1c), por todos os continentes modernos, com exceção da Austrália e Antártida (DESOJO et al., 2013). Na América do Sul, há o registro de cinco espécies: *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960; *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969; *Chilenosuchus forttae* Casamiquela, 1980; *Aetobarbakinoides brasiliensis* Desojo et al., 2012; e *Polesinesuchus aurelioi* Roberto-da-Silva et al., 2014 (DESOJO; EZCURRA, 2011; DESOJO et al., 2012; ROBERTO-DA-SILVA et al., 2014). Dessas, somente *A. scagliai*, *A. brasiliensis* e *P. aurelioi* são assinaladas para o Brasil, sendo, as duas últimas, registros exclusivos do Triássico Superior do Sul do Brasil, não encontradas em outros locais. O registro de *Aetosauroides scagliai* (Figura 2), contudo, é relativamente mais amplo, sendo registrado para a Argentina e o Brasil.

*A. scagliai* já foi alvo de várias discussões, tendo sido sinonimizado com *Stagonolepis robertsoni* Agassiz 1844, um aetossauro registrado para a Escócia (HECKERT; LUCAS, 2000), e também sido descrito como uma espécie nova “*Aetosauroides subsulcatus*” por Zacarias (1982), o qual foi modificado por Barberena et al. (1985) para “*Aetosauroides inhamandensis*” sem razões aparentes, ambos hoje considerado *nomina nudum*. Nestes estudos, foram considerados materiais argentinos e brasileiros (BARBERENA et al., 1985; DESOJO; BÁEZ, 2005; DESOJO; EZCURRA, 2011). Apesar de existirem nos registros tanto materiais cranianos como pós-cranianos, a osteologia de *A. scagliai* não é completamente conhecida, pois alguns elementos, principalmente do crânio, não se encontram preservados em tais materiais (DESOJO; EZCURRA, 2011).

No ano de 2009 foram coletados, na área urbana de Santa Maria/RS, blocos contendo crânio e pós-crânio de um pequeno aetossauro. Tal material foi tombado sob o número UFSM 11505 na Universidade Federal de Santa Maria, descrito preliminarmente e atribuído à *A. scagliai* (BRUST, 2014). O material preserva elementos cranianos que ainda não haviam sido descritos para a espécie, como a pré-maxila e a porção posterior da mandíbula.

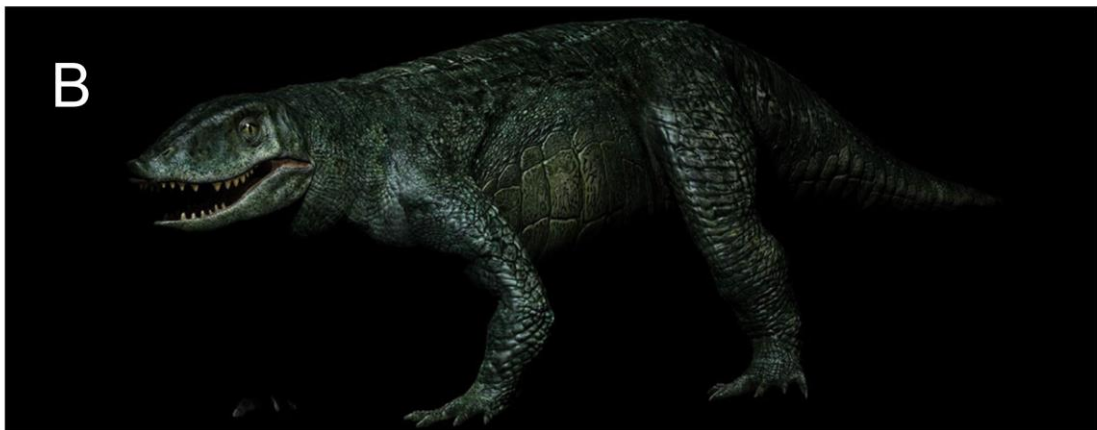
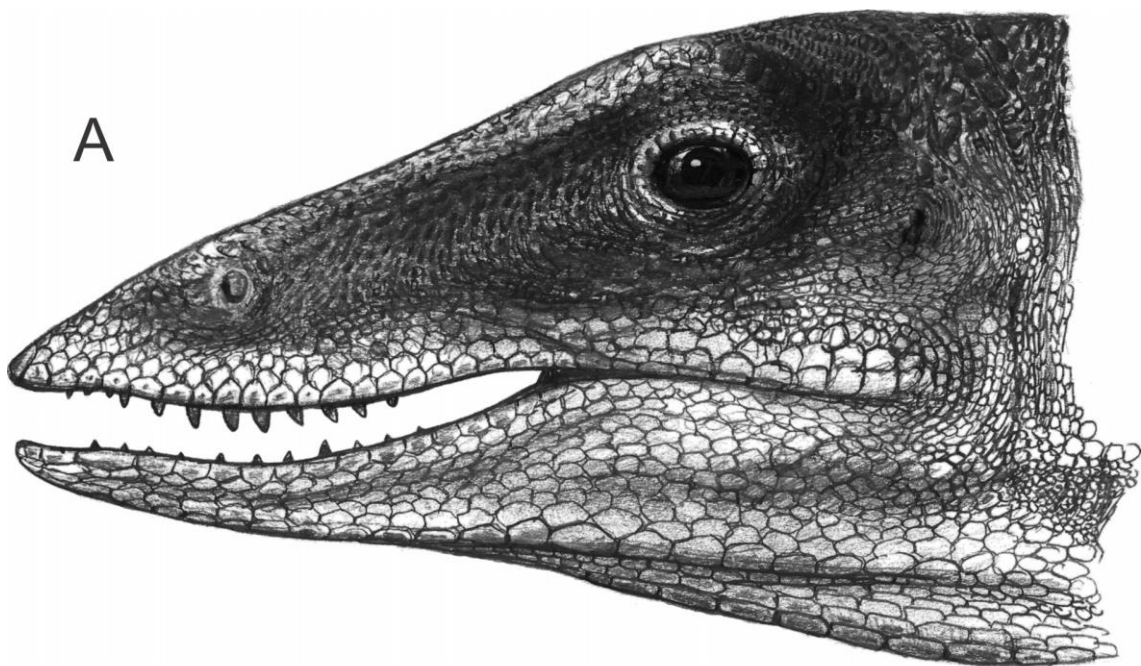


Figura 1 – A - Ilustração de *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte (1969), um aetossauro. Retirado de Desojo e Báez (2007); B - Cladograma indicando a posição de *Aetosauroides scagliai* Casamiquela (1960), integrante do clado Aetosauria, o mais basal dentro os Suchia, na filogenia de Ezcurra (2016). Modificado de Ezcurra, 2016; C - Coluna do tempo geológico, indicando a presença do grupo nas idades Carniano a Rético. Modificado de Cohen et al. (2013)



O presente trabalho tem como objetivo realizar a descrição osteológica do crânio de UFSM 11505, assim como sua análise filogenética, com base na matriz de dados mais recente para o clado Aetosauria. Além disso, o material foi submetido à tomografia computadorizada, para que assim pudesse ser reconstruído em três dimensões.

Figura 2 – A - Reconstrução do crânio de *A. scagliai* por Emilio López Rolandi. Retirado de Desojo e Ezcurra (2011). B - Reconstrução digital em 3D de *A. scagliai* por Adolfo Luis Schedler Bittencourt.



## 2 OBJETIVOS

### 2.1 OBJETIVOS GERAIS

Os objetivos gerais deste trabalho são a descrição osteológica do material craniano de UFSM 11505 e a realização de análise filogenética do espécime, a fim de investigar sua relação com *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960.

### 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

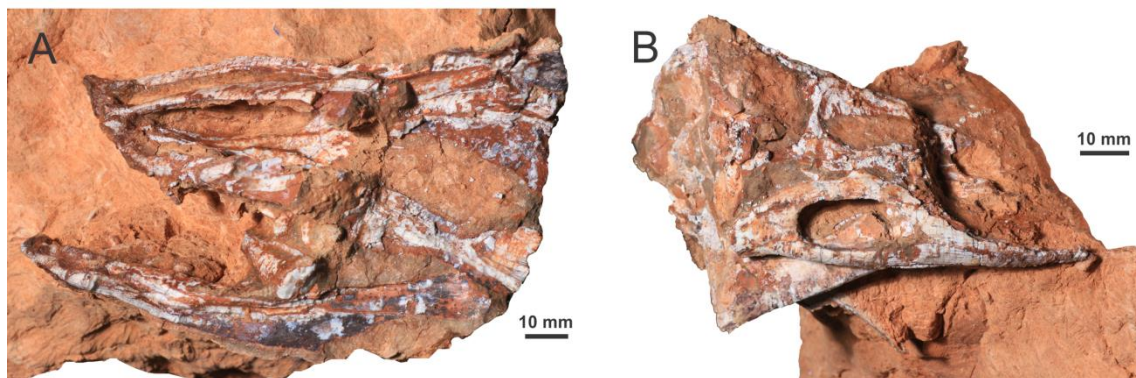
- Descrição do rosto, do surangular, e da dentição de UFSM 11505, desconhecidos para o holótipo de *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960;
- Em caso de confirmação de seu posicionamento filogenético, discutir possíveis novos caracteres para *A. scagliai*.

### 3 MATERIAIS E MÉTODOS

UFSM 11505 é constituído por um crânio quase completo e vários elementos do pós-crânio, sendo estes últimos descritos, porém não publicados, por Brust (2014) em Trabalho de Conclusão de Curso. Tal espécime foi coletado em Julho de 2009, no afloramento Faixa Nova – Cerrito I, Sequência Candelária da Formação Santa Maria, localizado no entroncamento da BR-158 com a BR-287, área urbana de Santa Maria, Rio Grande do Sul, por pesquisadores da Universidade Federal de Santa Maria em parceria com pesquisadores da Universidade Federal do Oeste do Paraná. O material foi tombado sob o número UFSM 11505 e depositado no Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). No presente trabalho, somente o material craniano de UFSM 11505 foi estudado.

Dividido acidentalmente em dois blocos na coleta, o crânio foi preparado mecanicamente com o objetivo de retirar o excesso de matriz rochosa (Figura 3). Para isso, utilizaram-se martelos pneumáticos PaleoTools, modelos Micro Jack 2 e 5, além da resina termoplástica Paraloid B-72. Após, as duas partes do crânio foram coladas juntas, utilizando-se para tal adesivo à base de cianoacrilato (nome comercial Super Bonder), e novamente submetidas à preparação mecânica para a retirada da matriz rochosa restante.

Figura 3 – UFSM 11505 durante o processo de preparação. A - porção anterior do crânio com a presença da pré-maxila; B - porção posterior do crânio, contendo a porção posterior da mandíbula direita



As fotografias presentes neste trabalho foram realizadas com câmera Canon modelo EOS REBEL T3i, distância focal de 70mm, sendo minimamente editadas

com auxílio do *software* CorelDRAW X7 para inserção de fundo branco e escala. As ilustrações foram feitas em folhas de papel vegetal A4 com a utilização de caneta nanquim Staedtler 0.3, afim de clarificar a visualização de estruturas.

A reconstrução em três dimensões (3D) foi feita com base em tomografias computadorizadas, as quais foram realizadas em CT scanner modelo GE BrightSpeed 16 antes da preparação do material, afim de auxiliar a mesma.

Os modelos em 3D foram gerados a partir das tomografias, com auxílio do *software* de uso livre 3D Slicer versão 4.6, através do contraste das diferentes densidades entre matriz rochosa e material fóssil.

A descrição do material foi feita por observação direta e por fotografias. Para a análise filogenética, foi utilizada a matriz elaborada por Parker (2016) e o *software* de uso livre TNT 1.5 (Goloboff *et al.* 2008). Tanto a descrição quanto a análise filogenética são detalhados na Parte II desta dissertação.

#### *Abreviações institucionais*

UFSM – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil

PVT – Paleontología de Vertebrados, Instituto “Miguel Lillo”, San Miguel de Tucumán, Argentina

#### 4 CONTEXTO GEOLÓGICO DA ÁREA EM ESTUDO

O material analisado neste trabalho foi coletado no afloramento Faixa Nova – Cerrito I, área urbana de Santa Maria/RS, na base da Sequência Candelária, Zona de Associação *Hyperodapedon*, de idade neotriássica (Figura 4a). Desse modo, breve contextualização geológica é necessária e, portanto, apresentada a seguir.

O paleocontinente Gondwana é descrito por Milani et al. (1998) como um sítio de extensa e, em muitos lugares, contínua, sedimentação cratônica durante o Paleozóico e grande parte do Mesozóico. Atualmente sedimentados em bacias individuais, os blocos continentais separados em consequência da quebra do Gondwana ainda retêm características em comum, as quais servem de indicadores de sua evolução geológica compartilhada (MILANI et al., 1998).

Uma dessas bacias, a Bacia do Paraná, está situada na porção central e sul da América do Sul, compreendendo cerca de 1.700.000 km<sup>2</sup> do Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai (HORN et al., 2014), sendo constituída por uma camada de até 8 km de espessura de pacotes de rochas sedimentares e ígneas (MILANI et al., 1998). É estritamente nesta bacia, confinados à sua porção mais ao sul, que ocorrem os depósitos triássicos no Brasil, os quais afloram no centro do Estado do Rio Grande do Sul, no Planalto Sul-Rio-Grandense (Figura 4b; HORN et al., 2014).

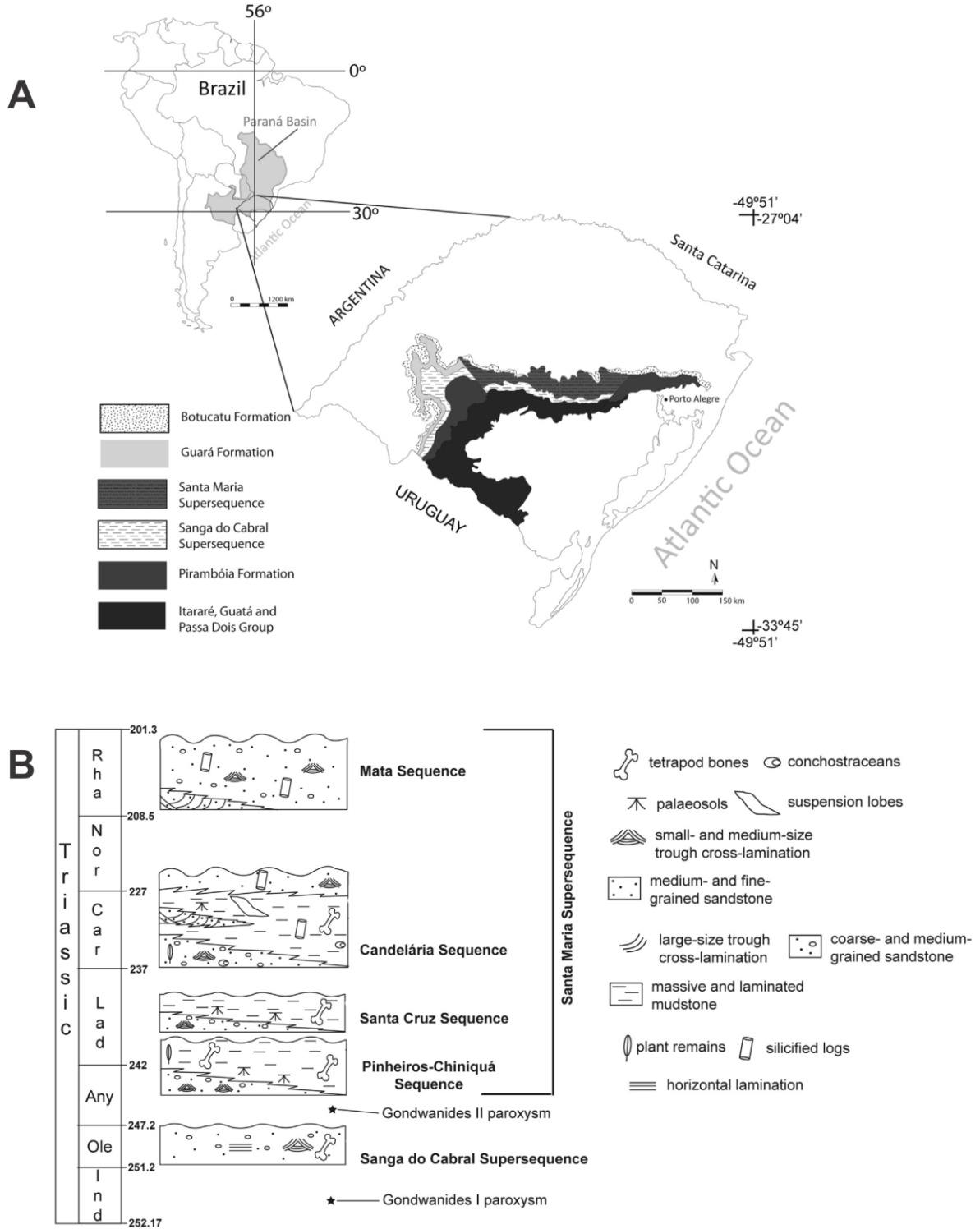
Em 2003, Zerfass e colaboradores propuseram duas sequências deposicionais de segunda ordem para a sucessão continental do Triássico no sul do Brasil, as supersequências Sanga do Cabral (Triássico Inferior) e a Santa Maria (Triássico Médio a Superior). A primeira incluindo depósitos fluviais efêmeros de baixa sinuosidade, desenvolvidos em um ambiente de gradiente baixo, datando do Induano Superior, com base em tetrápodes fósseis, principalmente procolofonóides; a segunda incluindo lagos, deltas e rios de baixa sinuosidade, sendo dividida em três sequências de terceira ordem, as sequências Santa Maria 1 (Ladiniano) e Santa Maria 2 (Carniano a Noriano inicial), com registros de tetrápodes fósseis, e Santa Maria 3 (provavelmente Rético a Jurássico Inferior), sem registros de tetrápodes fósseis (ZERFASS et al., 2003).

Zerfass e colaboradores (2003) também definiram litologicamente as sequências, a sequência SM 1 compreendendo conglomerados clásticos e arenitos em estratificação cruzada depositados sobre lamitos; a sequência SM 2 sendo composta por arenitos médios a finos e lamitos estreitos na base, passando a

lamitos espessos na parte média; e a sequência SM 3 consistindo de arenitos conglomeráticos com abundância de lenhos silicificados (ZERFASS et al., 2003). Adicionalmente, os autores basearam-se na arquitetura estratigráfica da Supersequência Santa Maria para relacioná-la às bacias Ischigualasto e Cuyo, de idades Triássico Médio e Superior, da Argentina.

Em 2014, Horn e colaboradores propuseram a existência de uma nova sequência de terceira ordem na Supersequência Santa Maria, entre as sequências SM I e SM II, baseando-se em dados paleontológicos, estruturais e sedimentológicos. A nova sequência, Sequência Santa Cruz, compreende depósitos aluviais avermelhados, sob- e sobreposta por arenitos e conglomerados (Horn et al. 2014). Para a inclusão da sequência Santa Cruz, os autores renomearam as sequências propostas por Zerfass et al. (2003), modificando SM I para Sequência Pinheiros-Chiniquá, SM II para Sequência Candelária, e SM III para Sequência Mata.

Figura 4 – A - Localização da Supersequência Santa Maria no Estado do Rio Grande do Sul e na Bacia do Paraná. Retirado de Horn et al. (2014); B - Arcabouço bioestratigráfico da Supersequência Santa Maria. Modificado de Horn et al. (2014)





#### 4.1 BIOESTRATIGRAFIA COM BASE EM VERTEBRADOS FÓSSEIS

Barberena, em 1977, propôs a primeira zonação bioestratigráficas para o Triássico do sul do Brasil, sendo elas a Zona de Associação de Rhynchocephalia e a Zona de Associação *Dicroidium*. Essas zonas foram estabelecidas respectivamente para o Membro Alemoa e o Membro Passo das Tropas da Formação Santa Maria.

Posteriormente, Barberena et al. (1985) reconhecem seis faunas locais para o Triássico do sul do Brasil, redefinindo a zonação em ZA *Dinodontosaurus* (Anisiano médio a Ladiniano tardio) e ZA *Scaphonyx* (Carniano a Noriano inicial). Além disso, os autores citam a marcação do início Ischigualastense, no Rio Grande do Sul, pela Zona de Associação *Scaphonyx* na parte superior da Formação Santa Maria. A formação possui, como gêneros comuns à ela, *Aetosauroides* e *Scaphonyx*, sendo que, de todos os “tecodontes”, apenas *Aetosauroides* está presente tanto na Formação Ischigualasto. Trata-se de uma formação com 700 metros de espessura, que compreende uma combinação alterna de arenito fluvial e planícies de inundação, a qual cobre uma camada de argilito rico em restos fósseis, exposta na Bacia Ischigualasto-Villa Unión, Província de San Juan, Argentina (CURRIE et al., 2009; MARTÍNEZ et al., 2013), como na Formação Santa Maria.

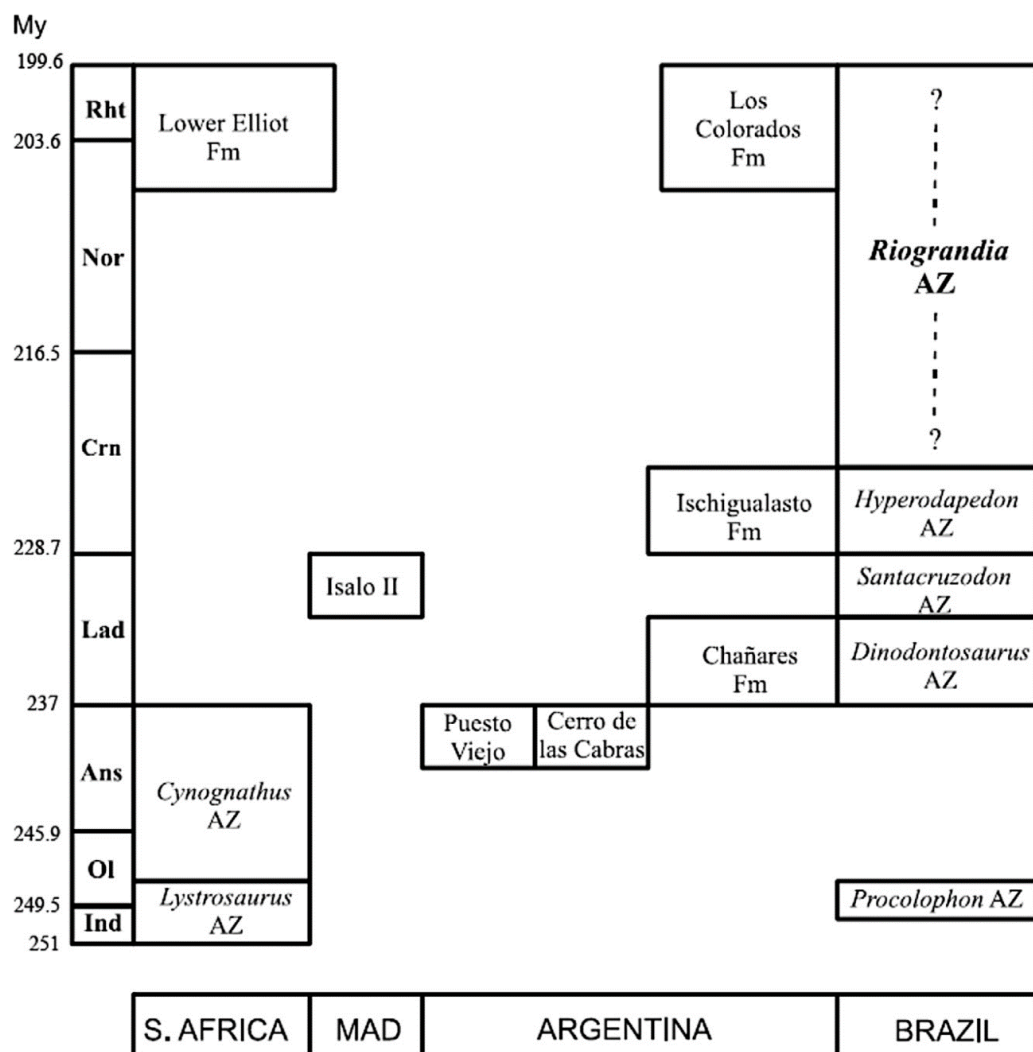
Em 2000, Schultz e colaboradores aperfeiçoam essa divisão, baseando-se na paleoherpetofauna para definir unidades bioestratigráficas: Cenozona Therapsida e Cenozona Rhynchosauria, incluídas no Membro Alemoa da Formação Santa Maria, e Nível *Jachaleria*, incluída na Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS et al., 1980). Além disso, os autores comparam as cenozonas às da Argentina, correlacionando ambas à Cenozona Ischigualasto da Formação Ischigualasto (*sensu* MARTÍNEZ et al., 2013).

Em 2007, Langer e colaboradores formulam uma lista contendo a fauna encontrada nos depósitos triássicos do sul do Brasil. A lista, revisada por Soares et al. (2011), é utilizada como base para o reconhecimento de quatro Zonas de Associação para o Triássico Médio a Superior da Supersequência Santa Maria (Figura 5): (1) ZA *Dinodontosaurus*, Ladiniano inicial, contendo dicinodontes, cinodontes, arcossauros e procolofonídeos; (2) ZA *Santacruzodon*, Ladiniano a Carniano inicial, contendo cinodontes traversodontídeos e arcossauros; (3) ZA *Hyperodapedon*, Carniano, com rincossauros, cinodontes, dinossauros e

arcossauros; e (4) ZA *Riograndia*, Noriano inicial, constituído por cinodontes, procolofonídeos, esfenodontes, dicinodontes, arcossauros e dinossauros.

Soares et al. (2011), além disso, correlaciona a porção basal da sequência SM II (Sequência Candelária *sensu* HORN et al., 2014), que abrange a ZA *Hyperodapedon*, à Formação Ischigualasto (Argentina).

