

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: PALEONTOLOGIA

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO  
MATERIAL DE RAUSUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO  
SANTA MARIA, TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE, BRASIL.**

**VOLUME 1**

**TIAGO RAUGUST**

**ORIENTADOR: Dr. Cesar Leandro Schultz**

**Porto Alegre – 2014**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: PALEONTOLOGIA

**DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO  
MATERIAL DE RAUISUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO  
SANTA MARIA, TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE, BRASIL.**

**VOLUME 1**

**TIAGO RAUGUST**

**ORIENTADOR:**

**Dr. Cesar Leandro Schultz**

**BANCA EXAMINADORA:**

**Dr. Sergio Alex Kugland de Azevedo**

**Dra. Bianca Martins Mastrantonio**

**Dra. Julia Brenda Desojo**

TESE DE DOUTORADO APRESENTADA COMO REQUISITO  
PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM CIÊNCIAS.

**Porto Alegre – 2014**

### CIP - Catalogação na Publicação

Raugust, Tiago

DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM  
NOVO MATERIAL DE RAUISUCHIA (ARCHOSAURIA,  
CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO SANTA MARIA, TRIÁSSICO MÉDIO  
SUL-RIO-GRANDENSE, BRASIL. / Tiago Raugust. -- 2014.  
376 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2014.

1. Prestosuchus. 2. Sistemática. 3. Rausuchia.  
4. Triássico. I. Schultz, Cesar Leandro, orient. II.  
Título.

*Para **Geraldo Roberto Raugust,**  
**Izar Alice Raugust, Mateus dos**  
**Santos Raugust e Daysianne**  
**Lucena Cavalcanti Raugust**  
dedico este trabalho. Obrigado  
por me amarem!*

## Agradecimentos

Em primeiro lugar quero agradecer a Deus, meus pais, irmão e esposa, aos quais também dedico este trabalho, pelo amor, apoio e confiança oferecido ao longo de minha vida independente das minhas escolhas, sendo também verdadeiros amigos. Amo vocês!

Ao Dr. Cesar L. Schultz, meu orientador, pelo conhecimento transmitido e pela avaliação prestada com objetividade e clareza, além da calma e paciência que demonstrou nos meus constantes questionamentos.

Igualmente sou grato aos colegas do laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e aos colegas da Fundação Zoobotânica (FZB/RS) pela boa convivência.

Ao paleoartista e colega Voltaire pelo auxílio na confecção das ilustrações de UFRGS-PV-0152-T, e ao Servidor Público da UFRGS, Sr. Luiz Flávio Lopes, pela ajuda nos trabalhos de fotografia.

Ao colega Dr. Daniel Fortier pela colaboração na elaboração da análise filogenética e sugestões importantes na elaboração desta tese.

Aos curadores das instituições visitadas, sendo eles: Rainer Schooch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemanha), Dra. Lorna Steel (The Natural History Museum, London, Inglaterra); Dr. Heinz Furrer (Paläontologisches *Institut und Museum der Universität Zürich*, Suíça); Dr. Tomasz Sulej (Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Polônia); Dr. Markus Moser (Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie - Ludwig-Maximilians-Universität, München – Alemanha).

Finalmente, aos doutores Sergio Alex Kugland de Azevedo, Bianca Martins Mastrantonio e Julia Brenda Desojo, por aceitarem compor a banca examinadora deste trabalho.

## RESUMO

Os rauissúquios constituem um grupo relacionado à linhagem pró-crocodiliana e apresentam um registro amplamente distribuído pelo mundo, com exceção da Austrália e Antártida. No Brasil, ocorrem apenas na Formação Santa Maria, Mesotriássico do Rio Grande do Sul. O material em estudo (UFRGS-PV-0152-T) constitui-se de elementos cranianos e pós-cranianos que foram coletados no Município de Vale Verde, em níveis bioestratigráficos correspondentes à Z. A. de *Dinodontosaurus*, embora não existam registros do local exato do afloramento ou os dados de sua coleta. Após a descrição anatômica e um estudo comparativo com os demais rauissúquios, incluímos os dados morfológicos de UFRGS-PV-0152-T na matriz de dados de Butler *et al.* (2011), para testar suas relações filogenéticas. Um total de 32 táxons tiveram 149 estados de caracteres recodificados e, como resultado, a árvore de consenso estrito mostrou UFRGS-PV-0152-T como um rauissúquio que expressa uma relação de grupo-irmão com o espécime BSPHG AS 1933L (holótipo de *Prestosuchus chiniquensis*) com base na presença de uma crista supra-acetabular do ílio que é ântero-dorsalmente inclinada. A análise revelou também duas autapomorfias para UFRGS-PV-0152-T: 1) o astrágalo exibe uma lâmina óssea separando a faceta tibial da margem posterior (sendo este caráter, porém, homoplásico com diversos integrantes do clado Pseudosuchia); 2) presença, na porção rostro-lateral do maxilar, de uma superfície tubercular sobresaliente, com aspecto de carretel, que serve para articulação com o processo póstero-dorsal do pré-maxilar. O exemplar diferencia-se de BSPHG AS 1933L por “possuir um o tubérculo calcaneal com um comprimento (ântero-posterior) um pouco maior do que a largura/espessura de sua base”. Difere dos demais espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) por 6 características da caixa craniana e 3 maxilares, e de todos os espécimes (publicados) já atribuídos a *Prestosuchus chiniquensis* por uma característica do ísquio e outra femural. Tais diferenças parecem não ter um significado tafonômico – devido ao excelente estado preservacional - ou ontogenético, pois apesar do menor tamanho, UFRGS-PV-0152-T não exibe suturas soltas em seu esqueleto. Logo, tais diferenças podem ter um significado taxonômico, possibilitando uma denominação taxonômica distinta para UFRGS-PV-0152-T. Além disso, o estudo comparativo do exemplar em questão com demais exemplares atribuídos a *Prestosuchus* revela uma grande diversidade anatômica nas formas reunidas sob esta denominação.

**Palavras-chave:** *Prestosuchus*. Sistemática. Rausuchia. Triássico.

## ABSTRACT

Rauisuchia is a group related to the pro-crocodylian lineage and present a record widely distributed throughout the world except Australia and Antarctica. In Brazil, it only occurs in the Santa Maria Formation, Mesotriassic of Rio Grande do Sul. The material under study (UFRGS-PV-0152-T) consists of cranial and post-cranial elements that were collected in the municipality of Vale Verde, in the corresponding biostratigraphic levels of *Dinodontosaurus* AZ, although there is no record of the exact location of the outcrop or data about your collection. After the anatomical description and a comparative study with other rauisuchians, we include morphological data of UFRGS-PV-0152-T on the Butler *et al.* (2011) data matrix, to test its phylogenetic relationships. A total of 32 taxa had 149 states of characters recoded and as a result, the strict consensus tree showed UFRGS-PV-0152-T as a rauisuchian that expresses a sister-group relationship with the specimen BSPHG AS 1933L (holotype of *Prestosuchus chiniquensis*) based on the presence of a crest dorsal to the supraacetabular crest/rim anterodorsally inclined. The analysis also revealed two autapomorphies for UFRGS-PV-0152-T: 1) astragalus with a thin lamina separating the tibial facet from the posterior edge (being this character, however, homoplastic with several members of the Pseudosuchia clade); 2) rostralateral surface of maxilla with a salient tubercular surface (spool like surface) for the articulation with the posterodorsal process of the premaxilla. UFRGS-PV-0152-T differs from BSPHG AS 1933L by having "the calcaneal tuber longer (anteroposteriorly) than broad" and differs from other specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T and UFRGS-PV-0629-T) in 6 features of the skull and 3 of jaws. It also differs from all specimens published as *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) by a feature of the ischium and other of the femur. Such differences do not seem to have a taphonomic significance - due to the excellent preservational state - or ontogenetic because despite the smaller size, UFRGS-PV-0152-T does not display loose sutures in its skeleton. Therefore, such differences may have a taxonomic meaning, allowing a distinct taxonomic designation for UFRGS-PV-0152-T. Moreover, the comparative study of the exemplar in question with other specimens assigned to *Prestosuchus* reveals a great diversity in anatomical forms united under this name.

**Keywords:** Crurotarsi. Systematic. Rauisuchia. Triassic.

## Lista de Quadros

<b>Quadro 1.</b> Sumário dos táxons mais referidos para “Rauisuchia”,.....	07
<b>Quadro 2.</b> Quadro comparativo de cinco propostas estratigráficas (e.g. Gamermann 1973; Schneider <i>et al.</i> , 1974; Bortoluzzi, 1974; Andreis <i>et al.</i> , 1980; Faccini, 1989) referentes ao Triássico sul-rio-grandense .....	21
<b>Quadro 3.</b> Lista das contribuições produzidas após os anos 2000 sobre o estudo dos “rauissúquios” .....	112

## Lista de Figuras

FIGURA 1. Estratocladograma acerca da filogenia de Tetrapoda modificado de VOIGT & GANZELEWSKY, 2010 .....	03
FIGURA 2. Proposta filogenética de Amniota retirado de Modesto & Anderson (2004) .....	04
FIGURA 3. Cladograma mostrando as possíveis relações dos táxons diápsidos (Os Testudines, que podem ser Diapsida, não estão representados). Modificado de Pough <i>et al.</i> , 2006.....	06
FIGURA 4. Distribuição de “Rauisuchia” no Triássico durante o Pangeia.....	10
FIGURA 5. Exemplos da diversidade morfológica dos “rauissúquios”, exemplificada por A. <i>Saurosuchus galilei</i> (imagem modificada de MASTRANTONIO, 2010); B. <i>Effigia okeeffeae</i> (imagem retirada de NESBITT, 2007); C. <i>Arizonasaurus babbitti</i> (imagem retirada de NESBITT, 2005).....	12



FIGURA 6. Reconstituição da Pangeia. Modificado de Zerfass (2003).....	13
FIGURA 7. Um “rauisúquio” (representado por <i>Saurosuchus</i> ) em postura bípede perseguindo dois rincossaurios (modificado de BURNIE, 2001) .....	15
FIGURA 8. Mapa Geológico da Bacia do Paraná mostrando as áreas de ocorrência de suas seis unidades aloestratigráficas e idades relativas (Modificado de MILANI <i>et al.</i> , 2007) .....	16
FIGURA 9. Representação da faixa orogênica, chamada de Samfrau (retirado de ZERFASS, 2003) .....	17
FIGURA 10: Subdivisão litoestratigráfica do Triássico efetuada por Huene & Stahlecker (1931). Modificado de Beltrão & Neumaier (1968).....	19
FIGURA 11. Algumas das diferentes denominações que foram dadas ao “Membro Inferior afossilífero das Camadas Vermelhas do Rio do Rasto” de Huene & Stahlecker (1931). Modificado de Lavina (1982) .....	19
FIGURA 12: Proposta Estratigráfica de Gordon Jr. (1947) para o pacote Permiano-Triássico no sul da Bacia do Paraná. Modificado de Faccini, 1989.....	20
FIGURA 13. Cronoestratigrafia proposta para o Mesozóico do sul do Brasil, associadas à bioestratigrafia proposta para o intervalo (modificado de ZERFASS <i>et al.</i> , 2003) .....	23
FIGURA 14. Quadro retirado de Barberena (1977). Esta é a primeira proposta de zonação bioestratigráfica para o Triássico da Formação Santa Maria .....	25
FIGURA 15: Quadro retirado de Barberena, <i>et al.</i> (1985) no qual foram propostas 7 faunas locais para o Permiano e Triássico brasileiro .....	27
FIGURA 16: Quadro retirado de Abdala <i>et al.</i> (2001), e sua proposta da Biozona de Traversodontidae .....	29
FIGURA 17. Síntese lito e bioestratigráfica do estágio atual do conhecimento do Triássico de Brasil e Argentina.....	33
FIGURA 18: Esquema classificatório proposto por Huene (1942) ao erigir a família Rausuchidae .....	35
FIGURA 19. Prosta de classificação da ordem Thecodontia de Hoffstetter (1956) .....	36

FIGURA 20. Proposta classificatória da subclasse Archosauria (ordem Thecodontia) de Romer (1956) .....	37
FIGURA 21. Proposta classificatória de Huene (1956) na ampliação do número de táxons que compõem a família Rausuchidae .....	38
FIGURA 22. Esquema classificatório de Reig (1961) em que houve a inclusão da família Rausuchidae na subordem Ornithosuchia .....	39
FIGURA 23. Comparativo entre astrágalo (as) e calcâneo (ca) de: (A), crocodilos ( <i>Alligator mississippiensis</i> ) e, (B), “rauissúquios” ( <i>Ticinosuchus ferox</i> ). Vista anterior do astrágalo e calcâneo direito. Retirado de LIPARINI, 2010 ( <i>apud</i> KREBS, 1963).....	40
FIGURA 24. Arranjo classificatório de Romer (1966) onde há uma subdivisão da ordem Thecodontia em quatro subordens (Proterosuchia, Pseudosuchia, Aetosauria e Phytosauria).....	41
FIGURA 25. Esquema evolutivo de Reig (1970) .....	42
FIGURA 26. Esquema classificatório da ordem Thecodontia de Bonaparte (1971c).....	43
FIGURA 27. Dendrograma modificado de Bonaparte (1975b) onde há, pela primeira vez, a referência à subordem Rausuchia, que abrigava as famílias Rausuchidae e Erythrosuchidae .....	46
FIGURA 28. Árvore filogenética de Cruickshank (1979) que expressa a evolução dos arcossaurios baseado em características do tornozelo .....	48
FIGURA 29. Proposta classificatória da ordem Thecodontia de Bonaparte (1982) .....	50
FIGURA 30. Esquema evolutivo dos arcossaurios baseado na evolução do tornozelo e suas implicações nos padrões posturais. Retirado de Mastrantonio, 2010 ( <i>apud</i> CHATTERJEE, 1982) .....	52
FIGURA 31. Estratodendrograma modificado de Chatterjee (1982) que interpretou a família Poposauridae, junto aos Rausuchidae, como representantes da infraordem Rausuchia .....	53

FIGURA 32. Proposta classificatória da ordem Thecodontia de Bonaparte (1984) .....	54
FIGURA 33. Primeira proposta filogenética elucidando as relações entre os arcossaurios basais. Retirado de Benton (1985) .....	55
FIGURA 34. Primeiro tratamento dos “rauissúquios” nos rigores da sistemática filogenética. Cladograma retirado de Gauthier & Padian (1985) .....	56
FIGURA 35. Árvore filogenética de Popsosauridae sugerida por Chatterjee (1985).....	57
FIGURA 36. Proposta filogenética de arcossaurios basais e detalhamento das relações do clado pró-crocodiliano (Crocodylotarsi) de Benton & Clark (1988) .....	60
FIGURA 37. Proposta filogenética de Sereno & Arcucci (1990) .....	62
FIGURA 38. Modificado de Mastrantonio (2010). A., diagrama filogenético mostrando a barra temporal encurtada e a fenestra ventro-temporal triangular de integrantes Suchia, na comparação com três “grupos-externos” próximos (retirado de SERENO, 1991). B., detalhe desta característica em <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (desenho modificado de BARBERENA, 1978), utilizada para excluí-lo de Rausuchia.....	63
FIGURA 39. Cladograma retirado de Parrish (1993) no qual há uma tentativa de conciliação entre os nomes Crurotarsi e Crocodylotarsi .....	65
FIGURA 40. Proposta filogenética de Juul (1994) .....	66
FIGURA 41. Árvore de consenso de Gower & Wilkinson (1996) sobre a análise das relações dos arcossaurios .....	69
FIGURA 42. Cladogramas mostrando as possíveis relações internas do grupo-coronal dos arcossaurios (Avesuchia). Modificado de Benton (1999) .....	71
FIGURA 43. Cladogramas obtidos do trabalho de Benton & Walker (2002) .....	75
FIGURA 44. Proposta filogenética de Gower (2002) .....	76
FIGURA 45. Proposta filogenética de Nesbitt (2003) onde obteve-se um clado monofilético para Rausuchia .....	78

FIGURA 46. Cladograma de arcossaurios Triássicos de Benton (2004) .....	79
FIGURA 47. Cladograma de Nesbitt & Norell (2006) .....	81
FIGURA 48. Proposta filogenética do clado pró-crocodiliano de Gower & Nesbitt (2006)...	82
FIGURA 49. Proposta filogenética do clado pró-crocodiliano de Weinbaum & Hungerbühler (2007) .....	84
FIGURA 50. Proposta de Nesbitt (2007) para as relações de <i>Effigia okeeffeae</i> dentre os arcossaurios coronais .....	85
FIGURA 51. Cladograma arcossauriformiano modificado de Lautenschlager (2008) .....	87
FIGURA 52. Proposta do clado arcossauriformiano de Brusatte <i>et al.</i> (2010) .....	93
FIGURA 53. Árvore de consenso do clado arcossauriformiano obtida por Mastrantonio (2010) através da matriz modificada de Brusatte <i>et al.</i> (2010) .....	94
FIGURA 54. Árvore filogenética demonstrando as inter-relações de Puposauroidea segundo a análise de Nesbitt (2011) .....	98
FIGURA 55. Árvore filogenética Filogenia de Nesbitt (2011) sobre o clado dos arcossauriformes .....	99
FIGURA 56. Distribuição geográfica e estratigráfica sobre o paleocontinente Pangea, durante o Triássico, dos primeiros Archosauria a aparecerem no registro fóssil. Modificado de Butler <i>et al.</i> (2011).....	101
FIGURA 57. Distribuição dos caracteres-chave na evolução dos Puposauroidea, ilustrados nas árvores filogenéticas de Nesbitt (2011) (a, c, e) e Brusatte <i>et al.</i> (2010) (b, d, f), segundo as modificações de Butler <i>et al.</i> (2011). Modificado de Parker & Nesbitt (2013).....	105
FIGURA 58. Proposta de Weinbaum (2013) para a reconstituição em vida (A) e do esqueleto (B) de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> .....	107

## Lista de Siglas Institucionais

**BMNH ou NHMUK** – The Natural History Museum – Londres, (Inglaterra).

**BP** - Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Johannesburg, (África do Sul).

**BSPHG** – Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie (Ludwig-Maximilians-Universität, Munique – (Alemanha).

**CFMNH** - Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, (E.U.A).

**GHG** - Geological Survey, Pretoria, (África do Sul).

**GZG** - Geowissenschaftliches Zentrum der Universität Göttingen, (Alemanha).

**ISIR** – Geology Museum, Indian Statistical Institute (Instituto de Estatística Indiano) - Calcutta, (Índia).

**MCSNB** - Museo Civico di Scienze Naturali, Bergamo (Itália).

**MCZ** – Museum of Comparative Zoology - Universidade de Harvard, Boston (E.U.A.).

**MSM** - Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona, U.S.A. (formalmente conhecido como Mesa Southwest Museum) (E.U.A).

**NM** - National Museum, Bloemfontein, (África do Sul).

**PIZ** - Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Zurich (Suíça).

**PULR** - Museo de Ciencias Naturales Universidad Nacional de La Rioja (Argentina).

**PVL** – Instituto Miguel Lillo, Tucuman (Argentina).

**PVSJ** – Museu de Ciências Naturais da Universidade Nacional de San Juan (Argentina).

**SMNS** – Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, (Alemanha).

**SAM-PK** - Iziko South African Museum, Cape Town, (África do Sul).

**TMM** - Museu Memorial do Texas (*Texas Memorial Museum*) - Austin (E.U.A.).

**TTU-P** – Coleção de paleontologia do centro de ensino da Universidade do Texas (*Texas Tech University Paleontology Collections*), Lubbock (E.U.A.).

**UFRGS PVT** – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, (Brasil).

**WARMS ou WM** - Warwickshire Museum, Warwick (Inglaterra).

**ZPAL** - Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw. (Polónia)

**YPM** – Yale Peabody Museum, New Haven, Connecticut, (E.U.A).

## Sumário (VOLUME 1)

1. <b>INTRODUÇÃO</b> .....	1
1.1. O Universo Reptiliano.....	2
1.2. Generalidades acerca de Rausuchia .....	7
2. <b>O MUNDO DOS RAUISSÚQUIOS - O PERÍODO TRIÁSSICO</b> .....	13
2.1. Os “Rausuchia” no contexto evolutivo da paleofauna triássica .....	14
3. <b>OS DEPÓSITOS TRIÁSSICOS NO SUL DO BRASIL</b> .....	16
3.1. A litoestratigrafia do Triássico sul-rio-grandense .....	18
3.2. A bioestratigrafia do Triássico sul-rio-grandense .....	24
4. <b>A ORIGEM DO SISTEMA DE CLASSIFICAÇÃO DOS “RAUISSÚQUIOS” SOB O CONTEXTO DA SISTEMÁTICA TRADICIONAL</b> .....	34
4.1. A criação da família Prestosuchidae como alternativa a família Rausuchidae.....	38
4.2. A origem do táxon Rausuchia.....	45
4.3. O princípio da inclusão de <i>Poposaurus</i> (família Poposauridae) no contexto dos “rauíssúquios”.....	48
5. <b>OS RAUISSÚQUIOS NO CONTEXTO CLADÍSTICO</b> .....	54
6. <b>DISCUSSÃO</b> .....	108
7. <b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	114
8. Glossário .....	140
9. ANEXO 1 .....	156
10. ANEXO 2 .....	159

## 1. INTRODUÇÃO

Os “raissúquios” (= “Raisuchia” *sensu* GOWER, 2000) constituem-se em um grupo paleontológico representado por formas que atingiram grande tamanho e que eram, na sua maioria, quadrúpedes, tendo alguns destes (segundo alguns autores) uma anatomia apropriada para adotar uma postura bípede durante a corrida. Em termos paleoecológicos, são interpretados como ocupantes do topo da cadeia ecológica do período Triássico, ao qual possuem registro restrito, sendo majoritariamente carnívoros.

A documentação dos táxons atribuídos a “Raisuchia” está amplamente distribuída pelo mundo, com exceção da Austrália e Antártida. No Brasil, este registro restringe-se, praticamente, à Formação Santa Maria (Bacia do Paraná) no Estado do Rio Grande do Sul.

A sistemática desse táxon sempre foi – e permanece sendo – um assunto controverso no foro científico, estando, por isso, em constante alteração. O único consenso existente é o de que estas formas teriam relação com o clado crurotarsiano, porém não há certeza quanto o monofiletismo do grupo ou quais espécies nele se incluem.

Nesse contexto, para uma melhor compreensão sobre o histórico da classificação de Raisuchia, apresenta-se no volume 1 desta tese uma síntese dos estudos realizados sobre este táxon, que tratam de sua classificação, paleobiogeografia, estratigrafia e o papel ecológico de seus representantes no período Triássico. Finalmente, no volume 2, consta-se a descrição osteológica do exemplar UFRGS-PV-0152-T feita por meio de comparações com materiais de “raissúquios”, bem como a inclusão de seus dados morfológicos na análise filogenética de Butler *et al.* (2011) e em versões modificadas desta matriz.

Complementarmente, ao longo do texto, foram utilizados recursos de facilitação da compreensão textual, como um glossário (no qual são definidos os termos que estão representados em “sublinhado” ao longo do texto), uma lista resumida com as diferentes propostas de classificação dos raissúquios (ANEXO 1 deste volume) e quadros esquemáticos que apresentam os caracteres diagnósticos dos táxons raissuquianos (ANEXO 2 deste volume), para eventual consulta e esclarecimento, por parte do leitor.

Do ponto de vista do uso da terminologia taxonômica pertinente ao texto, seguiu-se o modelo proposto por Kischlat (2003), empregando um aportuguesamento dos termos taxonômicos com base na pronúncia fonética do nome latino. Esta proposta também padroniza a constituição dos vernáculos elaborados para todas as categorias de táxons. Como já existe, nos textos em português, uma

Tiago Raugust

tendência no emprego de uma tradução com base na pronúncia fonética dos nomes originalmente latinos de grupo-família acrescentando o sufixo “o” (*e.g.* a família dos “tiranossaurídeos”, vernacularmente, é uma tradução proposta com base na pronúncia fonética do termo original latino da família Tyrannosauridae), este mesmo princípio foi estendido para os táxons propostos para categorias superiores a esta. Exemplificando, utilizou-se a denominação “arcossaurio” (vernáculo fonético obtido diretamente do termo latino Archosauria, um táxon de subclasse) em vez de “arcossauro”; “mamálios” (aportuguesamento de Mammalia) no lugar de “mamíferos”, e assim por diante.