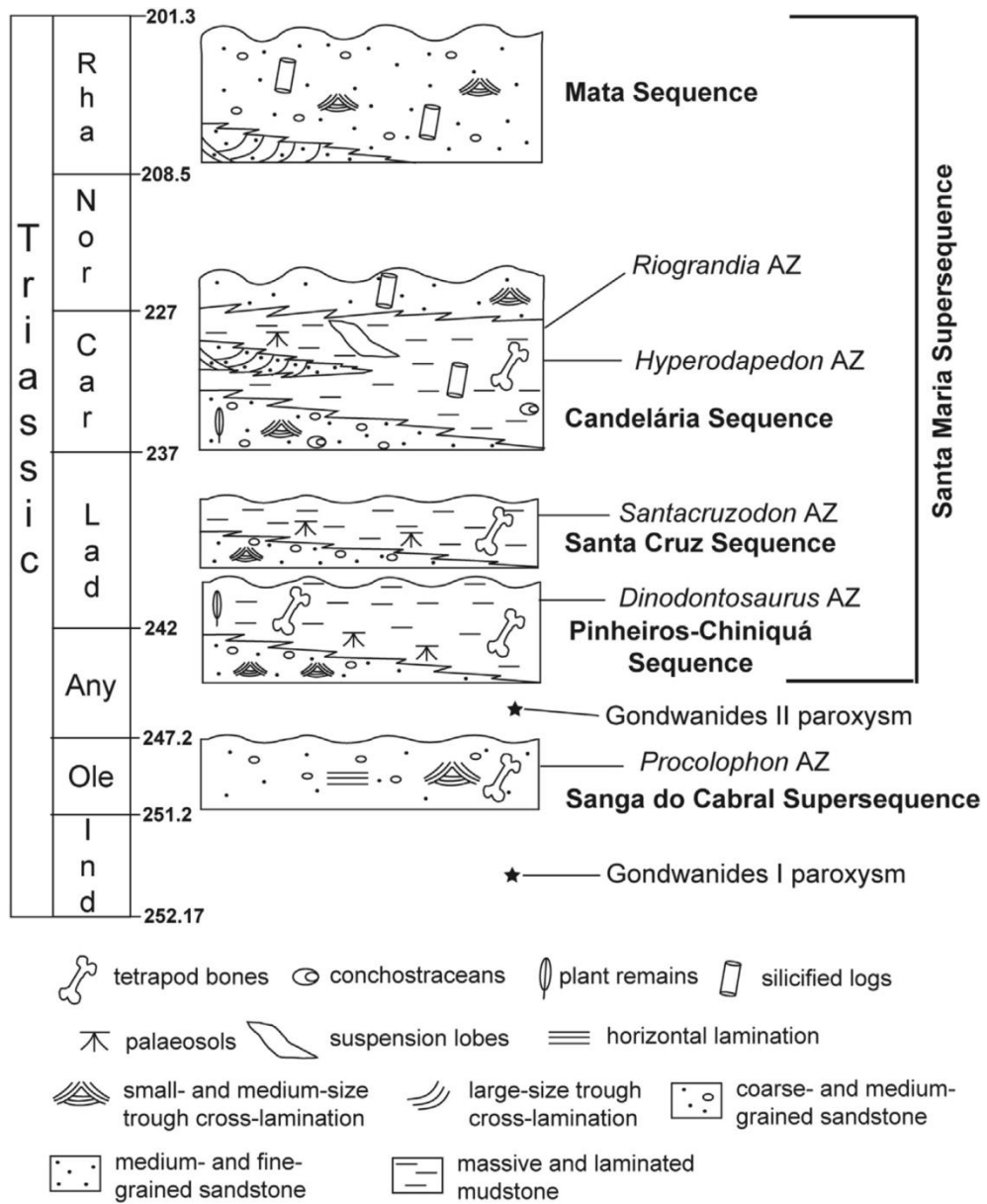
Figura 5 – Quadro da estrutura bioestratigráfica da Supersequência Santa Maria comparado à África do Sul, Madagascar e Argentina. Retirado de Soares et al. (2011)



Mesmo com a alteração de Horn et al. (2014) das sequências propostas por Zerfass et al. (2003) para a inclusão da Sequência Santa Cruz, os nomes das Zonas de Associação foram mantidos pelos autores como propostos por Soares et al. (2011; Figura 6).

Em 2015, Horn e colaboradores identificaram um novo espécime de *Hyperodapedon* perto de Santana da Boa Vista, no Estado do Rio Grande do Sul, o que permitiu a correlação das rochas da região à ZA *Hyperodapedon* e, por consequência, a extensão dos depósitos triássicos da Supersequência Santa Maria ao longo do Escuro Sul-Rio-Grandense no Triássico Superior.

Figura 6 – Cronoestratigrafia das unidades do Triássico do Sul do Brasil com as Biozonas inclusas. Retirado de Horn et al. (2014)



## 5 ESTADO DA ARTE

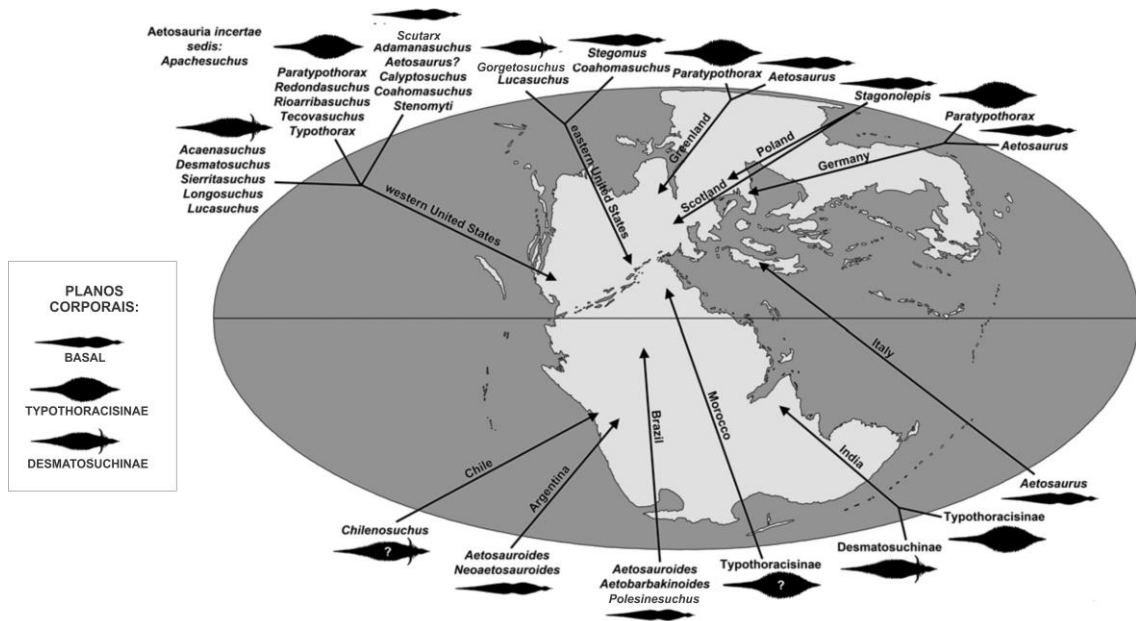
### 5.1 O CLADO AETOSAURIA

Aetosauria (*sensu* PARKER, 2007) é um clado de arcossauros pseudosúquios registrados para o Triássico Superior, desde o Carniano tardio até o Rético (DESOJO et al., 2013). São animais quadrúpedes, apresentando uma armadura dérmica dorsal, ventral e, em alguns taxa, apendicular, a qual é constituída por osteodermas (HECKERT; LUCAS, 2000; DESOJO et al., 2013). A morfologia dos Aetosauria será discutida adiante com mais detalhe.

De acordo com Taborda (2011) e Desojo et al. (2013), os Aetosauria poderiam ser diferenciados em três planos corporais básicos (Figura 7): o (1) basal, sendo um bauplan generalizado, plesiomórfico, como *Aetosaurus ferratus*, *Neoaetosauroides engaeus* e *Stagonolepis robertsoni*; o (2) Typothoracisinae, morfologia corporal geralmente larga, com osteodermas paramedianos amplos e osteodermas da região cervical encurtados, como em *Typothorax coccinarum*; e o (3) Desmatosuchinae, com formato corporal similar aos mais basais, mas com osteodermas laterais espinhosos, especialmente os cervicais, como *Desmatosuchus*, *Longosuchus meadei* e *Sierritasuchus macalpini*.

A história dos Aetosauria, contudo, é conturbada, e inicia no século XIX. Em 1844, Louis J. Agassiz descreve um material escasso, proveniente das camadas superiores do Old Red Sandstone, no Condado Moray, Escócia, como “placas com grandes escamas romboidais”. Como “a cabeça, dentes e nadadeiras” estavam ausentes, o autor analisou o material apenas com base em suas “escamas glenóides” – os osteodermas –, alocando-o no grupo Sarcopterygii, próximo ao gênero Glyptopome, e nomeando-o *Stagonolepis robertsoni*. Esta não foi a única referência errônea a materiais pertencentes a aetossauros.

Figura 7 – Distribuição geográfica global dos taxa de aetossauros no mapa paleogeográfico da Pangéia. Modificado de Desojo et al. (2013)



Alguns materiais, inicialmente, foram descritos como intimamente relacionado aos Phytosauria por possuírem características pós-craniais semelhantes a estes (e.g. CASE, 1920, 1922). Mais tarde, contudo, os materiais foram filogeneticamente realocados a seu devido grupo (WALKER, 1961).

Até esse período, o mais completo material referente a um membro de Aetosauria refere-se ao descrito, em 1877, por Oscar Friedrich von Fraas (e, posteriormente, redescritos por Schoch, 2007, Figura 8). O material é constituído por um conjunto de 24 indivíduos de *Aetosaurus ferratus* (FRAAS, 1877), com esqueletos articulados preservados, coletados na Planície Swabian Keuper, Alemanha, e descritos pelo próprio autor como sendo “a pedra fundamental do grupo Pseudosuchia”.

As relações filogenéticas dos grupos de Aetosauria foram originalmente estudadas por Parrish (1994), Heckert et al. (1996) e Heckert e Lucas (1999). Tanto Harris et al. (2003) como Parker (2007) discutiram as inconsistências desses estudos, sendo do estudo de Parker (2016) a matriz de dados e filogenia mais bem estruturada até o momento. As relações filogenéticas do grupo serão discutidas adiante com mais detalhe.

Figura 8 – Material referente a *Aetosaurus ferratus* descrito por Fraas (1877) e redescrito por Schoch (2007). Retirado de Schoch (2007)

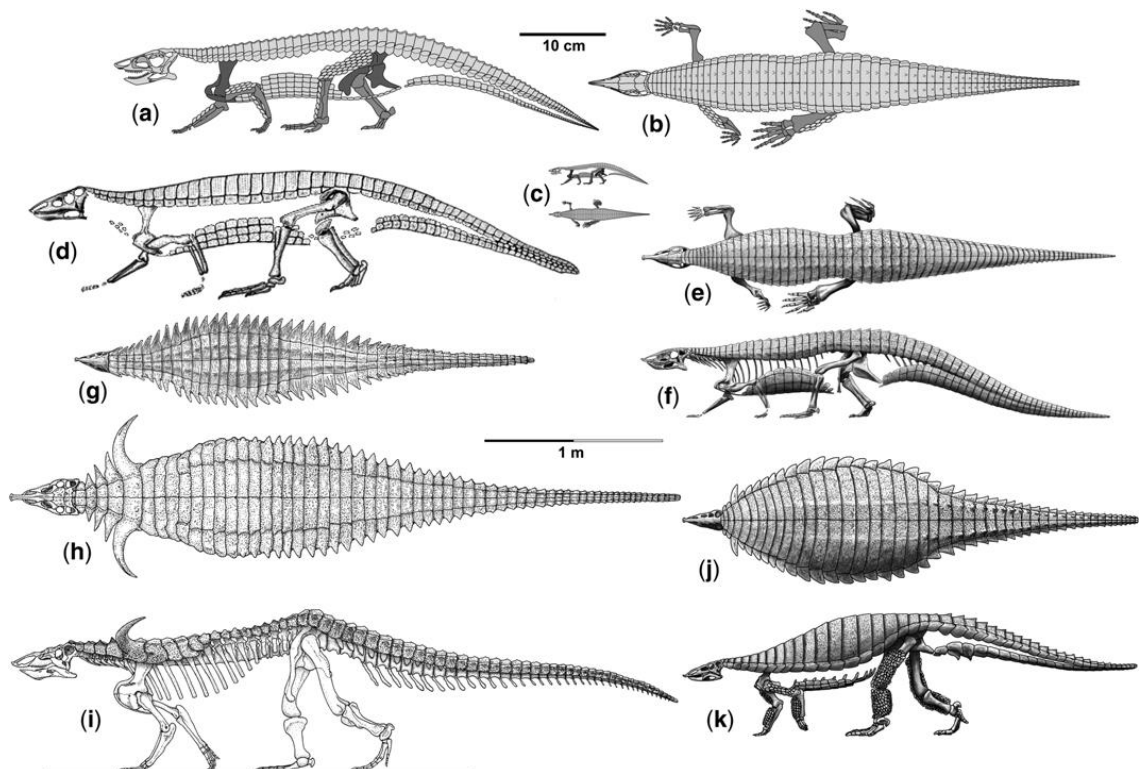


### 5.1.1 Morfologia Geral

Aetossauros são pseudossúquios quadrúpedes, caracterizados por crânios anteroposteriormente curtos com “focinhos” (*snouts*) voltados para cima, e com carapaças e plastrões resistentes (WALKER, 1961; PARRISH, 1994; PARKER, 2007; DESOJO et al., 2013). São conhecidos aetossauros variando de 1 a 6 metros de comprimento, com massa corporal atingindo desde menos de 10 até mais de 500 kg (TABORDA, 2011; DESOJO et al., 2013), e possuindo um modo de locomoção semi-ereto a caminhada alta (*high walk*; PADIAN et al., 2010). A morfologia geral dos aetossauros pode ser observada nas reconstruções da Figura 9.

As características mais específicas do grupo são detalhadas a seguir.

Figura 9 – Reconstrução de esqueletos de aetossauros. *Aetosaurus ferratus* de Schoch (2007) em vistas lateral (a) e dorsal (b); escala: 10 cm. Escala para todos os outros aetossauros: 1 m. *Aetosaurus ferratus* em vistas dorsal e lateral (c); *Neoaetosauroides engaeus* modificado de Desojo e Báez (2005) em vista lateral (d); *Stagonolepis robertsoni* modificado de Walker (1961) em vistas dorsal (e) e lateral (f); *Longosuchus meadei* modificado de Sawin (1947) em vista dorsal (g); *Desmatosuchus spurensis* modificado de Parker (2008) em vistas dorsal (h) e lateral (i); *Typothorax coccinarum* modificado de Heckert et al. (2010) em vistas dorsal (j) e lateral (k). Retirado de Desojo et al. (2013).



#### 5.1.1.1 Crânio

O crânio dos aetossauros e a sua dentição variam de acordo com o táxon, existindo evidências de que ao menos alguns aetossauros alimentavam-se de invertebrados e/ou pequenos vertebrados (SMALL, 2002; DESOJO et al., 2013). No geral, o crânio dos aetossauros é pequeno, sendo a abertura nasal alongada anteroposteriormente, e mais comprida que a fenestra anterorbital (DESOJO et al., 2013). O crânio apresenta formato triangular em vista dorsal, sendo o “focinho” alongado e afinado, com sua extremidade anterior apontando para cima (PARRISH, 1994; DESOJO et al., 2013).

Em alguns taxa, como *Stagonolepis* e *Desmotosuchus*, a pré-maxila é lateralmente expandida, formando uma estrutura conhecida como “*shovel-like*”/“*shovel-shaped*” (PARKER, 2008; DESOJO et al., 2013), uma vez que parece uma pequena pá em vista dorsal. Outros, como *Aetosaurus ferratus* e *Stenomyti hungae*, não possuem essa expansão (SCHOCH, 2007; SMALL; MARTZ, 2013). A presença ou não dessa expansão é desconhecida nos taxa *Aetosauroides scagliai*, *Lucasuchus hunti*, *Calyptosuchus wellsi* e *Tecovasuchus chatterjeei* (DESOJO et al., 2013).

A pré-maxila também forma a parte anterior da margem ventral da abertura nasal, contatando o nasal (DESOJO et al., 2013). Ainda, a pré-maxila pode ser edentada, como em *Desmotosuchus* (SMALL, 2002), possuir três dentes, como em *Stenomyti hungae* (SMALL; MARTZ, 2013), quatro dentes, como em *Paratypothorax andressorum* (SCHOCH; DESOJO, 2016) e *A. ferratus* (SCHOCH, 2007), ou cinco dentes, como em *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961) e *S. olenkae* (SULEJ, 2010).

Em algumas espécies, a pré-maxila apresenta uma protuberância pequena em sua superfície dorsal, na altura da abertura nasal (Figura 10), sendo não tão proeminente em *S. robertsoni* (WALKER, 1961) e *S. olenkae* (SULEJ, 2010), e muito proeminente em *D. smalli* (SMALL, 2002). A pré-maxila sutura com a maxila em sua porção posterior.

A maxila, por sua vez, forma a porção posterior da abertura nasal em todas as espécies de aetossauros com exceção de *Aetosauroides scagliai*, onde a projeção ventral do nasal contata a projeção póstero-dorsal da pré-maxila, excluindo a maxila da abertura nasal (CASAMIQUELA, 1961, 1967; DESOJO; EZCURRA, 2011).

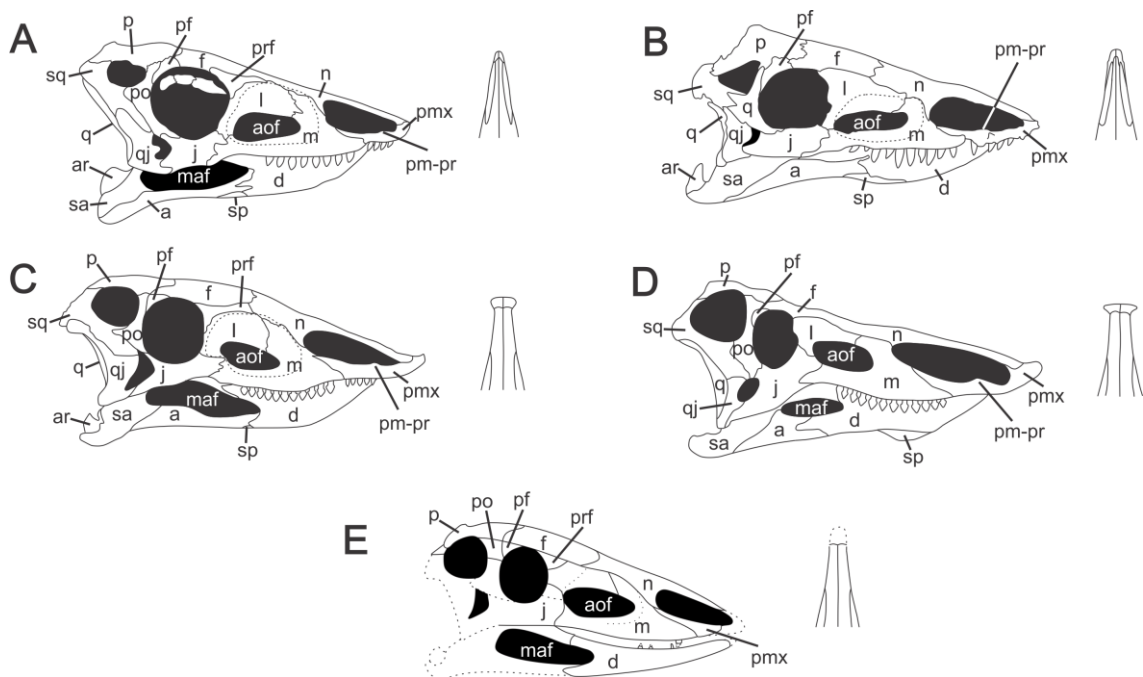
Uma outra característica marcante dos membros de Aetosauria é a localização lateral das órbitas, situadas dorsalmente ao nível da fenestra anterorbital e entre os níveis das fenestras supratemporal e infratemporal, as quais também estão lateralmente situadas; adicionalmente, a fenestra infratemporal é menor que a supratemporal (DESOJO et al., 2013).

Os ossos do teto craniano muitas vezes apresentam ornamentação, como em *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007) e *Paratypothorax andressorum* (SCHOCH; DESOJO, 2016). A caixa craniana, por sua vez, é em geral uma estrutura conservativa entre os aetossauros (DESOJO et al., 2013).



O quadrado é um osso que articula com o esquamosal abaixo da projeção póstero-lateral do esquamosal, em todos os aetossauros (SMALL; MARTZ, 2013). O quadrado possui um forâmen, o qual está localizado na região posterior, próxima à depressão formada pelo quadradojugal e o quadrado em *P. andressorum* (SCHOCH; DESOJO, 2016), *S. hungae* (SMALL; MARTZ, 2013) e *A. ferratus* (SCHOCH, 2007).

Figura 10 – Reconstrução de alguns crânios de aetossauros e, em detalhe, o *snout* referente a espécie. Sem escala. A, *Aetossaurus ferratus* (SCHOCH, 2007); B, *Paratypothorax andressorum* (SCHOCH; DESOJO, 2016); C, *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961); D, *Desmatosuchus smalli* (SMALL, 2002); E, *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), as linhas pontilhadas representam ossos não preservados. Abreviações: a, angular; aof, fenestra anterorbital; ar, articular; d, dentário; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxila; maf, fenestra mandibular; n, nasal; p, parietal; pf, pós-frontal; pmx, pré-maxila; pm-pr, projeção dorsal da pré-maxila; po, pós-orbital; prf, pré-prontal; q, quadrado; qj, quadrado-jugal; sp, esplenial; sq, esquamosal.



### 5.1.1.2 Mandíbula e dentição

A mandíbula dos Aetosauria é longa, delgada e normalmente em “formato de chinelo” (*slipper-shaped*), devido ao ângulo formado pelo dentário em sua porção ventral, sendo *Aetosauroides scagliai* a única espécie que não possui esta inflexão no dentário (DESOJO; EZCURRA, 2011).

O maior elemento que a forma é o dentário, tomando cerca de metade da superfície, e acomodando os dentes inferiores, sendo apenas a ponta anterior edentada (DESOJO et al., 2013). O dentário apresenta um extenso contato com o esplenial lingualmente, e um pequeno forâmen Meckeliano é visto entre eles (DESOJO et al., 2013).

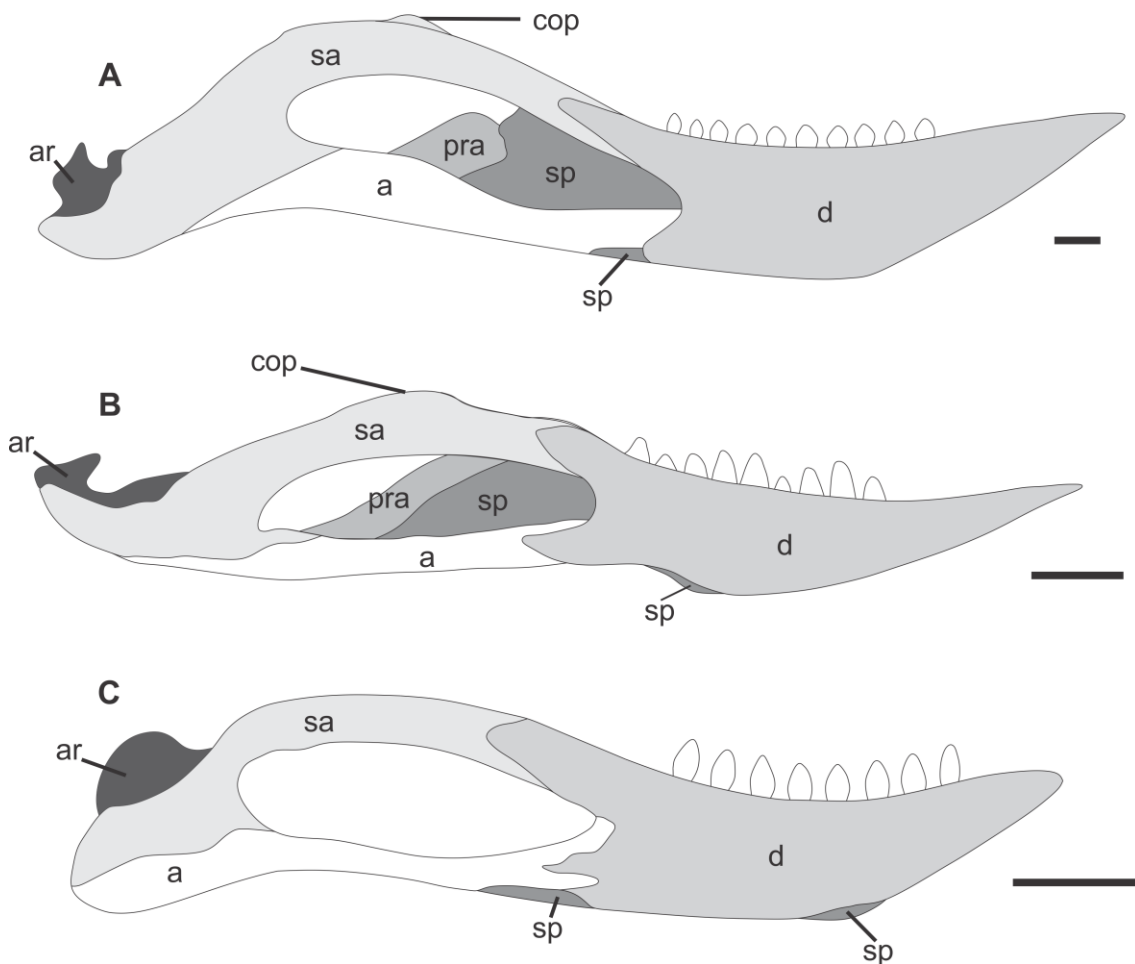
O angular é estreito, formando a porção ventral da fenestra mandibular, e labialmente contatando o surangular, onde lingualmente contata o esplenial anteriormente e o pré-articular dorsalmente; ainda, ele forma a margem dorsal das fenestras externa e interna (SCHOCH, 2007; DESOJO et al., 2013; SCHOCH; DESOJO, 2016).

O surangular forma a margem dorsal e posterior da fenestra mandibular. Em algumas espécies, um processo coronóide está presente na margem dorsal do surangular, como em *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961), *Stagonolepis olenkae* (SULEJ, 2010) e *Stenomyti hungae* (SMALL; MARTZ, 2013), porém encontra-se ausente em *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007).

O articular contribui com a faceta articular para a articulação têmporo-mandibular e o processo retroarticular, o qual mostra proporções diferentes entre os aetossauros, sendo tão alto quanto longo em *Stagonolepis olenkae* ou mais longo que alto em *Desmatosuchus smalli* (DESOJO et al., 2013).

A dentição dos aetossauros é homodonte com implantação tecodonte, e é relativamente reduzida em relação a muitos arcossauros contemporâneos (SMALL, 2002; DESOJO et al., 2013). As coroas dentárias dos aetossauros são cônicas, em formato de folha e delgadas em *Desmatosuchus* (SMALL, 1985, 2002), e *Stagonolepis* (WALKER, 1961), cônicas e levemente recurvadas, sem carinas ou facetas de desgaste em *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), cônicas, levemente bulbosas e recurvadas, sem facetas de uso ou carinas em *Stenomyti hungae* (SCHOCH; DESOJO, 2016), ou cônicas, bulbosas, sem facetas de desgaste ou carinas em *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007).

Figura 11 – Vista lateral da hemimandíbula direita de (A) *Stagonolepis robertsoni* (modificado de WALKER, 1961), (B) *Stenomyti hungae* (modificado de SMALL; MARTZ, 2013) e (C) *Aetosaurus ferratus* (modificado de SCHOCH, 2007). Abreviações anatômicas: a, angular; ar, articular; cop, processo coronóide do surangular; d, dentário; pra, pré-articular; sp, esplenial. Escala: 10 mm.



### 5.1.1.3 Pós-crânio

Uma característica marcante dos aetossauros é a presença de cintura escapular, membros anteriores e membros posteriores robustos (DESOJO et al., 2013).

As vértebras são anficélicas, possuindo o centro vertebral em forma de carretel. Os espinhos neurais são geralmente baixos ao longo da coluna vertebral (WALKER, 1961; DESOJO et al., 2013). Os centros das vértebras cervicais são

anteroposteriormente curtos e possuem uma “quilha” ventral mediana, a qual é variável entre os táxons (LONG; BALEW, 1985; DESOJO et al., 2013).