No que tange aos termos anatômicos, foram utilizadas as denominações “rostral” e “caudal” para as superfícies cranianas direcionadas ao rosto e à cauda, respectivamente, enquanto os termos direcionais “anterior” e “posterior” referem-se apenas para as estruturas pós-cranianas. A nomenclatura das fenestras temporais concorda com os termos direcionais (*e.g.* dorso-temporal e ventro-temporal), enquanto a fenestra situada rostralmente à órbita é referida como “pré-orbital”. Demos também preferência ao uso da denominação “espinho neural” em substituição ao termo “neurapófise”.

## 1. 1. O Universo Reptiliano.

A história evolutiva dos vertebrados tem como um dos seus principais eventos o surgimento do ovo amniótico, que possui três diferentes membranas que conferem alimentação, respiração e proteção ao embrião. Haeckel (1866) ao demonstrar que répteis, aves e mamálios compartilharam esta estratégia comum de reprodução, criou a denominação Amniota (nome que foi por muito tempo negligenciado - *e.g.* ZITTEL, 1902; OSBORN, 1903b; PIVETEAU, 1952; ROMER, 1966) na inclusão destes táxons.

Recentes descobertas paleontológicas (Fig. 1) reforçam a ideia de que a irradiação dos Amniota ocorreu logo após o seu surgimento, por volta de 320 milhões de anos atrás, no intervalo temporal conhecido como Neo-Carbonífero (VOIGT & GANZELEWSKY, 2010), sendo estes dados consonantes com a grande diversificação dos insetos, que teriam sido uma fonte de recurso energético para estes tetrápodes terrestres.

Uma imagem testável sobre as inter-relações dos amniotas, que emergiu na sequência do estabelecimento da cladística (*e.g.* GAFFNEY, 1980; REISZ, 1981; GARDINER, 1982; HEATON & REISZ, 1986; GAUTHIER *et al.*, 1988a, 1988b), demonstrou que esta diversificação originou duas grandes linhagens (*e.g.* GAUTHIER *et al.*, 1988a; LAURIN & REISZ, 1995; MODESTO, 1999; MODESTO &



Tiago Raugust

ANDERSON, 2004): uma que culminou nos mamíferos (= Synapsida), e outra incluindo todos os amniotas não sinápsidos como as tartarugas, esfenodontídeos, serpentes, anfisbêneas, lagartos, crocodilianos e aves (= Reptilia) (FIGURA 1).

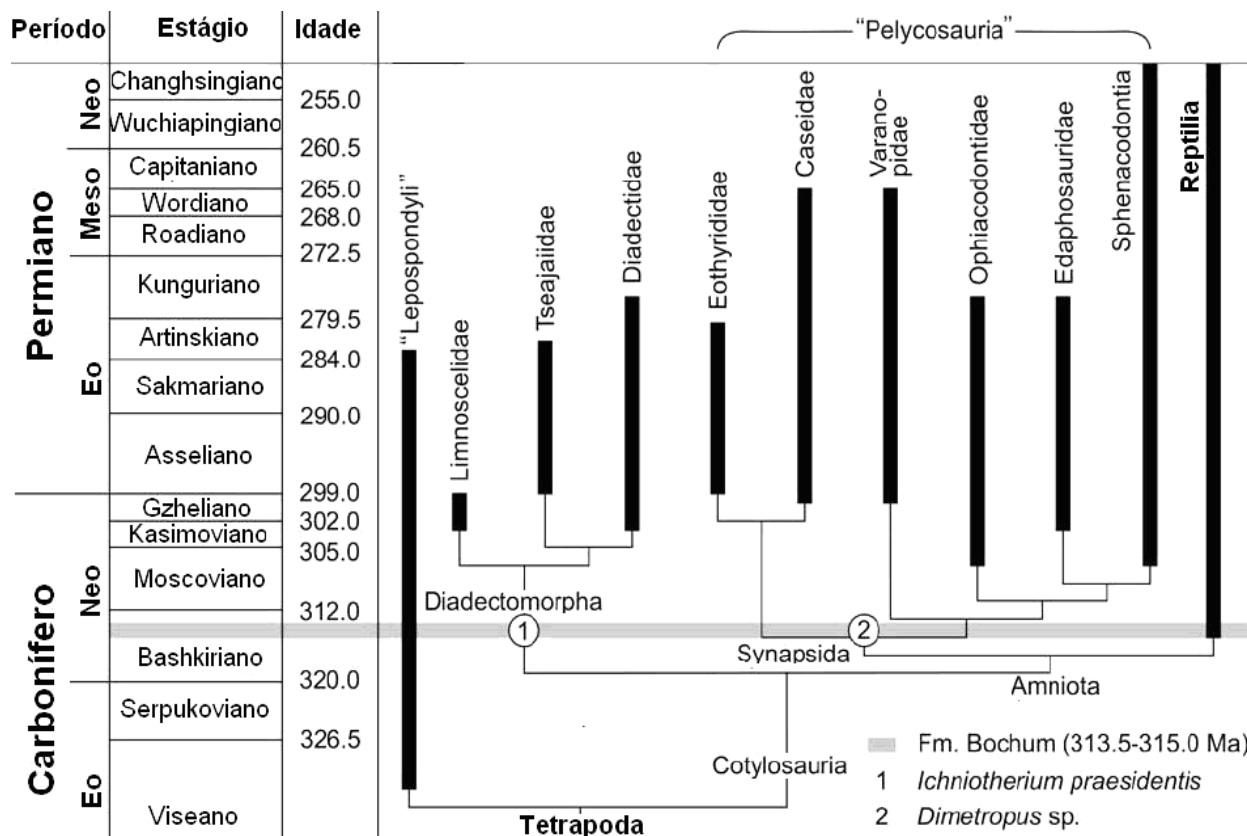


Figura 1- Estratocladograma acerca da filogenia de Tetrapoda modificado de Voigt & Ganzelewsky, 2010. As barras escuras indicam os registros fósseis inequívocos, já os pontos 1 e 2, sobre a barra cinza, referem-se aos registros de pegadas de diadectomorfos e sinápsidos, respectivamente, encontrados na Formação Bochum (Alemanha ocidental).

É comum que nomes consagrados pela sistemática clássica sejam reutilizados dentro do contexto atual das classificações obtidas pela sistemática filogenética. No caso de Reptilia, esta transposição resultou em uma condição não monofilética para este grupo, visto que foi erigido na exclusão de aves. Contudo, uma proposta satisfatória para Reptilia, que adotamos no presente trabalho, é a de Modesto & Anderson (2004)<sup>1</sup> que satisfaz os termos da sistemática filogenética atual ao assumir uma monofilia deste táxon na inclusão de aves (FIGURA 2).

<sup>1</sup> “We offer a new stem-based definition for Reptilia: the most inclusive clade containing *Lacerta agilis* Linnaeus 1758 and *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768, but not *Homo sapiens* Linnaeus 1758.” (MODESTO & ANDERSON, 2004, p. 819)

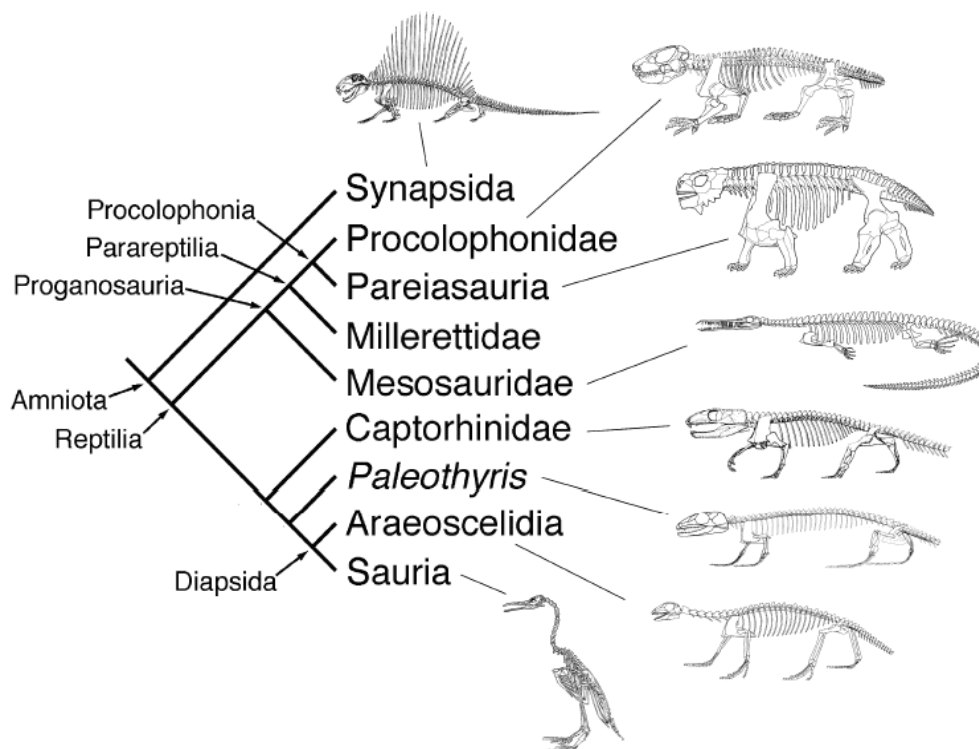


Figura 2 - Proposta filogenética adotada neste trabalho, no reconhecimento de Reptilia como um grupo monofilético. Retirado de Modesto & Anderson (2004),

Entretanto, em sua origem, Reptilia foi proposto como uma classe (LAURENTI, 1768) para a inclusão dos tetrápodes que não eram mamíferos nem pássaros. Após mais de um século, quando a teoria da fenestração de Cope e Baur (1892-94) foi estabelecida, Osborn (1903a; 1903b) sugeriu que Reptilia poderia ser subdividido em duas subclasses<sup>2</sup>: Os Synapsida (sem nenhuma ou apenas uma abertura temporal de cada lado do crânio) e os Diapsida (com duas fenestras temporais de cada lado do crânio), mas logo se viu que os sinápsidos seriam formas mais relacionadas aos mamíferos do que aos “répteis” (e.g. BAUR, 1914).

Os Diapsida bifurcaram-se em duas linhagens (e.g. GAUTHIER *et al.*, 1988; LAURIN & REISZ, 1995; MODESTO & ANDERSON, 2004); ainda no Neo-Carbonífero: os diápsidos basais (um ramo evolutivo sem descendentes atuais; e.g. *Petrolacosaurus* e *Araeoscelis*) e os Sauria (FIGURA 3).

Possivelmente já no Permiano (GAUTHIER, 1984; BENTON, 1985; EVANS, 1988; BENTON & CLARK, 1988; LAURIN & REISZ, 1995; DILKES, 1998), os saurios também divergiram em dois grandes grupos, denominados Lepidosauromorpha e Archosauromorpha.

<sup>2</sup> Smith Woodward (1898) e Broom (1901) anteciparam este trabalho de Osborn sobre a separação de Reptilia em dois grupos, com base na fenestração. Contudo a atribuição dos nomes Synapsida e Diapsida aos espécimes com uma e duas fenestras cranianas, respectivamente, deve-se à Osborn.

Tiago Raugust

Dentro de Archosauromorpha, os táxons mais basais são representados pelos rincosaurios – os répteis mais abundantes do Triássico – e pelos prolacertiformes, estes documentados a partir do Permiano, que inclui formas gráceis e carnívoras, de pescoço longo.

Já como grupo-irmão dos prolacertiformes, posiciona-se a grande linhagem dos Archosauriformes composta, em sua base, de diversos táxons extintos (*e.g.* Proterosuchidae e Erythrosuchidae) que deram origem ao clado-coronal Archosauria. Acredita-se que, entre o Neopermiano e o Eotriássico (BRUSATTE *et al.*, 2010), o clado Archosauria sofreu uma grande fragmentação, gerando dois ramos evolutivos com representantes atuais: os Ornithodira e os Crurotarsi (FIGURA 3).

Historicamente, entre os arcossaurios, os Ornithodira têm atraído uma maior atenção dos pesquisadores, visto que a origem das aves a partir da linhagem dos dinossauros terópodes tem sido um dos grandes focos de estudos evolutivos (*e.g.* GAUTHIER & GALL, 2001). Em contraste, os Crurotarsi têm recebido menor atenção, embora dentre eles tenham evoluído os crocodilianos.

Como se pode observar na Figura 3, os “Rauisuchia”<sup>3</sup>, alvo do presente trabalho, encontram-se justamente dentro do clado Crurotarsi e proximamente relacionados aos Crocodylomorpha, de modo que quaisquer trabalhos que propiciem um aumento do conhecimento sobre os primeiros também se tornam úteis para uma melhor compreensão sobre a origem e evolução dos últimos.

---

<sup>3</sup> Optou-se por utilizar a denominação “Rauisuchia” entre aspas para o sentido aqui empregado, que refere-se a todos os táxons comumente qualificados como representantes deste grupo, independente de se ter um consenso quanto ao seu estado monofilético. O mesmo é válido ao apontamento “rauissúquio”. No entanto, as aspas não serão empregadas caso o termo refira-se a um táxon proposto por determinado autor. (*e.g.*, Rauisuchia, *sensu* Bonaparte, 1975b).

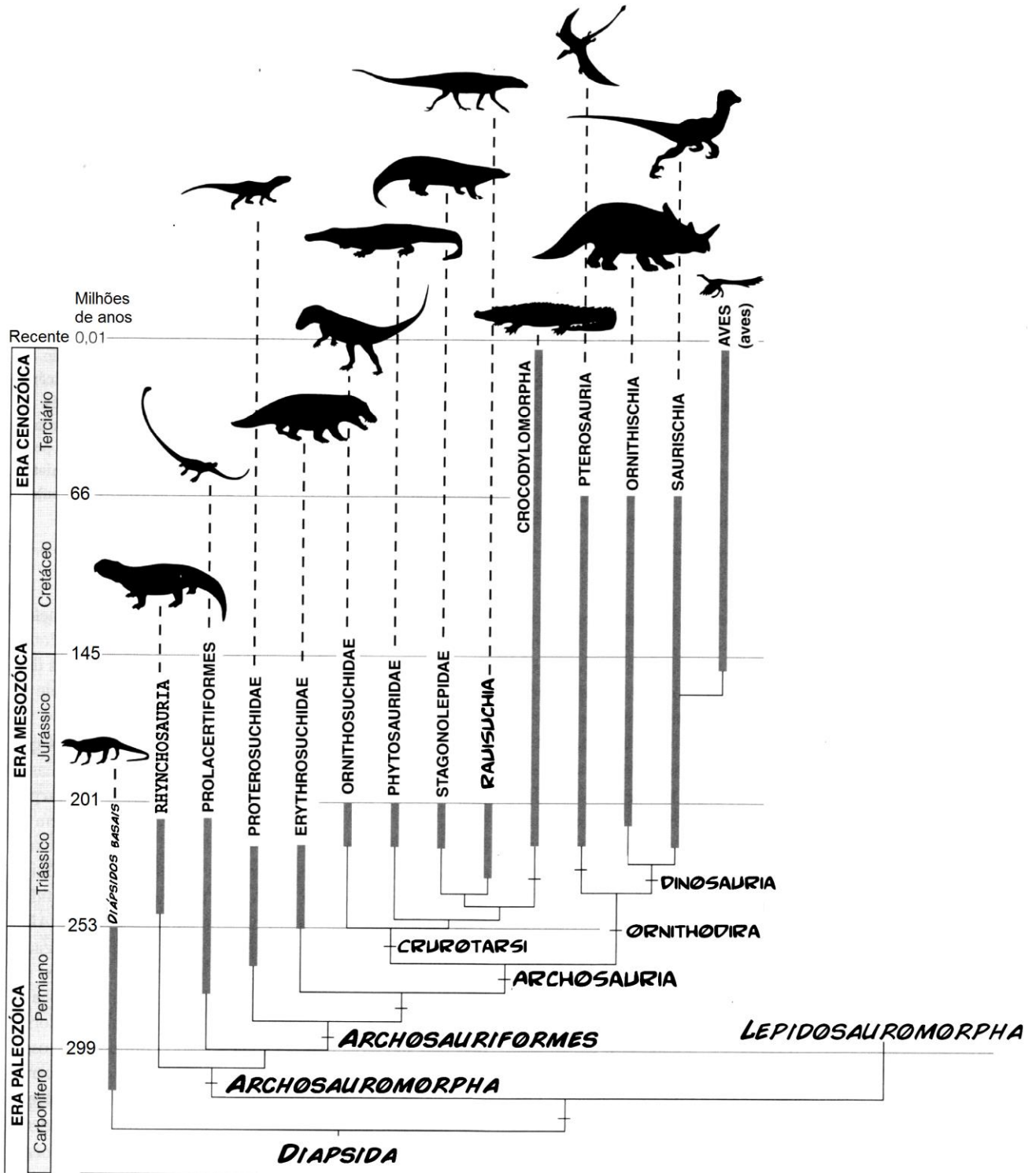


Figura 3 - Cladograma mostrando as possíveis relações dos Diápsidos (nesta proposta, os Testudines, que podem ser Diápsida, não estão representados). As barras em cinza indicam o registro fóssil dos táxons. As linhas escuras, abaixo das barras, demonstram somente hipóteses de inter-relação; elas não indicam os Períodos de divergência, tampouco a presença não registrada dos táxons no registro fóssil. Modificado de Pough *et al.*, 2006.

## 1.2. Generalidades acerca de “Rauisuchia”.

Dentre os Crurotarsi, os “Rauisuchia” compreendem um grupo paleontológico com um quadro mal resolvido de suas relações filogenéticas internas, não existindo consenso sobre quais táxons os compõem ou como este grupo deve ser definido (GOWER, 2000).

Em diferentes trabalhos, os vários táxons que compõem o grupo dos “rauissúquios”, seja mono ou polifilético, têm sido historicamente divididos em diferentes famílias, de acordo com distintos autores: por exemplo, Rauisuchidae Huene, 1942; Prestosuchidae Romer, 1966; Pposauridae Nopcsa, 1928; Chatterjeeidae Long & Murry, 1995; Shuvosauridae Chatterjee, 1993 e Ctenosauridae Kuhn, 1964.

Até que as análises filogenéticas se tornem mais robustas, a opção a ser considerada é a que inclui todos os táxons mais comumente referidos a esse grupo (*sensu* GOWER, 1999, 2000; BRUSATTE *et al.*, 2010). Desta forma, o Quadro 1 apresenta uma lista atualizada das espécies usualmente referidas como os representantes deste conjunto taxonômico, independentemente deste táxon ser monofilético.

TÁXON	AUTOR	HORIZONTE ESTRATIGRÁFICO	IDADE	LOCALIZAÇÃO
<i>Teratosaurus suevicus</i>	V. Meyer, 1861; Interpretado como um rauissúquideo incerto por Bonaparte (1981); e como um rauissúquio popossaurídeo por Chatterjee (1985)	Stubensandstein	Noriano	S Alemanha
<i>Pposaurus gracilis</i>	Mehl, 1915; classificado como um Rauisuchidae por Bonaparte (1981)	Fm. Popo Agie	Meso-Neocarniano à Eonoriano	SW Estados Unidos
<i>Stagonosuchus nyassicus</i>	Huene, 1938b; classificado como um Rauisuchidae por Huene (1956)	Fm. Manda	Anisiano	África (Tanzânia)
<i>Decuriaschus quartacolonía</i>	França <i>et al.</i> , 2011	Fm. Santa Maria ZA <i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano	S Brasil
<i>Rauisuchus tiradentes</i>	Huene, 1938a	Fm. Santa Maria ZA <i>Hyperodapedon</i>	Carniano	S Brasil
<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	Huene, 1938a	Fm. Santa Maria ZA <i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano	S Brasil
<i>Prestosuchus loricatus</i>	Huene, 1938a	Fm. Santa Maria ZA <i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano	S Brasil
<i>Procerosuchus celer</i>	Huene, 1938a	Fm. Santa Maria ZA <i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano	S Brasil
<i>Hoplitosuchus rauí</i>	Huene, 1938a; classificado como um Rauisuchidae por Huene (1956)	Fm. Santa Maria ZA <i>Hyperodapedon</i>	Carniano	S Brasil

Tiago Raugust

<i>Saurosuchus galilei</i>	Reig, 1959; classificado como um Rausuchidae por Reig (1961)	Fm. Ischigualasto	Carniano	NW Argentina
<i>Fenhosuchus cristatus</i>	Young, 1964	Fm. Ehrmaying superior	Triássico Médio	Ásia (China)
<i>Ticinosuchus ferox</i>	Krebs, 1965	“Grenzbitumenhorizont” e equivalentes	Anisiano/Ladiniano	Suíça N Itália
<i>Luperosuchus fractus</i>	Romer, 1971a	Fm. Chañares	Ladiniano	NW Argentina
<i>Lotosaurus adentus</i>	Zhang, 1975; referido como um Rausuchidae por Parrish (1993)	Fm. Batung	Triássico Médio	Ásia (China)
<i>Fasolasuchus tenax</i>	Bonaparte, 1978	Fm. Los Colorados (La Esquina)	Neonoriano	NW Argentina
<i>Heptasuchus clarki</i>	Dawley, Zawiskie & Cosgriff, 1979	Fm. Popo Agie	Meso-Neocarniano	Wyoming, EUA
<i>Vjushkovisaurus berdjanensis</i>	Ochev, 1982	Donguz Svita	Anisiano-Eoladiniano	W Russia
<i>Bromsgroveia walkeri</i>	Galton, 1985	Fm. Bromsgrove Sandst.	Anisiano	Inglaterra
<i>Postosuchus kirkpatricki</i>	Chatterjee, 1985	Grupo Dockum	Mesocarniano-Noriano	SW, EUA
<i>Arizonasaurus babbitti</i>	Welles (1947); incluso em Rausuchia por Chatterjee, 1985	Fm. Moenkopi	Eo/Meso Triássico	Arizona, EUA
<i>Jushatyria vjushkovi</i>	Kalandadze & Sennikov, 1985	Bukobay Svita	Meso-Neoladiniano	W Russia
<i>Energosuchus garjainovi</i>	Ochev, 1986	Bukobay Svita	Meso-Neo Ladiniano	W Russia
<i>Tikisuchus romeri</i>	Chatterjee & Majumdar, 1987	Fm. Tiki	Carniano	Ásia (Índia Central)
<i>Vytshgedosuchus zheshartensis</i>	Sennikov, 1988	U. Yarenga (Horizonte)	Neo - Olenekiano	W Russia
<i>Dongusuchus efremovi</i>	Sennikov, 1988	Donguz Svita	Anisiano-Eoladiniano	W Russia
<i>Tsylmosuchus jakovlevi</i>	Sennikov, 1990	U. Vetluga Super-(Horizonte)	Olenekiano	W Russia
<i>Tsylmosuchus samariensis</i>	Sennikov, 1990	U. Vetluga Super-(Horizonte)	Olenekiano	W Russia
<i>Tsylmosuchus donensis</i>	Sennikov, 1990	Horizonte Yarenga	Olenekiano	W Russia
<i>Jaikosuchus magnus</i>	Sennikov, 1990	Horizonte Yarenga	Olenekiano	W Russia
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> (ex- <i>Chatterjeea elegans</i> ). Um possível terópode	(Chatterjee 1993) Long & Murry, 1995	Grupo Dockum	Eo/Mesocarniano-Eonoriano	SW, EUA
<i>Sillosuchus longicervix</i>	Alcober & Parrish, 1997	Fm. Ischigualasto	Carniano	NW Argentina
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> (ex-“Kupferzeller Rausuchier”)	Wild, 1978a, 1980a, 1980b, 1981; Formalmente descrito por Gower, 1999.	Lettenkeuper	Neoladiniano	S Alemanha
<i>Polonosuchus silesiacus</i> (ex- <i>Teratosaurus silesiacus</i> )	(Sulej, 2005) Brusatte <i>et al.</i> , 2009	Krasiejów	Neocarniano	Europa Central (Polônia)
<i>Yarasuchus deccanensis</i>	Sen, 2005	Fm. Yerrapalli	Anisiano	Ásia (Índia)

Tiago Raugust

<i>Effigia okeeffeae</i>	Nesbitt & Norell, 2006	Fm. Chinle	Triássico Superior (?Rético)	EUA (Novo México)
<i>Qianosuchus mixtus</i>	Li <i>et al.</i> , 2006	Fm. Guanling	Triássico Médio (Anisiano)	Ásia (China)
<i>Poposaurus langstoni</i> (ex- parátipo de <i>Postosuchus</i> ; ex- <i>Lythrosuchus langstoni</i> )	(Chatterjee, 1985; Long & Murry, 1995) Weinbaum & Hungerbühler, 2007	Grupo Dockum	? Meso Carniano	Texas, EUA
<i>Arganasuchus dutuiti</i>	Jalil & Peyer, 2007	Fm. Timezgadiouine	Carniano	África (Marrocos)
<i>Postosuchus alisonae</i>	Peyer <i>et al.</i> , 2008	Associação de litofacies II	Neocarniano – Eonoriano	Carolina do norte, EUA
<i>Hypselorhachis mirabilis</i> .	(Charig, 1966) Butler <i>et al.</i> , 2009	Membro Lifua, Formação Manda	Triássico Médio: ?Anisiano Superior	África (Tanzânia)
<i>Xilousuchus sapingensis</i>	Wu, 1981	Formação Heshanggou (Bacia Ordos, Província de Shanxi)	Olenekiano ou Eoanisiana	Ásia (China)

Quadro 1- Sumário dos táxons mais referidos para “Rauisuchia”, listados em ordem cronológica de cima para baixo. Esta lista não é exaustiva e as inclusões são subjetivas, além de excluir alguns táxons de validade taxonômica questionável e táxons raramente citados para “Rauisuchia” [e.g. *Dongusia* HUENE, 1940; “*Mandasuchus*” CHARIG, 1956; *Sinosaurus* YOUNG, 1948; *Spondylosoma* HUENE, 1938a; *Youngosuchus sinensis* (= *Vjushkovia sinensis* YOUNG, 1973) SENNIKOV, in KALANDADZE & SENNIKOV, 1985; *Smok wawelski* GRZEGORZ *et al.*, 2012]. Adaptado de Gower (2000). Legenda: Fm = formação; N = norte; NW = noroeste; S = sul; SW = sudoeste; W = oeste ZA = Zona de Associação.