Em *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961) e *Aetobarbakinoides brasiliensis* (DESOJO et al., 2012), a porção distal dos espinhos neurais das vértebras dorsais é levemente expandidos em *spinetables* (Figura 12), assim chamadas essas expansões, enquanto que em *Typhothorax coccinarum* (LONG; MURRY, 1995) as *spinetables* são bem expandidas (DESOJO et al., 2013). Em *Aetosauroides scagliai*, fossas laterais bem definidas estão presentes em todos os centros das vértebras da região pré-sacral (DESOJO; EZCURRA, 2011). Nesta espécie, juntamente a *Stagonolepis robertsoni*, *Desmatosuchus spurensis* e *Typhothorax coccinarum*, lâminas infradiapofiseais estão presentes nas vértebras dorsais (DESOJO et al., 2013; PARKER, 2016).

O sacro compreende duas vértebras, as quais são fusionadas em *Desmatosuchus* (DESOJO et al., 2013). Também nesse táxon, a última vértebra dorsal é incorporada (PARKER, 2008). As vértebras caudais posteriores tendem a ser mais alongadas em relação às dorsais e as caudais anteriores, resultando em osteodermas mais longos que largos nessa região (DESOJO et al., 2013).

As costelas pré-sacrais e as primeiras sacrais são dicocéfalas, enquanto que a segunda sacral e caudal são holocéfalas (DESOJO et al., 2013). A gastralia é conhecida para alguns aetossauros, dentre eles *Stenomyti hungae* (SMALL; MARTZ, 2013; DESOJO et al., 2013).

Quanto aos membros anteriores, o rádio e a ulna são de tamanho correspondente, sendo que o último possui um marcado processo ulnar (DESOJO et al., 2013). A *manus* é pouco conhecida para os Aetosauria, sendo apenas proposta uma fórmula falangeal estimada para *Stagonolepis* e para *Longosuchus meadei* (DESOJO et al., 2013).

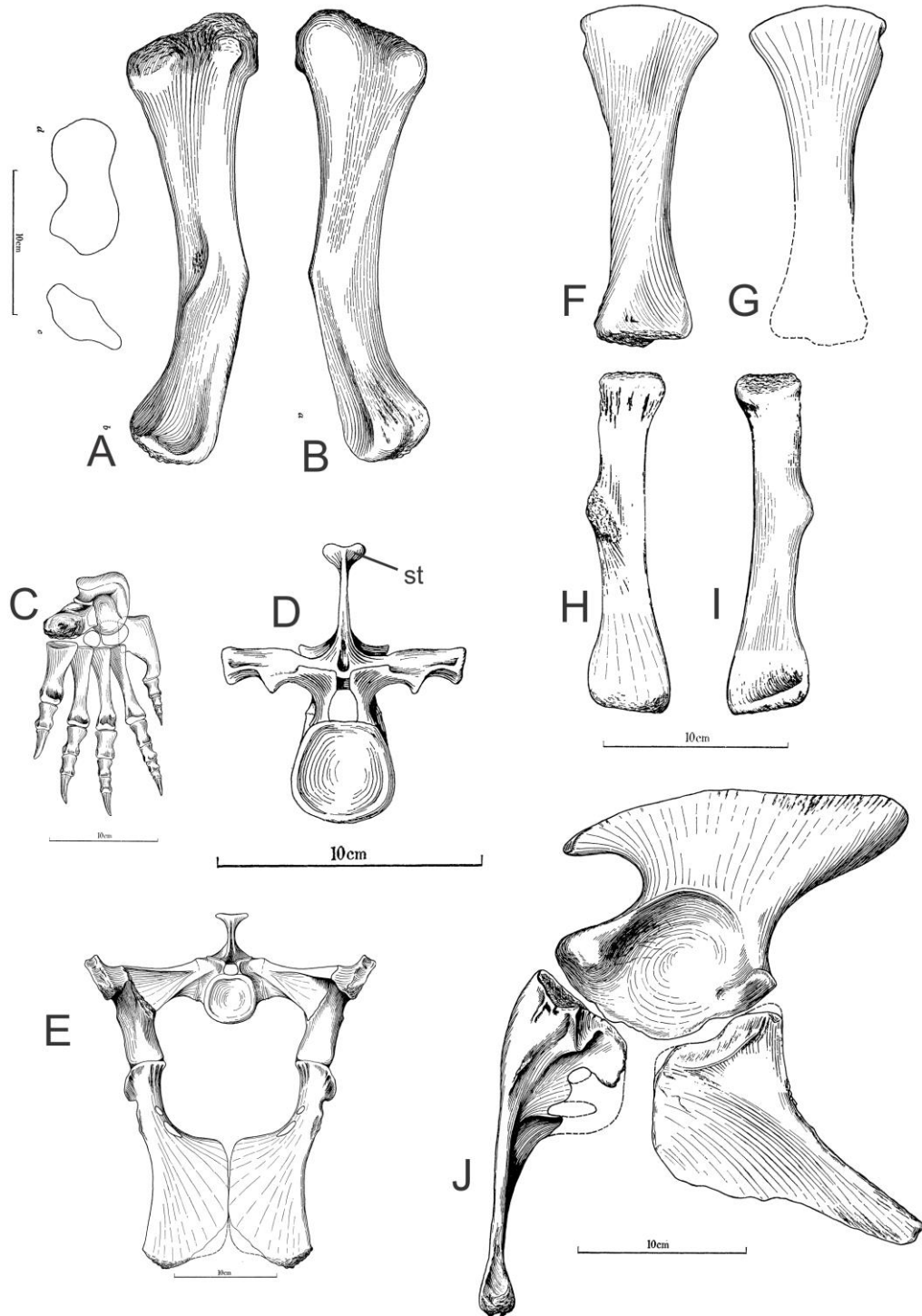
Na cintura pélvica, a lâmina ilíaca é anteroposteriormente longa, tendo um processo pré-acetabular curto e um processo posterior muito mais largo e longo (DESOJO et al., 2013). A orientação acetabular do íleo é variada, sendo vertical em *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007), oblíqua em *Neoaetosauroides engaeus* (DESOJO; BÁEZ, 2005) e horizontal em *Aetosauroides scagliai* (CASAMIQUELA, 1960). O ísquio e o púbis são curtos, sendo que o último é largo transversalmente, formando um “véu” púbico (DESOJO et al., 2013). Parker (2008) descreve, em

*Desmotosuchus spurensis*, um púbis mais alongado em relação ao ísquio e, ainda, a lâmina púbica ampla e profunda, “típica de aetossauros”.

O fêmur possui formato sigmoidal, e tem uma cabeça proximal e um quarto trocânter bem definidos. Ainda, este é significativamente mais longo que a tíbia e a fíbula na maior parte dos aetossauros. A tíbia é mais robusta que a fíbula, sendo que esta possui um trocânter íleofibular robusto (DESOJO et al., 2013). Adicionalmente, o tarso possui quatro elementos: o astrágalo, o calcâneo, e dois tarsais distais (III e IV) de diferentes tamanhos (DESOJO et al., 2013).

O *pes* possui cinco dígitos, sendo o dígito III o mais longo, e o dígito V apresentando a característica forma de gancho dos arcosauriformes não-dinossauromorfos (DESOJO et al., 2013). O arranjo das falanges é descrito pela fórmula  $2 + 3 + 4 + 5 + 3?$  (WALKER, 1961; HECKERT et al., 2010; LUCAS; HECKERT, 2011; DESOJO et al., 2012; DESOJO et al., 2013).

Figura 12 – Alguns elementos pós-cranianos de *Stagonolepis robertsoni*. A, vista ventral e B, vista dorsal do fêmur esquerdo; C, pes esquerdo; D, vista anterior de vértebra dorsal; E, cintura pélvica e sacro em vista anterior; F, vista anterior e G, vista posterior da tíbia esquerda; H, vista lateral e I, vista medial da fíbula esquerda; J, cintura pélvica em vista medial. Escala na figura. Modificado de Walker (1961)



#### 5.1.1.4 Osteodermas

Aetossauros são cobertos dorsalmente por uma extensa armadura dermal. Em alguns taxa, como *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), *Stagonolepis robertsoni* (WALKER, 1961) e *Aetosaurus ferratus* (SCHOCH, 2007), essa armadura também cobre os aetossauros ventralmente e ao longo dos apêndices (DESOJO et al., 2013). Em geral, a armadura dorsal é composta por quatro colunas dorsais de osteodermas quadrangulares, paralelos à coluna vertebral, que começam logo após o crânio e estendem-se até a ponta da cauda (DESOJO et al., 2013). Os osteodermas das duas colunas do meio são chamados de osteodermas paramedianos, os quais são bordados lateralmente pelas colunas esquerda e direita de osteodermas laterais. Tanto os paramedianos como os laterais são divididos em várias regiões, de acordo com a região da coluna vertebral a qual cobrem (DESOJO et al., 2013). Por exemplo, os osteodermas paramedianos cervicais cobrem as vértebras cervicais.

A morfologia dos osteodermas varia de acordo com a região no qual são encontrados. Osteodermas paramedianos, por exemplo, possuem uma eminência dorsal (Figura 13), uma “crista” situada na superfície dorsal do osteoderma, a qual varia também de acordo com o táxon e, na região posterior, estes osteodermas ao longo da série caudal tornam-se mais longos que largos, acompanhando o tamanho das vértebras (DESOJO et al., 2013). Osteodermas laterais também possuem eminências. Contudo, em taxa basais, estes tendem a ser placas quadrangulares, relativamente achatadas e pouco diferenciadas (DESOJO et al., 2013). Já em alguns taxa, como *Desmatosuchus*, os osteodermas laterais podem possuir “espinhos” ou “chifres” (PARKER, 2005).

Os osteodermas possuem ornamentação na superfície dorsal, as quais, como anteriormente citado, foram utilizadas por alguns autores para a identificação taxonômica (e.g. LUCAS et al., 1995; HECKERT et al, 1996; HECKERT; LUCAS, 1998). Essas ornamentações podem ser formadas por fossas, e/ou cristas e sulcos. As fossas são geralmente arredondadas em alguns táxons, porém podem ser irregulares, como em *Desmatosuchus* (PARKER, 2005), e podem irradiar a partir da eminência dorsal, como em *Calyptosuchus wellsi* (SULEJ, 2010), ou ser arranjadas aleatoriamente, como em *Typhothorax* (COPE, 1875; DESOJO et al., 2013). A superfície ventral, contudo, é suave, apresentando apenas estriações transversais e

um ou mais forâmens na margem posterior de osteodermas paramedianos (DESOJO et al., 2013).

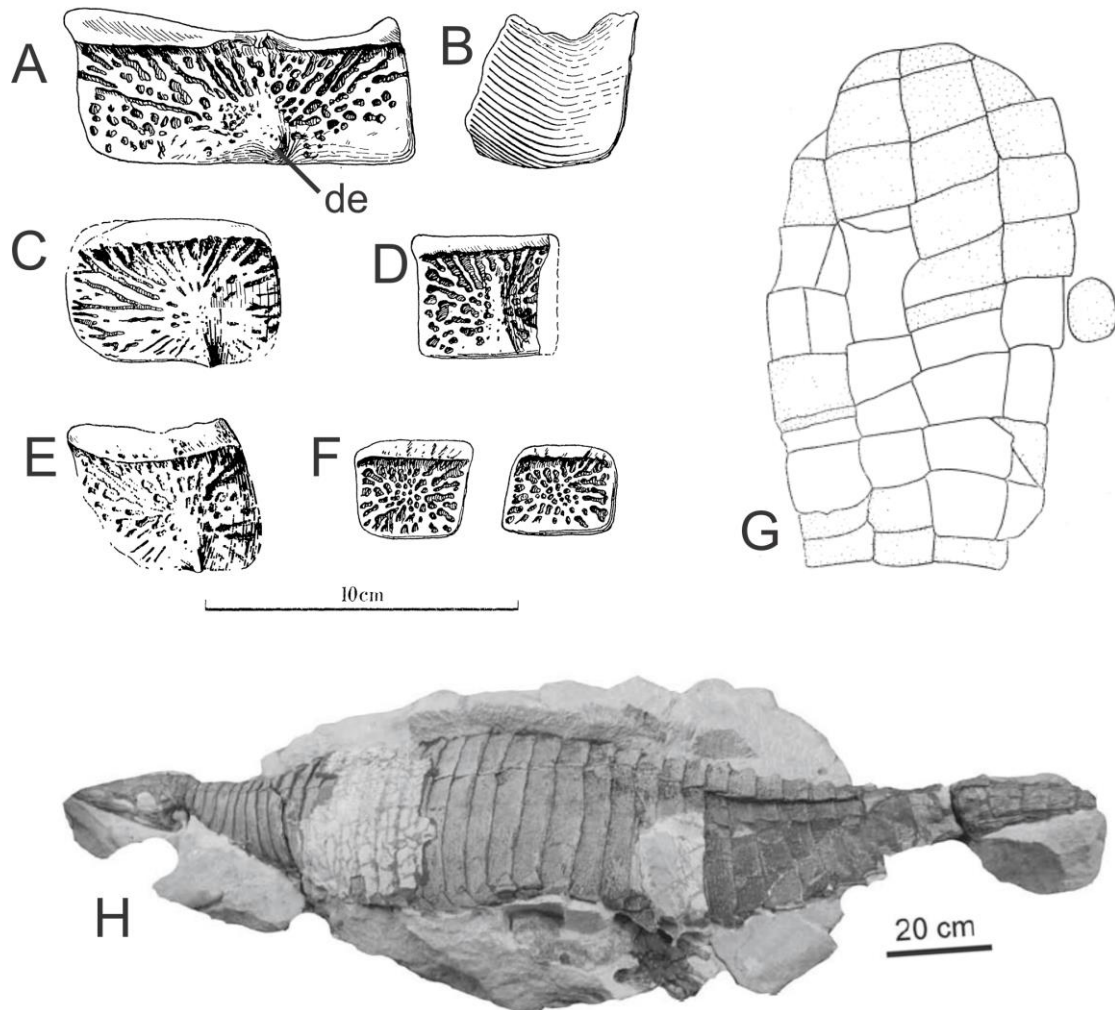
Osteodermas ventrais são registrados para muitos taxa, como *Neoaetosauroides engaeus*, *Aetosaurus ferratus*, *Stagonolepis robertsoni*, *Aetosauroides scagliai*, *Chilenosuchus forttae*, *Coahomasuchus kahleorum* e *Typothorax coccinarum* (DESOJO et al., 2013), estando ausentes em outros, como *Desmatosuchus spurensis* (PARKER, 2008). A armadura ventral também pode variar no número de suas colunas, sendo dez para *Typothorax* (HECKERT et al., 2010), doze em *Stagonolepis* (WALKER, 1961), catorze em *Aetosaurus* (SCHOCH, 2007), e cerca de cinco a seis colunas em *Aetosauroides scagliai* (CASAMIQUELA, 1967, DESOJO; EZCURRA, 2011).

Além disso, é descrito por alguns autores uma modificação nas colunas de osteodermas na região caudal, tipicamente restrita de duas a quatro colunas para acomodar a abertura cloacal (WALKER, 1961; CASAMIQUELA, 1967).

Os osteodermas apendiculares, por sua vez, possuem forma romboidal, não sendo articulados e encontrados nos membros anteriores e posteriores, estando apenas preservados em alguns taxa, como *Aetosauroides scagliai* e *Aetosaurus ferratus* (DESOJO et al., 2013).



Figura 13 – Escudo dérmico e osteodermas de aetossauros. A-F, *Stagonolepis robertsoni* (modificado de Walker, 1961); G, *Aetosauroides scagliai*, sem escala (modificado de CASAMIQUELA, 1967); H, *Paratypothorax andressorum* (modificado de SCHOCH; DESOJO, 2016). A, osteoderma paramediano dorsal esquerdo; B, vista ventral de osteoderma pré-pélvico; C, osteoderma lateral dorsal esquerdo; D, osteoderma paramediano caudal esquerdo; E, vista dorsal de osteoderma pré-pélvico; F, osteodermas ventrais; G, escudo dérmico ventral. Abreviação: de, eminência dorsal.



### 5.1.2 Relações filogenéticas dos Aetosauria

Em 1884, Marsh cunha a ordem Aetosauria, incluindo *Aetosaurus ferratus* (FRAAS, 1877), e o define como um grupo estreitamente relacionado com Dinosauria, citando caracteres como (1) o calcâneo muito projetado posteriormente, assim como todos os membros, são similares aos dos crocodilianos; (2) presença de armadura dérmica crocodiliana; e (3) presença de apenas duas vértebras sacrais.

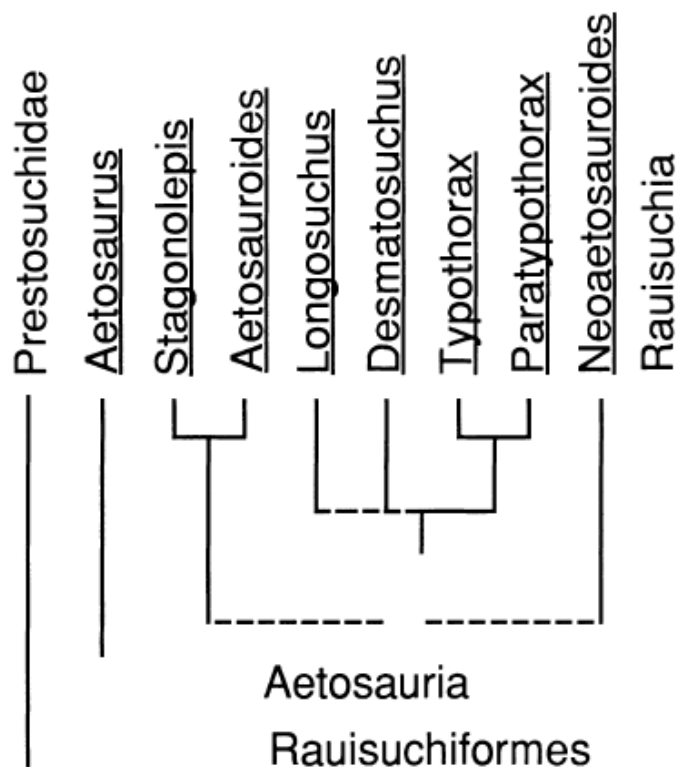
Cinco anos mais tarde, Nicholson e Lidekker (1889) redefinem Aetosauria a uma subordem provisória, a qual inclui uma única família, Aetosauridae, para acomodar os gêneros *Aetosaurus* (FRAAS, 1877) e *Typothorax* (COPE, 1875), e inserem-na na Ordem Crocodilia, Classe Reptilia. Os autores, ainda, comentam que E. D. Cope considera que Aetosauria seria mais relacionada a Rynchocephalia que a Crocodilia.

Nas décadas seguintes, mais espécimes que hoje estão dentre os membros do grupo Aetosauria foram descritos, porém alocados em grupos diferentes pelos autores, dentre eles *Desmotosuchus spurensis* (CASE, 1922), o qual foi definido pelo autor como “uma distinta ordem ou subordem de répteis fitossauróides”, com relação próxima aos Parasuchia (HUXLEY, 1875), sinônimo júnior de Phytosauria (JAEGER, 1828; SERENO, 2005); e *Typothotax meadei* (SAWIN, 1947), considerado pelo autor um Pseudosuchia mais especializado que *Aetosaurus*.

Na década de 1960, duas novas espécies foram descritas: *Aetosauroides scagliai* (CASAMIQUELA, 1960) e *Argentinosuchus bonapartei* (CASAMIQUELA, 1960). Outra, *Stagonolepis robertsoni* (AGASSIZ 1844), foi redescrita por Walker (1961). *A. scagliai*, proveniente dos depósitos da Formação Ischigualasto, Argentina, foi relacionado proxivamente a formas da família Aetosauridae (NICHOLSON; LYDEKKER, 1889) por Casamiquela. *S. robertsoni*, proveniente da região de Elgin, Escócia, foi considerado por Walker (1961) também como um pseudossúquio intimamente relacionado a *Aetosaurus* (Aetosauridae). Walker (1961), adicionalmente, descreve novamente *Typothorax* (COPE, 1875) e *Desmotosuchus* (CASE, 1922), redefinindo a família Aetosauridae e acomodando nela os gêneros acima mencionados *Aetosaurus*, *Stagonolepis*, *Typothorax* e *Desmotosuchus*. Além disso, o autor considera que, quando arranjados nesta ordem, estes quatro gêneros “formam uma série mostrando um aparente aumento de especialização” e cita, dentre as especializações, “o aumento no comprimento do focinho”.

Durante as décadas seguintes, mais espécies foram descritas. Porém, a primeira análise filogenética para os Aetosauria foi realizada apenas em 1994. Parrish (1994), em sua redescrição de *Longosuchus meadei* (HUNT; LUCAS, 1990), realizou a análise filogenética baseando-se em quinze caracteres cranianos e pós-cranianos, sendo que nenhum foi considerado autapomórfico. As espécies inseridas na análise foram *Aetosaurus*, *Stagonolepis*, *Desmatosuchus*, *Aetosauroides*, *Longosuchus*, *Typothorax* e *Neoaetosauroides*, sendo Prestosuchidae e Rausuchia usados como grupos externos. Embora o cladograma não apresente todas as linhas no artigo original, o autor descreve que Aetosauria é um clado monofilético dentre os Suchia, que Aetosauria e Rausuchia compartilham duas sinapomorfias, e que *Aetosaurus* é recuperado como táxon irmão de todos os outros Aetosauria (Figura 14). Adicionalmente, *Aetosauroides* é recuperado como grupo-irmão de *Stagonolepis*.

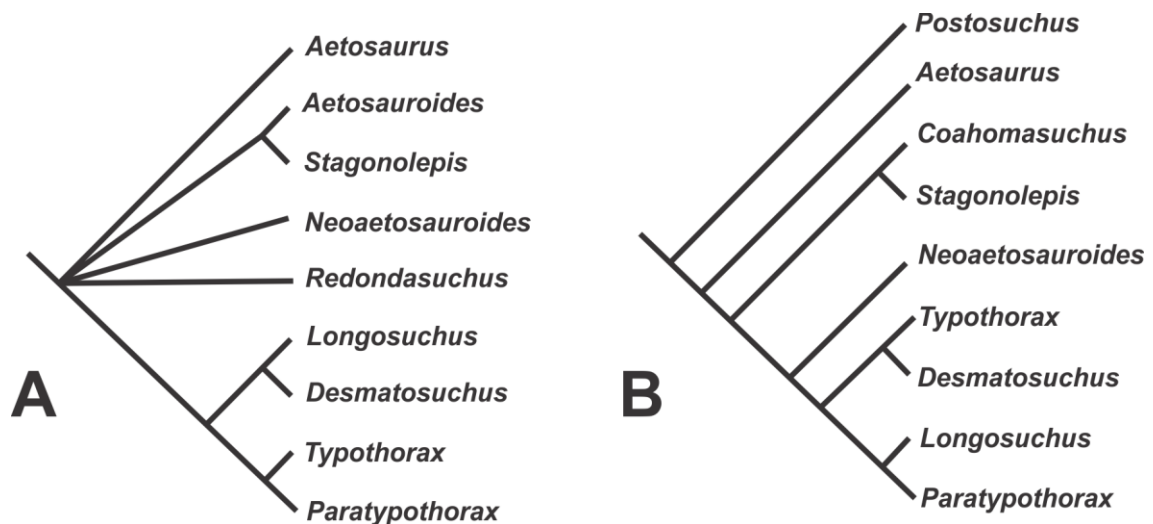
Figura 14 – Cladograma mostrando a primeira hipótese filogenética dos Aetosauria. Retirado de Parrish, 1994



Em 1996, Heckert e colaboradores utilizam a matriz de dados de Parrish (1994), adicionando novas características baseadas na morfologia de osteodermas, totalizando assim 22 caracteres. A análise resulta em *Redondasuchus* como um

táxon mais derivado que *Aetosauroides* + *Stagonolepis* e *Neoaetosauroides* (Figura 15a). Três anos depois, Heckert e Lucas (1999) refazem a matriz de dados ao descreverem *Coahomasuchus kahleorum*, baseando-se nas matrizes anteriores (PARRISH, 1994; HECKERT et al., 1996), o que resulta em uma matriz com 60 caracteres. A análise filogenética resultante recupera *Coahomasuchus* como um táxon “autapomórfico e relativamente primitivo” (Figura 15b; HECKERT; LUCAS, 1999), indicando que o táxon demonstra a presença de formas “primitivas” de aetossauros no início do Carniano tardio.

Figura 15 – A - Árvore consenso estrito derivada das cinco árvores mais parcimoniosas, modificada de Heckert et al. (1996); B - Árvore mais parcimoniosa, modificada de Heckert e Lucas (1999)



Estes estudos, juntamente com Harris et al. (2003), focavam em uma matriz de dados ancorada em variações de caracteres de osteodermas. Sobre isto, Harris et al. (2003) preferiram utilizar uma visão mais composta desses caracteres, ao invés da visão redutiva adotada por Heckert e Lucas (1999), porque ambas visões produziam caracteres com a mesma significância filogenética (no sentido de suportar as mesmas relações), contudo, diferentes visões atribuiriam diferentes pesos a essa variação.

Por outro lado, estudos posteriores (MARTZ, 2002; PARKER, 2003; DESOJO, 2005, DESOJO; BÁEZ, 2005; PARKER, 2005) focaram mais na anatomia

esqueletal dos aetossauros, o que, de acordo com Desojo e Báez (2007), promoveria uma fonte mais confiável para futuras análises.

Em 2007, Parker recupera dados morfológicos de várias espécies, incluindo algumas recentemente descritas, gerando uma matriz de dados com 18 taxa e 37 caracteres cranianos e pós-cranianos. Contudo, o autor comenta que o trabalho deve ser considerado ainda “um trabalho em progresso”, visto que a falta de espécimes impede a obtenção de uma matriz com dados mais completos.

É importante ressaltar que, para esta análise, Parker (2007) considera como válidas as espécies *Acaenasuchus*, *Aetosauroides* e *Lucasuchus* (contra HECKERT; LUCAS 1999, 2000, 2002). O resultado da análise filogenética pode ser observado na Figura 16, a qual recupera *Aetosaurus* não mais como o mais basal dos aetossauros, sendo sim mais próximo a *Stagonolepis*. O autor, ainda, caracteriza os Aetosauria como um grupo unidos por várias sinapomorfias, incluindo (1) naris externo mais alongado que a fenestra antorbital; (2) fenestras supratemporais lateralmente expostas; (3) jugal "voltado para baixo"; (4) porção anterior do dentário edentada; e (5) mandíbula "em forma de chinelo" (*slipper-shaped*).

A partir do ano de 2010, além da revisão taxonômica de *Aetosauroides scagliai* (DESOJO; EZCURRA, 2011), a qual provia evidências da validade da espécie (contra HECKERT; LUCAS, 2002), foram publicadas descrições de duas novas espécies de aetossauros encontradas no Brasil, *Aetobarbakinoides brasiliensis* (DESOJO et al., 2012) e *Polesinesuchus aurelioi* (ROBERTO-DA-SILVA et al., 2014).

Desojo et al. (2012) utilizaram-se da matriz de dados de Parker (2008), que por sua vez havia adicionado o táxon *Sierritasuchus macalpini* Parker, 2008 à matriz de dados de Parker (2007), para realizar a análise filogenética. Os autores adicionaram a nova espécie, *A. brasiliensis*, à matriz, totalizando 20 taxa e 37 caracteres. Na análise de Desojo et al. (2012), *Aetosauroides* foi recuperado como o mais basal dos Aetosauria, e *Aetobarbakinoides* foi recuperado como um táxon irmão de um clado monofilético composto por Desmotosuchinae e Typothoracisinae (Figura 17).