Ainda em termos filogenéticos, o único acordo que parece existir é o de que “Rauisuchia” pertence ao ramo evolutivo crocodiliano em vez do aviário, tendo ambos origem na dicotomia basal do grupo coronal dos arcossaurios.

Muitos destes problemas no posicionamento filogenético incerto dos representantes rauissuquianos devem-se ao fato de ainda não serem conhecidas apomorfias inequívocas para este táxon. A ideia tradicional de que todas as formas carnívoras do período Triássico, com crânio grande e dentes recurvados, seriam “rauissúquios”, tem se mostrado ineficiente, pois estas características estão presentes também em alguns arcossauriformes (mais plesiomórficos) ou ainda ausentes em “rauissúquios” (e.g. existem formas rauissuquianas, como os shuvosaurídeos, que não apresentam dentes) (NESBITT *et al.*, 2013).

Paleobiogeograficamente, “Rauisuchia” apresenta uma distribuição virtualmente cosmopolita que vai do Eotriássico (Olenekiano) - incluindo *Ctenosauriscus koeneni* (Huene, 1902) (Alemanha), *Vytshegdosuchus zbeshartensis* Sennikov 1988 (Rússia) e *Xilousuchus sapingensis* Wu 1981 (China) - ao Neotriássico (Rético), com a espécie estadunidense *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norell 2006 (FIGURA 4).

Tiago Raugust

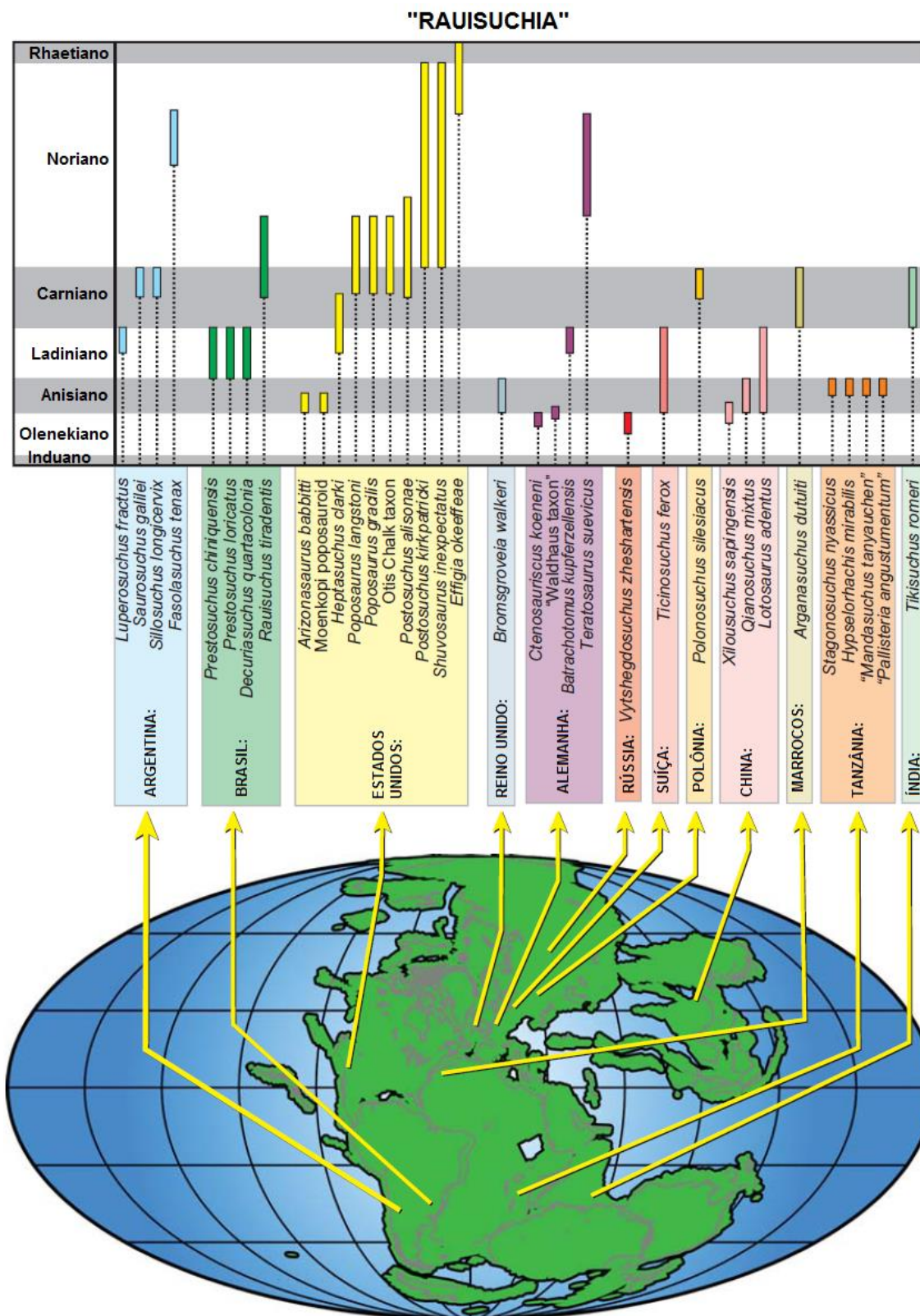


Figura 4 – Distribuição de "Rausuchia" no Triássico durante o Pangeia. Modificado de Nesbitt *et al.* (2013).



Tiago Raugust

Morfológicamente, os “rauissúquios” eram, de modo geral, de maiores dimensões que os primeiros dinossauros que coexistiram no mesmo período. A maioria apresentava um hábito alimentar carnívoro, com exceção de *Lotosaurus adentus*, *Effigia okeeffeae* e *Shuvosaurus inexpectatus*, que por serem edêntulos, possivelmente incluíam plantas, invertebrados e ovos em sua dieta. Ocupando o topo da cadeia ecológica, os “rauissúquios” predavam, possivelmente, rincossaurios, cinodôncios, dicinodôncios e pequenos dinossauros. Apresentavam também uma diversidade morfológica atestada pela presença tanto de formas quadrúpedes (e.g. *Batrachotomus kuperferzellensis* GOWER 1999, *Postosuchus kirkpatricki* CHATTERJEE 1985, *Prestosuchus chiniquensis* HUENE 1938a, *Saurosuchus galilei* REIG 1959, *Fasolasuchus tenax* BONAPARTE 1978), parcialmente aquáticas (e.g. *Qianosuchus mixtus* LI *et al.*, 2006), ou com uma anatomia mais grácil e possivelmente bípede (e.g. *Effigia okeeffeae* NESBITT & NORELL 2006; *Poposaurus gracilis* MEHL 1915; *Postosuchus kirkpatricki* CHATTERJEE 1985; *Shuvosaurus inexpectatus* CHATTERJEE 1993). Muitos deles possuíam ainda espinhos neurais alongados no tronco, formando um “leque” [e.g. *Arizonasaurus babbitti* WELLES 1947; *Ctenosauriscus koeneni* (HUENE, 1902) e *Lotosaurus adentus* ZHANG 1975] (FIGURA 5), característica esta que viria a aparecer também em alguns dinossauros durante o Jurássico e Cretáceo (BRUSATE *et al.*, 2008; NESBITT *et al.*, 2013).

Algumas evidências sugerem que estes animais apresentavam também um comportamento gregário. A divulgação de uma associação de nove indivíduos (*Decuriasuchus* FRANÇA *et al.*, 2011, 2013) foi interpretada como uma possível indicação de que seus representantes viviam em bando, um comportamento que, posteriormente, é tido como bem evidenciado na linhagem dos dinossauros (e.g. SANDER, 1992). Esta interpretação é consistente com a descoberta de outros “rauissúquios” como *Batrachotomus kuperferzellensis*, *Heptasuchus clarki*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Effigia okeeffeae* e *Shuvosaurus inexpectatus* que foram encontrados, separadamente, em associações de indivíduos que apresentavam diferentes fases de desenvolvimento. Além disso, outras associações já foram documentadas sendo constituídas por diferentes espécies de “rauissúquios”, como no caso dos holótipos de *Postosuchus kirkpatricki* e *Shuvosaurus inexpectatus*, que foram encontrados na mesma associação (Grupo Dockum – Estados Unidos - Triássico Superior).

Tiago Raugust

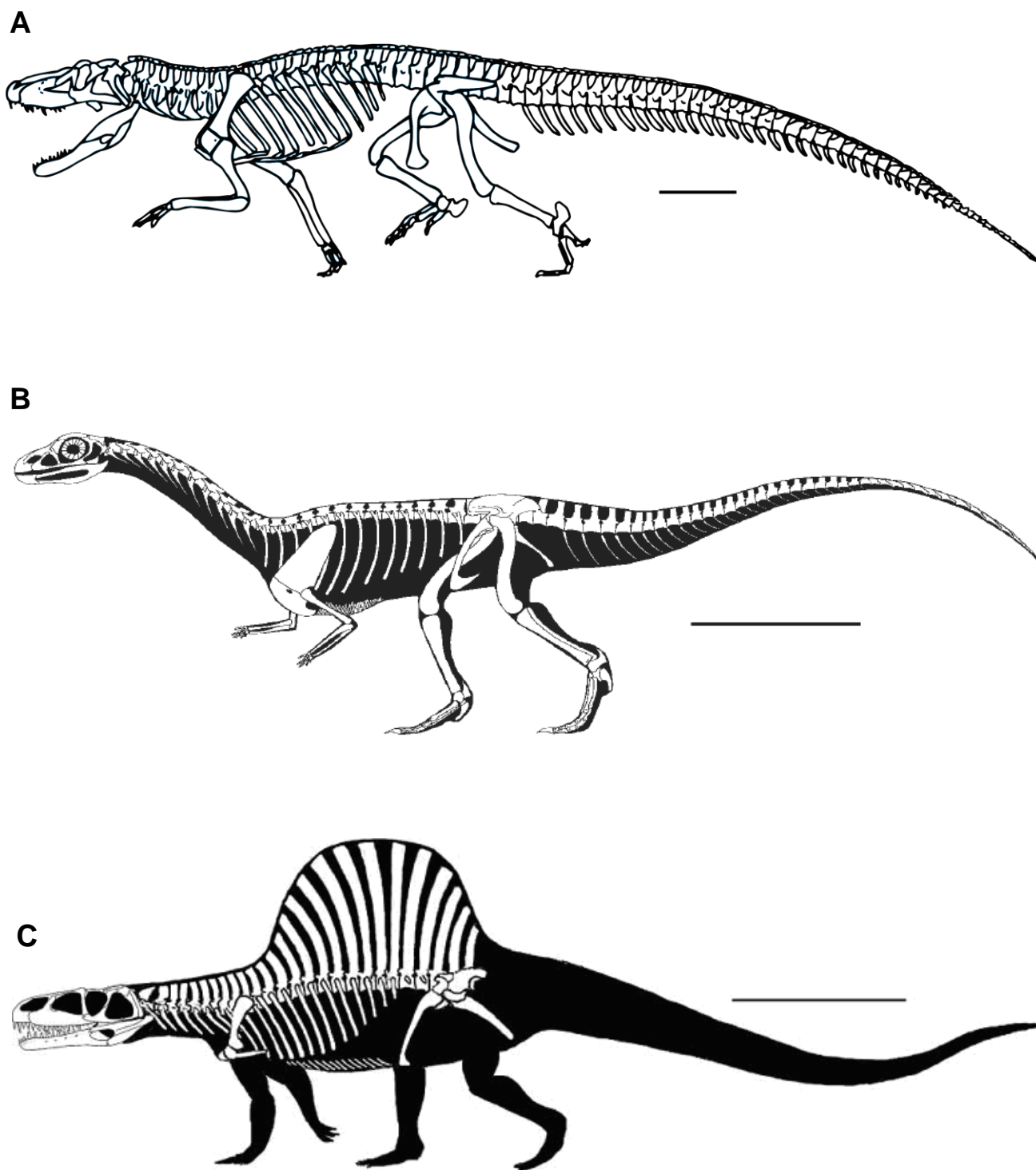


Figura 5 - Exemplos da diversidade morfológica dos “rauisúquios”, exemplificada por A. *Saurosuchus galilei* (imagem modificada de MASTRANTONIO, 2010); B. *Effigia okeeffeae* (imagem retirada de NESBITT, 2007); C. *Arizonasaurus babbitti* (imagem retirada de NESBITT, 2005). As figuras estão normatizadas, e as escalas possuem a medida de 0,5 m.

## 2. O MUNDO DOS “RAUISSÚQUIOS” – O PERÍODO TRIÁSSICO.

O sistema Triássico tem esse nome baseado em um conjunto de rochas que foi subdividido em três partes, na Alemanha, denominadas Bunter (=Triássico Inferior, com sedimentação continental), Muschelkalk (Médio, marinho) e Keuper (Superior, novamente continental), que correspondem, cronoestratigraficamente, aos períodos Eo, Meso e Neotriássico (SCHULTZ, 2005).

O Triássico (252 - 201 M.a., WALKER *et al.*, 2012) foi o Período caracterizado pela existência do supercontinente Pangeia (de acordo com a nomenclatura de Alfred Wegener)<sup>4</sup> resultado da amalgamação da Laurásia e da Gonduana, que iniciou-se no Neopaleozoico (ZERFASS, 2003) (FIGURA 6).

A área emersa da Pangeia superou, pela primeira vez na histórica geológica, a área oceânica, e essa aglutinação da crosta continental em uma única massa de terra desencadeou eventos que resultaram em uma mudança paleobiótica significativa.

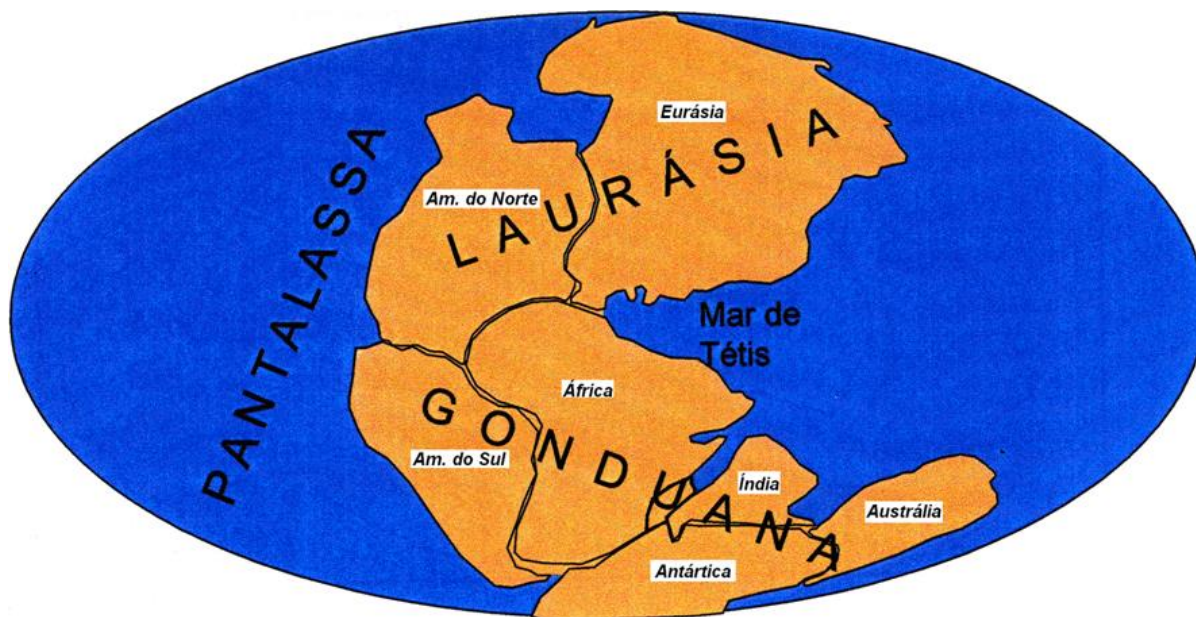


Figura 6 - Reconstituição da Pangeia. O Mar de Tétis constituía uma enseada dividindo o supercontinente em Gonduana e Laurásia. Modificado de Zerfass (2003).

<sup>4</sup> A primeira proposta de um supercontinente primitivo situa-se na obra “Physikalische Abhandlung von der vormaligen Verknüpfung und Absonderung der alten und neuen Welt, und der Bevölkerung Westindiens” (*Dissertação física sobre a anterior união e separação do Velho e Novo Mundo e o povoamento das Índias Ocidentais*) de Johhan Wilhelm Karl Adolph von Honvlez-Ardenn, conhecido como barão von Hüpsch-Lonzen, em 1764, que relatava sobre a união e posterior cisão do Velho Mundo (Europa, Ásia e África) e do Novo Mundo (Índias Ocidentais ou América), bem como o povoamento deste último por homens e animais a partir do primeiro. Contudo, somente no início do século 20, a ideia de uma união de massas de terra em um supercontinente retornaria, através da teoria da deriva continental de A. L. Wegener (PAPAVERO *et al.*, 2003).

Evidências sedimentológicas demonstram que, em contraste com a abundância de depósitos eólicos do limite Permo-Triássico da Bacia do Paraná, os depósitos do Meso e Neo-Triássico caracterizam-se por sistemas fluviais e lacustres, indicando condições mais úmidas para este intervalo (HOLZ & SCHERER, 1998).

Além do aspecto paleogeográfico singular, houve, durante o Eotriássico, uma substituição gradual da Flora *Glossopteris* pela Flora *Dicroidium* (GUERRA-SOMER *et al.*, 2000). Entre as paleofaunas, o Triássico também foi o período da irradiação dos arcossaurios (culminando com o surgimento dos primeiros dinossauros) e da origem dos primeiros mamíferos (ZERFASS, 1998), sendo que esta biota é documentada, no Brasil, somente nos sedimentos triássicos sul-rio-grandenses.

## 2.1. Os “Rauisuchia” no contexto evolutivo da paleofauna triássica.

Antes da extinção Permo-Triássica (considerada o maior evento de extinção da história evolutiva da Terra), o Permiano era dominado por uma fauna tetrapodiana continental de sinápsidos. Entretanto, após esse evento extintional, os arcossauromorfos assumiram um papel importante na comunidade de vertebrados terrestres (BAKKER, 1977; BONAPARTE, 1982b; BENTON, 1983a; COLBERT, 1984).

Neste sentido, pode-se considerar o Triássico como um período singular, caracterizado por uma situação paleogeográfica única, não mais repetida após sua fragmentação, e pelo surgimento de uma fauna tetrapodiana diversificada (*e.g.* “rauissúquios”, parassúquios, aetossaurios e pterossaurios), na qual se situam as origens evolutivas de vários grupos biológicos de grande interesse (*e.g.* lissanfíbios, testudíneos, lepidossaurios, mamaliomorfos, crocodilomorfos e dinossauros; BONAPARTE, 1982b; BENTON, 1983a; COLBERT, 1984; GAFFNEY, 1986; BONAPARTE *et al.*, 2003; EVANS, 2003; BRUSATTE *et al.*, 2008; MARJAOVIC & LAURIN, 2008).

Trabalhos paleoecológicos tradicionais defendem a presença de uma fauna tetrapodiana mais uniforme e cosmopolita (COLBERT, 1973; CRACRAFT, 1974), espalhada por um único continente, onde existiam pouquíssimas barreiras geográficas, gerando um potencial sem paralelos para o intercâmbio biótico global (SHUBIN *et al.*, 1991).

Em contrapartida, propostas recentes apontam a existência de províncias paleofaunísticas com uma variação paleolatitudinal em sua distribuição (TUCKER & BENTON, 1982; BENTON, 1983a; SHUBIN & SUES, 1991; EZCURRA, 2006b; IRMIS *et al.*, 2007; NESBITT *et al.*, 2007). Esta hipótese mostra-se consonante com a distribuição paleolatitudinal presente nas macrofloras do Laurásia e Gondwana, onde havia uma dominância de coníferas, cycadophytas e bennettitaleas no Norte, e de

Tiago Raugust

Corystospermales (tendo o gênero *Dicroidium* como a forma mais representativa) no Sul (MEYEN, 1987; DOBRUSKINA, 1993).

No final do Triássico, novas mudanças faunísticas ocorreram na Pangeia, com o surgimento dos dinossauros e pterossauros, além de vários dos grupos de vertebrados que existem até os dias de hoje, incluindo os mamíferos, crocodilianos, tartarugas, etc. (PADIAN, 1986; FRASER & SUES, 1994a).

Benton (1983a, 1986b, 1986c, 1991, 1993) sugeriu que um importante colapso do ecossistema ocorreu no Carniano Superior, quando os herbívoros dominantes (dicinodôncios, traversodontídeos e rincossaurios) desapareceram. Nos 10 milhões de anos seguintes, os dinossauros irradiaram sensivelmente e assumiram os nichos herbívoros. Ao longo deste período de turbulência, os “rauissúquios” continuaram como carnívoros de topo de cadeia com distribuição cosmopolita, provavelmente caçando primeiramente os terápsidas e rincossaurios (FIGURA 7), e, em seguida, os primeiros dinossauros herbívoros do Noriano.

Somente no final do Triássico é que as formas rauissuquianas desapareceram, deixando que os primeiros grandes dinossauros terópodes evoluíssem para substituí-los no início do Jurássico.



Figura 7 - Um “rauissúquio” (representado por *Saurosuchus* no topo) em postura bípede ao perseguir dois rincossaurios (modificado de BURNIE, 2001).

### 3. OS DEPÓSITOS TRIÁSSICOS NO SUL DO BRASIL.

A Bacia sedimentar do Paraná, com uma área aproximada de 1.5000.000 Km<sup>2</sup>, e 8.000m de espessura, é uma típica Bacia intracratônica, situada no centro-leste da América do Sul, que abrange porções dos territórios do Brasil, Argentina<sup>5</sup>, Uruguai e Paraguai. Nesta área, foram depositadas várias sequências sedimentares e vulcânicas, num intervalo de tempo que abrangeu do Ordoviciano ao Cretáceo (FIGURA 8).