Figura 16 – A, Árvore consenso estrito das 10 árvores mais parcimoniosas, retirado de Parker (2007)

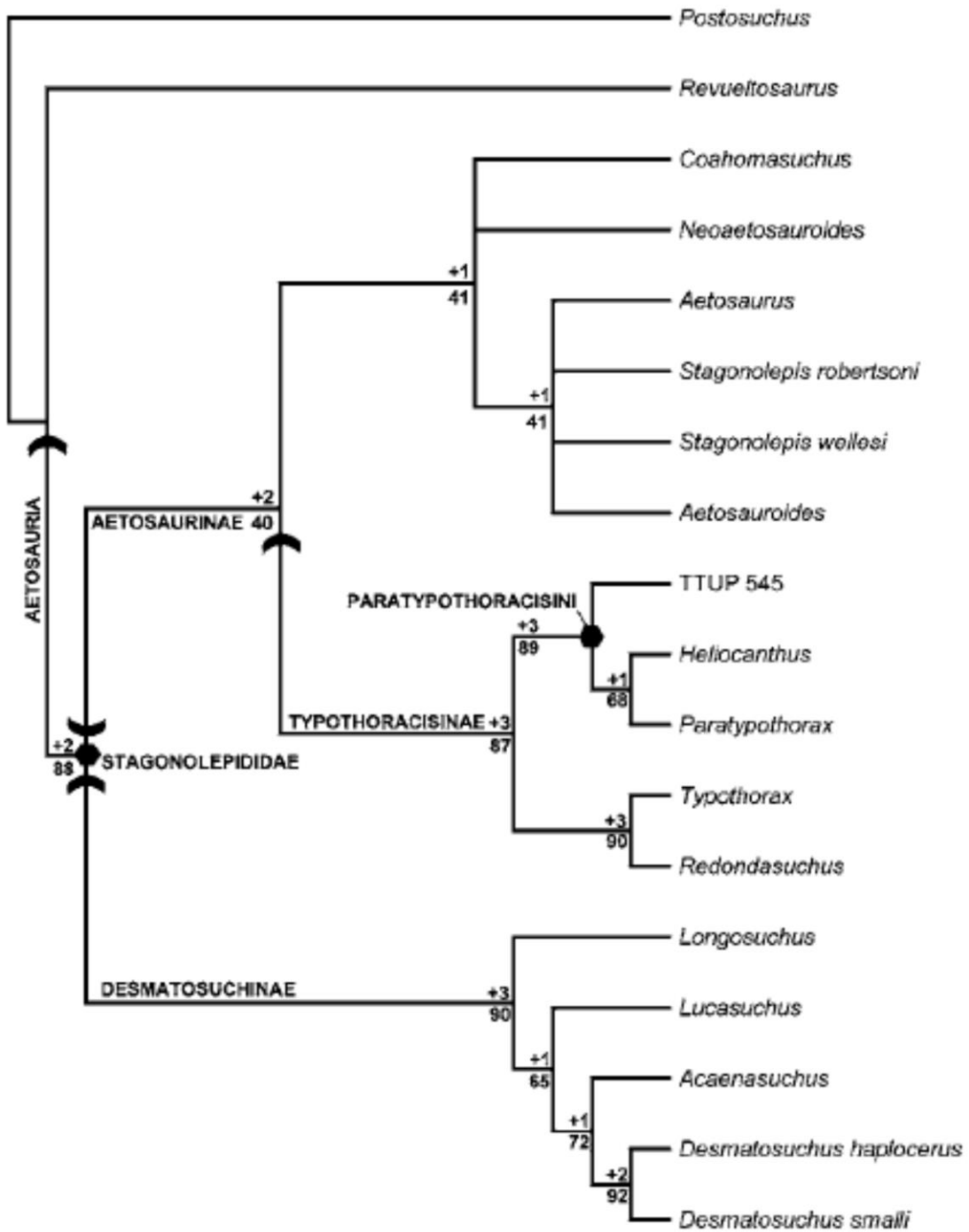
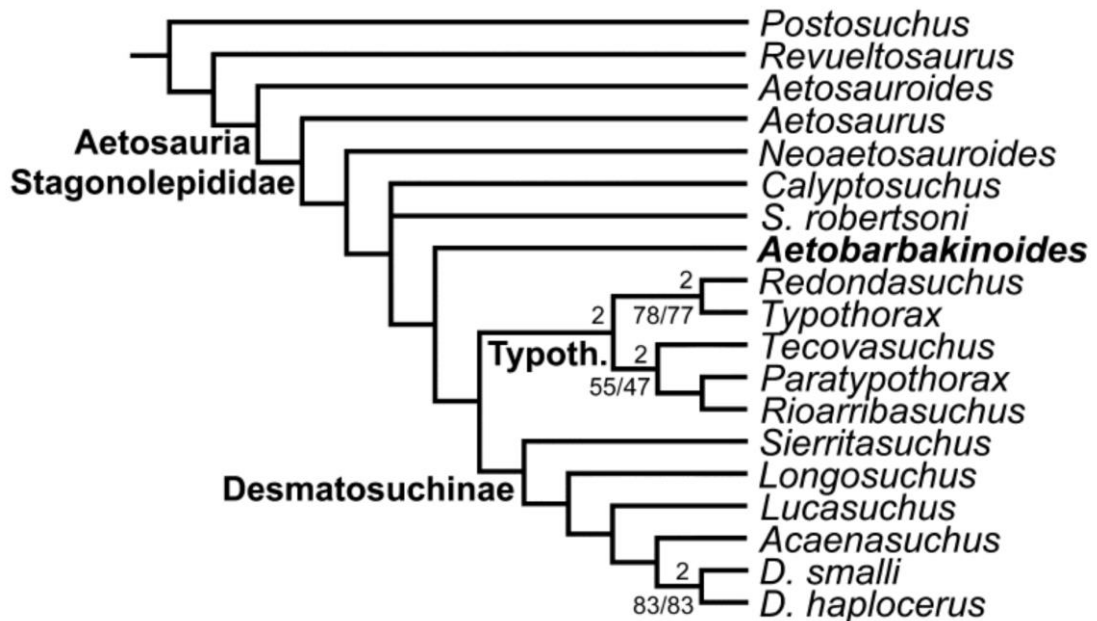


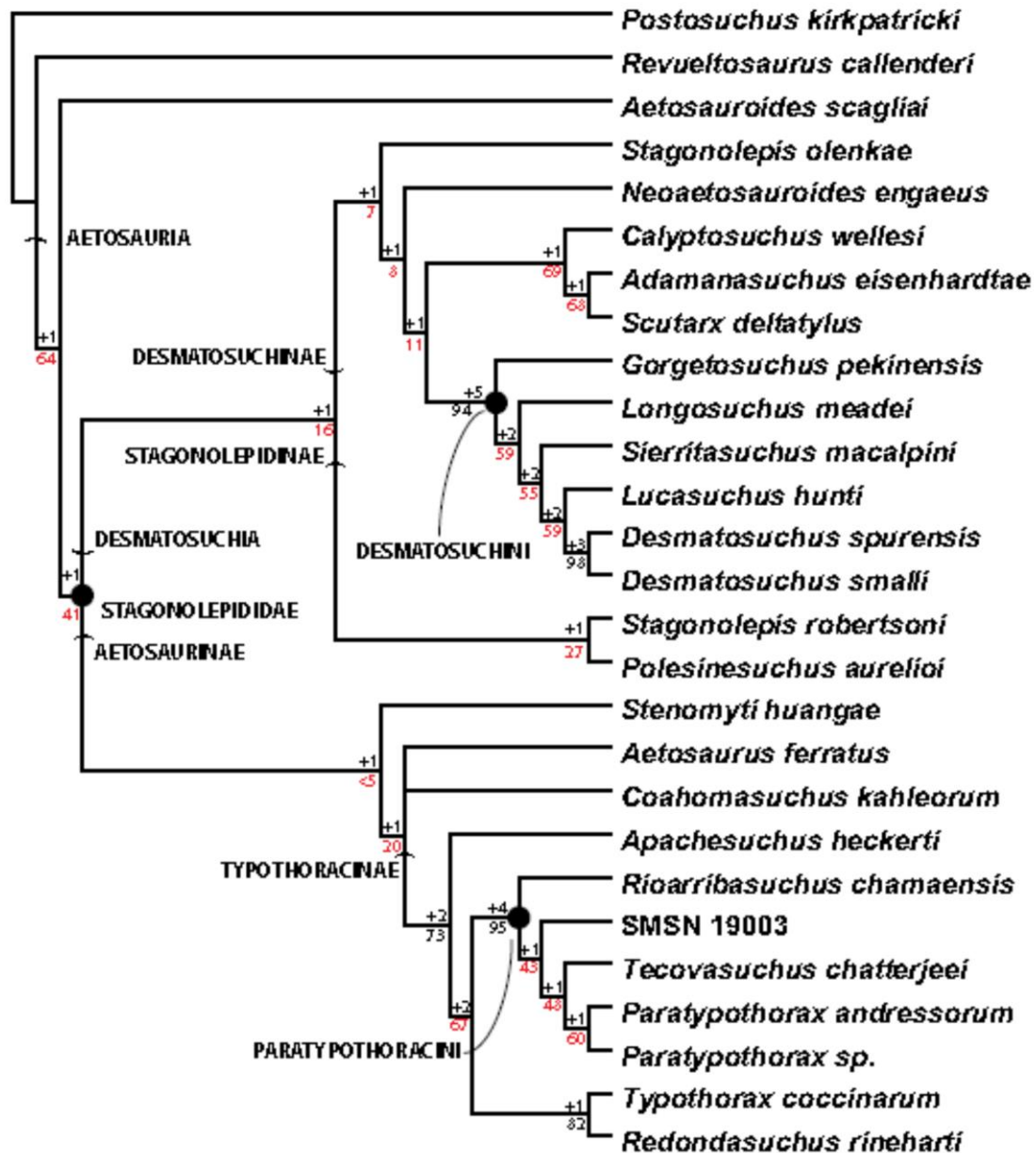
Figura 17 – Árvore consenso estrito após a retirada *a posteriori* de *Coahomasuchus kahleorum*. Abreviação: Typoth., Typothoracisinae. Retirado de Desojo et al. (2012)



Em 2016, Parker revisa toda a filogenia de Aetosauria, refazendo a matriz de dados, que contém 28 taxa terminais e 83 caracteres, sendo destes 35 caracteres cranianos e 48 caracteres pós-cranianos. Esta matriz de dados, até então, é a mais recente e a que possui menos incongruências.

A análise de Parker (2016) recuperou novamente *Aetosauroides* como um aetossauro não-stagonolepidídeo, e o mais basal dos Aetosauria. Ainda, o autor define Stagonolepididae compreendendo dois clados maiores, os Desmatosuchia e os Aetosaurinae. Desmatosuchia compreende os Desmatosuchinae (este, Desmatosuchini e não-desmatosuchini) e os Stagonolepidinae. Aetosaurinae compreende os não-Typothoracisinae e os Typothoracisinae (e este, os não-Paratypothoracisini e os Paratypothoracisini). A Figura 18 mostra o resultado desta análise.

Figura 18 – Árvore consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas, retirado de Parker (2016)



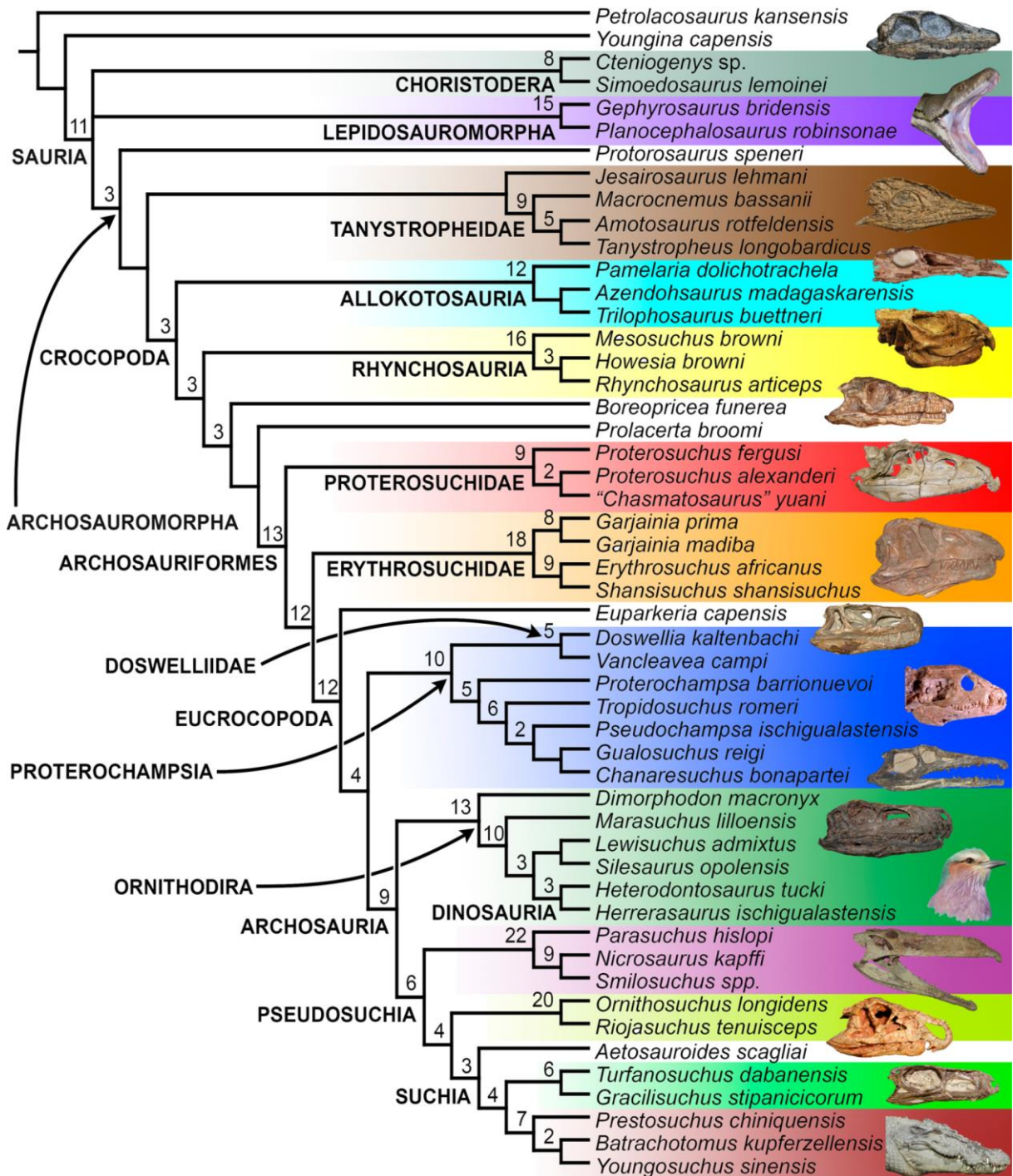
Ainda, o espécime SMSN 19003, indicado na Figura 18 como um Paratypothoracini, foi descrito por Schoch e Desojo (2016) e referido à espécie *Paratypothorax andressorum* em análise filogenética. Os autores basearam-se na matriz de dados de Roberto-da-Silva et al. (2014), os quais, por sua vez, haviam baseado-se na matriz de dados descrita por Desojo et al. (2012).

Sobre a relação dos Aetosauria com outros Archosauria, a análise mais recente é referente ao trabalho de Ezcurra (2016). O autor recupera *Aetosauroides*



*scagliai* como o membro mais basal dos Suchia, o último clado inclusivo contendo *Aetosaurus ferratus* (FRAAS, 1877) e *Rauisuchus tiradentes* (HUENE, 1942), *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1942), *Crocodylus niloticus* (LAURENTI, 1768). A árvore filogenética pode ser vista na Figura 19.

Figura 19 – Árvore filogenética com suporte de Bremer recuperada após retirada, a posteriori, de taxa terminais com alta taxa de falta de dados. Retirado de Ezcurra (2016)



### 5.1.3 Histórico de *Aetosauroides scagliai* (CASAMIQUELA, 1960)

*Aetosauroides scagliai* foi primeiramente descrito por Casamiquela (1960), a partir dos espécimes PVL 2073, PVL 2059 e PVL 2014 apresentando um crânio incompleto, fragmentos das duas hemimandíbulas, entre outros ossos pós-cranianos. No mesmo estudo, o autor também descreve outros materiais, associando-os a outra nova espécie chamada *Argentinosuchus bonapartei*. Esses exemplares haviam sido coletados na Formação Ischigualasto, na Argentina. Como apenas uma espécie fora assinalada para o gênero *Aetosauroides*, Casamiquela (1960) define-o assim:

Estagonolepídeo de tamanho médio, com armadura completa, dorsal, com duas fileiras de placas paramedianas retangulares e duas de placas laterais, ventrais e apendiculares, predominantemente ornamentadas com sulcos radiais. O crânio é muito longo e estreito; focinho notavelmente desenvolvido; aberturas nasal e anterorbital em uma região deprimida, sendo a primeira notavelmente alargada. Vértex anficélicas, curtas e fortes; centros sem quilhas ventrais, mais largos na região lombar e torácica que na cervical. Sacro bivertebral, sem fusão direta de ambos os centros; espinhas neurais do sacro dirigidas anteriormente. Cintura anterior do tipo tecodonte, com escápula delgada e comprida. Cintura posterior do tipo pseudossúquio, com púbis em lâmina retorcida dirigida anterior e ventralmente; ísquio curto e afunilado em sentido distal, dirigido posteriormente e desenvolvido até mais atrás da borda do íleo; íleo largo caudalmente, terminando oralmente em forma de bico. Membros gráceis, sendo o posterior mais desenvolvido (CASAMIQUELA, 1960, p. 4).

Em 1961, Casamiquela sugere que, em *A. scagliai*, o processo descendente do nasal e o processo posterior da pré-maxila encontram-se em um contato muito pequeno, excluindo assim a maxila da margem da narina, uma autapomorfia da espécie. O autor ainda descreve com mais detalhe os dentes dessa espécie, a partir do material PVL 2059, definindo-os como elípticos em seção transversal e com ápices afiados e “algo recurvados”.

Em estudo posterior, em 1967, Casamiquela descreve espécimes adicionais, reinterpretando *Aetosauroides*. Estes, de número PVL 2052, correspondem a três materiais cranianos, além de membros anteriores, posteriores, cintura pélvica, coluna vertebral, costelas e escudos dérmicos. Assim, Casamiquela refaz sua reconstrução do crânio de *A. scagliai* (Figura 20a), a qual, embora faltassem partes importantes, se encontrava “muito mais correta” que a anterior (CASAMIQUELA, 1967, p. 179).

Na década de 1980, Zacarias (1982) descreve, em sua não publicada dissertação de mestrado, material referente a escudos dérmicos de um aetossauro, definindo uma nova espécie chamada *Aetosauroides subsulcatus*. Em 1985, esta mesma espécie é citada como *Aetosauroides inhamandensis* por Barberena e colaboradores em seu artigo “Late Permian and Triassic Tetrapods of Southern Brazil”, referenciando Zacarias (1982), porém sem nenhuma explicação ou comentário a respeito desta modificação. Os dois nomes, em estudos posteriores, são considerados *nomina nuda* (AZEVEDO, 1995; DESOJO; EZCURRA, 2011; DESOJO et al., 2012).

Em 2000, Heckert e Lucas consideram *A. scagliai* como sinônimo júnior de *Stagonolepis robertsoni* (AGASSIZ, 1844), a partir de análise filogenética, porém sem discutir os caracteres ou as razões pelas quais a decisão foi tomada. Os autores apenas comentam que “o consenso estrito das árvores trouxe à tona nossa suspeita inicial de que *Stagonolepis robertsoni* e *Aetosauroides scagliai* são congêneros, assim como *Desmatosuchus* e *Acaenasuchus*, e *Longosuchus* e *Lucasuchus*” (p. 1543). E, em função disso, “retiramos *Aetosauroides*, *Acaenasuchus* e *Lucasuchus* da matriz e aqui os consideramos como sinônimos júnior de *Stagonolepis*, *Desmatosuchus* e *Longosuchus*, respectivamente” (p. 1543).

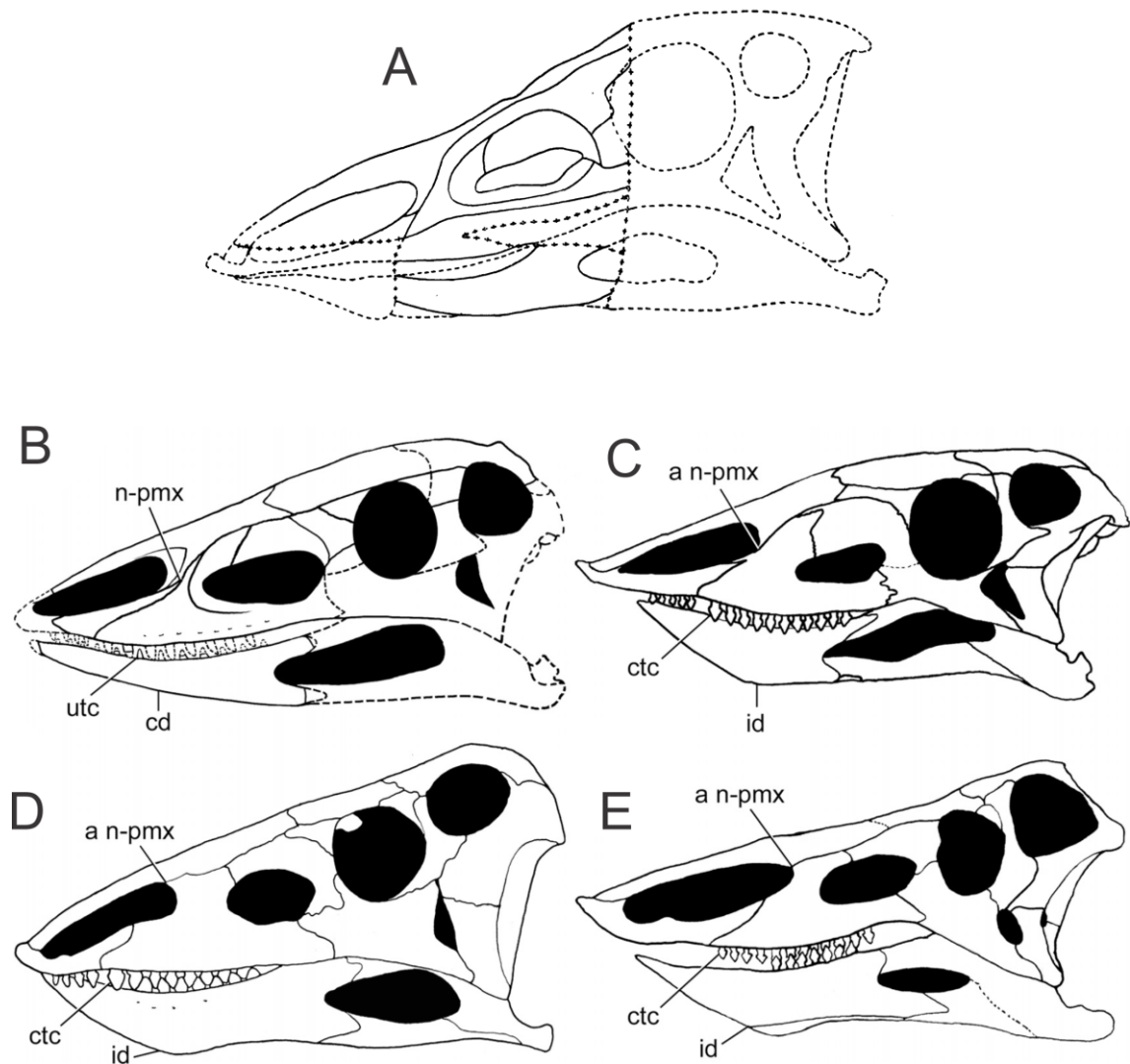
Somente dois anos mais tarde os autores publicaram uma justificativa para tal sinonímia (HECKERT; LUCAS, 2002), redescrivendo o holótipo e os materiais tipo (PVL 2073, PVL 2052 e PVL 2059), e comparando características cranianas e pós-cranianas a *S. robertsoni*. Os autores, ainda, inferem algumas características, como a sutura entre a pré-maxila e a maxila, “a qual concorda bem com a reconstrução de Walker (1961) para *S. robertsoni*” (HECKERT; LUCAS, 2002, p. 853). Esta explicação foi questionada em estudos posteriores (DESOJO; BÁEZ, 2005; DESOJO; KISCHLAT, 2005). Contudo, a mesma só foi formalmente revisada e rejeitada por Desojo e Ezcurra (2011), uma vez que os autores analisaram materiais provenientes da Argentina e do Brasil no estudo, e basearam-se em caracteres não-ambíguos, cranianos e pós-cranianos, para diferenciar as duas espécies.

Nesse estudo, Desojo e Ezcurra (2011) assim definem a diagnose de *Aetosauroides scagliai*:

Aetossauro diferenciado dos outros arcossauros pseudossúquios conhecidos, incluindo *Stagonolepis*, pela seguinte combinação única de apomorfias (autapomorfias com asterisco): maxila excluída da margem da abertura nasal; margem ventral do dentário convexa e sem inflexão brusca; coroas dentárias com margem distal estreita, e sem constrição entre a raiz e a coroa, dentículos e facetas de desgaste; centros das vértebras cervicais e dorsais com fossas ovais ventrais à sutura neurocentral, na lateral do centro vertebral; vértebras dorsais médias e posteriores com uma bem desenvolvida lâmina infradiapofiseal diretamente abaixo da diapófise, e pós-zigapófises posterolateralmente divergentes, taxa entre o comprimento total das pós-zigapófises e a largura entre as pontas mais distais das pós-zigapófises igual ou menor a 0.75\* (DESOJO; EZCURRA, 2011, p. 598).

Os autores, ainda, refazem a reconstrução de Casamiquela (1967), comparando-a a outros crânios de espécies conhecidas de aetossauros (Figura 20b-e). Adicionalmente, em trabalho publicado por Ezcurra (2016), o autor assinala o material PVL 2091, o holótipo de *Argentinosuchus bonapartei*, descrito por Casamiquela, 1960, a *A. scagliai*.

Figura 20 – A, reconstrução de *A. scagliai*, retirado de Casamiquela (1967); B, *A. scagliai*; C, *Stagonolepis robertsoni*; D, *Neoaetosauroides engaeus*; E, *Desmatosuchus*. B-E, retirado de Desojo e Ezcurra (2011). Abreviações: a n-pmx, (ausência de) contato nasal-pré-maxila; cd, margem ventral do dentário gradualmente convexa; ctc, base da coroa dentária constricta; id, margem ventral do dentário com inflexão brusca; utc, coroa dentária com base não constricta. Sem escala



## 6 RECONSTRUÇÃO 3D

### 6.1 RESULTADOS

Como mencionado anteriormente, o material craniano de UFSM 11505 foi acidentalmente dividido em dois blocos durante a coleta. Desse modo, as tomografias dos diferentes blocos foram tomografadas em tempos diferentes e, portanto, possuem diferentes especificações técnicas.

O bloco contendo a pré-maxila (Figura 21) resultou em tomografia computadorizada de 452 *slices* nos planos transversal, sagital e coronal, com espessura de 0,22 mm e com espaçamento entre os *slices* de 2 mm, dimensões de 632x440 pixels, obtidas por radiação de 120 kV e corrente de 250 mA. Já o bloco contendo a porção posterior da mandíbula direita (Figura 22) resultou em tomografia computadorizada de 380 *slices* nos planos transversal, sagital e coronal, com espessura de 0,27 mm e com espaçamento entre os *slices* de 2 mm, dimensões de 632x563 pixels, obtidas por radiação de 120 kV e corrente de 230 mA.

Como o material ainda estava inserido na matriz rochosa, não foi possível um bom discernimento, pelo equipamento, das densidades da matriz e do fóssil. Uma limpeza manual na imagem, *slice* por *slice*, com alterações no contraste para melhor visualizar as diferenças na densidade também foi feita. Contudo, não foi possível diferenciar satisfatoriamente a morfologia craniana da matriz rochosa.

Foi possível observar, no entanto, a partir das tomografias, a forma geral do crânio, com formato triangular em vista dorsal, típica de Aetosauria, confirmar o formato da pré-maxila, e ainda observar que a porção anterior da caixa craniana está preservada. Tais informações servirão de ponto de partida para estudo futuro, principalmente com relação à caixa craniana, visto que há a possibilidade de reconstrução do endocrânio a partir das informações obtidas pelas tomografias. Dentro dos limites institucionais de tempo e espaço, não se fez possível a inserção deste estudo no presente trabalho.

Uma tentativa de tomografar o material já preparado, em um MicroCT scanner modelo SkyScan1173, também foi feita. Entretanto, não foi possível realizar a tomografia, uma vez que o material ultrapassava os limites máximos de resolução do aparelho.

Os resultados preliminares da reconstrução, obtidos a partir das tomografias convencionais, podem ser vistos nas Figuras 21 e 22.

Figura 21 – Tomografias computadorizadas (A, B, C) e reconstrução 3D (D, E, F) do bloco contendo a pré-maxila do crânio de UFSM 11505. A, *slice* axial; B, *slice* sagital; C, *slice* coronal; D, vista lateral direita; E, vista lateral esquerda; F, vista dorsal

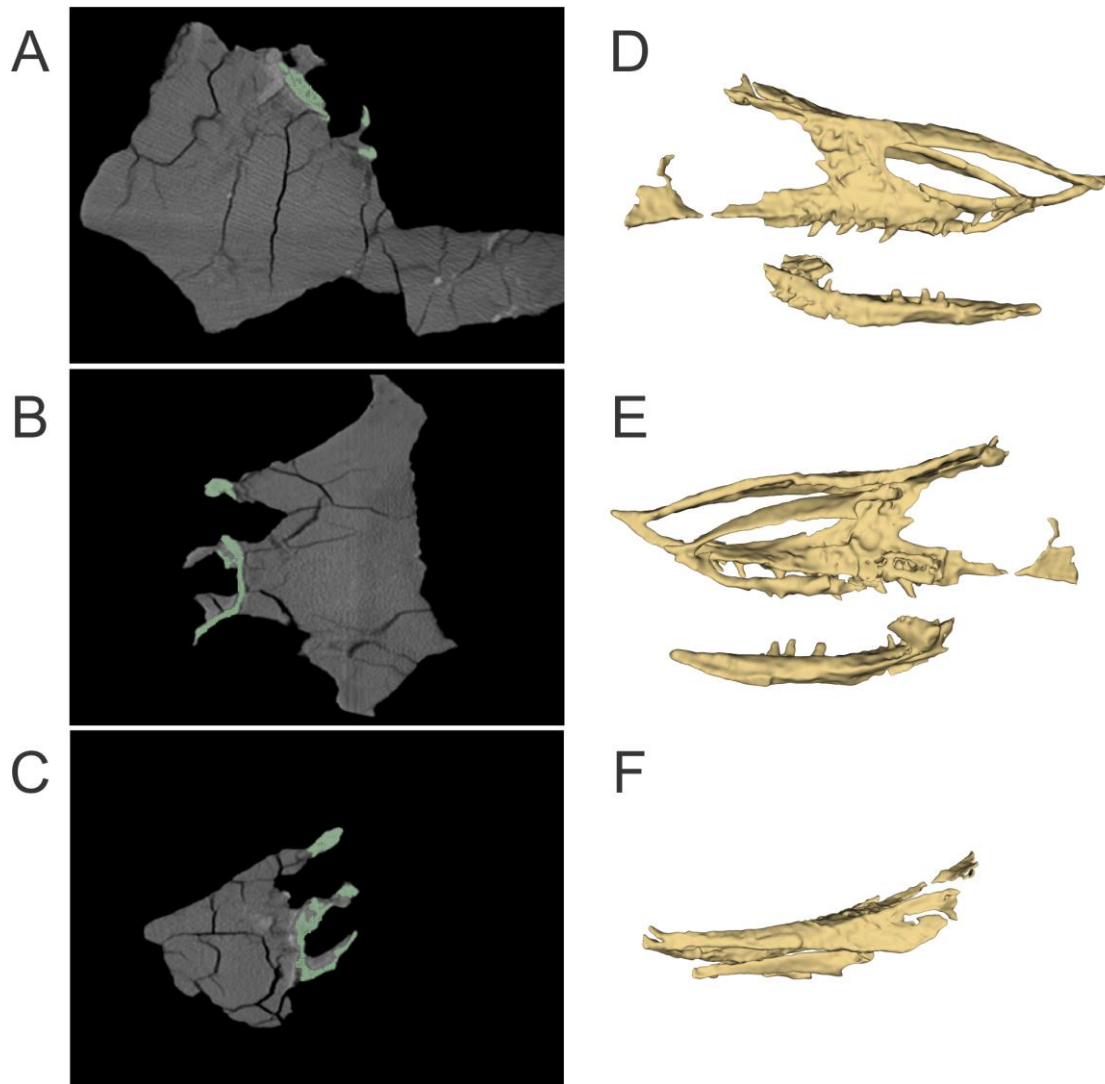
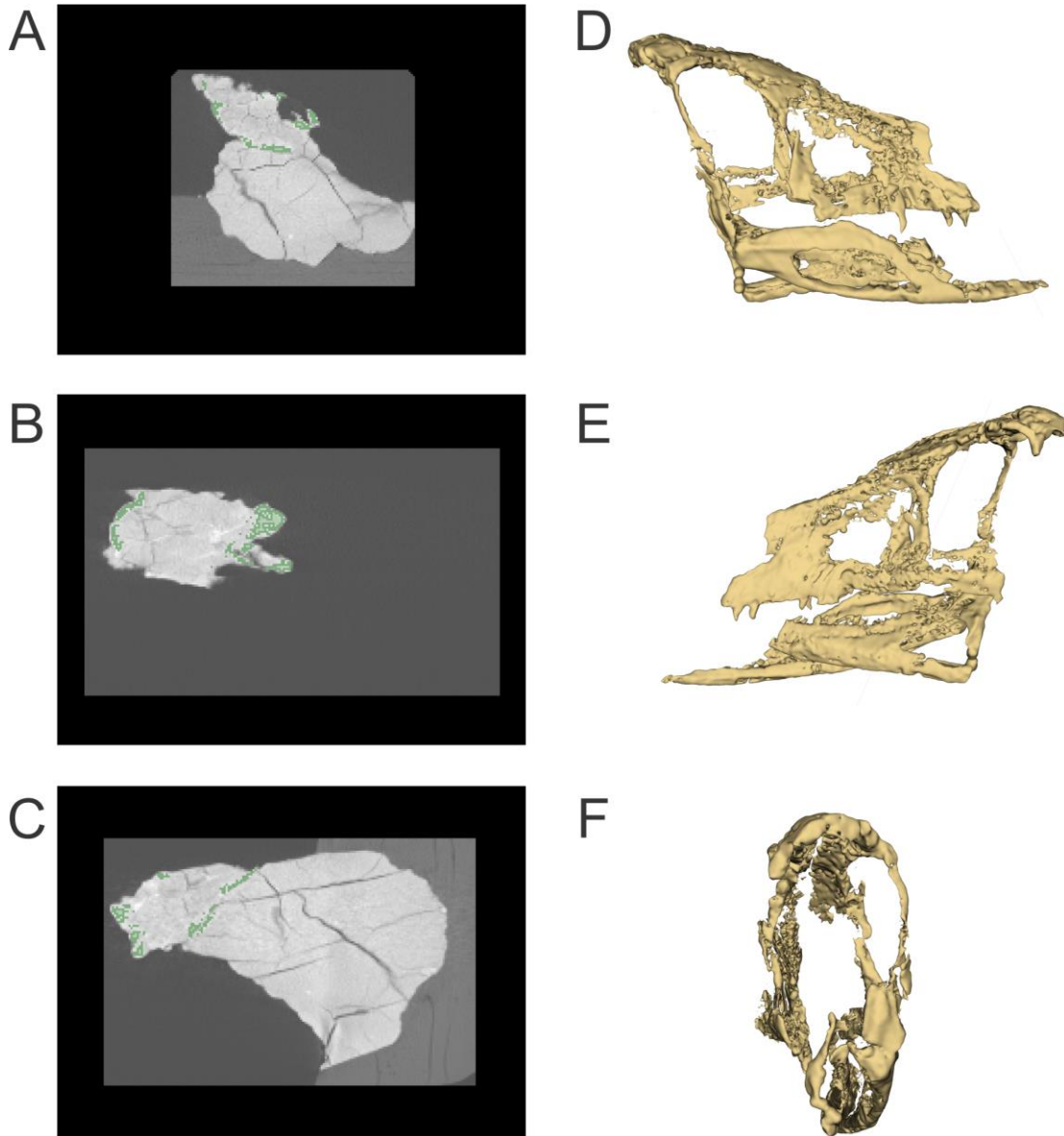




Figura 22 – Tomografias computadorizadas (A, B, C) e reconstrução 3D (D, E, F) do bloco contendo a porção posterior da mandíbula de UFSM 11505. A, *slice* axial; B, *slice* sagital; C, *slice* coronal; D, vista lateral direita; E, vista lateral esquerda; F, vista occipital



## 7 ANÁLISE INTEGRADORA

O artigo “Osteology and phylogeny of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) for Neotriassic of southern Brazil (*Hyperodapedon* Assemblage Zone)”, submetido ao periódico PlosOne, trata da descrição osteológica do material UFSM 11505 e de sua análise filogenética. Baseada na matriz de dados de Parker (2016), a análise filogenética realizada com UFSM 11505 confirma sua atribuição à *A. scagliai*. A descrição osteológica do material, por sua vez, permitiu a observação de aspectos morfológicos até então não descritos para *A. scagliai*: (1) o formato da pré-maxila; (2) a morfologia do jugal; (3) a largura dos parietais em comparação com os frontais; (4) a morfologia dentária; e (5) a morfologia do surangular. Dessa forma, as questões neste estudo levantadas e respondidas para UFSM 11505 podem ser extrapoladas para *A. scagliai*. Os principais resultados obtidos são comentados com detalhe no artigo e sintetizados a seguir:

- A exclusão da maxila da abertura nasal em *A. scagliai* pode indicar um estado plesiomórfico para este táxon, considerando que essa é uma tendência dentro de Archosauria, com variados graus em grupos derivados (ROMER, 1956) e também a posição ocupada por *A. scagliai* na filogenia aqui apresentada;
- *A. scagliai* apresenta, ainda, outros caracteres que podem ser reconhecidos como plesiomórficos: (1) a pré-maxila levemente expandida; (2) a presença de dentes cônicos, não bulbosos; (3) a presença de dentes na pré-maxila, assim como em tetrápodes “primitivos” (ROMER, 1956);
- Os parietais, assinalados por Parker (2016), para *A. scagliai*, em sua matriz de dados como menores em largura que os frontais, são reassinalados aqui como mais largos que os frontais com base nas observações em UFSM 11505;
- A adição de estados de *A. scagliai* à matriz de dados, até então desconhecidos para a espécie, e sua recuperação como um taxon-irmão de todos os outros membros de Aetosauria, corrobora estudos anteriores (DESOJO et al., 2012; DESOJO; SCHOCH, 2016, PARKER, 2016).

- A diagnose de *A. scagliai* é revisada, adicionando-se as seguintes informações: (1) porção anterior da pré-maxila levemente expandida (*smooth shovel-shaped*); (2) margem dorsal do surangular com a presença de um tubérculo arredondado; (3) coroas dentárias com presença de dentículos (ca. 8 per mm) na margem distal reta, sem constrictões entre a raiz e a coroa e facetas de desgaste.

Dessa forma, o presente estudo contribui para um melhor conhecimento da osteologia craniana de *A. scagliai*, corroborando sua posição basal como grupo-irmão de todos os outros membros do clado Aetosauria.

## REFERÊNCIAS

AGASSIZ L. **Monographie des poissons fossiles du Vieux Grés Rouge ou Système Dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie.** Neuchâtel: Jent et Gassman, 1844. doi: 10.5962/bhl.title.5752.

ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, Balneário Camboriú, 1980. **Anais...** Balneário de Camboriú, SBG, v. 2, p. 659-673.

AZEVEDO, S. A. K. Estudo morfofuncional do aparelho maxilomandibular de *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, n. 67, p. 62-67, 1995.

BARBERENA, M. C. Bioestratigrafia Preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas**, v. 7, p. 111-129, 1977.

\_\_\_\_\_.; ARAÚJO, D. C.; LAVINA, E. L. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brasil. **National Geographic Research**, n. 1, p. 5-20, 1985.

BONAPARTE, J. F. Dos nuevas "faunas" de reptiles Tria´sicos de Argentina. In: AMOS, A. J. (Ed.). **Gondwana Stratigraphy, IUGS Symposium**, Buenos Aires, 1-15 October, 1967. Paris: United Nations Educational Scientific and Cultural Organization, 1969. p. 283-306.

BRUST, A. C. B. **Descrição anatômica e análise sistemática preliminar de um aetossauro da Formação Santa Maria (Membro Alemoa, Zona de Assembleia Hyperodapedon), Triássico Superior do Sul do Brasil.** Undergraduate thesis. Brazil: Federal University of Santa Maria, Santa Maria. 2014.

CASAMIQUELA, R. M. Noticia preliminar sobre dos nuevos estagonolepoideos Argentinos. **Ameghiniana**, v. 2, p. 3-9, 1960.

\_\_\_\_\_. Dos nuevos estagonolepoideos Argentinos (de Ischigualasto, San Juan). **Revista de la Asociación Geológica de Argentina**, v. 16, p. 143-203. 1961.

\_\_\_\_\_. Materiales adicionales y reinterpretación de *Aetosauroides scagliai* (de Ischigualasto, San Juan). **Revista del Museo de La Plata** (nueva serie), Tomo 5, Sección Paleontología, v. 33, p. 173-196. 1967.

CASE, E. C. Preliminary description of a new suborder of phytosaurian reptiles with a description of a new species of *Phytosaurus*. **Journal of Geology**, v. 28, n. 6, p. 28-535. 1920. doi: 10.1086/622732.

\_\_\_\_\_. New reptiles and stegocephalians from the Upper Triassic of western Texas. **Carnegie Institution of Washington Publication**, v. 321, p. 1-84, 1922. doi: 10.5962/bhl.title.54054.

COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J.-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart. **Episodes**, v. 36, p. 199-204. 2013.

COPE, E. D. Report on the geology of that part of northwestern New Mexico examined during the field season of 1874. In: WHEELER, G. M. (Ed.). **Annual report upon the geographical explorations west of the one hundredth meridian in California, Nevada, Nebraska, Utah, Arizona, Colorado, New Mexico, Wyoming and Montana**. Washington: United States Government Printing Office, 1875. p. 981-1017.

CURRIE, B. S.; COLOMBI, C. E.; TABOR, N. J.; SHIPMAN, T. C.; MONTAÑEZ, I. P. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, p. 74-87, 2009.

DESOJO, J. B. **Los aetosaurios (Amniota, Diapsida) de América del Sur: sus relaciones y aportes a la biogeografía y bioestratigrafía del Triásico continental**. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires. 2005.

\_\_\_\_\_; BÁEZ, A. M. El esqueleto postcraneano de Neoaetosauroides (Archosauria: Aetosauria) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. **Ameghiniana**, v. 42, p. 115-126, 2005.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. Cranial morphology of the Late Triassic South American archosaur Neoaetosauroides engaeus: evidence for aetosaurian diversity. **Palaeontology**, v. 50, n. 1, p. 267-276, 2007. doi: 10.1111/j.1475-4983.2006.00608.x.

\_\_\_\_\_; EZCURRA, M. D. A reappraisal of the taxonomic status of Aetosauroides (Archosauria, Aetosauria) specimens from the Late Triassic of South America and their proposed synonymy with Stagonolepis. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 3, p. 596-609, 2011. doi: 10.1080/02724634.2011.572936.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. KISCHLAT, E. E. A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of southern Brazil. **Zootaxa**, v. 3166, p. 1-33, 2012.

\_\_\_\_\_; HECKERT, A. B.; MARTZ, J. W.; PARKER, W. G.; SCHOCH, R. R.; SMALL, B. J.; SULEJ, T. Aetosauria: a clade of armoured pseudosuchians from the Upper Triassic continental beds. In: NESBITT, S. J.; DESOJO, J. B.; IRMIS, R. B. (Eds.). **Anatomy, Phylogeny, and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin**, **Geological Society**. London, Special Publications. v. 379. Bath: The Geological Society Publishing House, 2013. p. 203-239. doi: 10.1144/sp379.17.

EZCURRA, M. D. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. **PeerJ**, 4:e1778; 2016. doi: 10.7717/peerj.1778.

FRAAS, O. Aetosaurus ferratus, die gepanzerte Vogelegchse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. **Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg**, v. 33, p. 1-21, 1877.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, p. 774-786, 2008. doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x.

HARRIS, S. R.; GOWER, D. J.; WILKINSON, M. Intraorganismal homology, character construction, and the phylogeny of aetosaurian archosaurs (Reptilia, Diapsida). **Systematic Biology**, v. 52, n. 2, p. 239-252, 2003. doi: 10.1080/10635150309341.

HECKERT, A. B.; LUCAS, S. G. First occurrence of Aetosaurus (Reptilia: Archosauria) in the Upper Triassic Chinle Group (USA) and its biochronological significance. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, p. 604-612, 1998.

HECKERT, A. B.; LUCAS, S. G. A new aetosaur (Reptilia: Archosauria) from the Upper Triassic of Texas and the phylogeny of aetosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 1, p. 50-68, 1999. doi: 10.1080/02724634.1999.10011122.

HECKERT, A. B.; LUCAS, S. G. Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, paleobiogeography, and evolution of the Late Triassic Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). **Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I 1998**, (Heft 11–12), p. 1539-1587, 2000.

HECKERT, A. B.; LUCAS, S. G. South American occurrences of the Adamanian (Late Triassic: latest Carnian) index taxon Stagonolepis (Archosauria: Aetosauria) and their biochronological significance. **Journal of Paleontology**, v. 76, n. 5, p. 852-863, 2002. doi: 10.1666/0022-3360(2002)076<0852:SAOOTA>2.0.CO;2.

HECKERT, A. B.; HUNT, A. P.; LUCAS, S. G. Redescription of Redondasuchus reseri, a Late Triassic aetosaur (Reptilia: Archosauria) from New Mexico (U.S.A.), and the biochronology and phylogeny of aetosaurs. **Geobios**, v. 29, n. 5, p. 619-632, 1996. doi: 10.1016/S0016-6995(96)80028-3.

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

HORN, B. L. D.; SCHULTZ, C. L.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; MOTTA, F. A. Recognition of the Hyperodapedon Assemblage Zone (Late Triassic) in a relictual occurrence over the Sul-Rio-grandense Shield. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 18, n. 1, p. 91-96, 2015.

HUNT, A. P.; LUCAS, S. G. Re-evaluation of 'Typothorax' meadei, a Late Triassic aetosaur from the United States. **Palaöntologische Zeitschrift**, v. 64, n. 3, p. 317-328, 1990. doi: 10.1007/BF02985722.

HUXLEY, T. H. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the crocodylia. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 31, p. 423-438. 1875. doi: 10.1144/GSL.JGS.1875.031.01-04.29.

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

LONG, R. A.; BALLEW, K. L. Aetosaur dermal armor from the Late Triassic of southwestern North America, with special reference to material from the Chinle Formation of Petrified Forest National Park. In: COLBERT, E. H.; JOHNSON, R. R. (Eds.). **The Petrified Forest Through the Ages**, 75th Anniversary Symposium November 7, 1981, Museum of Northern Arizona Bulletin. 54. Flagstaff: Museum of Northern Arizona Press, 1985. p. 45-68.

LONG, R. A.; MURRY, P. A. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 4, p. 1-254, 1995.

LUCAS, S. G.; HECKERT, A. B.; HUNT, A. P. Unusual aetosaur armor from the Upper Triassic of West Texas. **Palaöntologische Zeitschrift**, v. 69, n. 3, 467-473, 1995. doi: 10.1007/BF02987807.

MARTINEZ, R. N.; APALDETTI, C.; ALCOBER, O. A.; COLUMBI, C. E.; SERENO, P. E.; FERNANDEZ, E.; SANTI MALNIS, P.; CORREA, G. A.; ABELIN, D. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. In: SERENO, P. C. (Ed.). Basal Sauropodomorphs and the Vertebrate Fossil Record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian-Norian) of Argentina, Society of Vertebrate Paleontology Memoir. 12. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, Supplement 1, p. 10-30, 2013.

MARTZ, J. W. **The morphology and ontogeny of *Typhothorax coccinarum* (Archosauria, Stagonolepididae) from the Upper Triassic of the American Southwest**. MS thesis, Texas: Texas Tech University, Lubbock, 279, 2002.

MILANI, É. J.; FACCINI, U. F.; SCHERER, C. M.; ARAÚJO, L. M.; CUPERTINO, J. A. **Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil**. São Paulo: Boletim do IG-USP, p. 125-173, 1998.

NICHOLSON, H. A.; LYDEKKER, R. A. Manual of Palaeontology for the Use of Students, with a General Introduction on the Principles of Paleontology. Edinburgh: William Blackwood & Sons, 1889.

PADIAN, K., LI, C.; PCHELNKOVA, J. The trackmaker of *Apatopus* (Late Triassic, North America): implications for the evolution of archosaur stance and gait. **Palaeontology**, v. 53, 175-189, 2010.

PARKER, W. G. **Description of a new specimen of *Desmotosuchus haplocerus* from the Late Triassic of northern Arizona**. MS thesis. Arizona: Northern Arizona University, Flagstaff, 315, 2003.

PARKER, W. G. A new species of the Late Triassic aetosaur *Desmatosuchus* (Archosauria: Pseudosuchia). **Compte Rendus Paleovol**, v. 4, n. 4, p. 327-340, 2005. doi: 10.1016/j.crpv.2005.03.002.

\_\_\_\_\_. Reassessment of the aetosaur “*Desmatosuchus*” *chamaensis* with a reanalysis of the phylogeny of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 5, n. 1, p. 5-28, 2007. doi: 10.1017/S1477201906001994.

\_\_\_\_\_. Description of new material of the aetosaur *Desmatosuchus spurensis* (Archosauria: Suchia) from the Chinle Formation of Arizona and a revision of the genus *Desmatosuchus*. **PaleoBios New Series**, v. 28, p. 28-40, 2008.

\_\_\_\_\_. Revised phylogenetic analysis of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia); assessing the effects of incongruent morphological character sets. **PeerJ** 4:e1583, 2016. doi: 10.7717/peerj.1583.

PARRISH, J. M. Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 2, p. 196-209, 1994. doi: 10.1080/02724634.1994.10011552.

ROBERTO-DA-SILVA, L.; DESOJO, J. B.; CABRIERA, S. F.; AIRES, A. S. S.; MÜLLER, S. T.; PACHECO, C. P.; DIAS-DA-SILVA, S. A new aetosaur from the Upper Triassic of the Santa Maria Formation, southern Brazil. **Zootaxa**, v. 3764, n. 3, p. 240-278, 2014. doi: 10.11646/zootaxa.3764.3.1.

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

SAWIN, H. J. The pseudosuchian reptile *Typosuchus meadei*. **Journal of Paleontology**, v. 21, p. 201-238, 1947.

SCHOCH, R. R. Osteology of the small archosaur *Aetosaurus* from the Upper Triassic of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 246, n. 1, p. 1-35, 2007. doi: 10.1127/0077-7749/2007/0246-0001.

SCHOCH, R. R.; DESOJO, J. B. Cranial anatomy of the aetosaur *Paratyposuchus andressorum* Long & Ballew, 1985, from the Upper Triassic of Germany and its bearing on aetosaur phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 279, n. 1, p. 73-95, 2016.

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 491-494, 2000.

SERENO, P. C. The logical basis of phylogenetic taxonomy. **Systematic Biology**, v. 54, n. 4, p. 595-619, 2005. doi: 10.1080/106351591007453.



SMALL, B. J. **The Triassic thecodontian reptile *Desmotosuchus*: osteology and relationships**. MS thesis, Texas Texas Tech University, Lubbock, 83, 1985.

\_\_\_\_\_. Cranial anatomy of *Desmotosuchus haplocerus* (Reptilia: Archosauria: Stagonolepididae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 1, p. 97-111, 2002. doi: 10.1046/j.1096-3642.2002.00028.x.

\_\_\_\_\_.; MARTZ, J. W. A new basal aetosaur from the Upper Triassic Chinle Formation of the Eagle Basin, Colorado, USA. In: NESBITT, S. J.; DESOJO, J. B.; IRMIS, R. B. (Eds.). **Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin**. Geological Society, London, Special Publications. 379. Bath: Geological Society Publishing House, p. 393-412, 2013.

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

SULEJ T. The skull of an early Late Triassic aetosaur and the evolution of the stagonolepidid archosaurian reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 158, n. 4, p. 860-881, 2010. doi: 10.1111/j.1096-3642.2009.00566.x.

WALKER, A. D. Triassic Reptiles from the Elgin Area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus*, and their allies. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 244, n. 709, p. 103-204, 1961. doi: 10.1098/rstb.1961.0007.

TABORDA, J. R. A. **Dinámica del crecimiento de *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960 (Archosauria: Aetosauria) del Triásico Tardío de América del sur**. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires. 2011.

ZACARIAS, J. D. **Uma nova espécie de tecodonte aetossauro (*Aetosauroides subsulcatus*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico de Rio Grande do Sul, Brasil**. MS thesis. Brazil: Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 69. 1982.

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

## PARTE II

## CARTA DE SUBMISSÃO DO ARTIGO



Ana Carolina Brust <anacarinabrust@gmail.com>

---

### Submission Confirmation for PONE-D-17-29053 - [EMID:c98594b930afb671]

1 mensagem

**PLOS ONE** <em@editorialmanager.com>

4 de agosto de 2017 21:45

Responder a: PLOS ONE <plosone@plos.org>

Para: Ana Carolina Biacchi Brust <anacarinabrust@gmail.com>

PONE-D-17-29053

Osteology of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) for the Neotriassic of southern Brazil (Hyperodapedon Assemblage Zone) and its phylogenetic importance  
PLOS ONE

Dear Ms. Biacchi Brust,

Thank you for submitting your manuscript entitled 'Osteology of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) for the Neotriassic of southern Brazil (Hyperodapedon Assemblage Zone) and its phylogenetic importance' to PLOS ONE. Your assigned manuscript number is PONE-D-17-29053.