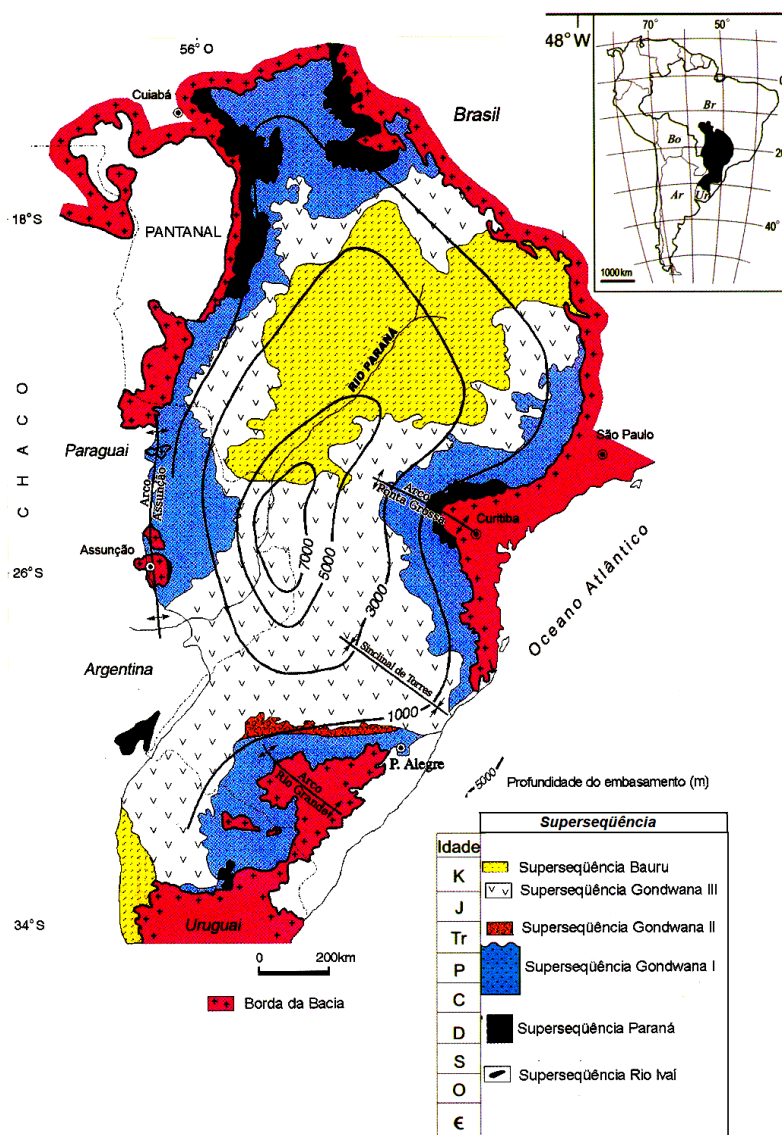


Figura 8 - Mapa Geológico da Bacia do Paraná mostrando as áreas de ocorrência de suas seis unidades alostratigráficas e idades relativas (Modificado de MILANI *et al.*, 2007).

<sup>5</sup> Na extensão da Argentina, a Bacia é conhecida como Chaco-Paraná possuindo uma história geológica mais ligada ao ambiente de antepaís andino do que intracratônico, como ocorre no Brasil (MACHADO, 2008).

Contudo, esta Bacia não esteve isolada desde sua implantação, pois foi gerada como um golfo aberto para o Pantalassa, tendo um fechamento progressivo a partir da evolução fanerozoica, até sua continentalização completa (MILANI *et al.*, 2007).

Milani *et al.* (2007) estabeleceram uma divisão da referida Bacia em seis unidades aloestratigráficas de segunda ordem (supersequências). As Supersequências Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano) e Gonduana I (Neocarbonífero- Eotriássico) constituem grandes ciclos transgressivos-regressivos de variação do nível de base, enquanto que as Supersequências Gonduana II (Mesotriássico-Neotriássico), Gonduana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) documentam sucessões sedimentares continentais e rochas ígneas associadas.

A Supersequência Gonduana II constitui-se em uma unidade de ocorrência restrita à região central do Estado do Rio Grande do Sul, na qual verifica-se a presença de uma peculiar paleofauna de vertebrados, que tem sido um importante elemento de correlação com sequências análogas na Argentina e na África (MILANI *et al.*, 2007).

Esta similaridade do pacote sul-rio-grandense com os dos locais supracitados influenciou hipóteses alternativas, como a de Zerfass (2003) que assumiu a sedimentação continental da região sul da América do Sul como sendo intimamente ligada a orogênese do Gondwanides (FIGURA 9), diferentemente da ideia tradicional, que relacionava o Triássico sul-rio-grandense à história sedimentar intracratônica da Bacia do Paraná.

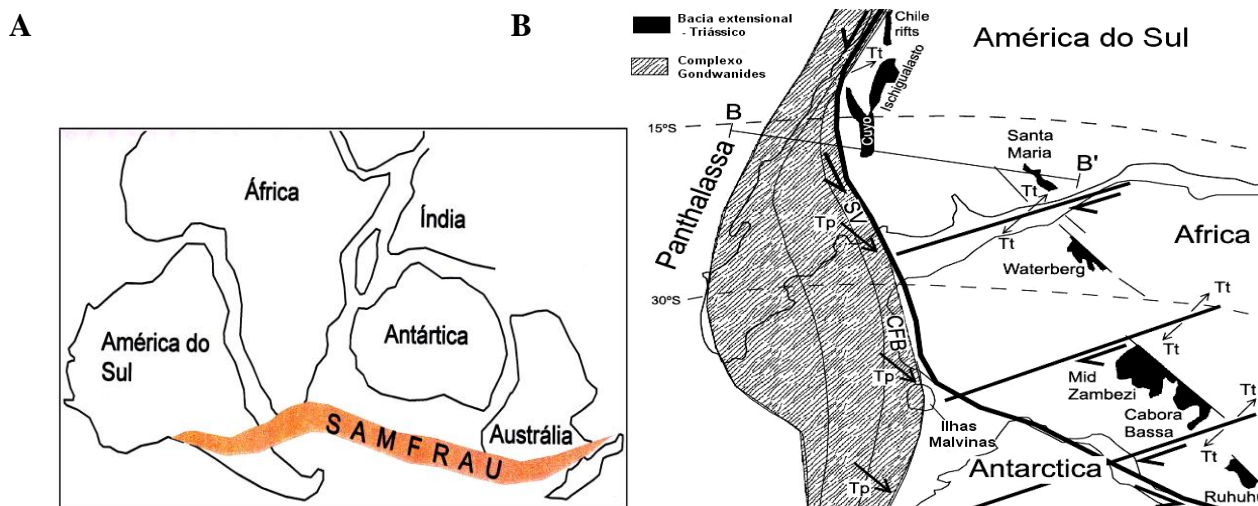


Figura 9 – **A.** A interação entre a crosta do Pantalassa e a crosta continental da Gonduana produziu um cinturão, composto por um arco magmático e uma faixa de dobramentos, denominada cinturão Gondwanides. Esta designação segue a proposta inicial de Keidel (1917). Contudo, na década de 1930, A. L. Dutoit redefiniu esta faixa orogênica, chamando-a de Samfrau (ZERFASS, 2003). **B.** Detalhe mostrando a área de influência do Cinturão Gondwanides e as pequenas bacias (onde se depositaram as Supersequências Santa Maria I e II), controladas tectonicamente, originadas pela ação do mesmo. Retirado de Zerfass (2003).

### 3.1. A litoestratigrafia do Triássico sul-rio-grandense.

Um dos primeiros trabalhos, no que tange a estratigrafia do Triássico sul-rio-grandense, foi o de Huene & Stahlecker (1931) que, ao avaliarem as áreas fossilíferas de Santa Maria e São Pedro do Sul (ZERFASS, 2003), caracterizaram o espesso pacote de “red beds” (com cerca de 400m segundo esses autores) no qual estavam incluídos os fósseis de tetrápodes como “uma possante alternância de argilas vermelhas e arenitos vermelhos e claros, mais ou menos argilosos” (BELTRÃO & NEUMAIER, 1968).

Para designar este pacote, Huene & Stahlecker (1931) utilizaram a nomenclatura proposta por White (1908)<sup>6</sup>, em Santa Catarina, na qual todo o pacote de “red beds” era denominado “Camadas Vermelhas do Rio do Rasto”(FIGURA 10).

Segundo Huene & Stahlecker (1931), as Camadas Vermelhas do Rio do Rastro, no Rio Grande do Sul, seriam divididas em dois Membros: (1) inferior; afossilífero, com predominância de arenitos de origem fluvial, situada sobre a “Série Passa Dois” (embora não tenham observado este limite por falta de tempo); (2) superior; rico em tetrápodes fósseis - com rincossaurios, parassúquios, saurísquios, cinodôncios e dicinodôncios – além de crustáceos em suas camadas mais basais (com 40-50m de espessura). Mais no topo (últimos 50m) passavam a ocorrer troncos silicificados de *Araucarioxylon* em uma matriz constituída por arenitos e argilitos fluviais e eólicos.

Segundo Zerfass (1998) uma observação faciológica importante foi mencionada por Huene & Stahlecker: “A porção mais inferior é, em toda a parte, mais rica em arenitos que a superior”. (BELTRÃO & NEUMAIER, 1968, p. 42). Isto parece corresponder ao que, em trabalhos seguintes, foi chamado de “fácies Passo das Tropas”, por Bortoluzzi (1974), sendo, portanto, interpretada como a primeira referência a esta unidade.

---

<sup>6</sup> Este foi o primeiro trabalho sistemático sobre a estratigrafia das unidades que constituem a Bacia do Paraná no Estado de Santa Catarina. Foi apresentado sob a forma de um Relatório Final à Comissão de Carvão daquele Estado, no qual foi definido o “Sistema Santa Catarina”, tendo como seção-tipo a área aflorante ao longo da via da Estrada Nova do Rio do Rasto, à qual liga os Municípios de Lauro Muller e São Joaquim. Nesta proposta, houve a divisão do Sistema em três séries: Tubarão, Passa Dois e São Bento. A Série São Bento, era composta pelos pacotes denominados “Camadas Vermelhas do Rio do Rasto” em sua base [consideradas Triássicas em referência ao réptil *Scaphonyx fischeri* Woodward (1907), encontrado em sedimentos igualmente avermelhados no estado do Rio Grande do Sul], Grês de São Bento (atualmente Formação Botucatu) e “Eruptivas da Serra Geral” (FACCINI, 1989).



HUENE & STAHLCKER 1931	
TR/Jur	Grês de <b>São Bento</b> (Fm. Botucatu)
TRIÁSSICO	SÉRIE SÃO BENTO Camadas Vermelhas do Rio do Rasto (Fm. Santa Maria)
P-T	
PERMIANO	SÉRIE PASSA DOIS Estrada Nova Folhelhos de Irati

Figura 10 - Subdivisões das Séries Passa Dois e São Bento efetuada por Huene & Stahlecker (1931), conforme a proposta de White (1908). Modificado de Beltrão & Neumaier (1968).

Posteriormente, outros autores limitaram a amplitude da Formação Santa Maria ao Membro superior fossilífero de Huene & Stahlecker (*op. cit.*), enquanto o Membro inferior passou a ter diversas denominações (FIGURA 11).

von HUENE & Stahlecker (1931)	MAACK (1947)	DELANEY & GOÑI (1963)	GAMERMANN (1973)	BORTOLUZZI (1974)	ANDREIS, BOSSI, MONTARDO (1980)	FACCINI (1989)
Membro inferior (afossilífero) da SÉRIE SÃO BENTO	Fm. Rio do Rasto	santa maria inf + Fm. RIO PARDO (Yaguari)	parte inferior da Fm. ROSÁRIO DO SUL	Fm. ROSÁRIO DO SUL s.s.	Fm. SANGA DO CABRAL	SEQUÊNCIA I

Figura 11 – Alguns dos diferentes nomes que foram fixados para o “Membro Inferior afossilífero das Camadas Vermelhas do Rio do Rasto” de Huene & Stahlecker (1931). Modificado de Lavina (1982).

Gordon Jr. (1947), segundo as observações geológicas feitas nos Estados de Santa Catarina, Paraná e Rio Grande do Sul e de dados paleontológicos, propôs, a desvinculação das “Camadas Santa Maria” das do Rio do Rasto (FIGURA 12). A “Formação Rio do Rasto” ficou restrita ao Permiano; além disso, elevaram-se, pela primeira vez, as “Camadas de Santa Maria” à categoria de Formação, com idade triássica, ocorrendo apenas no Rio Grande do Sul.

<b>Gordon Jr. (1947)</b>		
<b>TRIÁSSICO</b>	<b>SÉRIE São Bento</b>	<b>Arenito Caiuá</b> <b>Fm. Serra Geral</b> <b>Arenito Botucatu</b>
		<b>Fm. Santa Maria</b> <b>(somente no RS)</b>
<b>PERMIANO</b>	<b>SÉRIE Passa Dois</b>	<b>Fm. Rio do Rasto</b>
		<b>Fm. Estrada Nova</b>
		<b>Folhelho Irati</b>

Figura 12 - Proposta Estratigráfica de Gordon Jr. (1947) para o pacote Permiano-Triássico no sul da Bacia do Paraná. Modificado de Faccini (1989).

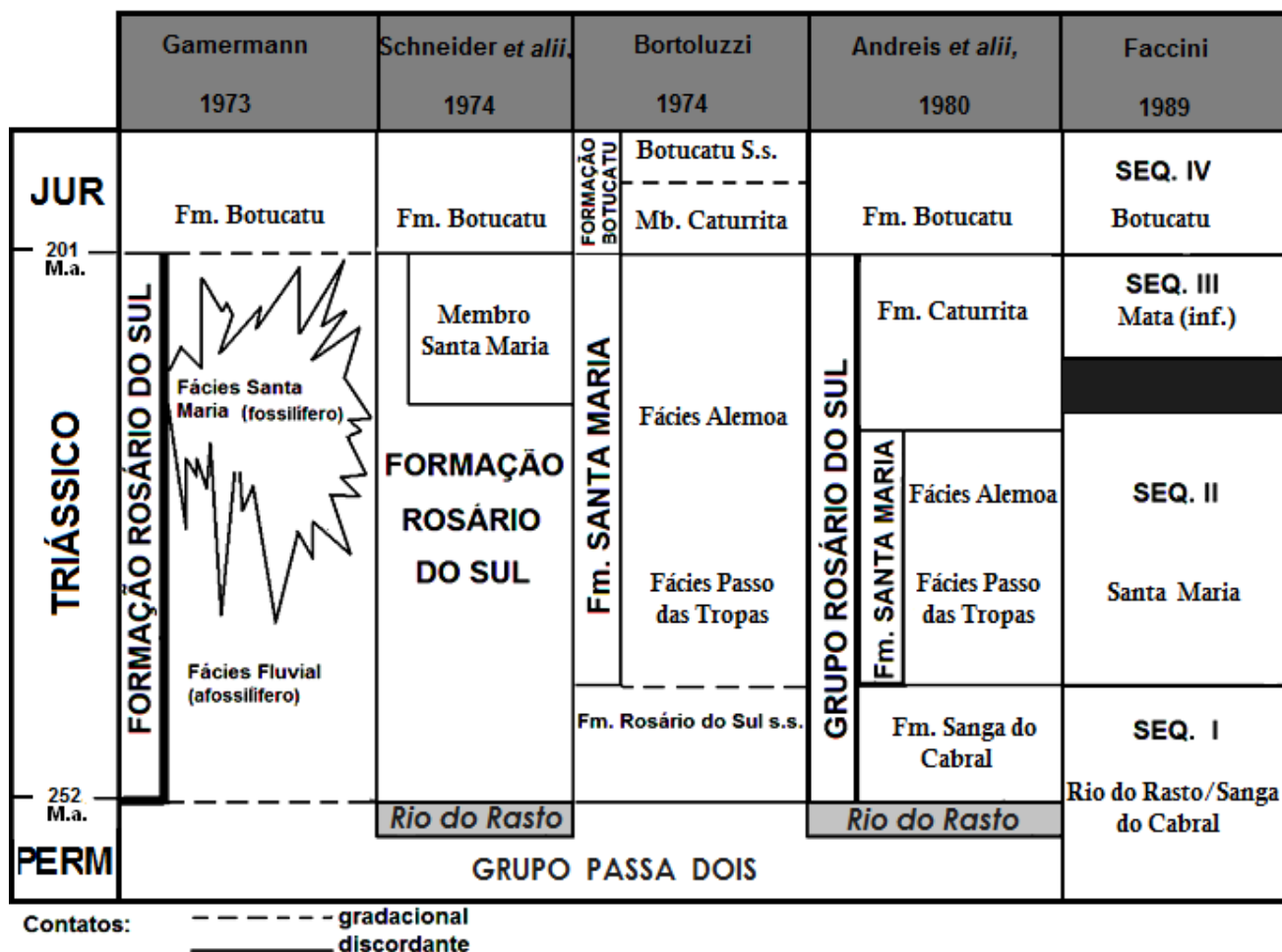
Desde o trabalho de Huene & Stahlecker (1931) e Gordon Jr. (1947), diversas propostas litoestratigráficas específicas para o Triássico sul-rio-grandense foram geradas (*e.g.* GAMERMANN, 1973; SCHNEIDER *et al.*, 1974; BORTOLUZZI, 1974; ANDREIS *et al.*, 1980) buscando um maior detalhamento das “red beds” deste Estado.

No entanto, todos estes trabalhos exemplificados acima - sendo o último de ANDREIS *et al.*, 1980 - foram propostos dentro do paradigma da estratigrafia clássica, que tinha como objetivo a descrição e o empilhamento das camadas de rocha, não havendo uma preocupação em reconhecer o processo de gênese ou o mecanismo de controle da deposição desses estratos. Nesse contexto, frequentemente eram correlacionados pacotes com litologias semelhantes, acreditando que pertenciam ao mesmo evento de sedimentação, quando não o eram. Isto gerou uma pluralidade de propostas, muitas vezes antagônicas, como é o caso da Bacia do Paraná que, até 1974, teve cerca de 25 colunas estratigráficas diferentes publicadas (HOLZ & SIMÕES, 2002).

Faccini (1989) foi o primeiro autor a oferecer um estudo do arcabouço da Bacia do Paraná sob o prisma da estratigrafia de sequências, que reconhecia o clima, a tectônica e a eustasia como fatores de influência na sedimentação, e buscava reconhecer os mecanismos e as causas da ciclicidade

Tiago Raugust

envolvidos na origem das sequências deposicionais (HOLZ & SIMÕES, 2002). Em seu trabalho, Faccini (1989) dividiu o pacote referente ao intervalo Neopermiano-Eocretáceo em quatro sequências deposicionais (QUADRO 2).



Quadro 2 – Representação comparativa de cinco propostas estratigráficas referentes ao Triássico sul-rio-grandense. Gamermann (1973) relatou como ausentes no RS as camadas do Rio do Rasto. Contudo Schneider *et al.* (1974) assumiram o retorno das camadas Rio do Rasto, do Grupo Passa Dois, em sua coluna estratigráfica. Andreis *et al.* (1980) fizeram referência a um possível contato da base da Fm. Sanga do Cabral (que tinha idade compreendida entre Permiano Superior e Triássico Médio) com as camadas vermelhas da Fm. Rio do Rasto em furos de sondagem. Faccini (1989), a modelo dos autores supracitados, reconheceu a presença da Fm. Rio do Rasto no Estado baseado na estratigrafia de sequências. Modificado de Faccini (1989). Legendas: Fm: formação; inf: inferior; JUR: Jurássico; M.a.: milhões de anos; PERM: Permiano.

Tanto a Sequência II como a III não foram consideradas correlacionáveis com outras unidades ocorrentes na Bacia do Paraná, principalmente no que se refere ao caso particular do seu conteúdo fossilífero.

Para a Sequência I, Faccini (1989) reconheceu, diferentemente de Andreis *et al.* (1980), que a Fm. Sanga do Cabral e a Fm. Rio do Rasto possuíam um contato gradacional. Além disso, considerou

Tiago Raugust

que a parte superior da Fm. Sanga do Cabral seria, em termos sedimentológicos, equivalente a Formação Pirambóia, apontando uma idade Eotriássica para as porções basais desta última nos Estados de São Paulo e Paraná, tomando como base os fósseis ocorrentes no topo da Sequência I.

A Sequência II (Santa Maria) caracteriza-se pela presença de pelitos subaquosos vermelhos portadores de uma rica paleofauna de vertebrados (incluindo-se aí os “rauissúquios” objeto do presente trabalho), aos quais se interdigitam, na base e no topo, sedimentos arenosos, esbranquiçados, de origem fluvial. Essa sequência abrange toda a Formação Santa Maria e a parte basal da Formação Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980).

Já a Sequência III, individualizada pela primeira vez como “Mata”, era constituída essencialmente por um conjunto de arenitos quartzosos, esbranquiçados, fluviais, contendo registro de troncos silicificados. Bortoluzzi (1974) havia se referido à presença destes níveis com troncos, que foram incluídos por ele na porção inferior da Formação Botucatu (QUADRO 2), sob a denominação de “Membro Caturrita” (Jurássico).

Zerfass (2003) efetuou algumas alterações em sua proposta de 1998, ao renomear as suas sucessões 1, 2 e 3 chamando-as de Sequência Santa Maria 1, 2 e 3, respectivamente. Estas três Sequências integrariam uma única Supersequência Santa Maria. Além disso, Zerfass (2003) ampliou a extensão temporal da Sequência Santa Maria 2 ao Noriano, sendo que a mesma, no trabalho de 1998, era restrita ao Carniano (FIGURA 13)

Tiago Raugust

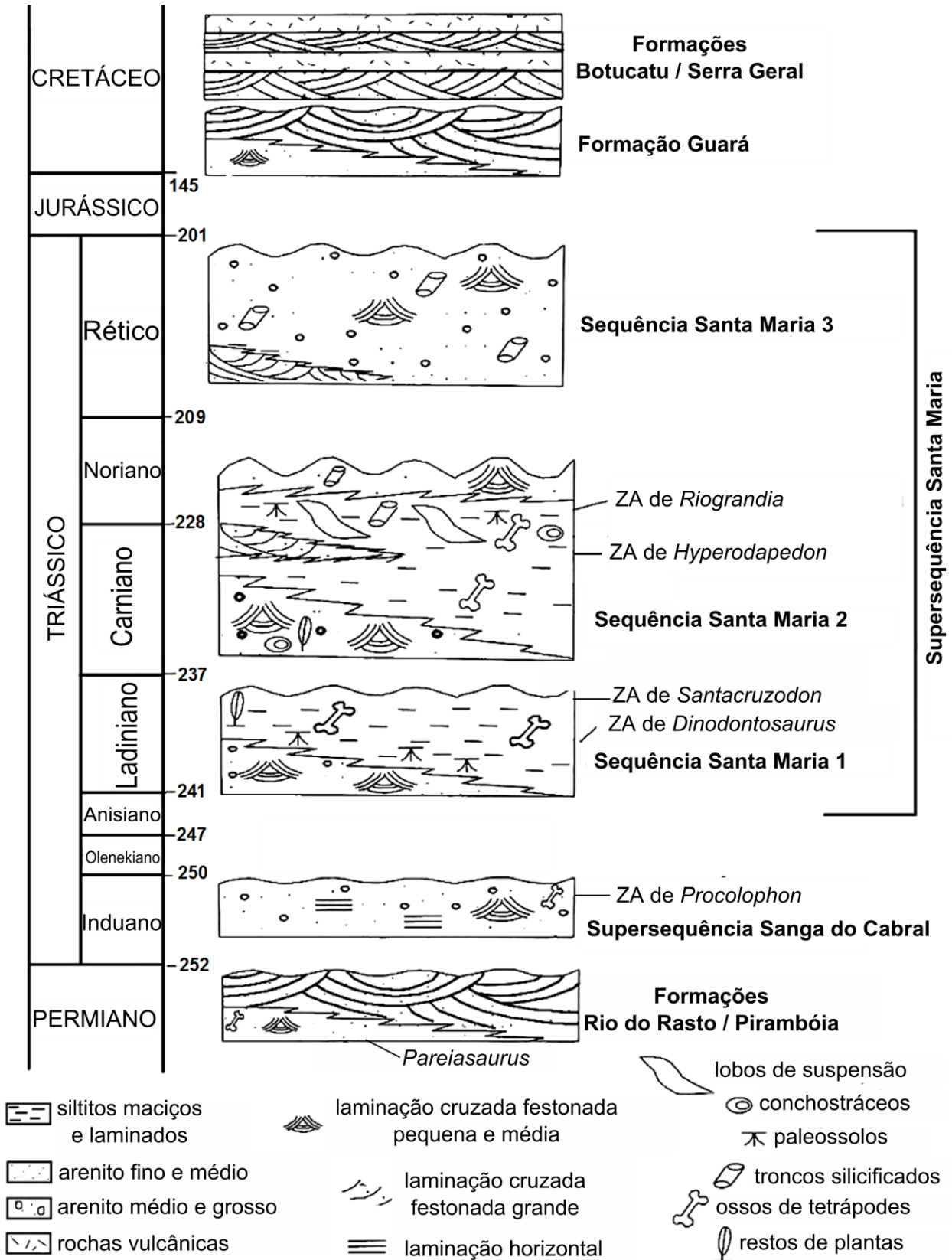


Figura 13 - Cronoestratigrafia proposta para o Mesozoico do sul do Brasil, associadas à bioestratigrafia proposta para esse intervalo (modificado de ZERFASS *et al.*, 2003). Legenda: ZA; Zona de Associação

### 3.2. A bioestratigrafia do Triássico sul-rio-grandense.

Barberena (1977) estabeleceu, pela primeira vez, uma zonação bioestratigráfica para a Formação Santa Maria *sensu* Bortoluzzi (1974), percebendo que a área da cidade Santa Maria diferenciava-se substancialmente das de Pinheiros (Candelária) e Xiniquá<sup>7</sup> (São Pedro do Sul), devido à presença exclusiva de rincossaurios em Santa Maria e de terápsidos dicinodôncios em Xiniquá e Pinheiros. Neste trabalho três Zonas-associação foram propostas:

- 1) *Rhynchocephalia* (pertencente à seção-tipo da Formação, na cidade de Santa Maria): rica paleofauna de rincossaurios e ausência de dicinodôncios e raras ocorrências de cinodôncios. Esta fauna de tetrápodes estava exclusivamente contida na fácies Alemoa da Formação Santa Maria, entre as cotas de 90 a 115m.
- 2) *Therapsida* (áreas de Pinheiro e Xiniquá)<sup>8</sup>: com abundância de terápsidos e tecodôncios e ausência de rincossaurios;
- 3) *Dicroidium* (subjacente a segunda Zona-associação, na mesma área, relativo à fácies Passo das Tropas): representada por uma paleoflora dominada pelo gênero *Dicroidium*, além de crustáceos, insetos e restos de peixes, inexistindo registro de tetrápodes.

Um diagrama quantitativo, demonstrando os percentuais paleofaunísticos das localidades de Xiniquá<sup>9</sup>, Pinheiros e Santa Maria, efetuado por Barberena (1977) pode ser verificado na Figura 14.

---

<sup>7</sup> Beltrão (1965) refere como sendo impróprio o uso do nome Xiniquá (Chiniquá na grafia antiga), já que as ravinas fossilíferas situam-se em Rincão dos Colorados, após o Cerro de Xiniquá, mas por ser um termo internacionalmente conhecido, Barberena (1977) manteve seu uso.

<sup>8</sup> A Zona-Associação de *Therapsida* tinha como área-tipo a região de Pinheiros devido à maior abundância de jazigos e melhor preservação em relação à Xiniquá.

<sup>9</sup> Até 1977, o conteúdo fossilífero da localidade de Xiniquá tinha sido descrito inteiramente por Huene (1935-1942).

Tiago Raugust

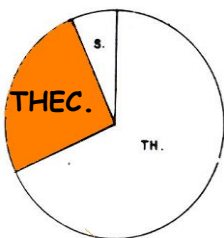
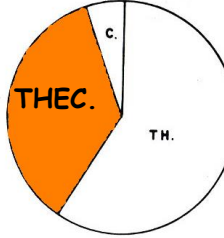
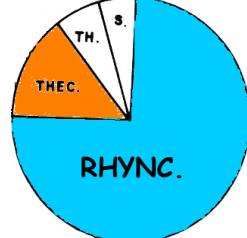
TAFONOMIA	XINIQUÁ	PINHEIROS	SANTA MARIA
<b><u>COTYLOSAURIA</u></b>		- <i>Candelaria barbouri</i> (PRICE, 1947).	
<b>THERAPSIDA</b> <b>Anomodontia</b> <b>Dicynodontia</b>	- <i>Stahleckeria potens</i> (HUENE, 1935);  - <i>Dnodontosaurus turpior</i> (HUENE, 1935);  - <i>Dinodontosaurus tener</i> (HUENE, 1935).	- <i>Jachalaria candelariensis</i> (ARAÚJO & GONZAGA) <sup>10</sup> ;  - <i>Dinodontosaurus turpior</i> (HUENE, 1935);  - <i>Barysoma lenzii</i> (ROMER & PRICE, 1944).	
<b>THERAPSIDA</b> <b>Theriodontia</b> <b>Cynodontia</b>	- <i>Chiniquodon thetonicus</i> (HUENE, 1936);  - <i>Belesodon magnificus</i> (HUENE, 1936); - <i>Traversodon stahleckeri</i> (HUENE, 1936); - <i>Exaeretodon major</i> (HUENE, 1936).	- <i>Chiniquodon sp.</i> ;  - <i>Belesodon sp.</i> ;  - <i>Massetognathus ochagaviae</i> (BARBERENA, 1974).	- <i>Therioherpeton cagnini</i> (BONAPARTE & BARBERENA, 1975);  - <i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i> (HUENE, 1928).
<b><u>THECODONTIA</u></b>	- <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (HUENE, 1942);  - <i>Prestosuchus loricatus</i> (HUENE, 1942)  - <i>Procerosuchus celer</i> (HUENE, 1942).	Materiais ainda não descritos	- <i>Cerritosaurus binsfeldi</i> (PRICE, 1946);  - <i>Hoplitosuchus raui</i> (HUENE, 1942); - <i>Rauisuchus tiradentes</i> (HUENE, 1942);  - <i>Rhadinosuchus gracilis</i> (Huene, 1942).
<b>SAURISCHIA</b>	- <i>Spondylosoma absconditum</i> (HUENE, 1938a).	Provável ocorrência	- <i>Staurikosaurus pricei</i> (COLBERT, 1970).
<b><u>RHYNCHOCEPHALIA</u></b> <b>Rhynchosauridae</b>			- <i>Scaphonyx fischeri</i> (WOODWARD, 1907).
<b>PERCENTUAIS PALEOFAUNÍSTICOS</b>			

Figura 14 - Esta é a primeira proposta de zonação bioestratigráfica para o Triássico da Formação Santa Maria. Estampa retirada de Barberena (1977). Legendas: c:Cotylosauria; RHYNC: Rhynchocephalia; s: Saurischia; THEC: Thecodontia; TH: Therapsida.

<sup>10</sup> *Jachalaria candelariensis* foi citado indevidamente por Barberena (1977), pois estes materiais só foram descritos formalmente em 1980 por Araújo & Gonzaga. Além disso, este fóssil não ocorre na localidade de Pinheiros e sim nas proximidades do Cerro Botucaraí, num nível estratigráfico muito mais alto.

Tiago Raugust

A Zona-associação de *Therapsida*, para Barberena (1977), indicava uma idade-réptil<sup>11</sup> Chañarenses Superior, na comparação com as paleofaunas argentinas; A mesma comparação sugeria que a Zona-associação de *Rhynchocephalia* teria idade-réptil Ischigualatense (Triássico Superior).

Posteriormente, Barberena *et al.* (1985) procuraram refinar a sua zonação bioestratigráfica de Barberena (1977), através de um tratamento baseado no conceito de Faunas-locais<sup>12</sup>, visto que a presença de diferentes grupamentos fósseis ocorria em afloramentos afastados uns dos outros, de forma localmente restrita, sendo difícil o traçado de bio-horizontes. Utilizando o arcabouço litoestratigráfico de Andreis *et al.* (1980), os autores propuseram 7 Faunas-locais, das quais havia seis no Rio Grande do Sul (a da Serra do Cadeado seria a única a ocorrer apenas no Estado do Paraná) (FIGURA 15).

A Fauna presente nas litologias da Formação Caturrita (portanto, a de nível estratigráfico mais alto do Triássico da bacia do Paraná) era documentada nas proximidades do Cerro Botucarái, em Candelária, e foi denominada de Fauna-local de Botucarái. Já a Fauna-local de Alemoa teria composição semelhante à da Zona-associação de *Rhynchocephalia* (*sensu* BARBERENA, 1977), situando-se no topo dos sedimentos da Formação Santa Maria e temporalmente situada do Neo-chañarenses ao Eo-ischigualatense [baseado em opinião pessoal de BARBERENA *et al.* (1985), modificando sua proposta de 1977, referente à idade da Zona-associação de *Rhynchocephalia*]. Por seu turno, tanto a Fauna-local de Pinheiros, como a de Xiniquá, revelavam a presença da Cenozona<sup>13</sup> de *Therapsida* (*sensu* BARBERENA, 1977), de idade Chañarenses. Finalmente, a Fauna-local de Catuçaba estaria inclusa nos sedimentos correspondentes à Formação Sanga do Cabral (Eotriássico).

---

<sup>11</sup> No que se refere à organização cronoestratigráfica do Triássico, consta-se uma subdivisão totalmente baseada em invertebrados marinhos, principalmente amonóides e conodontes, por serem séries bem documentadas e com uma espessura sedimentar ampla. Nesse sentido, alternativamente, iniciou-se a utilização dos tetrápodes para fins de correlação devido a maior abundância e cosmopolitismos desse grupo presentes em estratos da América do Sul, Antártica, África, Austrália, Ásia, Europa e América do Norte, sendo uma dessas propostas erigidas por Bonaparte (1966a, 1966b, 1967, 1973, 1982b) ao utilizar um sistema de coarctação do Triássico, o qual denominou de Idade-Réptil.

<sup>12</sup> Barberena *et al.* (1985) propuseram as Faunas-Locais segundo o conceito de Simpson (1971), em que a Fauna-local traduz um parâmetro bioestratigráfico informal. Ela abrange a totalidade de espécies coletadas em algum afloramento ou conjunto de afloramentos, devendo representar elementos que viveram no mesmo tempo geológico e na mesma área, mas não devem representar a totalidade de fósseis de uma determinada unidade estratigráfica.

<sup>13</sup> Barberena *et al.* (1985) usou pela primeira vez o termo “Cenozonas” para se referir às suas Zonas-associação (BARBERENA, 1977).



Tiago Raugust

ANDARES		IDADES RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		Zonas Bioestratigráficas	Unidades Litoestratigráficas		Cronoestratigrafia	
EUROPA		Argentina	Brasil	Argentina	Áfr. do Sul	Brasil	Argentina	Áfr. do Sul	
TRIASSICO	Rético								
	Noriano	Coloradense		La Esquina		Botucatu	Los Colorados	Série	
	Carniano	Ischigualastense	Botucaraí	Ischigualasto		—?—?—?	Caturrita	Stormberg	
	Ladiniano	Chañareense	Alemoa				Los Rastros		
			Chiniquá				Los Chañares		
			Pinheiros	Los Chañares		SANTA			
	Anisiano					MARIA			
Perm. Sup.	Tatariano			Puesto Viejo	Cynognathus			Série	
				Catuçaba	Agua de los Burros	Lystrosaurus	—?—?—?	Puesto Viejo	Beaufort Superior
				Aceguá		Daptocephalus	Sanga do Cabral		
		Serra do Cadeado		Cistecephalus	Rio do Rasto		Série Beaufort Inferior		

Figura 15 – Esquema retirado de Barberena, *et al.* (1985) no qual foram propostas 7 Faunas-locais dos quais apenas uma não ocorria no Rio Grande do sul (e.g. A Fauna-local da Serra do Cadeado é documentada apenas no Estado do Paraná). Estes autores ao erigirem este conceito de Fauna-local fizeram uso da coluna estratigráfica proposta por Andreis *et al.* (1980). Modificado de Barberena, *et al.* (1985).

Na época, os “rauissúquios”, incluindo os materiais atribuídos por Huene (1935-42) a *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus* e *Procerosuchus celer*, eram documentados principalmente para a Fauna-local de Xiniquá, no Município de São Pedro do Sul, enquanto somente o espécime UFRGS-PV-0156-T (o *Prestosuchus chiniquensis* de BARBERENA, 1978) integrava a Fauna-local de Pinheiros, que ocorre no Município de Candelária. Estas duas Faunas-locais, como já mencionado, fariam parte da Cenozona de *Therapsida* (Barberena, 1985). Já os “rauissúquios” *Rauisuchus tiradentes* e *Hoplitosuchus rauli* provinham da Fauna-local de Alemoa, em Santa Maria, nos níveis associados à Cenozona- *Rhychocephalia* (*sensu* BARBERENA, 1985).

Scherer (1994), ao estudar a região de Candelária, argumentou que a Fauna-local de Botucaraí (*sensu* BARBERENA *et al.*, 1985), representada pelos táxons *Jachaleria candelariensis*, *Proterochampsia nodosa*, *Scaphonyx sulcognathus*, *Exaeretodon sp.* e um dente de arcossaurio (DORNELLES, 1990) poderia ser cindida em dois níveis distintos. Tanto o dicinodôncio *Jachaleria candelariensis* como o dente de arcossaurio, ocorreriam em um novo nível superior, denominado

Tiago Raugust

Intervalo de *Jachaleria*<sup>14</sup>; os outros três táxons, por sua vez, foram inclusos nos níveis superiores da Cenozona de Rhynchosauria<sup>15</sup>.

Historicamente, todas as propostas bioestratigráficas colocavam, por correlação com o que ocorria na Argentina, a presença de um hiato entre as Cenozonas de Therapsida e Rhynchosauria. Abdala *et al.* (2001), ao se deterem na descrição de uma fauna peculiar, proveniente de um afloramento nos arredores de Santa Cruz do Sul (o chamado afloramento Schoenstadt), propuseram uma nova associação paleofaunística denominada Biozona de Traversodontídeos, que viria preencher esta lacuna (FIGURA 16). Reichel *et al.* (2005) e Bertoni-Machado & Holz (2006) avaliaram ainda que haveria uma semelhança, tanto no padrão diagenético quanto na similaridade do sistema deposicional, entre os afloramentos de Santa Cruz do Sul e de Venâncio Aires - separados cerca de 100km entre si - ampliando a distribuição geográfica desta Biozona. Esta fauna, dominada pela predominância de cinodôncios herbívoros, além de um único proterocampsídeo (interpretado como *Chanaresuchus bonapartei* por RAUGUST & SCHULTZ, 2009), até o presente momento não teve registrada a presença de “rauissúquios”.

---

<sup>14</sup> O número diminuto de fósseis coletados para o Intervalo de *Jachaleria* e a reduzida extensão lateral do afloramento em questão não satisfaziam as exigências do Código de Nomenclatura Estratigráfica para a proposição de um bio-horizonte formal. Desta forma, o Intervalo de *Jachaleria* foi proposto como uma unidade bioestratigráfica informal (SCHERER, 1994).

<sup>15</sup> Neste trabalho também, utiliza-se, pela primeira vez, a nomeação Cenozona de “Rhynchosauria” em vez de Zona-associação de *Rhynchocephalia*, já que o último não incluiu mais os rincossaurios.

Tiago Raugust

M.a.	BIOESTRATIGRAFIA		LITOESTRATIGRAFIA	
	Triássico Brasileiro	Triássico Argentino	Bacia do Paraná (Brasil)	Bacia de Ischigualasto-Villa Union (Argentina)
212	NORIANO	La Esquina		Formação Los Colorados
220		Intervalo de <i>Jachaleria</i>		
228	CARNIANO	Biozona de Rhynchosauria	Formação Santa Maria	Formação Ischigualasto
	LADINIANO	Biozona de Traversodontídeos		Formação Los Rastros
234		Biozona de <i>Dinodontosaurus</i>	Los Chañares	Formação Chañares

Figura 16 – Imagem modificada de Abdala *et al.* (2001), e sua proposta da Biozona de Traversodontídeos. Neste trabalho as idades tomaram como base o trabalho de Ross *et al.* (1994).

Rubert & Schultz. (2004), baseados em outras descobertas paleontológicas, propuseram um novo horizonte de correlação para a parte superior da Sequência II de Faccini (= porção basal da Formação Caturrita *sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), denominado Cenozona de Ictidosauria, que incluía e ampliava o Intervalo de *Jachaleria* de Scherer (1994). Nesses níveis, além do já conhecido material de *Jachaleria candelariensis* (ARAÚJO & GONZAGA, 1980) e dos dentes de arcossaurios indeterminados (DORNELLES, 1990), foram identificados o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte *et al.*, 1999, parte do *rostrum* de um fitossaurio (KISCHLAT & LUCAS, 2003) e uma abundante fauna de microvertebrados [esta dominada por cinodôncios ictidossaurios (especialmente *Riograndia guaibensis*), esfenodontídeos (FERIGOLO, 2000), e um procolofonídeo avançado (*Soturnia caliodon* CISNEROS & SCHULTZ 2003)].

Schultz & Soares (2006) propuseram uma mudança nomenclatural para a Cenozona de Ictidosauria, por este ser um nome constituído com base em preceitos pré-cladísticos, alterando-o para Cenozona de Mammaliomorpha que refletiria melhor o estatus filogenético dos pequenos

Tiago Raugust

cinodôncios não-mammaliaformes (e.g. *Riograndia*, *Irajatherium*, *Brasilodon*, *Brasilitherium*) pertencentes a aquele nível estratigráfico. No entanto, Soares *et al.* (2011a) propuseram a denominação “Zona de Associação de *Riograndia*” para este mesmo nível estratigráfico, haja visto que *Riograndia guaibensis* é o táxon mais representativo desta fauna. Seguindo este mesmo critério de denominar de uma zona bioestratigráfica de acordo com o gênero mais significativo, Soares *et al.* (2011a) também aplicaram as denominações “Zona de Associação de *Hyperodapedon*”, “Zona de Associação de *Santacruzodon*” e “Zona de Associação de *Dinodontosaurus*”, em substituição aos nomes Cenozona de Rhynchosauria, Biozona de Traversodontídeos e Cenozona de Therapsida, respectivamente.

Por fim, no que se refere ao que é figurado à bioestratigrafia triássica do Rio Grande do Sul, através da compilação dos trabalhos de Barberena *et al.* (1993), Scherer (1994), Schultz (1995), Schultz *et al.* (2000), Abdala *et al.* (2001), Rubert & Schultz. (2004), Schultz *et al.* (1994) e Schultz & Soares (2006), efetuada por Schultz & Langer (2007), é possível distinguir cinco distintas associações paleofaunísticas listadas abaixo, da mais recente para a mais antiga:

**1. Zona de Associação de *Riograndia* (Carniano).** (incluída na Formação Caturrita *sensu* ANDREIS *et al.*, 1980 = Cenozona de Mammaliomorpha *sensu* Schultz & Soares, 2006 = porção superior da Sequência II de FACCINI = porção superior da Sequência Santa Maria 2 de ZERFASS, 2003). Os táxons válidos atualmente conhecidos para esta Cenozona são:

**- Procolofonídeo:**

- *Soturnia caliodon* CISNEROS & SCHULTZ 2003.

**- Esfenodonte (Lepidosauria):**

- *Clevosaurus brasiliensis* BONAPARTE & SUES 2006.

**- Anfíbio Temnospondyli:**

- *Mastodonsauroidea?* indet. DIAS-DA-SILVA *et al.*, 2009.

**- Dicinodôncio:**

- *Jachalera candelariensis* ARAÚJO & GONZAGA 1980

**- Cinodôncios:**

- *Riograndia guaibensis* BONAPARTE *et al.*, 2001;
- *Irajatherium hernandezi* MARTINELLI *et al.*, 2005;
- *Brasilodon quadrangularis* BONAPARTE *et al.*, 2003;
- *Brasilitherium riograndensis* BONAPARTE *et al.*, 2003.

**-Arcossaurios:**

- Fitossaurio indet. KISCHLAT & LUCAS 2003;
- *Guaibasaurus candelariensis* BONAPARTE *et al.*, 1999;
- *Unayasaurus tolentinoi* LEAL *et al.*, 2004;

- *Sacisaurus agudoensi* FERIGOLO & LANGER 2006;
- Dentes de arcossaurios indeterminados DORNELLES 1990.

**2. Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Neotriássico – Carniano).** Também conhecida como Biozona de *Scaphonyx* (BARBERENA *et al.*, 1985 b) e Cenozona de Rhynchosauria (SCHERER, 1994) está inserida nos níveis referentes ao Membro Alemoa (BORTOLUZZI, 1974), base da Sequência II (FACCINI, 1989) ou porção média da Sequência Santa Maria 2 de Zerfass (2003). Inclui os seguintes táxons válidos:

**- Rincossaurios (Archosauromorpha):**

- *Hyperodapedon mariensis*<sup>16</sup> (= *Macrocephalosaurus mariensis* TUPI-CALDAS 1933);
- *H. sanjuanensis* SILL 1970;
- *H. huenei* LANGER & SCHULTZ 2000b;
- *Scaphonyx sulcognathus* AZEVEDO & SCHULTZ 1987;

**-Arcossauriformes:**

- *Proterochampsia nodosa* BARBERENA 1982;
- *Cerritosaurus binsfeldi* PRICE 1946;
- *Rhadinosuchus gracilis* HUENE 1938a.

**-Arcossaurios:**

- *Aetosauroides sp.* DESOJO & BAEZ 2005;
- *Rauisuchus tiradentes* HUENE 1938a;
- *Hoplitosuchus raui* HUENE 1938a;
- *Staurikosaurus pricei* COLBERT 1970;
- *Saturnalia tupiniquim* LANGER *et al.*, 1999;
- *Pampadromaeus barberenai* CABREIRA *et al.*, 2011.

**-Cinodôncios:**

- *Therioherpeton cagnini* BONAPARTE & BARBERENA 1975;
- *Prozostrodon brasiliensis* BARBERENA *et al.*, 1987 [ BONAPARTE & BARBERENA 2001 ];
- *Gomphodontosuchus brasiliensis* HUENE 1928;
- *Exaeretodon riograndensis* ABDALA *et al.*, 2002;
- *Charruodon tetracuspидatus* ABDALA & RIBEIRO 2000;
- *Trucidocynodon riograndensis* OLIVEIRA *et al.*, 2010.

<sup>16</sup> Este táxon foi originalmente por Tupi-Caldas (1933) como *Macrocephalosaurus mariensis*, foi reavaliado por Langer & Schultz (2000b) como *Hyperodapedon mariensis*.

**3. Zona de Associação de *Santacruzodon* (Mesotriássico = Neoladiniano - Eocarniano).** Esta zona era conhecida como Biozona de Traversodontídeos (ABDALA *et al.*, 2001). A Fauna representada nesta Cenozona inclui os seguintes táxons válidos:

**-Cinodôncios:**

- *Santacruzodon hopsoni* ABDALA & RIBEIRO 2003;
- Traversodontidae indet. ABDALA *et al.*, 2001;
- *Chiniquodon sp.* ABDALA com. pess;
- *Probainognathus* SOARES *et al.*, 2011b;
- *Menadon sp.* MELO *et al.*, 2009.

**-Dicinodôncios:**

- ? *Dinodontosaurus* SCHULTZ, obs pess;

**-Arcosauriforme:**

- Proterochampsidae indet. [BERTONI-MACHADO & KISCHLAT 2003; material interpretado por RAUGUST & SCHULTZ (2009) como *Chanaresuchus bonapartei*].