We will now begin processing your manuscript and may contact you if we require any further information. You will receive an update once your manuscript passes our in-house technical check; you can also check the status of your manuscript by logging into your account at <http://pone.edmgr.com/>. If you have any inquiries or other comments regarding this manuscript please contact [plosone@plos.org](mailto:plosone@plos.org).

We'd like to learn more about your experience with peer review. For journals that make them available, do you ever read the peer review history that accompanies a published journal article?

Yes, I have read publicly posted peer reviews. <http://surveys.plos.org/s3/pONEAuReadPosted?answer=YesRead>

I am familiar with publicly posted peer reviews, but have not read them. <http://surveys.plos.org/s3/pONEAuReadPosted?answer=YesFamiliar>

I have not seen publicly posted peer reviews before. <http://surveys.plos.org/s3/pONEAuReadPosted?answer=NeverSeen>

Thank you for your support of PLOS ONE.

Kind regards,  
PLOS ONE

# **Osteology of the first skull of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Archosauria: Aetosauria) for the Neotriassic of southern Brazil (*Hyperodapedon* Assemblage Zone) and its phylogenetic importance<sup>1</sup>**

Ana Carolina Biacchi Brust<sup>1\*</sup>¶, Julia Brenda Desojo<sup>2</sup>¶, Cesar Leandro Schultz<sup>3</sup>¶, Voltaire Dutra Paes Neto<sup>1</sup>¶, Átila Augusto Stock Da-Rosa<sup>4</sup>¶

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

2 División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de ciencias Naturales y Museo, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

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

4 Departamento de Geociências, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, Brazil.

\* Corresponding Author:

Ana Carolina Biacchi Brust<sup>1</sup>

Email address: anacarolinabrust@gmail.com

¶These authors analyzed the data and wrote the paper.

---

<sup>1</sup> Artigo submetido ao periódico *PLOSOne* e apresentado aqui sob as mesmas regras de formatação da revista.

## Abstract

Aetosauria is a group of armored pseudosuchian archosaurs restricted to the Upper Triassic beds, totalizing 25 genera and 29 species nowadays. Three species occur in Brazil, and one of these is also recovered in Argentina, named *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960. This species has been considered in most phylogenetic analysis to be the most basal taxon within Aetosauria, even without the complete knowledge of all its cranial elements. The premaxilla, one of the key elements to the cranial morphology of aetosaurs, along with the posterior portion of the mandible, were not described until now in *A. scagliai*. UFSM 11505 is a skull with both hemimandibles found at Faixa Nova – Cerrito I Outcrop, Candelária Sequence (Upper Triassic, Carnian), in the city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Brazil. UFSM 11505 was described in detail and measurements of the skull were taken. We ran a phylogenetic analysis based on the data matrix of Parker (2016) and modified some previous codifications for *A. scagliai*. UFSM 11505 was recovered in a polytomy with *A. scagliai* at the base of the tree, supporting its plesiomorphic state. In this study, we focused on discussing the character' states in UFSM 11505 which add new information to *A. scagliai* and to Aetosauria clade in general, aiming to contribute to a clearer view of the characters, and thereby phylogeny.

## Introduction

Aetosauria was a group of quadrupedal pseudosuchian archosaurs, covered by dorsal, ventral, and appendicular osteoderms, and restricted to Upper Triassic. The first reported materials were osteoderms found in the upper layers of Old Red Sandstone, Scotland, and mistakenly described as glenoid scales of *Stagonolepis robertsoni*, at the time considered a sarcopterygian fish (Agassiz, 1844). In 1859, Thomas Henry Huxley reconsidered *S. robertsoni* to be a crocodilian reptile. However, aetosaurs were only recognized by first time in 1877, when Oscar Friedrich von Fraas described *Aetosaurus ferratus* based on a block containing 24 articulated skeletons, found at the village of Kaltental, Germany. Later, Nicholson & Lydekker (1889) defined “Aetosauria” to include *A. ferratus* Fraas 1877 and *Typothorax coccinarum* Cope 1875, from Dockum Group, New Mexico, EUA. *S. robertsoni*, in turn, would only be recognized as an aetosaur in 1961 by A. D. Walker. In the subsequent years, more specimens were found worldwide and assigned to this group, totalizing 25 genera and 29 species nowadays. The peculiar armor morphology allowed to diagnose several taxa, with a biostratigraphic application as a fossil guide to Upper Triassic continental strata (e.g. Lucas & Hunt 1993; Heckert & Lucas 1998, 2000; Lucas 1998; Small 1998; Parker & Martz 2011; Desojo et al., 2013). However, there are similar patterns of ornamentation expressed and shared in several species, as *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960, *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969, *Coahomasuchus kahleorum* Heckert & Lucas, 1999 and *Stenomyti hungae* Small & Martz, 2013 as discussed by some authors (e.g. Parker 2007; Parker & Martz 2010; Desojo et al., 2013).

In South America five species are reported: *A. scagliai*; *N. engaeus*; *Chilenosuchus forttae* Casamiquela, 1980; *Aetobarbakinoides brasiliensis* Desojo et al., 2012; and *Polesinesuchus aurelioi* Roberto-da-Silva et al., 2014. Three of these occur in Brazil, *A. brasiliensis*, *P. aurelioi* and *A. scagliai*, just the latter being the only one also recorded in

Argentina (Desojo & Ezcurra, 2011). Most of them are represented by osteoderms and postcranial material, being *N. engaeus* the only south American aetosaur known by complete skull.

Firstly presented in 1960 by Rodolfo M. Casamiquela, and shortly after improved by other specimens, the description of *A. scagliai* was based on PVL 2073, PVL 2059, PVL 2014 and PVL 2052, all of them from Ischigualasto Formation, Argentina, that constitute most of the axial and appendicular skeleton, and the dermal armor (Casamiquela, 1960; 1961; 1967).

In 1982, Jussara Zacarias informally described a new *Aetosauroides* species, “*A. subsulcatus*” in her unpublished master’s thesis, based on materials from Santa Maria Formation, Brazil. Three years later, Barberena et al. (1985) changed its name to “*A. inhamandensis*” with no evident reasons. Later, Heckert & Lucas (2000) synonymized *A. scagliai* with *Stagonolepis robertsoni* Agassiz, 1844, based mostly on post-cranial characters. Both “*A. subsulcatus*” and “*A. inhamandensis*” in subsequent studies were considered *nomina nuda* and then synonymized with *A. scagliai*, along with the description of apomorphies, which distinguished *A. scagliai* from *S. robertsoni* (Desojo & Ezcurra, 2011).

Although an almost complete material was assigned as the holotype of *A. scagliai*, most of the skull is missing, including the premaxilla and its bearing teeth. As *A. scagliai* is recovered as the most basal and sister-taxon of all other Aetosauria members (Desojo et al., 2012; Schoch & Desojo, 2016; Parker, 2016), it is important to cognize yet unknown cranial character states. In this contribution, we describe a new skull material of *Aetosauroides scagliai* from Santa Maria Supersequence, Brazil, and for the first time including the anterior portion of the skull, which allows a more complete reconstruction of its skull.

**Institutional abbreviations:** PVL, Paleontología de Vertebrados, Instituto “Miguel Lillo”, San Miguel de Tucumán, Argentina; UFSM, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brazil.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

ARCHOSAURIA Cope, 1869, *sensu* Gauthier, 1986

PSEUDOSUCHIA Zittel, 1887–1890, *sensu* Gauthier, 1986

AETOSAURIA Marsh, *sensu* Parker, 2007

*AETOSAUROIDES SCAGLIAI* Casamiquela, 1960

= *Aetosauroides subsulcatus* Zacarias, 1982

= *Aetosauroides inhamandensis* Barberena et al., 1985

= *Argentinosuchus bonapartei* Desojo, 2005

Type species: *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960

Diagnosis: As for type species.

Holotype: PVL 2073, incomplete and articulated postcranial skeleton: one anterior cervical centrum (2073–40), 13 dorsal, two sacral, and seven caudal vertebrae (2073–11), eight incomplete ribs including two proximal ends articulated to their corresponding anterior dorsal vertebrae, almost complete right scapula (2073–14), articulated proximal portion of left scapula, coracoid, interclavicle, and clavicle (2073–15), incomplete right humerus (2073–6), complete left humerus (2073–3), ulna (2073–5), and radius (2073–4), a pair of metacarpals (2073–33/34), articulated and complete ilia (2073–11), pubes lacking their distal ends (2073–17/18), almost complete and articulated ischia (2073–16), complete right femur (2073–2),



fibula, astragalus, and distal tarsal (2073–31), complete left femur (2073–1), tibia lacking its distal end (2073–7), complete fibula (2073–8), probable proximal tarsal (2073–30), two metatarsals lacking their distal ends (2073–9/10), two isolated metatarsals (2073–19/20), pedal non-terminal phalanges (2073–35/37), an ungual (2073–32), paramedian and left lateral osteoderms of the cervical, dorsal, sacral, and caudal regions (2073–38), ventral armor (2073–22), several appendicular osteoderms (2073–21/43), fragments of indeterminate osteoderms (2073–39/40), and some indeterminate fragments of bone (2073–53).

Horizon and locality: Cancha de Bochas Member, Ischigualasto Formation, Argentina (Martinez et al., 2013).

Stratigraphic range: Upper Triassic (Carnian; Cohen et al., 2017).

Revised diagnosis: Small to medium-sized aetosaur (1 to 2.1 meter in length) distinguished from other aetosaurs by the following apomorphies (autapomorphies with asterisk): maxilla excluded from the margin of the external naris\*; ventral margin of dentary convex and without a sharp inflexion\*; dorsal margin of the surangular with presence of a rounded tuber; recurved tooth crowns with denticles (ca. 8 per mm) on both mesial and distal margins without both wear facets and constriction between root and crown\*; cervical and dorsal centra with oval fossae ventral to the neurocentral suture on the lateral sides of the centra; mid- and posterior dorsals with well-developed posterior infradiapophyseal lamina directly below the diapophyses, and postzygapophyses posterolaterally divergent, ratio between the entire length of the postzygapophyses and the width between the distal-most tips of the postzygapophyses equal or lower than 0.75\*; anterior tip of premaxilla slightly expanded laterally (smooth shovel-shaped), shared with *Stagonolepis*.

Referred material: UFM11505, skull with both hemimandibles.

Horizon and locality: massive red beds from the Santa Maria Formation, as part of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, Rio Grande do Sul, Brazil (Horn et al., 2014), found at the Faixa Nova – Cerrito I outcrop (Da-Rosa, 2004, 2015; Fig 1).

**Fig 1. Locality and horizon of UFSM 11505.**

Map of the Brazilian region showing the Faixa Nova – Cerrito I Outcrop (arrow) in the Santa Maria Formation (modified from Desojo et al., 2012) and chronostratigraphic diagram for the Triassic of southern Brazil (modified from Da-Rosa, 2015). Ages according to Cohen et al. (2017), and sequence stratigraphy according to Horn et al. (2014).

## **Materials & Methods**

UFSM11505 consists of a skull with both hemimandibles (Fig 2) and postcranial material. We concentrated on the cranial material because it preserves a region that is unknown for the species. Unfortunately, part of postcranial material are yet unprepared and we used available postcranial information based on the description on Brust (2014) only for diagnosis and phylogenetic analysis. All the postcranial information will be used on a future study with a biomechanical approach.

**Fig 2. Skull of referred specimen of *Aetosauroides scagliai* UFSM 11505.**

(A) Right lateral view. (B) Left lateral view. (C) Dorsal view.

The specimen is referred to *Aetosauroides scagliai* based on the following character convention: maxilla excluded from the margin of the external naris (see discussion); ventral margin of dentary convex and without sharp inflexion; tooth crowns with straight distal margin and without constriction between root and crown, denticles (see discussion), and without wear facets; dorsal centra with oval fossae ventral to the neurocentral suture on the lateral sides of the centra; mid dorsals with well-developed posterior infradiapophyseal lamina directly below the diapophyses, and postzygapophyses posterolaterally divergent, ratio between the entire length of the postzygapophyses and the width between the distal-most tips of the postzygapophyses equal or lower than 0.75 (Desojo & Ezcurra, 2011).

Desojo & Ezcurra (2011) described lack of denticles on tooth crowns of *A. scagliai*. However, one of the authors (J. B. Desojo) noted them on PVL 2059 after a more detailed approach (pers. comm.). These elements were also observed in UFSM 11505 through magnifying glass and are herein described. Teeth description was based on the proposed terminology by Hendrickx et al. (2015).

The specimen was found in 2009 by researchers of the Universidade Federal de Santa Maria and Universidade Federal do Oeste do Paraná at Faixa Nova – Cerrito I Outcrop (Da-Rosa et al., 2009), at the meeting point between BR-287 and BR-158 roads, in the city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State, Brazil (Fig 2). This outcrop is characterized by medium to fine-grained mudstones typical of the base of the Candelária Sequence (Upper Triassic, Carnian), one of the four third-order sequences of Santa Maria Supersequence (Zerfass et al., 2003; Horn et al., 2014; Horn et al., 2015; Fig 1). Several specimens of *Hyperodapedon*, a rhynchosaur, were also previously collected from this outcrop, linking Faixa Nova – Cerrito I Outcrop to the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Da Rosa & Leal, 2002; Desojo & Ezcurra, 2011).

UFSM 11505 was divided on the field in several blocks to be moved and, unfortunately, the skull was broken in half. Nevertheless, it was carefully prepared and fixed together.

## Results

Based on the presence of closed and partially closed neurocentral sutures on the available dorsal and caudal vertebrae, UFSM 11505 was not a juvenile (Brochu, 1996; Irmis, 2007), and was probably an adult based on its estimate size (2,1 meters) in comparison with the holotype of *A. scagliai* (PVL 2073: 2 meters in length; Taborda et al., 2013; Desojo & Ezcurra, 2011). Since paleohistological analyses are under way, it is not possible yet to estimate the age of UFSM 11505.

According to Bailleul & Horner (2016), cranial sutures may not fuse progressively during ontogeny in all archosaurs, being able even to become wider. Therefore, the presence of unfused cranial sutures does not imply that UFSM 11505 was a juvenile, while the size and closure pattern of the vertebral sutures suggest it is an adult specimen.

## Description

### General remarks

The skull is laterally displaced, and whereas the right side of the skull slipped forward, the mid-anterior left side slipped towards the broken mid-anterior right side, so the left hemimandible slid towards the midline, ending between the maxilla and the right hemimandible. There is a diagonally to the midline rupture which, on dorsal view, starts at the suture between the right frontal and the right nasal, ending at the medial portion at the left

nasal, separating the skull from side to side. This fracture was repaired and both parts were fixed together during preparation.

The posterior part of the skull preserves the occiput, but the braincase is lost. However, it is still possible to observe some elements of the posterior region which were displaced, e.g. quadrate, and elements of the palatal complex, e.g. pterygoids. The latter are displaced, locating out of the braincase, on the left side, between the jugal and the posterior part of the left mandible. Measurements of elements are seen in Table 1.

**Table 1. Measurements (in mm) of the elements, fenestrae and fossae of the skull of UFSM 11505. Asterisk: incomplete; dash: not preserved.**

	RIGHT		LEFT	
	Width	Height	Width	Height
External naris	39	9	39,8	11
Anteorbital fenestra	32,9	12	32,3	10,8
Anteorbital fossa	42,2	24	45,8	25,5
Orbital fenestra	28,8	33	28,5	32
Mandibular fenestra	37,2	13,8	-	-
	Width	Lenght	Width	Lenght
Nasal	12,5	81,5	11	82
Frontal	16	40	16,7	38,5
Parietal	22	?	20,5*	?
Lacrimal	30,45	20	21,5	31,2
Dentary	15	72,8	*	74,9*
Angular	4,8	52,1	-	-
Surangular	12,1	42	-	-
	WIDTH		LENGTH	
TOTAL	44		136	

Teeth are in a good preservation state, being possible to see details through magnification. Maxillary teeth are present on both sides, albeit incomplete, and all premaxillary teeth are present only on the right side.

**Premaxilla.** Both premaxilla are well preserved. Each one is very narrow, which surrounds the external naris by an anterior and posterior dorsal process (Fig 3). Anteriorly, it

goes upwards, contacting and being overlapped by the anterior process of the nasal bone. The anterior process of the premaxilla continues to form a tip anterior to the contact between the nasal and the premaxilla, which slightly expands laterally, forming a smoother shovel-shape snout than that of *Stagonolepis robertsoni* (Walker, 1961) or *Desmathosuchus smalli* (Small, 2002, Parker 2005), contrasting with the non-expanded snout of *Aetosaurus ferratus* (Schoch, 2007), *Paratyphothorax andressorum* (Schoch & Desojo, 2016) and *Stenomyti hungae* (Small & Martz, 2013). The posterior process outlines the posterior margin of the external naris and, although broken due to its fine thickness, contacts the ventral process of the nasal, excluding the maxilla of the margin of the external naris, as in PVL 2073 and UFSM 11505, respectively holotype and referred specimens of *Aetosauroides scagliai*. On the dorsal surface of the posterior process of the premaxilla, a small tubercle is present. The right premaxilla is broken, however it is possible to observe this contact on the left one. The right premaxilla bears, in its mid-posterior portion, five slender teeth, smaller than the maxillary ones. The left premaxilla presents its teeth broken, and therefore three alveoli are seen.

**Fig 3. Skull of referred specimen of *Aetosauroides scagliai* UFSM 11505.**

(A) Right lateral view. (B) Left lateral view. (C) Dorsal view. Abbreviations: pm-pr, dorsal projection of premaxillar; sa-pr, dorsal tuber of surangular.

**Maxillar.** It is the most anteroposteriorly extensive bone in lateral view of the skull, anteriorly extending to the mid-point of the external naris, posteriorly to the posterior end of the anteorbital fenestra and dorsally rounding the anterior part of the anteorbital fenestra (Fig 3A-B). There is a well-developed anteorbital fossa all around the anteorbital fenestra, except for the posterior end, and along which a fine continuous crest marks its limit. This fossa is composed anteriorly by the ascending process of the nasal and the maxillar, dorsally

by the ventral region of the nasal, ventrally by the maxillar and posteriorly by the lacrimal. The ventral margin of the maxilla is slight convex and presents five foramina along its anterior portion, whereas along its mid-posterior portion the running crest marking the anterorbital fossa ends. The anterior process is dorsoventrally thick, reducing its thickness anteriorly and ending up in a labiolingually depressed tip at the mid of external naris. The dorsal surface of this process contacts the ventral surface of the posterior process of the premaxilla. The ascending process is short, contacting dorsal- and anteriorly the nasal, and posteriorly the lacrimal. This process also forms the anterior portion of the anterorbital fenestra. The posterior process is elongate and somewhat rectangular at its posterior end. It forms the entire ventral margin of the anterorbital fenestra and forming the posterior end of this fenestra where it taps the ventral process of the lacrimal. The anterorbital fenestra is triangular as in *Stagonolepis robertsoni* (Walker, 1961), although larger in length.

**Nasal.** A slim but long bone, the nasal forms the dorsal margin of the nasal opening, tapering anteriorly the anterior process of the premaxilla (Fig 3). There is a ventral projection formed on its middle portion, which forms the posterior margin of the external naris, and contacts the posterior process of the premaxilla. Posteriorly, the nasal thick its width on dorsal view in a process, which contacts ventrally the maxilla and the lacrimal, and posterior the prefrontal and the frontal. On dorsal view, it is observed a triangular depression, which starts at the midpoint of the nasal, on its midline. This feature continues posteriorly, diverging to the lateral sides until the middle of the prefrontal, ending parallel to the posterior margin of the anterorbital fenestra.

**Prefrontal.** It is a triradiated element, with no ridges (Fig 3). Posteriorly it forms the upper frontal margin of the orbital fenestra. The dorsal process extends to form a small portion of the anterior margin of the orbital fenestra, also contacting the ventral margin of the frontal. The ventral process is short and, descending, contacts the upper posterior margin of

the lacrimal. The anterior process extends to contact a small portion of the posterior portion of the nasal, and laterally the dorsal margin of the lacrimal. Parallel to the dorsal margin of the lacrimal, as mentioned above, the depression that started at midpoint of the nasal continues, terminating before the ventral process of the prefrontal starts.

**Frontal.** Rectangular shaped, longer than wider bone. The frontal has  $\frac{2}{3}$  the length of the nasal and it is poorly ornamented (as only three or four grooves are seen per cm), forming most of the superior portion of the orbital opening (Fig 3). It is also observed a depression in this bone that surrounds the orbital opening. It also tapers anteriorly the nasal, forming a Z-shaped suture, laterally the anterior tip of prefrontal, and posteriorly the parietal bone. The right frontal is broken at its anterior portion, overlapping the left frontal and nasal elements. Near the suture between this bone and nasal, the continuation of the triangular depression that started at the midline of the nasal is seen, molding the anterior tip of the frontal into this depression.

**Parietal.** The parietals are broken transversally at their posterior portion, showing a semi-circular convex and thick shape, not flat, in occipital view. In this view, it is possible to see the posterior region of the endocranial cavity, completely slipped below the parietals and towards the right side. In dorsal view (Fig 3C), it is possible to measure its width, although not at the midpoint, which is wider than the frontal (see Table 1). It is more ornamented than the frontals, and it is possible to see three crests on the left parietal, and a few grooves (Fig 2C).

**Lacrimal.** An extensive three-branched bone that forms most of the margin of the anterorbital fenestra. Its posterior end forms the anterior margin of the orbit, dorsally tapering the ventral margin of the prefrontal (Fig 3A-B). It also tappers dorsally the very anterior ventral portion of the frontal and the very posterior ventral portion of the nasal. Its ventral branch forms the posterior end of the anterorbital fenestra, contacting the tip of the posterior



process of the maxillar. The ventral branch also has a ridge along its length, near the suture with the prefrontal, and which forms the posterior margin of the anteorbital fossa. The anterior branch tappers the dorsal margin of the anteorbital fenestra, reaching the posterior margin of the ascending process of the maxillar. The ridge along the ventral branch continues on the anterior branch, following the suture with the ventral margin of the prefrontal and the nasal, and so forming the dorsal margin of the anteorbital fossa.

**Jugal.** Excluded from the margin of the anteorbital fenestra and fossa by the contact of the lacrimal with the maxilla, the jugal forms the ventral margin of the orbital fenestra (Fig 3A-B). It contacts antero-dorsally a tiny portion of the lacrimal and anteriorly the posterior end of the maxillar. Despite of the posterior portion of jugal being broken, the ridge that was present along the maxillar continues along the jugal, and it is possible to observe that the jugal is not constricted. However, it is not possible to observe an inclination.

**Quadrate.** Only the right quadrate is preserved (Fig 4). In spite of partially displaced, the quadrate is still articulated with the mandible. The quadrate body is bell-shaped on posterior view, and presents no projections, whereas the quadrate head is broken. The mandibular articulation has two condyles, a ventrally and an anteriorly oriented, bounded by a thin ridge along the quadrate body and perpendicular to the ventral condyle. Moreover, a concave surface for the quadratejugal contact is exposed and, thus, noted between the body ridge and the anterior condyle. It is not possible to observe the synovial basal or optical joints and the quadrate foramen.

**Fig 4. Right quadrate in dorsal-lateral view.**

**Dentary.** This bone is gradually convex on its ventral margin and posteriorly it participates on forming the anterior margin of an oval external mandibular fenestra, and

branches off on its posterior end (Fig 3A). The upper branch contacts the surangular, forming the anterodorsal margin of the mandibular fenestra; and the lower branch contacts the angular, forming the anterior small margin of the mandibular fenestra, where a slight inflexion of the splenial on the ventral margin occurs, as in *Aetosaurus ferratus* (Schoch, 2007). The anterior portion of the dentary is edentulous, and only two teeth are preserved posteriorly to this region. At least two *alveoli* are seen, and both are located alongside the preserved teeth.

**Angular.** The angular extends anteriorly forming the ventral margin of the mandibular fenestra (Fig 3A). It is a narrow bone and slightly bowed on its ventral margin, maintaining its width through its length. On its third posterior portion, the angular contacts with the ventral margin of the surangular, getting thicker and terminating in a small projection under the surangular.

**Surangular.** The surangular frames dorsally and posteriorly the mandibular fenestra. It is noted the presence of a rounded tuber on the dorsal margin of this bone (Fig 3A) as in both *Stagonolepis* species, although it is shorter as in *Stenomyti* (Small & Martz, 2013). The surangular sutures with the angular along its ventral margin on its posterior end, as in *A. ferratus*, in an oblique suture, and forms a posteroventral projection that expands dorsoventrally, where it is possible to observe a surangular foramen close to the glenoid fossa.

**Splenial.** It is a thin and anteriorly sharp bone, observed on the left medial view on the right side of the lower jaw. A displaced left lower jaw covers its posterior portion, and it is only possible to affirm that the splenial covers its medial surface. On the right lateral view, the medial ventral margin of the splenial shows right below the suture between the angular and the surangular bones, and it is visible only in this region (Fig 3A). On ventral view, the splenial follows the dentary anteriorly in length, having a straight suture with it. Once the medial anterior tip of the splenial is broken, it is not possible to observe the mylohyoid foramen.

## **Dentition**

UFSM11505 present homodont posteriorly recurved teeth with tecodont implantation, and with crown measuring 5-6 mm. Most teeth are preserved and were found *in situ*, despite one tooth found isolated near the skull, which is most likely to be a dentary tooth based on its morphology. All teeth have no constriction or swelling at the base of the crown and are distally recurved. The presence of serration and the cross-section form vary depending on the position of tooth.

**Premaxillary teeth.** Right premaxilla bears five elongate teeth mid-posteriorly located, slightly recurved, without any constrictions and with the same width from crown base to apex (cylindrical). There is no evidence of wear facets, serrations or ornamentations. No teeth of the left premaxilla are preserved.

**Maxillary teeth.** Labiolingually constricted, distally recurved and with an oval cross-section. There is a straight and serrated carina along the mesial and distal crown margins, counting 8 denticles per mm (Fig 5). There are no flutes or ridges along the crown.

### **Fig 5. Left maxillary teeth.**

Close of the three most posteriorly preserved maxillary teeth, showing serrations on distal crown margin.

**Dentary teeth.** Dentary teeth are lanceolate in cross-section, with a pronounced distal carina along the crown. The crown is strongly distally recurved from its middle to apex, forming a “knee” at the base-apex midline. Teeth are smooth, without grooves or ridges, and are smaller than the maxillary ones.

The amount of information allowed us to reconstruct a model of the skull of *Aetosauroides scagliai*, based on the models of Desojo & Ezcurra (2011) and Casamiquela (1960; 1967). This reconstruction is showed in Fig 6 along with reconstructions of *Aetosaurus ferratus* (Schoch, 2007), *Paratypothorax andressorum* (Schoch & Desojo, 2016), *Stagonolepis robertsoni* (Walker, 1961) and *Desmatosuchus smalli* (Small, 2002).

**Fig 6. Skull reconstructions of some aetosaur species and, in detail, the referred snout in dorsal view of each species.**

(A) *Aetosaurus ferratus* (modified from Schoch, 2007). (B) *Paratypothorax andressorum* (modified from Schoch & Desojo, 2016). (C) *Stagonolepis robertsoni* (modified from Walker, 1961). (D) *Desmatosuchus smalli* (Small, 2002). (E) *Aetosauroides scagliai* (modified from Desojo & Ezcurra, 2011). Pointed lines represent unpreserved bones. Abbreviations: a, angular; aof, anteorbital fenestra; ar, articular; d, dentary; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxillar; maf, mandibular fenestra; n, nasal; p, parietal; pf, postfrontal; pmx, premaxillar; pm-pr, dorsal projection of premaxillar; po, postorbital; prf, prefrontal; q, quadrate; qj, quadrate-jugal; sp, splenial; sq, squamosal.