**4. Zona de Associação de *Dinodontosaurus* (Mesotriássico – Eoladiniano).** Inserida em litogias que correspondem à base da Sequência II de Faccini (1989) ou base da Sequência Santa Maria 1 de Zeffass (2003). Esta Associação era tradicionalmente conhecida por Zona-associação de Therapsida (BARBERENA, 1977), mas também como Cenozona de Therapsida (BARBERENA *et al.*, 1985) e Zona de *Dinodontosaurus* (BARBERENA *et al.*, 1985b; ABDALA *et al.*, 2001) e os táxons válidos referidos a ela são:

**- Procolofonídeo:**

- *Candelaria barbouri* PRICE 1947;

**-Dicinodôncios:**

- *Stahleckeria potens* HUENE 1938a;
- *Dinodontosaurus pedroanum* [(TUPÍ-CALDAS 1933; ROMER 1943) = *Dinodontosaurus turpior* COX, nov. com. 1965].

**-Cinodôncios:**

- *Massetognathus ochagaviae* BARBERENA 1981;
- *Chiniquodon theotonicus* HUENE 1938a;
- *Traversodon stahleckeri* HUENE 1938a;
- *Luangwa sudamericana* ABDALA & SÁ-TEIXEIRA 2004;
- *Protheriodon estudianti* BONAPARTE *et al.*, 2006.

**-Rincossaurio:**

- Rincossaurio de Mariante SCHULTZ & AZEVEDO 1990.

**-Arcosauriforme:**

- *Chanaresuchus bonapartei* ROMER 1971b; [documentado para esta biozona por DORNELLES, 1995].

**-Arcossaurios:**

- *Prestosuchus chiniquensis* HUENE 1938a; [documentado para esta biozona por BARBERENA, 1978; e MASTRANTONIO, 2010];
- *Procerosuchus celer* HUENE 1938a;
- *Barberenasuchus brasiliensis* MATTAR 1987;
- *Spondylosoma absconditum* HUENE 1938a;
- *Decuriasuchus quartacolonía* FRANÇA *et al.*, 2011, 2013.

Uma síntese litoestratigráfica e bioestratigráfica dos trabalhos sobre o pacote Meso-Neotriássico sul-rio-grandense, representando o estágio atual do conhecimento sobre este assunto, é apresentada abaixo (FIGURA 17).





		SEQUÊNCIAS DEPOSICIONAIS		BIOESTRATIGRAFIA		LITOESTRATIGRAFIA	
		BRASIL Zerfass <i>et al.</i> , 2003	BRASIL Faccini (1989)	TRIÁSSICO BRASILEIRO	TRIÁSSICO ARGENTINO	BACIA DO PARANÁ	BACIA ISCHIGUALASTO VILLA-UNIÓN
RÉTICO			Sequência III			Mata	
	209						
NORIANO			Sequência II		La Esquina		Formação Los Colorados
	*215-217						
CARNIANO			Sequência II	ZA de Riograndia		Formação Caturrita	Formação Ischigualasto
	*225.9 228			ZA de Hyperodapedon	Sub-zona de Exaeretodon Sub-zona de Hyperodapedon	Ischigualasto	
LADINIANO			Sequência I	ZA de Santacruzodon		Formação Santa Maria	Formação Los Rastros
	*231.4 237			ZA de Dinodontosaurus		Los Chañares	
	241						

Figura 17 – Síntese lito e bioestratigráfica do estágio atual do conhecimento do Triássico de Brasil e Argentina. As idades em milhões de anos são provenientes de Walker *et al.* (2012) e os dados isotópicos marcados com asteriscos são da proposta de Martínez *et al.* (2011). A subdivisão presente na Zona de Associação de *Hyperodapedon* foi baseada no trabalho de Oliveira & Schultz (2007) os quais apontam uma possível cisão desta Zona em duas, pois, a modelo do que é figurado para a porção média da Formação Ischigualasto, no afloramento de Agudo (Formação Santa Maria), há um predomínio de *Exaeretodon* (cinodôncio) sobre *Hyperodapedon* (rincossaurio). Contudo, esta tendência deve ser consubstanciada por meio de uma maior amostra e descoberta de novos afloramentos. Legendas: ZA, Zona de Associação.

#### 4. A ORIGEM DO SISTEMA DE CLASSIFICAÇÃO DOS “RAISSÚQUIOS” SOB O CONTEXTO DA SISTEMÁTICA TRADICIONAL.

Embora Meyer (1861) e Mehl (1915) tenham descrito espécies (*Teratosaurus suevicus* e *Poposaurus gracilis*, respectivamente) que foram posteriormente referidas a “Rauisuchia” (GOWER, 2000), o Rio Grande do Sul possui um importante papel no histórico de classificação deste grupo, visto que os primeiros trabalhos neste sentido foram efetuados com base nos fósseis de vertebrados coletados nesta região pelo Barão Friedrich von Huene, que efetuou uma grande expedição de prospecção e coleta ao Estado, nos anos de 1928-29. Os resultados dos estudos efetuados por von Huene sobre estes materiais foram publicados por partes, entre os anos de 1935 e 1942, sendo que a parte referente à descrição dos materiais de arcossaurios foi a público em 1938. Neste trabalho (HUENE, 1938a), foram descritos e propostos formalmente os táxons *Prestosuchus chiniquensis*, *P. loricatus*, *Rauisuchus tiradentes*, *Procerosuchus celer*, *Hoplitosaurus* (= *Hoplitosuchus*) *raui*, *Rhadinosuchus gracilis* e *Spondylosoma absconditum* (este último um Saurischia).

Entretanto, os nomes de alguns destes táxons já havia aparecido antes numa outra publicação do próprio Huene, que tinha um cunho mais taxonômico. No caso desta publicação pretérita, Huene (1936<sup>17</sup>) erigiu Rauisuchinae (constituída por *Rauisuchus*<sup>18</sup> e *Prestosuchus*), como uma subfamília de Stagonolepidae, em referência ao gênero *Rauisuchus*. Já em Huene (1938a), os seguintes táxons foram inclusos na ordem Pseudosuchia: *Rauisuchus tiradentes*, *Hoplitosaurus raui* e *Rhadinosuchus gracilis* provenientes da cidade de Santa Maria (em níveis da ZA de *Hyperodapedon* - Carniano), *Prestosuchus chiniquensis*, *P. loricatus* e *Procerosuchus celer*, todos provenientes da região de Xiniquá, próxima a São Pedro do Sul (em níveis da ZA de *Dinodontosaurus* - Ladiniano).

<sup>17</sup> Reig (1961) relatou que, de acordo com a concepção de Huene (1936), a superfamília Pelycosimioidea (composta pelas famílias Stagonolepidae, Proterosuchidae e Erithrosuchidae) estava inclusa na subordem Pseudosuchia. Já a família Stagonolepidae (HUENE, 1936) seria composta pelas subfamílias Rauisuchinae (para *Rauisuchus* e *Prestosuchus*), Stagonolepinae (para *Stagonolepis*), Desmotosuchinae (*Desmotosuchus*, *Acampsosaurus* e – duvidosamente - *Hoplitosaurus*) e Episcoposaurinae (para *Episcoposaurus* e – de modo duvidoso - *Stegomus*); colocando *Procerosuchus* em uma subfamília inominada.

<sup>18</sup> Segundo Beltrão (1965), a derivação nominal do gênero *Rauisuchus*, bem como de suas categorias mais inclusivas (e.g., Rauisuchinae e Rauisuchidae), foi dada por Huene em homenagem ao médico oftalmologista e otorrinolaringologista Wilhelm (Guilherme) Rau. Ao chegar em Santa Maria, em 1910, o Dr. Rau se destacou como um naturalista nato que, além de auxiliar na prospecção e coleta de fósseis de vertebrados, publicou artigos relacionados ao estudo da paleobotânica. Foi colaborador constante de Huene e Stahlecker, e de Huene mereceu também a homenagem de lhe ser dedicada a espécie *Hoplitosaurus raui* (mencionada deste modo no seu trabalho de 1936 e de 1938a, que depois teve o gênero renomeado em 1942 para *Hoplitosuchus*).



Tiago Raugust

Posteriormente, em 1942, Huene propôs que estes mesmos táxons deveriam ser submetidos a uma família por ele denominada de Rausuchidae (FIGURA 18) em substituição ao *nomen nudum* Rausuchinae Huene (1936) (como citado em KREBS 1976, p. 71).

Huene (1942)	
<b>ORDEM Pseudosuchia</b> <b>SUPERFAMÍLIA Stagonolepoidea</b>	<b><u>FAMÍLIA Stagonolepidae:</u></b> ? <i>Hoplitosuchus raii</i>
	<b><u>FAMÍLIA Rausuchidae:</u></b> <i>Rausuchus tiradentes,</i> <i>Prestosuchus chiniquensis, Prestosuchus loricatus,</i> <i>Rhadinosuchus gracilis</i>
	<b><u>?FAMÍLIA:</u></b> <b><i>Procerosuchus celer</i></b>

Figura 18 - Esquema classificatório proposto por Huene (1942) ao erigir a família Rausuchidae.

Hoffstetter (1955) efetuou diversas alterações no esquema classificatório de Huene (1942). Entre estas, destaca-se a retirada da espécie *Rhadinosuchus gracilis* Huene 1938a de Rausuchidae Huene 1942, colocando-a em outra família, por ele nomeada de Rhadinosuchidae, que incluía ainda *Cerritosaurus binsfeldi* Price 1946 (FIGURA 19).

Hoffstetter (1955)			
O R D E M  T H E C O D O N T I A	SUBORDEM	SUPERFAMÍLIA	FAMÍLIA
	Pseudosuchia <b>Zittel 1890 (= Aetosauria Nicholson et Lydekker 1889)</b>	Proterosuchoidea Camp 1945	Proterosuchidae Huene 1908-1914 Erytrosuchidae Watson 1917
		Elachistosuchoidea Huene (manuscr.)	Elachistosuchidae Huene (manuscr.)
		Stagonolepoidea Huene 1942	Aetosauridae Baur 1887 Stagonolepidae Huene 1911 Desmatosuchidae Case 1920 (= Episcoposauridae Camp 1933) <b>Rauisuchidae Huene 1942</b>
		Ornithosuchoidea <i>nov.</i>	Euparkeriidae Huene 1920 Ornithosuchidae Huene 1908-1914 Scleromochlidae Huene 1914 ? Stegomosuchidae Huene 1922 <b>Rhadinosuchidae <i>fam. Nov.</i></b>
		Sphenosuchoidea <i>nov.</i>	Sphenosuchidae Huene 1922 Pedeticodauridae van Hoepen 1915
	Phytosauria (Jaeger 1828) Baur 1894 (=Parasuchia Huxley 1875 <i>part.</i> =Belodontia Marsh 1896)		Phytosauridae (Jaeger 1828) Lydekker 1888 (= Belodontidae Baur 1886)

Figura 19 - Prosta de classificação da ordem Thecodontia de Hoffstetter (1956) no qual há retirada da espécie Rhadinosuchus gracilis von Huene 1938a, da família Rauisuchidae.

Alternativamente, Romer (1956) propôs, com dúvidas (apenas marcando com “?” o táxon, não apresentando argumentos para esta orientação), que os gêneros *Prestosuchus*, *Procerosuchus* e *Rauisuchus* – até aquele momento histórico incluídos em Rauisuchidae - fossem colocados na família Ornithosuchidae (FIGURA 20). Além disso, manteve *Hoplitosaurus* na família Stagonolepidae, sem fazer referência ao táxon Rauisuchidae. Salienta-se aqui que este arranjo de Romer constitui-se na primeira proposta que tenta desvincular as formas rauissuquianas dos estagonolepidídeos, depreendendo que os ornitossuquídeos eram formas originadas a partir de *Euparkeria*. Este trabalho de Romer foi um dos primeiros a defender que o táxon Proterosuchia seria constituído por espécimes (*e.g. Chasmatosaurus* e *Erythrosuchus*) mais primitivos que os contidos em Pseudosuchia.

É possível perceber que, desde Romer (1956) em diante, ao menos duas escolas bem distintas traçaram seu caminho quanto à interpretação ancestral-descendente dos arcossaurios, uma delas

Tiago Raugust

defendendo que os pseudossúquios seriam um ramo divergente dos proterossúquios e a outra que os pseudossúquios teriam uma história evolutiva independente dos proterossúquios. Estas posições divergentes contribuíram numa crise classificatória das formas rauissuquianas, durante grande parte do período pré-cladístico, que oscilava, dentro dos esquemas da sistemática tradicional, nas duas subordens.

Romer (1956)			
O R D E M T H E C O D O N T I A	SUBORDEM	FAMÍLIA	GÊNERO
	Proterosuchia (Pelycosimia)	Eythrosuchidae (Proterosuchidae)	<i>Chasmatosaurus, Chasmatosuchus, Elaphrosuchus, Erythrosuchus, Proterosuchus</i>
	Pseudosuchia	Euparkeriidae	<i>Browniella, ?Dongusia, Euparkeria</i>
		Ornithosuchidae	<i>Cerritosaurus, Erpetosuchus, Hesperosuchus, Ornithosuchus, ?Parringtonia, ?Prestosuchus, ?Procerosuchus, ?Rauisuchus, ?Rhadinosuchus, Saltoposuchus, ?Stagonosuchus, ?Stegomosuchus</i>
		Sphenosuchidae	<i>Sphenosuchus</i>
		Scleromochlidae	<i>Scleromochlus</i>
		Aetosauridae	<i>Aetosaurus, Stegomus</i>
		Stagonolepidae	<i>Desmotosuchus, ?Dolichobrachium, Hoplitosaurus, Stagonolepis, Typothorax</i>
	Incertae sedis	<i>?Anisodontosaurus, Arizonasaurus, Elachistosuchus.</i>	
	Parasuchia (Phytosauria)	Phytosauridae	<i>Angistorhinopsis, Angistorhinus, Brachysuchus, Clepsysaurus, Ebrachosaurus, Francosuchus, Leptosuchus, Lophoprosopus, Machaeroprosopus, Mesorhinus, Mystriosuchus, Paleorhinus, Phytosaurus, Promystriosuchus, Rileyia, Rutiodon</i>

Figura 20 - Proposta classificatória da subclasse Archosauria (ordem Thecodontia) de Romer (1956) o qual, ao negligenciar o táxon Rauisuchidae, coloca os gêneros já referidos a ele (e.g. *Prestosuchus, Rauisuchus* e *Procerosuchus*) duvidosamente na família Ornithosuchidae.

Huene (1956) ampliou a composição de sua família Rauisuchidae ao incluir nesta diversos táxons, como por exemplo, a espécie *Stagonosuchus nyassicus* Huene 1938b. Contudo, a concepção utilizada por Huene (1956) se mostrou confusa por mesclar um critério de classificação icnológico com categorias sistemáticas estritamente zoológicas, agrupando as três famílias Stagonolepidae, Rauisuchidae e Aetosauridae na superfamília Chirotherioidea (termo icnológico) (FIGURA 21). Outro problema, como demonstrado previamente por Gregory (1953), é que tanto *Episcoposaurus*

como *Typothorax* são sinônimos (tendo o segundo prioridade).

<b>Huene (1956)</b>	
<b>SUBORDEM Pseudosuchia</b>	<b>FAMÍLIA Rausuchidae:</b>
<b>SUPERFAMÍLIA Chirotherioidea</b>	<i>Rausuchus,</i> <i>Episcoposaurus,</i> <i>Typothorax,</i> <i>Cerritosaurus,</i> <i>Prestosuchus,</i> <i>Hoplitosaurus,</i> <i>Dolichobrachium,</i> <i>Procerosuchus,</i> <i>Stagonosuchus,</i> <i>Chirotherium</i>

Figura 21 - Proposta Classificatória de Huene (1956) na ampliação do número de táxons que compõem a família Rausuchidae.

#### 4.1. A criação da família Prestosuchidae como alternativa à família Rausuchidae.

Charig (1956) em sua tese de Ph.D. (não publicada) descreveu “*Mandasuchus*”<sup>19</sup> (da Formação Manda, Tanzânia) e, em 1957, num resumo, propôs que a família Prestosuchidae (que já tinha aparecido, pela primeira vez, na própria tese de CHARIG) incluiria “*Mandasuchus*”, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus* e *Spondylosoma absconditum* (um táxon também descrito por HUENE - 1938a- para a Formação Santa Maria, e incluído por este na ordem Saurischia).

Reig (1959) ao descrever *Saurosuchus galilei* (da Formação Ischigualasto, Argentina – PVL 2062), inseriu-o na família Ornithosuchidae. Pouco depois, Reig (1961), em um trabalho sobre a revisão do posicionamento sistemático da família Rausuchidae (FIGURA 22), concordou com Romer (1956) em separar os rauissuquídeos dos estagonolepidídeos. Entretanto, diferente de Romer (*op. cit.*) que incluiu as diversas formas na época reconhecidas como rauissuquídeas dentro da família Ornithosuchidae, Reig (1961) optou pelo uso da família Rausuchidae para abarcar os gêneros *Rausuchus*, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus* e *Saurosuchus*. Além disso, ao utilizar a denominação Ornithosuchia – originalmente proposta por Huene (1908) - colocou nesta subordem de Thecodontia as famílias Rausuchidae e Ornithosuchidae.

<sup>19</sup> “*Mandasuchus*” é considerado um *nomen nudum*, visto que não foi publicado formalmente.

Tiago Raugust

Reig (1961)		
<b>ORDEM THECODONTIA</b>	SUBORDEM Proterosuchia	FAMÍLIA Proterosuchidae Huene, 1908-1914. “ Erytrosuchidae Watson, 1917 “ Garjainiidae Ochev, 1958 “ Vjushkoviidae Huene, 1960
	SUBORDEM Ornithosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae Huene, 1920 “ Ornithosuchidae Huene, 1908-14 “ Erpetosuchidae Huene, 19 “ Rhadinosuchidae Hoffstetter, 1955 “ <b>Rausuchidae Huene, 1942</b> “ Stegomosuchidae Huene, 1922 “ Scleromochilidae, Huene, 1914 “ Sphenosuchidae, Huene, 1922. “ Pedeticodauridae, van Hoepen, 1915 “ Elachistosuchidae Huene, 1956
	SUBORDEM Desmotosuchia	FAMÍLIA Aetosauridae Baur, 1887 “ Stagonolepidae Agassiz, 1843
	SUBORDEM Parasuchia	FAMÍLIA Phytosauridae Lydekker, 1888

Figura 22 - Esquema classificatório de Reig (1961) em que houve inclusão da família Rausuchidae na subordem Ornithosuchia.

Hughes (1963) dividiu Proterosuchia em duas famílias, denominadas Chasmatosauridae (com registro do Permiano Superior até a parte inferior do Eotriássico) e Erythrosuchidae (com registro da parte superior do Eotriássico até o Mesotriássico), baseado em critérios estratigráficos. Além disso, Hughes (1963) incluiu na família Erythrosuchidae alguns gêneros citados em trabalhos anteriores como rauissuquídeos (*e.g.* *Hoplitosaurus*, e duvidosamente *Rausuchus*<sup>20</sup> e *Saurosuchus*), junto a outras formas como *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e, duvidosamente, *Shansisuchus*. Esta proposta, que relacionava formas afins aos Rausuchidae com os Erythrosuchidae constituiu-se numa tendência que veio a ser defendida por outros autores que trataram da sistemática dos tecodôncios (*e.g.* ROMER, 1972; BONAPARTE 1975a, 1975b, 1984).

<sup>20</sup> Hughes (1963) colocou *Rausuchus* em Erythrosuchidae por possuir vértebras e uma pélvis semelhantes às de *Erythrosuchus*.

Tiago Raugust

Krebs (1963) ao descrever a estrutura dos tarsos de *Ticinosuchus ferox* (espécie que seria publicada de modo válido apenas em 1965) e de *Rauisuchus tiradentes* observou que a complexa estrutura da rotação dos tarsos desses espécimes seria homóloga à dos crocodilianos (FIGURA 23). Considera-se esse trabalho como pioneiro na distinção entre a junção do tornozelo do tipo crurotarsal e mesotarsal no grupo dos arcossaurios.

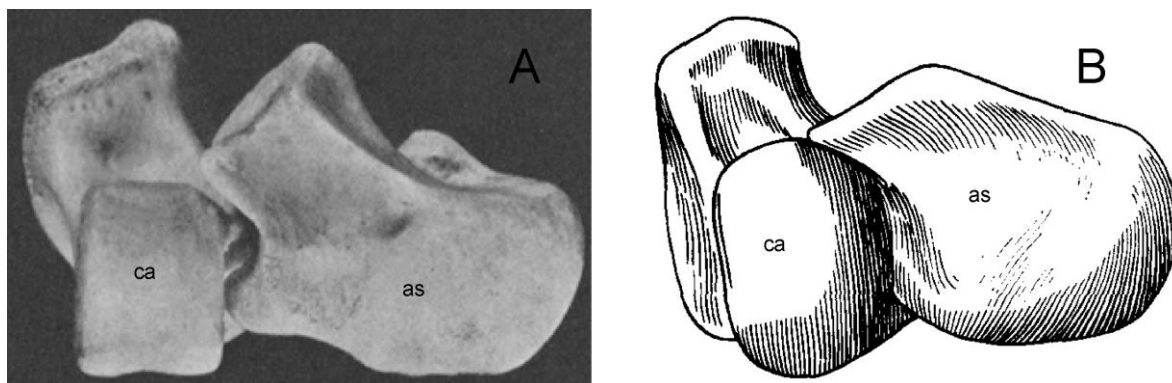


Figura 23 – Comparativo entre astrágalo (as) e calcâneo (ca) de: (A), crocodilos (*Alligator mississippiensis*) e, (B), “rauisúquios” (*Ticinosuchus ferox*). Vista anterior do astrágalo e calcâneo direito. Retirado de Liparini, 2010 (apud KREBS, 1963).

Pouco depois, Krebs (1965) descreveu *Ticinosuchus ferox*, um rauissuquídeo cujo o holótipo é constituído por um esqueleto parcialmente completo (PIZ T2817) e o parátipo (PIZ T2471) formado pelo conjunto de 6 vértebras caudais articuladas com osteodermos, sendo ambos coletados em níveis referentes ao Triássico (Anisiano) da Suíça (horizonte ‘Grenzbitumen’, Monte San Giorgio), e propôs, diferentemente de Hueghes (*op. cit.*), que a família Rauisuchidae (segundo KREBS composta por *Ticinosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus* e *Stagonosuchus*) seria um grupo amplo e distinto de arcossaurios cujas afinidades estariam relacionadas aos “pseudossúquios”, e não com os “proterossúquios”.

Romer (1966) foi o primeiro a subdividir a ordem Thecodontia em quatro subordens (FIGURA 24): Proterosuchia, Pseudosuchia, Aetosauria e Phytosauria, sendo este um padrão seguido por diversos autores (*e.g.* ROMER, 1968, 1972; BONAPARTE, 1971c, 1975a, 1975b; CHATTERJEE, 1982). Além disso, Romer (1966) é considerado o autor que estabeleceu formalmente a família Prestosuchidae (subordem Pseudosuchia), para incluir nela *Prestosuchus* e – duvidosamente – *Procerosuchus*, “*Mandasuchus*” e *Stagonosuchus*. Contudo, escolheu por posicionar (marcando com dúvidas – “?”), *Rauisuchus* e *Saurosuchus* dentro de Erythrosuchidae (subordem Proterosuchia). Ressalta-se que a classificação de Romer (*op. cit.*) não apresentou uma justificativa pela escolha dos táxons que classificou e tampouco uma definição ou diagnose para Prestosuchidae e Erythrosuchidae,

famílias nas quais colocou os táxons de interesse para este trabalho.

Romer (1966)		
<b>ORDEM THECODONTIA</b>	SUBORDEM Proterosuchia	FAMÍLIA Chasmatosauridae “ <b>Erythrosuchidae</b>
	SUBORDEM Pseudosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae “ Erpetosuchidae “ Teleocrateridae “ Elachistosuchidae “ <b>Prestosuchidae</b>
	SUBORDEM Aetosauria	FAMÍLIA Aetosauridae (Stagonolepidae)
	SUBORDEM Phytosauria	FAMÍLIA Phytosauridae

Figura 24 - Arranjo classificatório de Romer (1966) onde há uma subdivisão da ordem Thecodontia em quatro subordens (Proterosuchia, Pseudosuchia, Aetosauria e Phytosauria). Ele interpretou a família Prestosuchidae como componente de Pseudosuchia, contudo posiciona duvidosamente *Rauisuchus* e *Saurosuchus* dentro de Erythrosuchidae (subordem Proterosuchia).

Grassé (1970), a modelo de Romer (1966), utilizou a família Prestosuchidae, também dentro da subordem Pseudosuchia, contudo para abarcar somente os gêneros *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Ticinosuchus*.

Reig (1970) ao assumir, semelhante a propostas anteriores (e.g. ROMER, 1956; REIG, 1968), que os Proterosuchia seriam o estoque basal do qual evoluíram as demais formas de arcossauros (FIGURA 25), interpretou, assim como Romer (1956), que os rauiçuquídeos provavelmente teriam evoluído a partir dos euparkerídeos (p. 267). Além disso, Rauisuchidae foi proposto por ele com uma composição que integrava os seguintes gêneros: *Ticinosuchus*, *Fenhosuchus*, *Stagonosuchus*, *Saurosuchus*, *Prestosuchus* e *Rauisuchus*.

Tiago Raugust

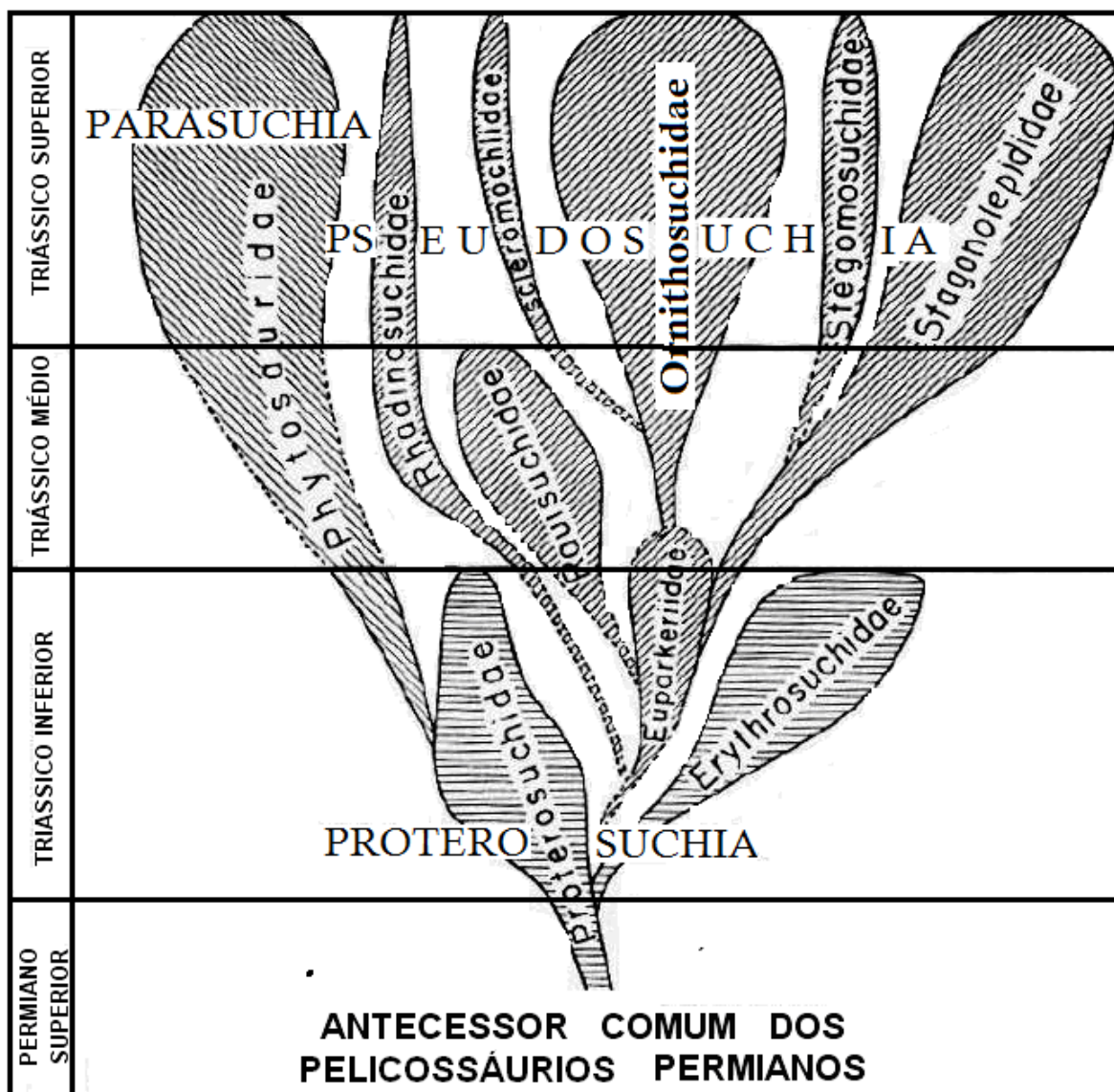


Figura 25 - Esquema evolutivo de Reig (1970) que, semelhante a propostas anteriores (e.g. ROMER, 1956; REIG, 1968), reconhecia que os Proterosuchia seriam o estoque basal do qual divergiram as demais formas de arcossaurios. Modificado de Reig (1970).

Bonaparte (1971c), ao tomar como base o sistema classificatório de Romer (1966, 1968), justificou que a infraordem Pseudosuchia seguramente teria origem em distintos integrantes de Proterosuchia (p. 418), e colocou, com dúvidas, a família Rausuchidae dentro da infraordem Ornithosuchia (FIGURA 26).



Tiago Raugust

<b>Bonaparte (1971c)</b>			
<b>ORDEM THECODONTIA</b>	SUBORDEM Proterosuchia		FAMÍLIA Proterosuchidae
			FAMÍLIA Erythrosuchidae
	SUBORDEM Pseudosuchia	INFRAORDEM Ornithosuchia	FAMÍLIA Euparkeriidae
			“ Ornithosuchidae
			“ <b>Rauisuchidae?</b>
			“ Pallisteriidae?
	“ Teleocrateridae?		
		“ Scleromochlidae?	
	INFRAORDEM Sphenosuchia	FAMÍLIA Triasolestidae	
		“ Sphenosuchidae	
	INFRAORDEM Proterochampsia	FAMÍLIA Cerritosauridae	
		“ Proterochampsidae	
SUBORDEM Aetosauria		FAMÍLIA Stagonolepididae	
SUBORDEM Parasuchia		FAMÍLIA Phytosauridae	

Figura 26 - Esquema classificatório de Bonaparte (1971c) que, apoiado nas propostas de Romer (1966, 1968) defendia uma origem de Pseudosuchia a partir de Proterosuchia e subordinava, com dúvidas, a família Rauisuchidae à infraordem Ornithosuchia.

Romer (1971a) ao descrever um grande crânio incompleto (PULR 04) da Formação Los Chañares – Argentina - nomeou este material como *Luperosuchus fractus*. Este novo táxon foi interpretado como uma forma mais avançada do que os proterossúquios e, por isso, classificado como um Pseudosuchia da família Rauisuchidae (que, segundo o autor, era essencialmente o mesmo que Prestosuchidae), junto aos gêneros *Ticinosuchus*, *Fenhosuchus*, *Shansisuchus*, *Stagonosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Rauisuchus* e *Prestosuchus*. Também efetuou uma breve discussão acerca do posicionamento das formas rauissuquianas. Ao abordar a hipótese erigida por Reig (1970) - que defendia os rauissuquídeos como um ramo originado a partir do estoque basal dos pseudossúquios - Romer (1971a) levantou três possibilidades a respeito da evolução dos rauissuquídeos: 1. Eles teriam evoluído paralelamente a partir dos proterossúquios; 2. Poderiam constituir-se numa linhagem estéril, sem descendentes; e 3. Talvez dessem origem aos Sauropoda.

Tiago Raugust

Charig (1972) avaliou que todos os arcossaurios poderiam ser classificados, de acordo com características de tornozelo e pélvis, em três categorias que fletiriam discretos padrões posturais: planígrados (e.g. Proterosuchia), mesógrados (e.g. pseudossúquios, aetossaurios, fitossaurios e Crocodilia) e ortógrados (e.g. dinossaurios e aves), assumindo que os pseudossúquios e crocodilianos teriam um “tarso crocodilóide” em comum. Além disso, argumentou que deveria existir uma sequência evolutiva destes tipos de locomoção, partindo de um padrão planígrado, passando por formas mesógradas até culminar em formas ortógradas. Apesar de o autor não situar os espécimes rauissuquianos neste estudo, considera-se este trabalho como um dos primeiros a tentar efetuar uma distinção dos Pseudosuchia e Crocodilia em relação aos Saurischia e Ornithischia, sendo que estes últimos teriam uma postura totalmente ereta.

Mais tarde Romer (1972) mostrou uma preferência pelo nome Prestosuchidae em vez de Rausuchidae e, como justificativa, argumentou que este segundo termo baseava-se no pouco conhecido gênero *Rausuchus*. Reconheceu que os prestossuquídeos, possivelmente, seriam um grupo anatomicamente heterogêneo e voltou a comentar sua hipótese de que a linhagem eritrossuquídea-prestossuquídea poderia ter culminado nos saurópodes, excluindo a possibilidade do grupo ter sido ancestral dos orinitíquios, crocodilianos, pterossaurios e aves. Neste trabalho, Romer adotou a família Prestosuchidae (subordem Proterosuchia) como sendo composta por *Prestosuchus*, *Rausuchus*, *Saurosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Cuyosuchus*, *Shansisuchus*, *Hoplitosaurus* [*Hoplitosuchus*], *Fenhosuchus*, *Stagonosuchus*, *Pallisteria* e duvidosamente *Spondylosoma*, colocando, também de modo duvidoso, o gênero *Procerosuchus*, dentro da família Proterochampsidae.

Ao comparar os trabalhos de Romer (1971a e 1972), vislumbra-se uma síntese do momento crítico que repousava sobre a classificação de pseudossúquios e proterossúquios, (por conseguinte do próprio posicionamento das espécies rauissuquianas) neste contexto. Esta crise, decorrência da ausência de critérios definidores dos grupos, se evidencia ao analisarmos as propostas totalmente dissonantes que permearam os arranjos sistemáticos oferecidos durante todo o período pré-cladístico, que alternava constantemente em considerar os “rauissúquios” ora como pseudossúquios (e.g. ROMER, 1966, 1971a; BONAPARTE, 1971c) ora como proterossúquios (e.g. ROMER, 1972; BONAPARTE, 1975a, 1975b). Ao que parece, esta situação era agravada pela própria hierarquização da sistemática clássica, visto que muitos autores interpretavam os pseudossúquios como um grupo divergente do estoque basal dos proterossúquios, sendo ambos comumente posicionados dentro da mesma categoria (grupo-subordem), obscurecendo esta relação ancestral-descendente (e.g. ROMER,

Tiago Raugust

1956, 1971a, 1972; REIG, 1970; BONAPARTE, 1971c, 1975a, 1975b, 1981, 1984). Contudo, não é menos verdade que existiam propostas alternativas, como a de Charig (1976) que avaliava os Pseudosuchia como um táxon não natural e independente dos Proterosuchia.

Sill (1974), ao descrever um novo material argentino de *Saurosuchus galilei* Reig, 1959, o colocou na família Rausuchidae (o autor comentou que a escolha deste nome, deveu-se ao fato de ele possuir prioridade sobre Prestosuchidae na inclusão de *Rausuchus*) junto aos gêneros *Rausuchus*, *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, e “*Mandasuchus*”. Ao contrário de Romer (1971a, 1972), Sill relatou a inexistência de boas evidências que apoiem a ideia de que os rauissuquídeos tivessem originado os dinossauros.

Krebs (1974:21), que ao corroborar a hipótese de Charig (1972) de que os Pseudosuchia e Crocodilia seriam taxons relacionados, criou o grupo *Suchia* (“... Pseudossúquios e crocodilianos, no sentido atribuído por Henning, são grupos-irmãos”<sup>21</sup>), visto que estes arcossaurios teriam um tipo de junção do tornozelo similar, figurando apenas *Ticinosuchus* como um “pseudossúquio”.

## 4.2. A origem do táxon Rausuchia.

Bonaparte (1975b), a modelo de hipóteses de outros autores (*e.g.* HUGHES, 1963; ROMER, 1972) que defendiam uma evolução dos rauissuquídeos a partir dos eritrossuquídeos, colocou estas duas famílias sob a denominação Rausuchia (subordem Proterosuchia) (FIGURA 27). Esta mesma proposta havia sido aplicada pelo mesmo autor, no mesmo ano, em outro trabalho (BONAPARTE, 1975a), contudo sem fazer referência ao nome Rausuchia.

---

<sup>21</sup> Traduzido do original, em alemão “(...) Pseudosuchier und Krokodilier im Sinne von Hennig Schwestergruppen.”(KREBS, 1974, p. 21).

Tiago Raugust

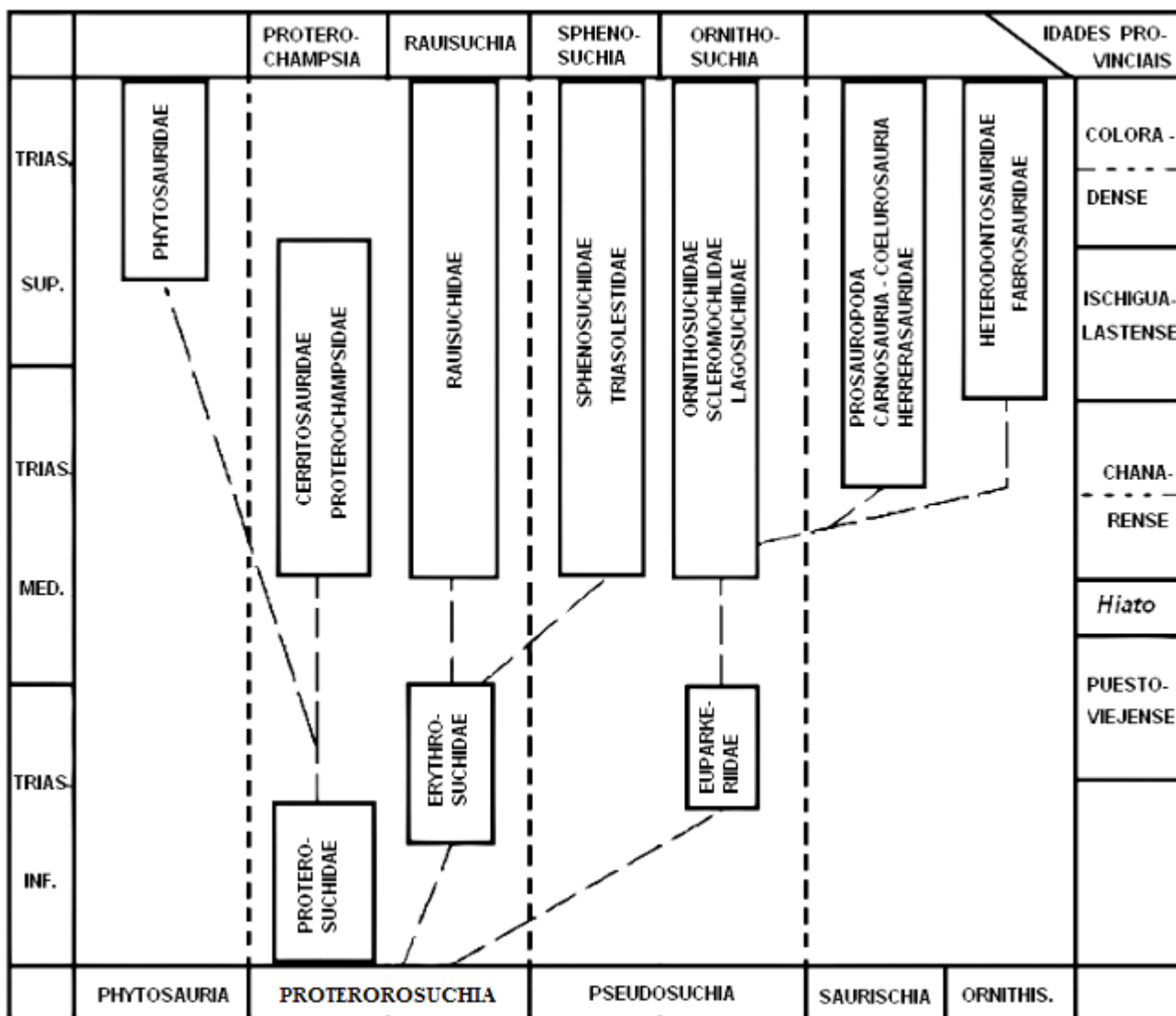


Figura 27 - Dendrograma retirado de Bonaparte (1975b) onde há, pela primeira vez, a referência ao táxon Rausuchia, que abrigava as famílias Rausuchidae e Erythrosuchidae. Modificado de Bonaparte (1975b).

É importante salientar que quando Huene (1942) erigiu a família Rausuchidae, não houve atribuição de um espécime-tipo para cada espécie contida neste táxon. Esta tarefa só foi executada por Krebs (1976), que designou lectótipo e paralectótipo para cada uma das espécies documentadas por Huene (1938a e 1942), sugerindo ainda que *Prestosuchus chiniquensis* e *P. loricatus* poderiam ser sinônimos, mas que seria necessária uma revisão de ambos. A interpretação de Krebs (1976) para a família Rausuchidae (subordem Pseudosuchia) é abrangente, visto que ela contempla os seguintes gêneros: “*Mandasuchus*”, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus*, *Ticinosuchus*, *Luperosuchus*, *Procerosuchus*, *Rausuchus* e *Saurosuchus*, definidos com base em 12 caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 1). Neste trabalho Krebs (1976:72) considerou que a espécie chinesa *Fenhosuchus cristatus* Young 1964, talvez não fosse um Rausuchidae, tendo em vista a precária condição do

Tiago Raugust

material, e justificou também que alguns fragmentos de osteodermos referidos a tal espécime talvez nem pertencessem a *Pseudosuchia*.

Após cerca de 40 anos da publicação de Huene, o próximo registro de rauissúquio para o Rio Grande do Sul teve como autor Barberena (1978) que se deteve na descrição de um grande sincrânio (UFRGS-PV-0156-T) com vértebras associadas que foi interpretado como um *Prestosuchus chiniquensis*. Barberena acreditava que a espécie em questão teria uma posição intermediária entre *Luperosuchus* e *Saurosuchus*. Além disso, repetiu a proposta de Krebs (1976) ao designar *Prestosuchus chiniquensis*, como o espécime-tipo do gênero *Prestosuchus*, além de ter abordado a possibilidade que tanto *Prestosuchus chiniquensis* como *Prestosuchus loricatus* poderiam constituir a mesma espécie.

Uma diferença entre o material de *Prestosuchus chiniquensis* descrito por Barberena (*op. cit.* - UFRGS-PV-0156-T) e o do Huene (1938a) reside na localidade das descobertas. Apesar de ambos pertencerem à ZA *Dinodontosaurus*, o espécime descrito por Barberena (*op. cit.*) foi coletado próximo ao Município de Candelária, na Sanga Pascual (localidade de Pinheiros), enquanto que o material de Huene foi coletado no Município de São Pedro do Sul (localidade de Xiniquá). Posteriormente, Barberena *et al.* (1985) relataram que, embora a associação faunística existente na região de Candelária (Fauna-local de Pinheiros) ser similar àquela de São Pedro do Sul (Fauna-local de Xiniquá), poderiam indicar idades razoavelmente diferentes, sendo a segunda (incluindo o material de *Prestosuchus* descritos por HUENE, 1938a) mais jovem.

Cruickshank (1979) representa sob a forma de uma árvore filogenética, a ideia pretérita de Charig (1972) que defendia os *Pseudosuchia* como formas relacionadas aos crocodilianos devido à presença de uma articulação no tornozelo do tipo “crocodilo-normal” (FIGURA 28).

Tiago Raugust

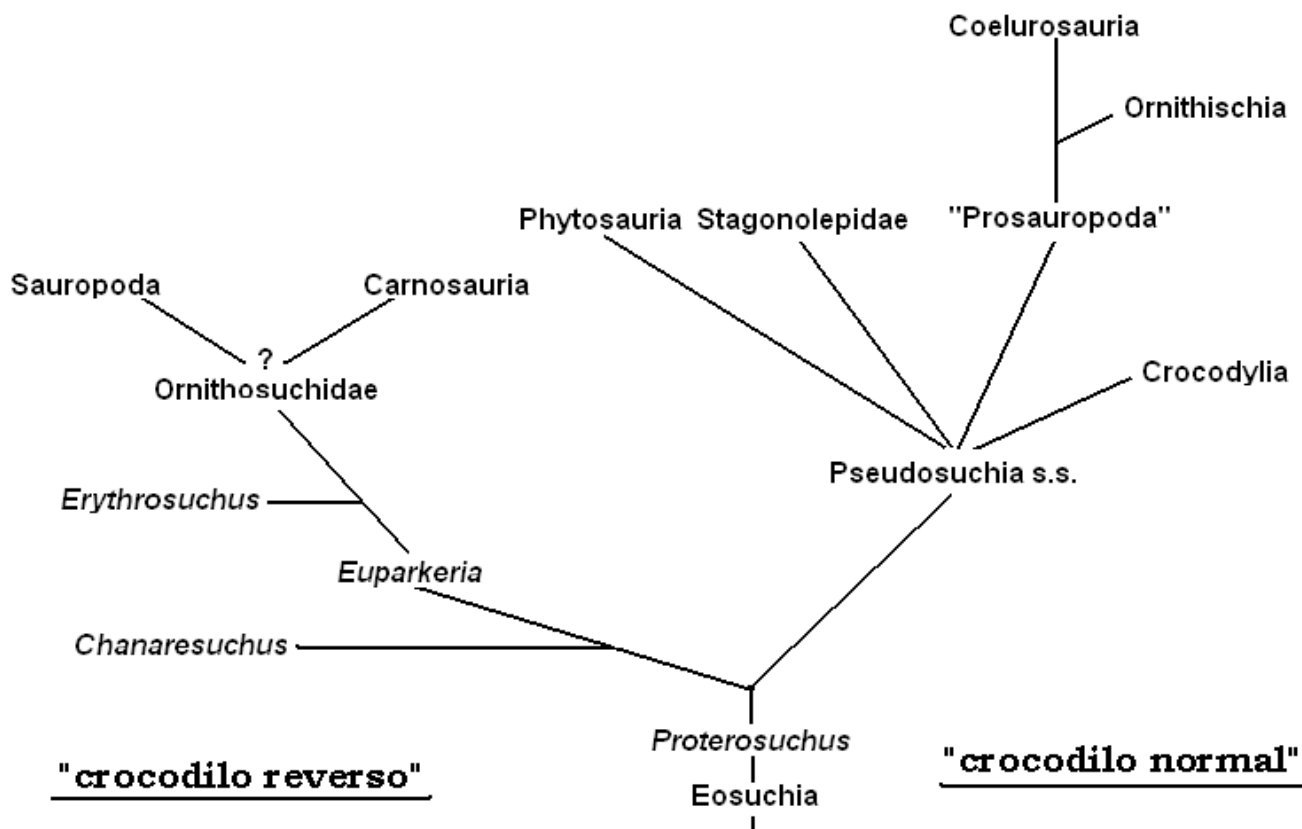


Figura 28 - Árvore filogenética retirada de Cruickshank (1979) que expressa a evolução dos arcossaurios com base em características do tornozelo. Os termos “crocodilo-normal” e “crocodilo-reverso” foram utilizados para descrever as duas condições contrastantes existentes na evolução dos tecodôncios. Modificado de Cruickshank (1979).

Dawley *et al.* (1979) descreveram o primeiro registro de um rauissuquídeo para a América do Norte, o *Heptasuchus clarki* do Triássico Superior (Formação Popo Agie, Grupo Chugwater – E.U.A. - do Wyoming). Consideraram que a família Rauisuchidae (pertencente à ordem Pseudosuchia) seria composta pelos gêneros *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Luperosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*.