## Phylogenetic Analysis

The description of the skull in UFSM11505 has provided a set of yet unknown cranial traits on *Aetosauroides scagliai* (e.g. premaxilla, tooth morphology; totalizing new information on eight characters of the data matrix) and on aetosaur skull anatomy in general as well. These features provided the necessary information to perform cladistic analysis and, therefore, answer some questions about aetosaur phylogeny (see discussion).

To the cladistics analysis, the most recent data matrix (Parker, 2016) was used, which is originally composed of 83 characters and 28 taxa. This data matrix was updated with

the phylogeny provided by Schoch & Desojo (2016), resulting in a matrix of 83 characters and 28 taxa, once the information of SMSN 19003, a specimen considered to the data matrix of Parker (2016) as a separate OUT (Operational Taxonomic Unit) and described as *Paratypothorax andressorum* by Schoch & Desojo (2016), was added to this species. Parker (2016) ordered seven characters, and we kept the same characters as additive (ordered). The ‘rauisuchian’ *Postosuchus kirkpatricki* was used to root the recovered most parsimonious trees (MPTs) and *Revueltosaurus callenderi*, a pseudosuchian, was used as second outgroup.

UFSM 11505 was added as a separate OTU to the data matrix. Then, it was analyzed under equally weighted maximum parsimony using TNT 1.5 (Goloboff *et al.* 2008). Zero-length branches among any of the recovered MPTs were collapsed according to rule 1 of Coddington & Scharff (1994).

Five previously unknown characters for *A. scagliai* were scored for UFSM 11505 (1:1; 12:0; 13:0; 31:1, 35:0) and four characters were modified from the previously matrix for the holotype (5:1→0, 19:1→0, 30:0→1, 35:0→?). For a more detailed approach, see discussion.

We ran the analysis of the adapted matrix from Parker (2016) using traditional search of 100 replications of Wagner trees (with random addition sequence), followed by TBR branch swapping algorithm (holding 10 trees per replicate). The analysis resulted in 34 MPTs requiring 205 steps. The strict consensus of this tree is provided in Fig 7A, featuring a large polytomy at the base of the tree. To resolve this polytomy, we ran PCR according to methodology present in Pol & Escapa (2009), aiming to measure the stability of used taxa. This analysis recovered *Aetobarbakinoides brasiliensis* Desojo *et al.*, 2012, *Stenomyti hungae* Small & Martz, 2013, and *Polesinesuchus aurelioi* Roberto-da-Silva *et al.*, 2014 as the most unstable taxa in the analysis. We excluded these three taxa *a priori*, resulting in a matrix of 83 characters and 25 taxa, and ran an analysis with the same configuration as the first analysis.

This analysis resulted in 6 MPTs with 193 steps. The strict (=Nelsen) consensus tree is showed in Fig 7B. As *Coahomasuchus kahleorum* formed a trichotomy with both the unnamed group formed by UFSM 11505 + *A. scagliai* and the Stagonolepididae (*sensu* Parker, 2016), and an examination of the 6 MPTs demonstrated that this taxon occurs in 8 possible positions, it was pruned *a posteriori*. The strict (=Nelsen) consensus tree of these 6 MPTs with Bremer support is provided in Fig 8.

**Fig 7. Strict (=Nelsen) consensus of 34 (A) and 6 (B) MPTs.**

(A) Strict consensus of the 34 MPTs with large polotomy. (B) Strict consensus of the 6 MPTs after *a priori* pruning of *Aetobarbakinoides brasiliensis*, *Stenomyti hungae* and *Polesinesuchus aurelioi*.

**Fig 8. Strict (=Nelsen) consensus of the 6 MPTs used for this study after *a posteriori* pruning of *Coahomasuchus kahleorum*.**

Bremer support values are shown for all nodes.

## Discussion

Both osteology description and phylogenetic analysis revealed some interesting traits on *Aetosauroides scagliai*. Here we discuss the new states of characters recognized for this taxon.

Teeth has a variable morphology within Aetosauria. More derived taxa (Parker, 2016), as *Aetosaurus ferratus* Schoch, 2007, presents bulbous and not recurved crowns, as those of *Stenomyti hungae* Small & Martz, 2013 and *Paratypothorax andressorum* Schoch & Desojo, 2016, also more derived taxa. None of them has serrations on their teeth. This contrast with teeth morphology of *Stagonolepis robertsoni* Walker, 1961, which have a “leaf-

like” shape on labial/lingual view, compressed from side to side and with denticulate anterior ridge (Walker, 1961), and it is an earlier taxon comparing to *A. ferratus*, *S. hungae* and *P. andressorum*. UFSM 11505 teeth, as mentioned in description, are oval in occlusal view and posteriorly recurved in labial/lingual view, without a constriction between root and crown, and presents denticles on both mesial and distal regions. In Parker (2016), tooth morphology is described for *A. scagliai*, once PVL 2059, its referred material, has one maxillary tooth and dentary teeth poorly preserved. Nonetheless, it is not possible to know if the only maxillary tooth of PVL 2059 is recurved or not, once its crown is broken. Accordingly, we modified the state of the character 35 of Parker (2016) for *A. scagliai* from fully recurved (state 0) to unknown (?). Posteriorly, one of the author of the present paper (Desojo) observed denticles on the teeth fragments of PVL 2059 (pers. comm.). Within Archosauriformes, tooth serrations are present in nearly all clades ancestrally, as in *Revueltosaurus callenderi* (Nesbitt, 2011; Ezcurra, 2016), used here as a second outgroup. As *A. scagliai* is herein recovered as a basal and sister-taxon of all other Aetosauria members, confirming previous studies (Desojo et al., 2012; Schoch & Desojo, 2016; Parker, 2016), and both UFSM 11505 and PVL 2059 having serrations on their teeth, these could indicate the presence of denticles as a plesiomorphic characteristic within Aetosauria.

The variation of morphology between premaxillary and maxillary teeth is also another feature present in UFSM 11505. As mentioned before, premaxillary teeth are cylindrical in shape, and slightly recurved, in contrast with the oval shape in occlusal view and recurved maxillary teeth. Variation between premaxillary and maxillary teeth is also seen in *Aetosaurus*, in which maxillary teeth are “more bulbous and slightly longer than those of the premaxilla” (Schoch, 2007).

Another peculiarity within Aetosauria is the shape of premaxilla, and it is one of the key elements to understand more completely the Aetosauria phylogeny. It is known for

aetosaurus two general shapes of the premaxilla in dorsal view: an anteromedially tapering and a laterally expanded premaxilla, known as “shovel-shape” (Parrish, 1994; Parker, 2016). *Desmotosuchus smalli* Small, 2002 and *Stagonolepis robertsoni* Walker, 1961 both present a laterally expanded premaxilla, maintaining a nearly constant width until the apex (Parker, 2016). In *Aetosaurus ferratus* Schoch, 2007, *Stenomyti hungae* Small & Martz and *Paratypothorax andressorum* Schoch & Desojo, 2016, the premaxilla tapers anteromedially. Both holotype, PVL 2073, and referred materials in previous studies (Casamiquela 1960, 1961, 1967; Desojo 2005a; Parker, 2016) did not have the premaxilla preserved, and then it was not possible to tell which shape it had. However, UFSM 11505 presents its premaxilla preserved and smoothly laterally expanded, herein described as having a “smooth shovel-shape”, more similar to *Desmotosuchus* than to *Aetosaurus*. In the phylogeny proposed by Parker (2016) and herein corroborated, *Aetosauroides scagliai* is a non-stagonolepididae aetosaur sister with all Stagonolepididae aetosaurus. Two branches form Stagonolepididae: Desmotosuchia and Aetosaurinae. *Desmotosuchus* and *Stagonolepis* are branched within Desmotosuchia, and *A. ferratus*, *S. hungae* and *P. andressorum* are branched within Aetosaurinae. As *Aetosauroides scagliai* is a basal taxon within Aetosauria, the character presented by UFSM 11505 supports the plesiomorphic condition for the clade, and could indicate that the expansion of the premaxilla may have a tendency to disappear in Aetosaurinae, as in *Aetosaurus*, *Stenomyti* and *Paratypothorax*, or expand more, as defined by Parker (2016) in Desmotosuchia, as in *Stagonolepis* and *Desmotosuchus*.

The premaxilla also has, in some taxa, its dorsal surface with a prominent dorsal tubercle that extends into the external naris. This feature was not described for *A. scagliai* (PVL 2059) because the exactly portion where this tubercle is located is broken, and therefore the tubercle is not preserved. However, it is possible to observe a small tubercle on UFSM



11505, less prominent than that of *Stagonolepis* and *Desmotosuchus*, and similar to that of *Stenomyti*.

On the jugal, according to Nesbitt (2011), in most archosauriforms its ventral margin is horizontally oriented. This is also seen in *Paratypothorax andressorum*, and is in contrast with other aetosaurs, as *Desmotosuchus*, *Stagonolepis robertsoni* and *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969, which have a posteroventrally inclined ventral margin of the jugal. The jugal was not preserved neither in the holotype of *A. scagliai* nor in the referred materials (Casamiquela, 1960, 1961, 1967; Desojo, 2005a; Parker, 2016). In lateral view, the jugal of UFSM 11505 appears to have a nearly horizontal ventral margin, not being inclined to any direction. Additionally, the anterior process of the jugal is excluded from the border of the anteorbital fenestra by the contact between the lacrimal and maxillar in UFSM 11505, as seen in other crocodylomorphs as *Postosuchus kirkpatricki* and *Revueltosaurus* (Nesbitt, 2011), both used as outgroups. The jugal is also excluded from the anteorbital fenestra in *Stenomyti*, *Aetosaurus*, *Paratypothorax* and *Coahomasuchus kahleorum* Heckert et al., 2010, contrasting with the character seen in the more derived clade Desmotosuchia (*sensu* Parker, 2016), where the jugal participates on the formation of the anteorbital fenestra margin, as in *Desmotosuchus* and *Stagonolepis*. Therefore, it seems that *A. scagliai* bears basal states of characters regarding the jugal.

UFSM 11505 presents, on the dorsal margin of the surangular, a prominent rounded tuber (state 1 of character 5). This characteristic is seen in both *Stagonolepis* species, *S. olenkae* Sulej, 2010 and *S. robertsoni*, and also in *Stenomyti hungae* and, as the posterior portion of the mandible was unknown for *A. scagliai*, the prominent rounded tuber was here assigned as present (state 1) for this species.

Regarding the parietals and frontals, Parker (2016), in its data matrix, assigned to the character 19 (comparison of transverse width between frontals and parietals at anteroposterior

mid-points) a frontal element wider than the parietal (state 1), as in *Desmotosuchus* and *Stagonolepis*, without a description or comment on the characters list. On the first descriptions of *Aetosauroides* skull (Casamiquela 1960; 1961; 1967), no observations of the size of these elements were taken, once the parietals were not preserved. On UFSM 11505, although the parietals are broken at their posterior portion, it is possible to verify that their width at the anterior portion are wider than the midpoint of frontals (see Table 1). Hence, it was assigned here as parietals wider than the frontals (state 0), as occur in *Aetosaurus ferratus* and *Stenomyti*.

On the “slipper-shaped” mandible of aetosaurs, Parker (2016) modified a character on the data matrix of Heckert & Lucas (1999; character 15) in two different characters (29 and 30 of Parker, 2016). The character 29 was described as the ventral margin of the mandibular ramus in lateral view, which is gradually convex in *A. scagliai* (state 0), an autapomorphy for this species (Desojo & Ezcurra, 2011), and with an inflexion of the splenial or the dentary in other Stagonolepididae (*sensu* Parker, 2016) aetosaurs. The character 30 was described as the anterior end of the dentary in lateral view, which, as described by Parker (2016), has a rounded termination in *A. scagliai*, as the author observed in PVL 2059, and tapers to an acute point in all other aetosaurs, as contributing to the “slipper-shape” of the mandibular ramus. However, this character is not preserved in PVL 2059, and then it is not possible to tell if the distal end is indeed rounded, contradicting the affirmation. In UFSM 11505, the distal end tapers to an acute point (state 1), as all other Aetosauria taxa. However, it does not contribute to the “slipper-shaped” mandibula, once *A. scagliai* does have a gradually convex mandibular ramus. Therefore, the state of character 30 was modified from state 0 (dentary with rounded distal end) to 1 (distal end of dentary tapers to an acute point) for *A. scagliai*.

We also discuss some punctual questions regarding the new states of characters. Here we summarize and discuss briefly two questions we found relevant to be answered in this study.

- 1) Is the maxillar excluded from the external naris an intraspecific variation?

In archosaurs, the skull exhibits a trend to exclude the maxilla of the external naris, and it is preserved in a variable degree in the descendent groups (Romer, 1956), as in Pseudosuchia the maxillar participates from the external naris margin (REFERENCIA?). This state of character is present in *A. scagliai* and the outgroup *Postosuchus kirkpatricki* but not in all other Aetosauria members. In both referred materials of *A. scagliai* in Desojo & Báez (2005) and Parker (2016; PVL 2059 and PVL 2052), this autapomorphy is preserved. Considering the trend in archosaurs to exclude the maxillar from the external naris and the place occupied by UFSM 11505 in this phylogeny as an early taxon, in a politomy with *A. scagliai*, this may indicate a plesiomorphic state of this character. On the other hand, in late Aetosauria taxa, this characteristic may be modified until the maxillar participates of the margin of the external naris.

Additionally, in UFSM 11505, the descendent process of nasal and ascendant process of premaxillar are overcoating the maxillar and fractured in their distal portions, which makes the maxillar appears to be participating of the external naris margin. Thereby, this could be an intraspecific variation of this character, implying the tendency in Aetosauria to the participation of the maxillar in the external naris margin.

- 2) The smooth shovel-shaped premaxilla: are this and other states of characters in *A. scagliai* plesiomorphic?

To understand the position occupied by *Aetosauroides*, it is first necessary to understand the problematic of the phylogenetic place of *Aetosaurus ferratus* within Aetosauria.

In a revision of *Aetosaurus ferratus*, Schoch (2007) recognized for this taxon a shorter premaxilla with an edentulous and very short anterior portion, and the anterior end of premaxilla without lateral expansion. The author defined them as plesiomorphic characters, in according to other phylogenetic studies that placed *Aetosaurus* at the base of Aetosauria (e.g. Parrish, 1994; Heckert & Lucas, 1999), and *Aetosauroides* as a sister taxon of *Stagonolepis* (Parrish, 1994). However, recent phylogeny studies recovered not only *A. ferratus* nested within Stagonolepididae (Parker, 2007) but also in a politomy with *Coahomasuchus kahleorum* and Typothoracinae (Parker, 2016), in contrast with studies mentioned above and others that pulled *Aetosaurus* to the base of the tree, along with *Aetosauroides scagliai* (Desojo & Ezcurra, 2011; Desojo, Ezcurra & Kischlat, 2012; Heckert et al., 2015).

It is considered that the *Aetosaurus ferratus* characters mentioned above as plesiomorphic are unique within Aetosauria. For Cerda & Desojo (2010) and Schoch & Desojo (2016), these traits regarded as plesiomorphic are more likely to be interpreted as of a juvenile form. Notwithstanding, *Aetosaurus ferratus* presents another set of characters that seem to show trends among late taxons within the group. In this regard, *Aetosauroides scagliai* presents features that resemble both with characters of the outgroup and with early characters of Aetosauria: (1) the exclusion of the maxillar from the margin of the external naris, present in *Aetosauroides* but not in *Aetosaurus* nor in any other Aetosauria taxon; (2) smoothly expanded premaxilla may indicate a state of character in which the expansion could posteriorly disappear, as in *Aetosaurus* and *Stenomyti*, or expand more, as in *Stagonolepis* and *Desmotosuchus*; (3) the presence of conical teeth, not bulbous, is a characteristic within Pseudosuchia (Zittel, 1902) and present in *Aetosauroides*, but not in other Aetosauria taxa, which bear bulbous teeth (*Aetosaurus*, *Stagonolepis*, *Stenomyti*, *Desmotosuchus*); (4) the presence of premaxillary teeth are a “primitive” characteristic in tetrapods (Romer, 1956) and

are present in *Aetosauroides* and *Typothoracinae* (*sensu* Parker, 2016), but absent in late taxa as *Desmatosuchus*.

As the herein presented phylogenetic analysis supports well *Aetosauroides scagliai* at the base of the tree, the state of characters mentioned above could be considered as plesiomorphic for *Aetosauroides*, corroborating previous studies (Desojo et al., 2012; Parker, 2016; Schoch & Desojo, 2016).

## Conclusions

The recognition of hitherto unknown skull characters for *Aetosauroides scagliai*, like the smooth shovel-shaped premaxilla, the recurved and not constricted teeth, and the presence of a tuber on the surangular allow greater knowledge on the anatomy of this species and the definition of plesiomorphic state of characters. Additionally, the result of phylogenetic analysis, confirming *A. scagliai* on the base of the tree reinforces this as the earlier species within Aetosauria.

Our analysis, along with other studies (e.g. Schoch 2007, Desojo & Ezcurra 2011, Parker 2016, Schoch & Desojo 2016) emphasizes the importance of detailed descriptions and phylogeny reviews to thereby define the characters, aiming to recognize them as plesiomorphic or as characteristic of juveniles that vary with ontogeny. Therewith, the obtainment of a more accurate phylogeny and a better knowledge of Aetosauria in general could and can be achieved in future studies.

## Acknowledgements

We thank Luiz Flavio P. Lopes (UFRGS) for the photographs, Claudio Bortolaz (Museu Padre Daniel Cargnin, Mata, RS, Brazil) for the earlier preparation of the skull, Marcel Lacerda and Belén von Baczko for the discussions. We also thank project PICT 2014-609 of Argentina (to J. B. Desojo).

## References

Agassiz L. Monographie des poissons fossiles du Vieux Grés Rouge ou Système Dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie. Neuchatel: Jent et Gassman. 1844. doi: 10.5962/bhl.title.5752. French.

Bailleul AM, Horner Jr. Comparative histology of some craniofacial sutures and skull-base synchondroses in non-avian dinosaurs and their extant phylogenetic bracket. *J Anat.* 2016;229:252-285.

Barberena MC, Araújo DC, Lavina EL. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brasil. *Natl Geogr Res.* 1985;1:5-20.

Brochu CA. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *J Vertebr Paleontol.* 1996;16(1):49-62. doi: 10.1080/02724634.1996.10011283.

Brust ACB. Descrição anatômica e análise sistemática preliminar de um aetossauro da Formação Santa Maria (Membro Alemoa, Zona de Assembleia Hyperodapedon), Triássico

Superior do Sul do Brasil. Undergraduate thesis. Brazil: Federal University of Santa Maria, Santa Maria. 2014. Portuguese.

Casamiquela RM. Noticia preliminar sobre dos nuevos estagonolepoideos Argentinos. *Ameghiniana*. 1960;2:3-9. Spanish.

Casamiquela RM. Dos nuevos estagonolepoideos Argentinos (de Ischigualasto, San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. 1961;16:143-203. Spanish.

Casamiquela RM. Materiales adicionales y reinterpretación de *Aetosauroides scagliai* (de Ischigualasto, San Juan). *Revista del Museo de La Plata, Paleontología Serie 5*. 1967;33:173-196. Spanish.

Cerda IA, Desojo JB. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. *Lethaia*. 2011;44:417-428.

Coddington J, Scharff N. Problems with zero-length branches. *Cladistics*. 1994;10(4):415-423. doi: 10.1111/j.1096-0031.1994.tb00187.x.

Cope ED. Report on the geology of that part of northwestern New Mexico examined during the field season of 1874. In: Wheeler GM, ed. Annual report upon the geographical explorations west of the one hundredth meridian in California, Nevada, Nebraska, Utah, Arizona, Colorado, New Mexico, Wyoming and Montana. Washington, D.C.: United States Government Printing Office 981–1017 (61–97 of separate report LL). 1875.

Cope ED. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Transactions of the American Philosophical Society, 1986;14:1-252.

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart. 2017;36:199-204.

Da-Rosa AAS. Geological context of the dinosauriform-bearing outcrops from the Triassic of Southern Brazil. J South Am Earth Sci, 2015;61:108-119. doi: 10.1016/j.jsames.2014.10.008.

Da-Rosa AAS, Leal LA. New elements of an armored archosaur from the Middle to Upper Triassic, Santa Maria Formation, south of Brazil. Arquivos do Museu Nacional, 2002;60(3):149-154.

Da-Rosa AAS. Sítios fossilíferos de Santa Maria, RS. Ciência & Natura. 2004;26(2):75-90. Portuguese.

Da-Rosa AAS, Waichel BL, Peixoto DV, Del-Mouro L, Rogério DW, et al. Primeiro registro de crânio de aetossauro para o Neotriássico do sul do Brasil. In: Martello AR, Kotzian CB. Boletim de Resumos da Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia “Paleo”, Sociedade Brasileira de Paleontologia. 2009.

Desojo JB. Los aetosaurios (Amniota, Diapsida) de América del Sur: sus relaciones y aportes a la biogeografía y bioestratigrafía del Triásico continental. PhD thesis, Universidad de Buenos Aires. 2005. Spanish



Desojo JB, Báez, AM. ¿Es *Aetosauroides* Casamiquela, 1960 (Amniota: Aetosauria) sinónimo junior de *Stagonolepis*?. In: Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Ameghiniana. 2005;42(4):24-25. Spanish.

Desojo JB, Ezcurra MD, Kischlat EE. A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of southern Brazil. Zootaxa. 2012;3166:1-33.

Desojo JB, Ezcurra MD. A reappraisal of the taxonomic status of *Aetosauroides* (Archosauria, Aetosauria) specimens from the Late Triassic of South America and their proposed synonymy with *Stagonolepis*. J Vertebr Paleontol. 2011;31:596-609.

Fraas O. *Aetosaurus ferratus* Fr. Die gepanzerte Vogel-Echse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart: Festschrift zur Feier des vierhundertjährigen Jubiläums der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen. Württembergische Naturwissenschaftliche Jahreshefte. 1877;33:1-22. German.

Gauthier JA. Saurischian monophyly and the origin of birds. Memoirs of the California Academy of Sciences. 1986;8:1-55.

Goloboff P, Farris J, Nixon K. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics. 2008;24:774-786. doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x

Heckert AB, Lucas SG. A new aetosaur (Reptilia: Archosauria) from the Upper Triassic of Texas and the phylogeny of aetosaurs. J Vertebr Paleontol. 1999;19:50-68.

Heckert AB, Schneider VP, Fraser NC, Webb RA. A new aetosaur (Archosauria: Suchia) from the Upper Triassic Pekin Formation, Deep River Basin, North Carolina, U.S.A., and its implications for early aetosaur evolution. *J Vertebr Paleontol.* 2015;35(1):e881831. doi: 10.1080/02724634.2014.881831.

Hendrickx C, Mateus O, Araújo R. A proposed terminology of Theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *J Vertebr Paleontol.* 2015;35(5).

Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, 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. *J South Am Earth Sci.* 2014;55:123-132.

Horn BLD, Schultz CL, Figueiredo AEQ, Motta FA. Recognition of the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Late Triassic) in a relictual occurrence over the Sul-Rio-grandense Shield. *Revista Brasileira de Paleontologia.* 2015;18(1):91-96.

Huxley TH. On the *Stagonolepis robertsoni* (Agassiz) of the Elgin Sandstone; and on the recently discovered footmarks in the Sandstones of Cummingstone. *Proceedings of the Geological Society.* 1859;15:440–460. doi: 10.1144/GSL.JGS.1859.015.01-02.54.

Irmis RB. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *J Vertebr Paleontol.* 2007;27(2):350-361.

Nicholson HA, Lydekker RA. Manual of Palaeontology for the Use of Students, with a General Introduction on the Principles of Paleontology. Edinburgh: William Blackwood & Sons. 1889.

Nesbitt SJ. The early evolution of archosaurs: Relationships and the origin of major clades. Bull Am Mus Nat Hist. 2011;352:1–292. <http://dx.doi.org/10.1206/352.1>

Parker WG. Reassessment of the aetosaur '*Desmotosuchus*' *chamaensis* with a reanalysis of the phylogeny of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). J Syst Palaeontol. 2007;5:41-68.

Parker WG. Revised phylogenetic analysis of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia); assessing the effects of incongruent morphological character sets. PeerJ. 2016;4:e1583. doi: 10.7717/peerj.1583

Parrish JM. Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. J Vertebr Paleontol. 1994;14:196-209.

Pol D, Escapa IH. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. Cladistics. 2009;25:1-13.

Roberto-da-Silva LC, Desojo JB, Cabreira SRF, Aires ASS, Müller RT, Pacheco CP, et al. A new aetosaur from the Upper Triassic of the Santa Maria Formation, southern Brazil. Zootaxa. 2014;3764:240-278.

Romer AS. *Osteology of Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press. 1956.

Schoch RR, Desojo JB. Cranial anatomy of the aetosaur *Paratypothorax andressorum* Long & Ballew, 1985, from the Upper Triassic of Germany and its bearing on aetosaur phylogeny. *Neues Jahrb Geol Palaontol Abh.* 2016;279(1):73-95.

Schoch RR. Osteology of the small archosaur *Aetosaurus* from the Upper Triassic of Germany. *Neues Jahrb Geol Palaontol Abh.* 2007;246(1):1-35. doi: 10.1127/0077-7749/2007/0246-0001

Small BJ, Martz JW. A new basal aetosaur from the Upper Triassic Chinle Formation of the Eagle Basin, Colorado, USA. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, eds. *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*, Geological Society, London, Special Publications. 379. Bath: Geological Society Publishing House; 2013. p. 393-412.

Small BJ. Cranial anatomy of *Desmatosuchus haplocerus* (Reptilia: Archosauria: Stagonolepididae). *Zool J Linn Soc.* 2002;136(1):97–111. doi: 10.1046/j.1096-3642.2002.00028.x.

Walker AD. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philos Trans R Soc Lond B Biol.* 1961;244(709):103–204. doi: 10.1098/rstb.1961.0007

Zacarias JD. Uma nova espécie de tecodonte aetossauro (*Aetosauroides subsulcatus*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico de Rio Grande do Sul, Brasil. MS thesis. Brazil: Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1982. Portuguese.

Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale JF. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana paleogeography and paleoclimate. *Sediment Geol.* 2003;161:85-105. doi:10.1016/S0037-0738(02)00397-4

Zittel KAV. *Text-book of Palaeontology*. Translated and edited by Charles R. Eastman. New York: The MacMillan Company. 1902.

## **Supporting information**

**S1 Supporting Information.** Character/Taxon matrix.

APÊNDICE I – Figuras presentes no artigo submetido.

Fig 1.