#### 4.3. O princípio da inclusão de *Poposaurus* (Família Podosauridae) no contexto dos “rauissúquios”.

Generalisticamente, observa-se desde a primeira vez que se cunhou o termo Rauisuchidae Huene, 1942 - ex Rauisuchinae - uma inclinação em classificar todo tecodôncio terrestre, de grande porte, carnívoro, quadrúpede, com crânio alto e estreito, encontrado em sedimentos do Triássico Médio ou Superior de qualquer localidade do mundo, dentro da família Rauisuchidae (*e.g.*

Tiago Raugust

*Saurosuchus galilei* REIG 1959; *Fenhosuchus cristatus* YOUNG 1964<sup>22</sup>; *Ticinosuchus ferox* KREBS 1965; *Luperosuchus fractus* ROMER 1971a; *Heptasuchus clarki* DAWLEY *et al.*, 1979) ou Prestosuchidae (e.g. “*Mandasuchus*” CHARIG 1956; *Saurosuchus galilei* REIG 1961).

Seguindo em parte esta tendência, Bonaparte (1981), ao repetir o mesmo esquema classificatório de Bonaparte (1975b), classificou o novo táxon *Fasolasuchus tenax*, da Formação Los Colorados (Neonoriano da Argentina) como um Rauisuchidae (subordem Proterosuchia)<sup>23</sup>. Esta família seria composta por formas do Triássico Inferior (e.g. *Fenhosuchus*), Triássico Médio (e.g. *Teratosuchus*, *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, exemplar de *Kupferzell* e *Warwick*<sup>24</sup>) e do Triássico Superior (e.g. *Fasalosuchus*, *Poposaurus*, ? *Heptasuchus*, *Saurosuchus* e *Rauisuchus*). Contudo, não parece claro a distinção entre a família Rauisuchidae e a infraordem Rauisuchia nesse trabalho, pois ele utilizou ambos os termos variavelmente ao longo do texto para se referir ao mesmo conjunto de espécies.

Bonaparte (1981) comentou, em relação à *Fenhosuchus*, que esta espécie chinesa é altamente problemática devido ao seu precário estado de preservação, o que dificulta uma diagnose segura dentro do universo da família Rauisuchidae, argumentando que os osteodermos deste espécime seriam distintos dos figurados para a citada família.

Já o espécime *Poposaurus gracilis* Mehl 1915 (família Popsosauridae NOPCSA, 1923), foi classificado como um Rauisuchidae<sup>25</sup>, de modo inédito, por Bonaparte (1981), baseado na

<sup>22</sup> Young (1964) ao descrever o espécime *Fenhosuchus cristatus*, da China, colocou-o, duvidosamente, como integrante da família Rauisuchidae.

<sup>23</sup> Bonaparte (1975b, 1981) considerava que a subordem Proterosuchia seria o estoque basal da ordem monofilética de Thecodontia do qual divergiram as demais subordens Pseudosuchia, Aetosauria, Phytosauria e Sphenosuchia. Bonaparte (1981:94) ao considerar que Pseudosuchia (grupo que teria originado Saurischia e Ornithischia) poderia fazer um grupo monofilético com Crocodilia, sendo este grupo denominado *Suchia* (táxon preteritamente proposto por KREBS, 1974), não chegou a relacionar os rauissúquios com estas subordens. Em suma, Bonaparte (1975b, 1981) manteve a interpretação de que sua infraordem Rauisuchia seria um grupo descendente de Proterosuchia, e dividiria-se em duas famílias: a Erythrosuchidae e Rauisuchidae, sendo que a primeira teria dado origem à segunda.

<sup>24</sup> O exemplar de *Kupferzell* foi citado ineditamente por Wild (1978a) como um “räuberischer Thecodontier” (tecodôncio predador). O mesmo autor referiu-se posteriormente a este material como um “rauissuquídeo semelhante à *Ticinosuchus*” (1980a) e como o *Kupferzeller Rauisuchier* (1980b). Este material, que foi também figurado como um “tecodôncio rauissuquídeo” por Galton (1985), é o atual *Batrachotomus kupferzellensis* Gower 1999. Já o exemplar de *Warwick* foi formalmente identificado nomenclaturalmente como *Bromsgroveia walkeri* Galton 1985.

<sup>25</sup> Bonaparte (1981) ao colocar *Poposaurus gracilis* na família Rauisuchidae, tentou invalidar Popsosauridae Nopcsa, 1928 (que tinha como síntese tipológica *Poposaurus*). Não se sabe o motivo de Bonaparte não ter incluído a família Popsosauridae em sua infraordem Rauisuchia ou utilizar apenas Popsosauridae em vez de Rauisuchidae, já que o primeiro nome tem prioridade sobre o segundo. Isto possivelmente se deve ao uso indiscriminado, no texto, que Bonaparte (1981) fez dos termos Rauisuchidae e Rauisuchia como referência ao mesmo conjunto de espécies. O holótipo de *Poposaurus* está catalogado como CFMNH UR 357 e constitui-se de duas vértebras dorsais, uma vértebra caudal, o ílio esquerdo, a porção proximal do fêmur esquerdo, o fêmur direito e a porção distal do ísquio (esta que era considerada originalmente por Mehl

Tiago Raugust

semelhança do ílio e do púbis deste com os de *Saurosuchus*. A espécie *Poposaurus gracilis* já havia sido considerada um dinossaurio (COLBERT, 1961), e reconhecida por Galton (1977) como um pseudossúquio. Além disso, comentou que *Heptasuchus clarki* Dawley *et al.* (1979) poderia ser sinonimizado com *Poposaurus*, ambos da Formação Popo Agie de Wyoming (E.U.A).

O trabalho de Bonaparte (1981) também mostrou-se pioneiro na asserção do táxon *Teratosaurus suevicus* Meyer, 1861 como um possível rauissuquídeo, visto que, até esse momento histórico, a referida espécie era relacionada aos dinossauros, entretanto ele não expôs maiores detalhes pela escolha desta orientação.

Já em 1982a, Bonaparte ao efetuar um trabalho específico sobre a classificação de Thecodontia (FIGURA 29), manteve sua proposta prévia (*e.g.* BONAPARTE, 1975b, 1981) que reconhecia a infraordem Rausuchia como constituída pelas famílias Erythrosuchidae e Rausuchidae.

<b>Bonaparte (1982a)</b>			
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia	infraordem Proterochampsia	FAMÍLIA Proterosuchidae " Cerritosauridae " Proterochampsidae
		<b>infraordem Rausuchia</b>	<b>FAMÍLIA Erythrosuchidae</b> <b>" Rausuchidae</b>
	SUBORDEM Pseudosuchia		FAMÍLIA Euparkeriidae " Ornithosuchidae " Ligosuchidae " Scleromochlidae
	SUBORDEM Sphenosuchia		FAMÍLIA Trialestidae " Sphenosuchidae " Erpetosuchidae
	SUBORDEM Aetosauria (Desmotosuchia)		FAMÍLIA Doswelliidae " Stagonolepididae
	SUBORDEM Phytosauria (Parasuchia)		FAMÍLIA Phytosauridae

Figura 29 - Proposta classificatória de Bonaparte (1982a) no qual manteve suas propostas anteriores (*e.g.* BONAPARTE 1975b, 1981) que reconhecia a infraordem Rausuchia (subordem Proterosuchia) como sendo composta pelas famílias Erythrosuchidae e Rausuchidae.

Chatterjee (1982), seguindo trabalhos que de alguma maneira apresentaram uma tendência em classificar os arcossaurios com base nas características da articulação do tornozelo (*e.g.* WALKER, como o púbis).



Tiago Raugust

1964; KREBS, 1963, 1974; CHARIG, 1972; CRUICKSHANK, 1979; BONAPARTE, 1971b<sup>26</sup>), propõe para os arcossaurios quatro tipos básicos de articulação do tornozelo (FIGURA 30).

(1) articulação mesotarsal primitiva (**MP**): é a mais primitiva, exemplificada por *Proterosuchus* e rincossaurios, no qual o astrágalo e o calcâneo estão firmemente articulados entre si e o movimento de “dobradiça” ocorre transversalmente, entre as fileiras de elementos proximais e distais do tarso. Este tipo de articulação ocorre em formas que exibem uma postura planígrada (“sprawling”).

(2) articulação “crocodilo-normal” (**CN**): é típica dos crocodilianos, mas é encontrada também em outros arcossaurios incluindo os rauissuquídeos, estagonolepidídeos, parassúquios, esfenossuquídeos, *Gracilisuchus* e em popossaurídeos. O astrágalo possui um pino (“peg”) que se articula dentro de uma embocadura (“socket”) do calcâneo. Este tipo de articulação é flexível, permitindo um grande grau de rotação entre astrágalo e calcâneo. A modificação da articulação mesotarsal primitiva (MP) para a articulação “crocodilo-normal” (CN) está associada a uma modificação da postura planígrada para a condição mesógrada.

(3) articulação “crocodilo-reversa” (**CR**): o tipo de movimento no tornozelo é equivalente ao do tipo CN, contudo difere pelo posicionamento do pino, que agora, está no calcâneo, e a embocadura no astrágalo. Bonaparte (1971b) foi o primeiro a reconhecer este tipo de articulação nos ornitossuquídeos. Cruickshank (1979) sugeriu que este tipo de articulação estaria presente em *Chanaresuchus* (Proterochampsidae), contudo Chatterjee (1982) colocou em dúvida essa hipótese, ao argumentar que nada poderia ser afirmado nesse sentido devido o estado fragmentário desta articulação neste táxon.

Segundo Chatterjee (1982) este tipo de articulação também está associado à condição mesógrada, mas difere funcionalmente da articulação CN, por ser um mecanismo que proporciona mais estabilidade, além de ser mais adaptado para suportar o peso do corpo.

Os táxons que possuem articulações móveis entre o astrágalo e calcâneo (seja Crocodilo-Normal ou Crocodilo-Reversa) são agrupados sob a denominação Crurotarsi.

(4) articulação mesotarsal avançada (**MA**): esta é funcionalmente similar à articulação mesotarsal primitiva (MP), em que o movimento em “dobradiça” ocorre entre a fileira proximal e a distal do tarso. No entanto, o astrágalo é alongado médio-lateralmente, com um processo dorsal ascendente que se articula firmemente com a tíbia, enquanto o calcâneo é reduzido, além disso, o

<sup>26</sup> Bonaparte (1971b) foi o primeiro a reconhecer dois tipos distintos de junções astrágalo-calcâneo no grupo dos tecodôncios, tomando como base as posições relativas da embocadura (do inglês “socket”) e pino (do inglês “peg”).

Tiago Raugust

forame perforatório é ausente. Esta articulação é encontrada em todos os dinossauros, sendo um padrão para os arcossaurios bípedes.

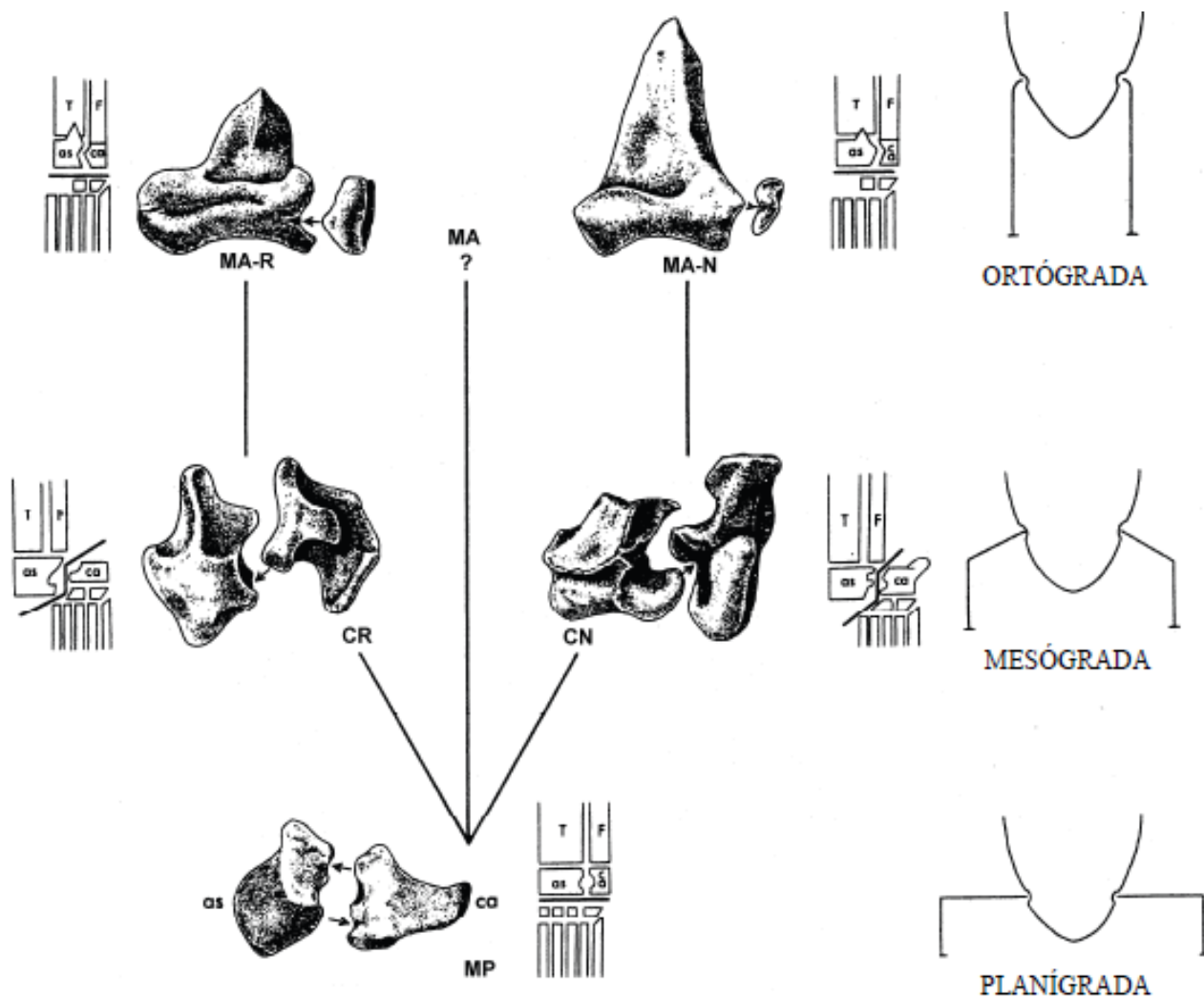


Figura 30 - Esquema evolutivo dos arcossaurios, baseado na evolução do tornozelo e suas implicações nos padrões posturais retirado de Mastrantonio, 2010 (*apud* CHATTERJEE, 1982). Legendas: MP, articulação mesotarsal primitiva (*e.g.* *Proterosuchus*); CN, articulação “crocódilo-normal” (*e.g.* popossaurídeos); CR, articulação “crocódilo-reversa” (*e.g.* *Riojasuchus*); MA, articulação mesotarsal avançada (dinossauros); MA-R, articulação mesotarsal avançada reversa (*Allosaurus*); MA-N, articulação mesotarsal avançada normal (*e.g.* *Albertosaurus*). À direita estão as posturas associadas com a estrutura do tornozelo correspondente. Abreviaturas: **as**, astrágalo; **ca**, calcâneo; **T**, tíbia; **F**, fíbula.

Chatterjee (1982) propôs duas hipóteses na evolução da articulação (MA). A primeira delas aceitava que este tipo de articulação poderia ter evoluído diretamente a partir do tipo MP. Já a segunda proposta defendia que a sua origem remontaria uma articulação crurotarsiana (seja ela CN ou CR), tendo em vista a presença de vestígios do “pino” e da “embocadura” em algumas formas de arcossaurios mais derivados. Nesse sentido foram distinguidos dois subtipos a partir da articulação

Tiago Raugust

MA: o primeiro tipo denominado articulação mesotarsal avançada reversa (**MA-R**) é representado por *Lagosuchus* (CHATTERJEE, 1982), saurópodes e carnossauros (CRUICKSHANK, 1979), no qual o calcâneo apresenta um pino rudimentar fixo a uma embocadura do astrágalo. Por fim, o segundo tipo conhecido como articulação mesotarsal avançada normal (**MA-N**) foi observado em coelurosaurios, ornítisquios e prossaurópodes (CRUICKSHANK, 1979).

Outrossim, Chatterjee (1982) ao representar as relações dos táxons internos de arcossaurios (FIGURA 31) reconheceu a infraordem Rausuchia como sendo representada pelas famílias Rausuchidae e Poposauridae. Entretanto ele não fez referência à Bonaparte, que já tinha proposto a subordem Rausuchia (*e.g.* BONAPARTE, 1975b, 1981, 1982a) nem a sua hipótese precedente que qualificava *Poposaurus* como um Rausuchia (BONAPARTE, 1981).

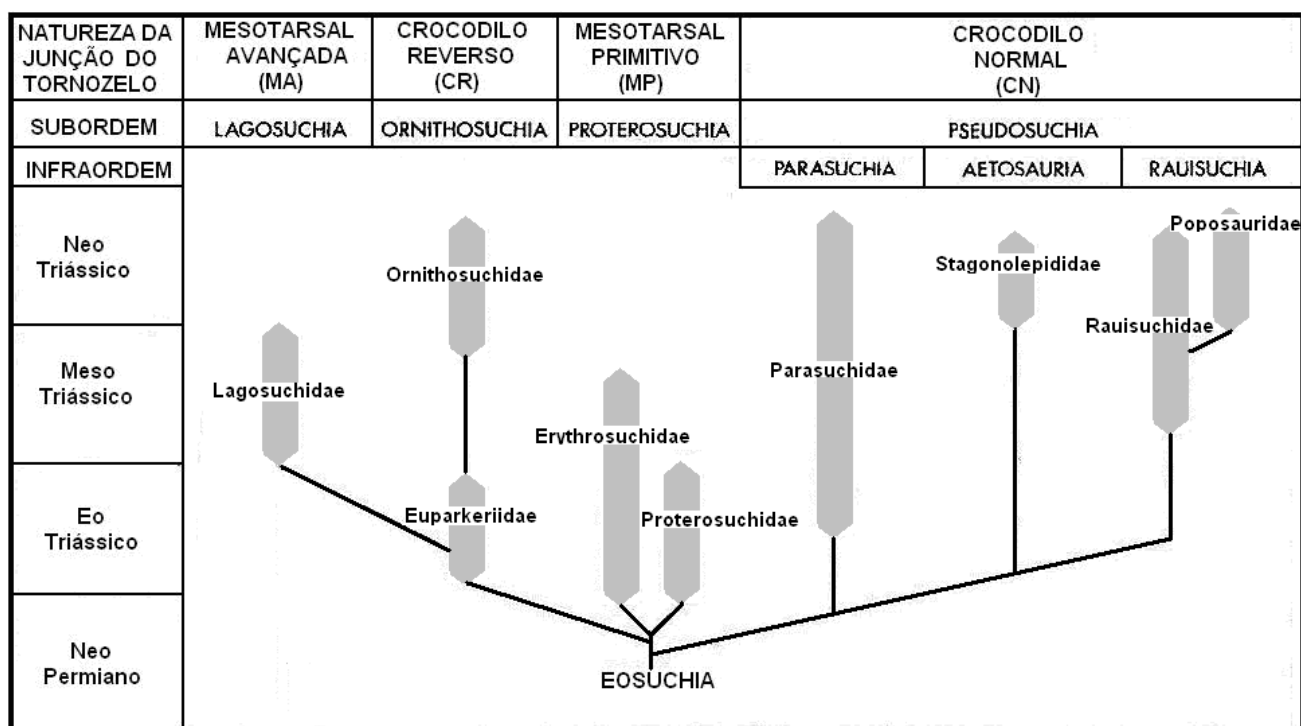


Figura 31 - Estratodendrograma modificado de Chatterjee (1982). Semelhante ao modelo de Bonaparte (1981), que havia reconhecido *Poposaurus* como um Rausuchia, Chatterjee (1982) interpretou a família Poposauridae, junto aos Rausuchidae, como representantes da infraordem Rausuchia. Modificado de Chatterjee, 1982.

Já Bonaparte (1984) efetuou alguns ajustes em sua proposta de 1982a. Neste esquema classificatório é possível observar que ele tentou explicitar a natureza ancestral de Proterosuchia, ao colocá-la como uma subordem restrita à família Proterosuchidae (FIGURA 32). Além disso, propôs que as infraordens Rausuchia e Proterochampsia deveriam pertencer à subordem Erythrosuchia,

Tiago Raugust

sendo esta caracterizada por formas quadrúpedes e plantígradas, possuidoras de um tarso crurotarsal, sem tendência ao bipedalismo.

Na concepção de Bonaparte (1984), a família Rausuchidae compunha-se dos gêneros *Fenhosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Prestosuchus*, *Rausuchus*, *Saurosuchus*, *Heptasuchus*, *Fasolasuchus*, “*Mandasuchus*”, *Poposaurus* e, possivelmente, *Teratosaurus*. Além disso, considerou que a interpretação oferecida por Charig (1982) seria apenas um dos diferentes caminhos desenvolvidos pelos arcossaurios no alcance de uma postura verticalizada dos membros pélvicos. Nesse sentido, Bonaparte sugeriu que o aprimoramento locomotor nos rauissuquídeos foi estabelecido por meio de ao menos dois diferentes caminhos em Thecodontia:

(1) Retenção de uma posição vertical do ílio: isto teria resultado numa posição lateral do acetábulo (*e.g.* Euparkeriidae, Ornithosuchidae, Lagosuchidae, e Saurischia e Ornithischia), acompanhado de uma especialização do fêmur proporcionando uma mudança de postura plantígrada para digitígrada, que por sua vez, foi acompanhada de importantes mudanças no tornozelo.

(2) Desenvolvimento de um ílio lateralmente inclinado com um acetábulo orientado ventralmente: Este padrão é o que se verificou em Rausuchidae, no qual há retenção de um tarso crurotarsal associado a uma postura plantígrada.

Bonaparte (1984)				
ORDEM THECODONTIA	SUBORDEM Proterosuchia		FAMÍLIA	Proterosuchidae
	SUBORDEM Erytrosuchia	<b>infraordem Rausuchia</b>	FAMÍLIA	Erytrosuchidae <b>Rausuchidae</b>
		infraordem Proterochampsia	FAMÍLIA	Cerritosauridae “ Proterochampsidae

Figura 32 - Proposta de Bonaparte (1984) o qual fez alterações sugeridas preteritamente por ele no trabalho de 1982a. Acreditava que a família Rausuchidae derivava de Erythrosuchidae, baseado no que é sugerido por Romer (1972). A família Rausuchidae compunha-se dos gêneros *Fenhosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Prestosuchus*, *Rausuchus*, *Saurosuchus*, *Heptasuchus*, *Fasolasuchus*, *Poposaurus*, possivelmente *Teratosaurus* e “*Mandasuchus*”.

## 5. OS RAUISSÚQUIOS NO CONTEXTO CLADÍSTICO.

A primeira proposta consonante com os termos da sistemática filogenética (cladismo) foi a análise sobre a ancestralidade arcossauriana de Benton (1985) (FIGURA 33), o qual assegurou a

Tiago Raugust

monofilia do clado que ele nomeou de Neodiapsida (referente a todos os répteis diápsidos, salvo *Petrolacosaurus*) constituído por lepidosauromorpha e archosauromorpha (Archosauria + Rynchosauria + Prolacertiformes). Apesar de não ter relatado a situação dos “rauissúquios”, percebe-se que Benton, assim como Gauthier em sua tese sobre a filogenia de diápsidos de 1984, ajudaram a inaugurar a ideia de se adotar um sentido mais amplo para Archosauria (incluindo os proterossúquios) e um mais restrito (que abrange somente o ancestral mais recente de crocodilianos e aves)<sup>27</sup>. Isto evidencia-se ao observarmos sua postura na interpretação do clado Archosauria - constituído por “tecodôncios”, crocodilianos e dinossauros – e ao seu clado menos inclusivo que ele nomeou como Neoarchosauria comportando as duas linhagens com representantes atuais: os Suchia (Pseudosuchia + Crocodilia) e os Dinossauromorpha (ornitossuquídeos, dinossauros e aves).