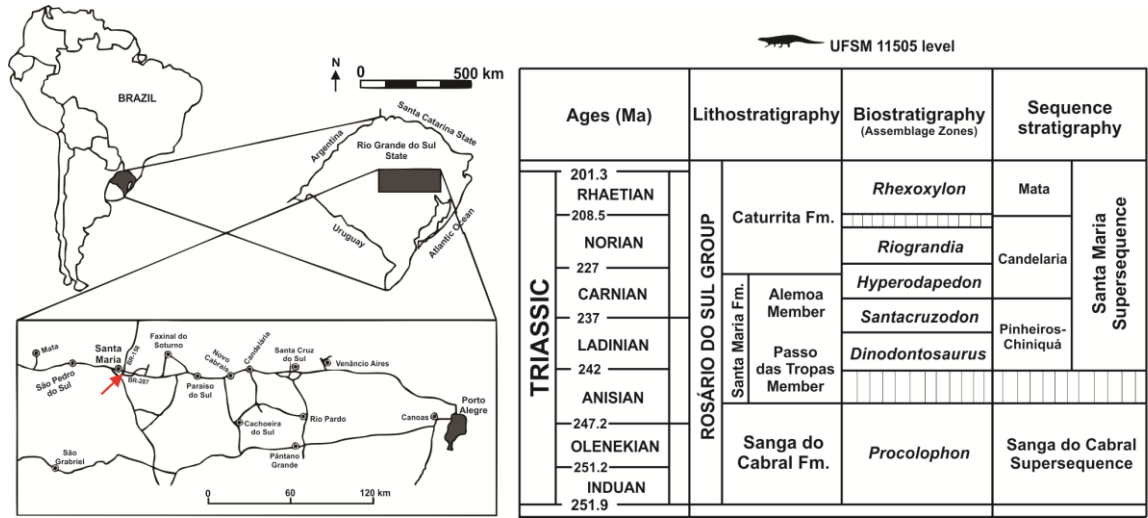


Fig 2.

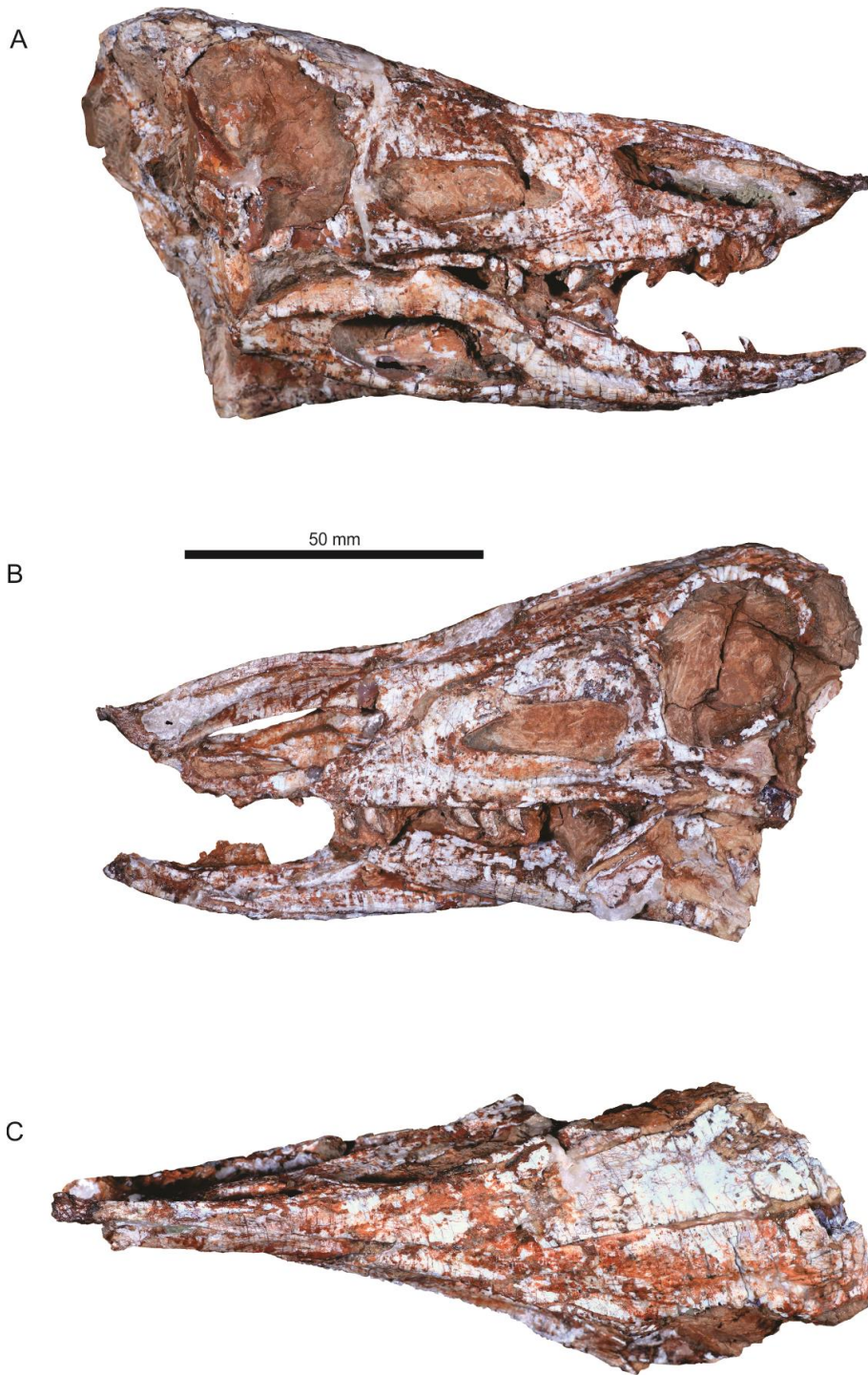


Fig 3.

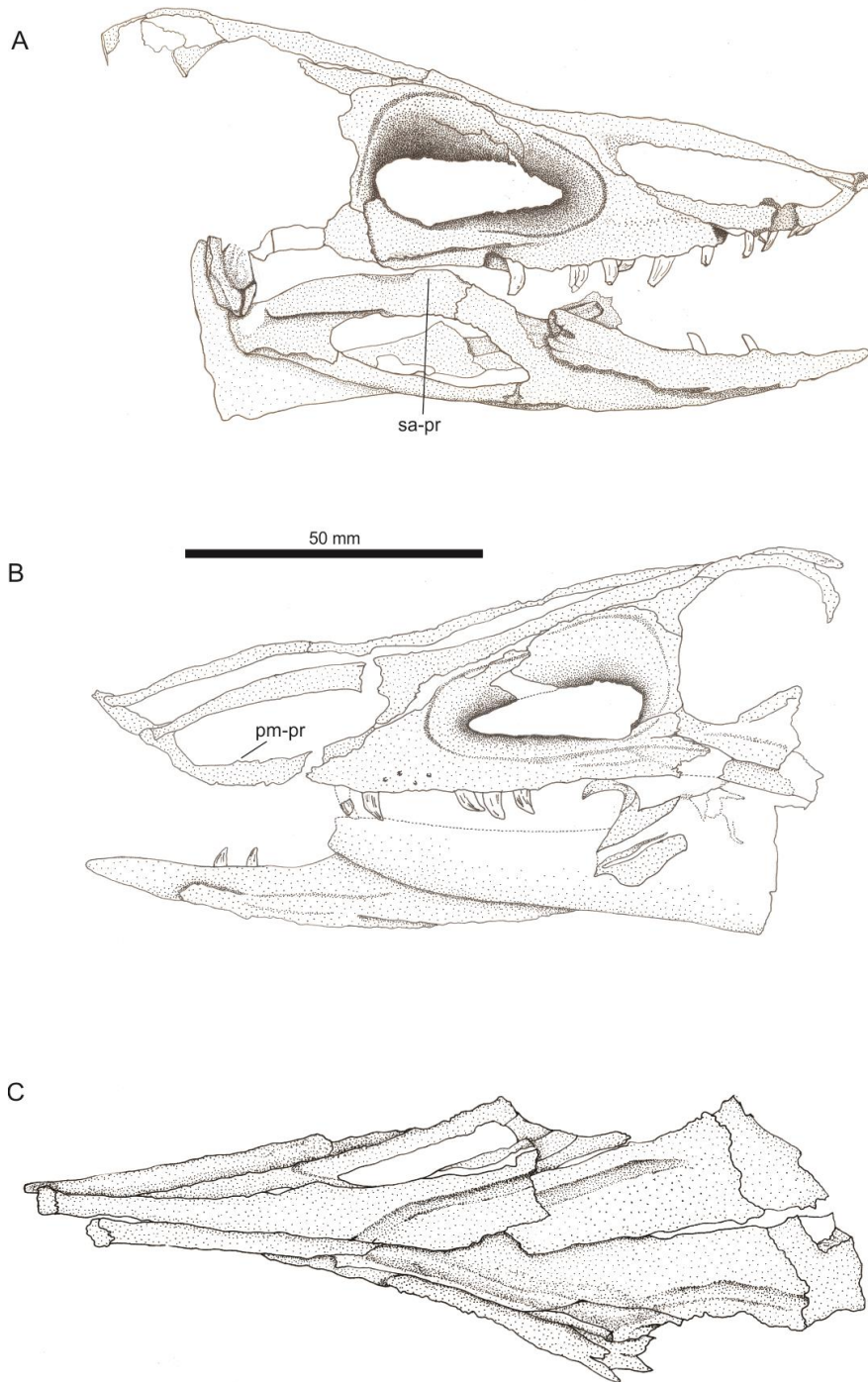




Fig 4.

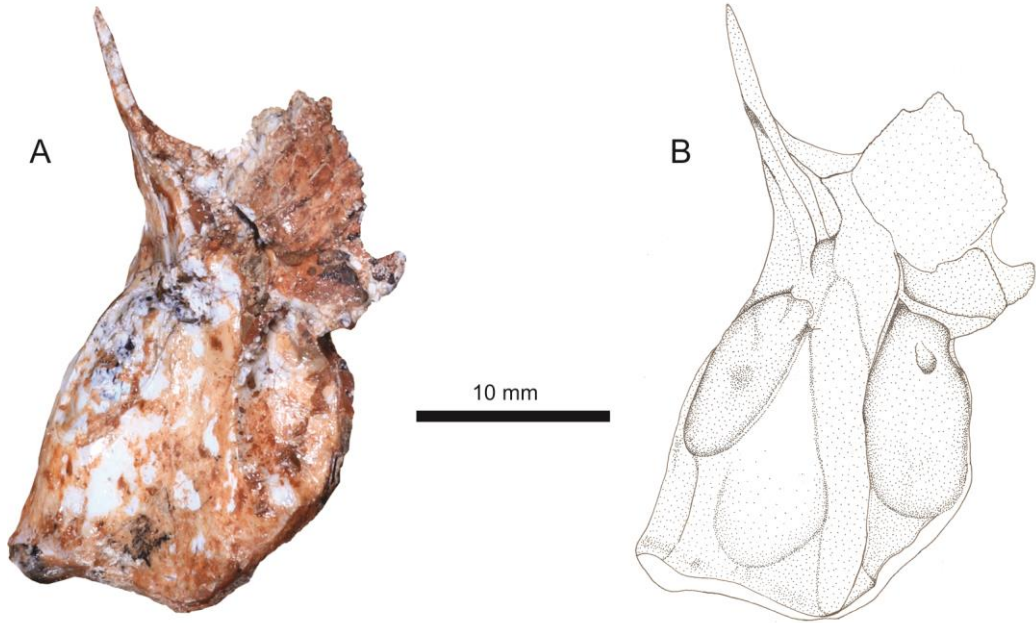


Fig 5.



Fig 6.

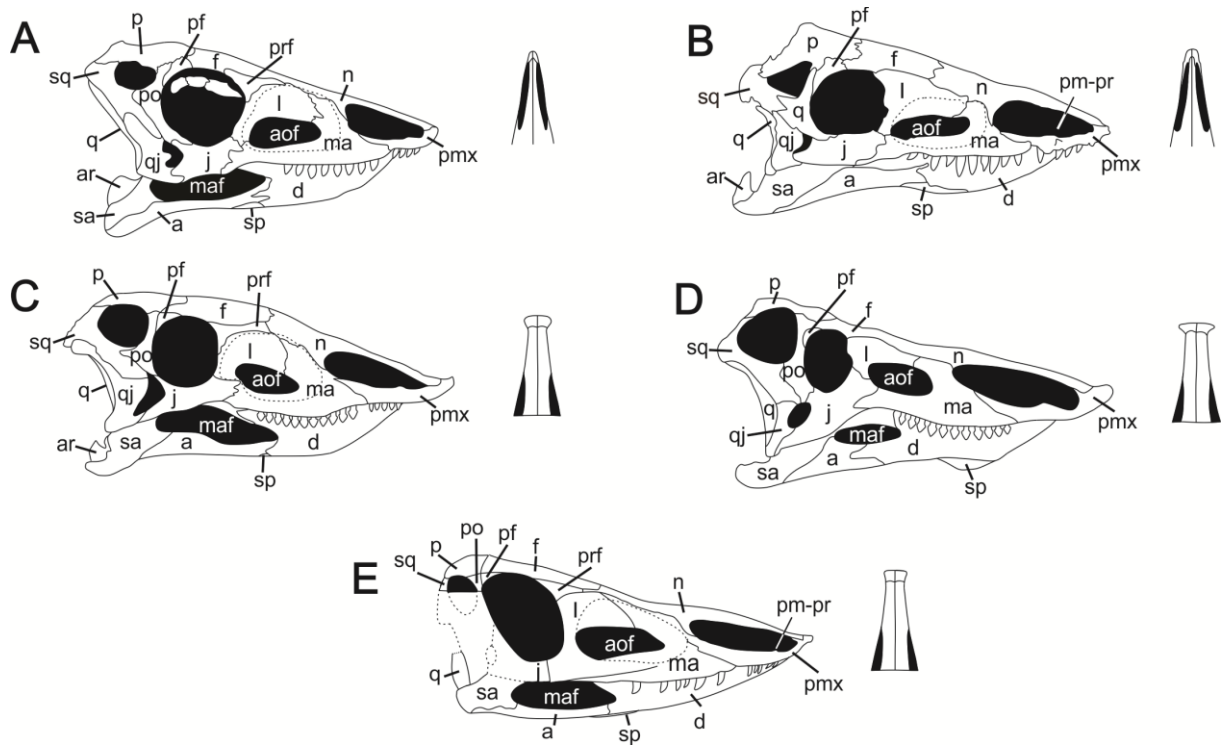


Fig 7.

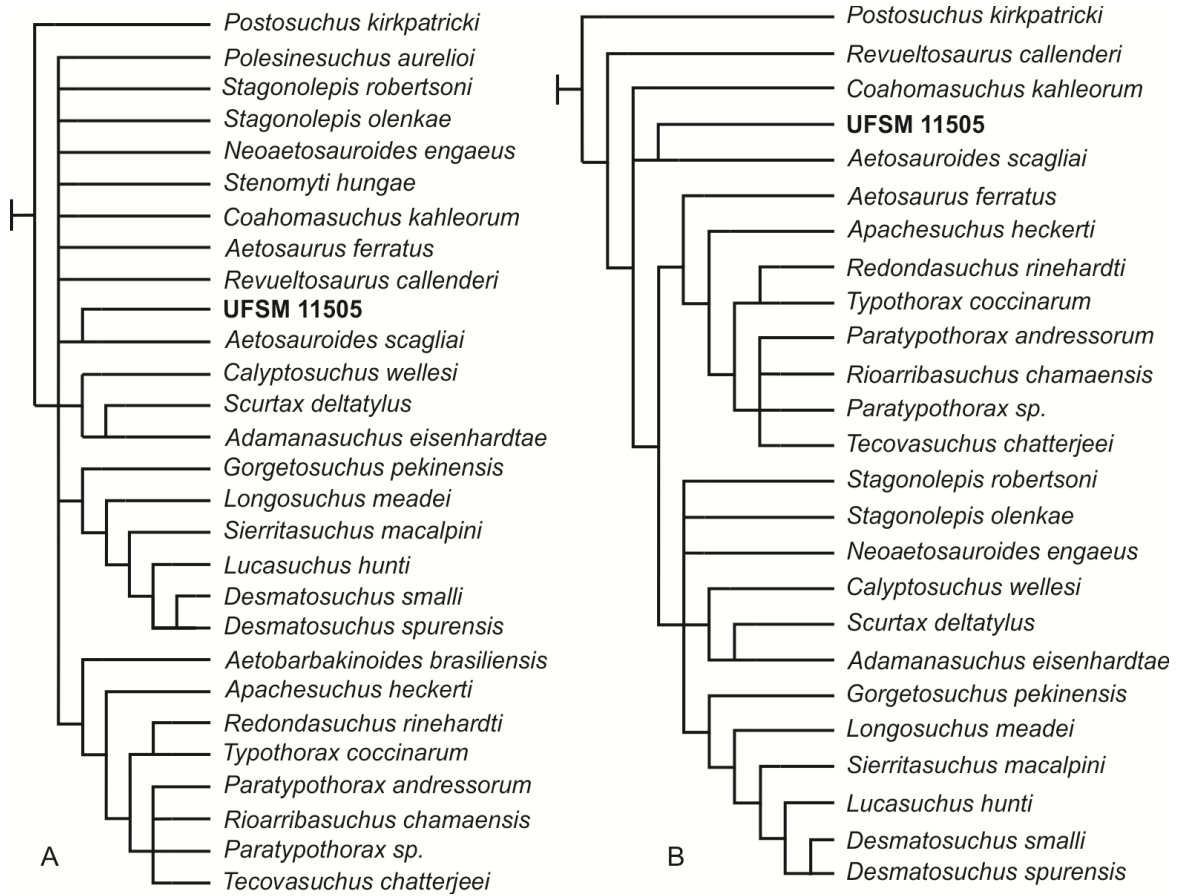
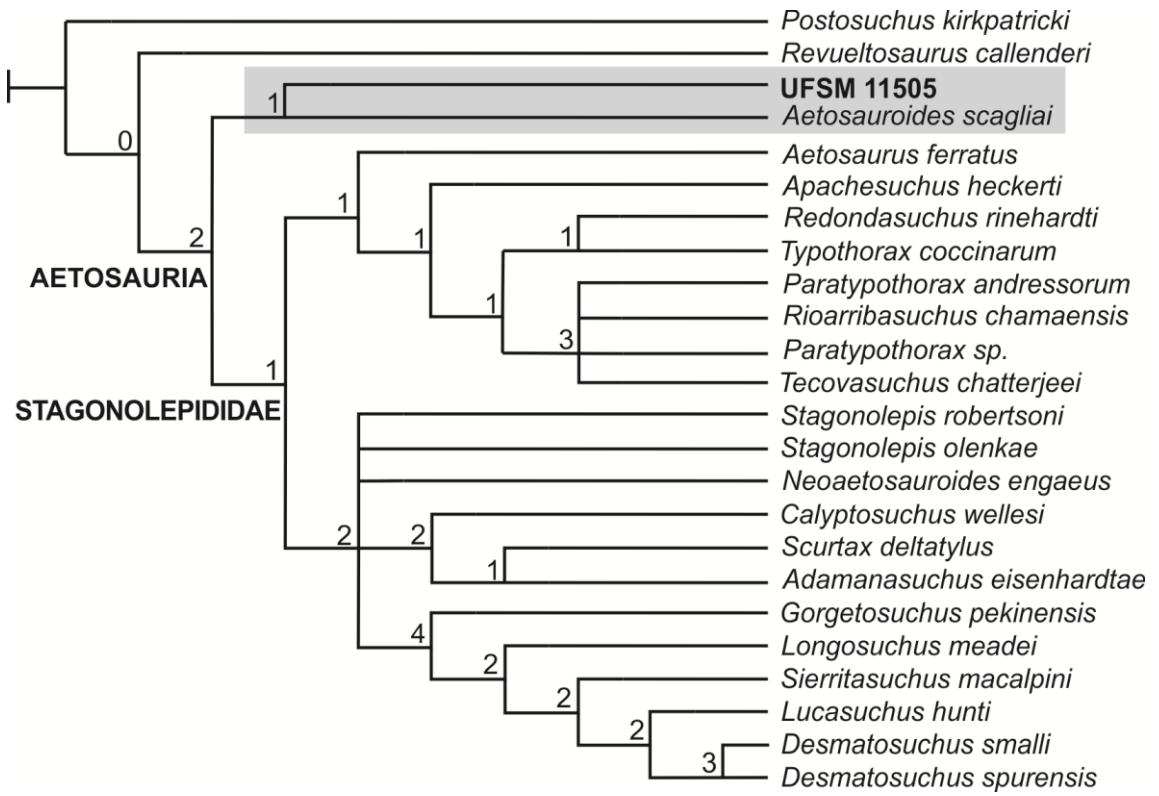


Fig 8.





```


Adamanasuchus_eisenhardtae
    ?????????????????????????????????????????????????????????????????11101?????011010101?120?1
-00000?
Scurtax_deltatylus
    ?????1????1????????101001???2?????0000000100???010111010?000001010102112
001-000002
Stagonolepis_olenkae
    11101120101??20??111000001111110122??00001??0011??11100??0000000100001
12001-00000?
Desmatosuchus_spurensis
    ?????121101110??0?1100101??????10??1020010000???10030000111111000012101
123100211210
Gorgetosuchus_pekinesis
    ?????????????????????????????????????????????????????????????????20100010?210?011?10?1220
00?11?1?
Lucasuchus_hunti
    ?????????????????????????????????????????????????????????????????110001111210000021031220
00211?1?
Desmatosuchus_smalli
    11221121101110010011??10121111010220020010000011100300001111110000121
01123100211210
Sierritasuchus_macalpini
    ?????????????????????????????????????????????????????????????????0000010?0??????10100111111000012101122
001211?1?
Longosuchus_meadei
    ?1???121?0010????1?101111011111012210000001001011001010011111100011210
1122001211210
Stagonolepis_robertsoni
    111011101110110??0?100?00101211012200100001000001101110000000000010000
112001-000002
Polesinesuchus_aurelioi
    ?????????????????????????????????????????????????????????????????00100??100000111111000?001000010?0011??
?????????2
Aetosauroides_scagliai
    ?0101110010??2???0100?1010101???1?00110001001000001110000000000100001
12001-000002
UFSM_11505
    1010111001000????01?????1?1011??10??10??00????????????????????????????????????1??
?????????2

```

;

```

proc /;
comments 0
;
```

<b>ANEXO I</b>	
Título da Dissertação/Tese: <b>DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO DE MATERIAL CRANIANO DE <i>Aetosauroides scagliai</i> CASAMIQUELA 1960 (ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL (ZONA DE ASSOCIAÇÃO <i>Hyperodapedon</i>)</b>	
Área de Concentração: Paleontologia	
Autor: Ana Carolina Biacchi Brust	
Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz	
Examinador: Dr. Marco Brandalise de Andrade	
Data: 26/09/2017	
Conceito: C (regular)	
<b>PARECER: Aprovada</b>	
<p>A aluna obviamente realizou trabalho original, meritório, relevante para a comunidade científica. Ademais, a aluna demonstra grande capacidade pessoal. No entanto, é importante ressaltar alguns problemas importantes no documento apresentado:</p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Há falta de organização em relação a materiais e métodos, com partes isoladas do texto principal (ver pgs. 20 e 54). Além disso, a parte 'Materiais e Métodos' deveria estar em ponto logo anterior aos 'Resultados'.</li> <li>2. Em nenhum momento a aluna se preocupa em associar o material (UFSM 11505) ao táxon <i>Aetosauroides scagliai</i>. Não tenho dúvidas sobre essa associação (portanto, sua falta em nada depõe contra os resultados da pesquisa), mas essa associação precisa ser formalizada.</li> <li>3. O artigo necessita uma detalhada revisão de Inglês, que apresenta problemas gramaticais, onde a aluna usou uma estrutura de construção de frases típica do Português. Além disso, falta ao texto objetividade. O MS apresenta baixo potencial de publicação em seu formato atual.</li> <li>4. 'Resultados' e 'Análise integradora' não chegam a completar duas folhas cada. A candidata deveria ter explorado melhor os frutos de seu trabalho neste documento. Observa-se ainda que parte dos 'Resultados' (2º parágrafo) efetivamente pertence aos 'Materiais &amp; Métodos'.</li> <li>5. A lista de referências apresenta uma proporção elevada de erros e precisa ser completamente refeita, beirando o inaceitável (em especial, nomes científicos nas referências sem itálico).</li> </ol> <p>Obs.: uma cópia do volume com anotações e correções foi encaminhado para a candidata, via orientador.</p>	
Assinatura: 	Data: 26/Setembro/2017
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	



**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO DE MATERIAL CRANIANO DE *Aetosauroides scagliai* CASAMIQUELA 1960 (ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL (ZONA DE ASSOCIAÇÃO *Hyperodapedon*)**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: Ana Carolina Biacchi Brust

Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz

Examinador: Dr. Martín Daniel Ezcurra

Data: 31/08/2017

Conceito: A (Excelente)

**PARECER:**

La disertación de Ana Brust presenta un estado del arte actualizado y profundo sobre nuestro conocimiento de la anatomía, sistemática y relaciones filogenéticas de los aetosaurios, como así también del contexto cronoestratigráfico de las unidades portadoras de los mismos en el continente sudamericano. El ejemplar inédito estudiado en esta tesis es muy relevante para el conocimiento de los aetosaurios sudamericanos y, debido a su posición filogenética, para el registro global del grupo. El tesista a descripto y figurado en forma satisfactoria este nuevo ejemplar y realizado las comparaciones anatómicas pertinentes, a través de las cuales ha llegado a una identificación taxonómica, a mi parecer, acertada. El estudio a partir de tomografías computadas de este material ha agregado información muy relevante para incrementar el conocimiento anatómico craneano del género de aetosaurio *Aetosauroides*. El análisis filogenético ha sido desarrollado satisfactoriamente y sus resultados discutidos con claridad. Este análisis, en mi opinión, debería ser complementado con la codificación de una única terminal que incluya tanto al hipodigma previo de *Aetosauroides* como así también al nuevo ejemplar estudiado en esta tesis. La codificación del nuevo ejemplar como una terminal independiente debería ser considerado un análisis secundario (de sensibilidad) debido a que la taxonomía alfa debe ser determinada

previamente al análisis filogenético.

Debido a que el trabajo realizado en esta tesis está bien desarrollado, es novedoso y creo que contribuirá considerablemente a incrementar el conocimiento de los aetosaurios, tanto en aspectos anatómicos como filogenéticos, considero que su calificación debe ser A (Excelente).

Felicito al tesista y a sus directores por este trabajo.

Martin Ezcurra (Museo Argentino de Ciencias Naturales)

Assinatura:



Data: 31/08/2017

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO 3D DO PRIMEIRO REGISTRO DE MATERIAL CRANIANO DE *Aetosauroides scagliai* CASAMIQUELA 1960 (ARCHOSAURIA: AETOSAURIA) PARA O NEOTRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL (ZONA DE ASSOCIAÇÃO *Hyperodapedon*)**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: Ana Carolina Biacchi Brust

Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz

Examinador: Dr. Marco Aurélio Gallo de França

Data: 28/08/2017

Conceito: A

**PARECER:**

O texto integrador, assim como o artigo científico produzido, possui qualidades além do nível exigido para um pós-graduando em nível de mestrado. O artigo científico possui grande relevância na sua área científica, sendo submetido para uma revista com Qualis e Fator de Impacto elevado, o que certamente contribuirá para os parâmetros avaliativos da Pós-Graduação, bem como no melhor entendimento da evolução e sistemática dos aetossauros. Deste modo, considero que a candidata Ana Brust atingiu os objetivos esperados de uma pós-graduação em nível de mestrado, aprovando a mesma com a nota A, excelente.

Assinatura:



Data: 28/08/2017

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: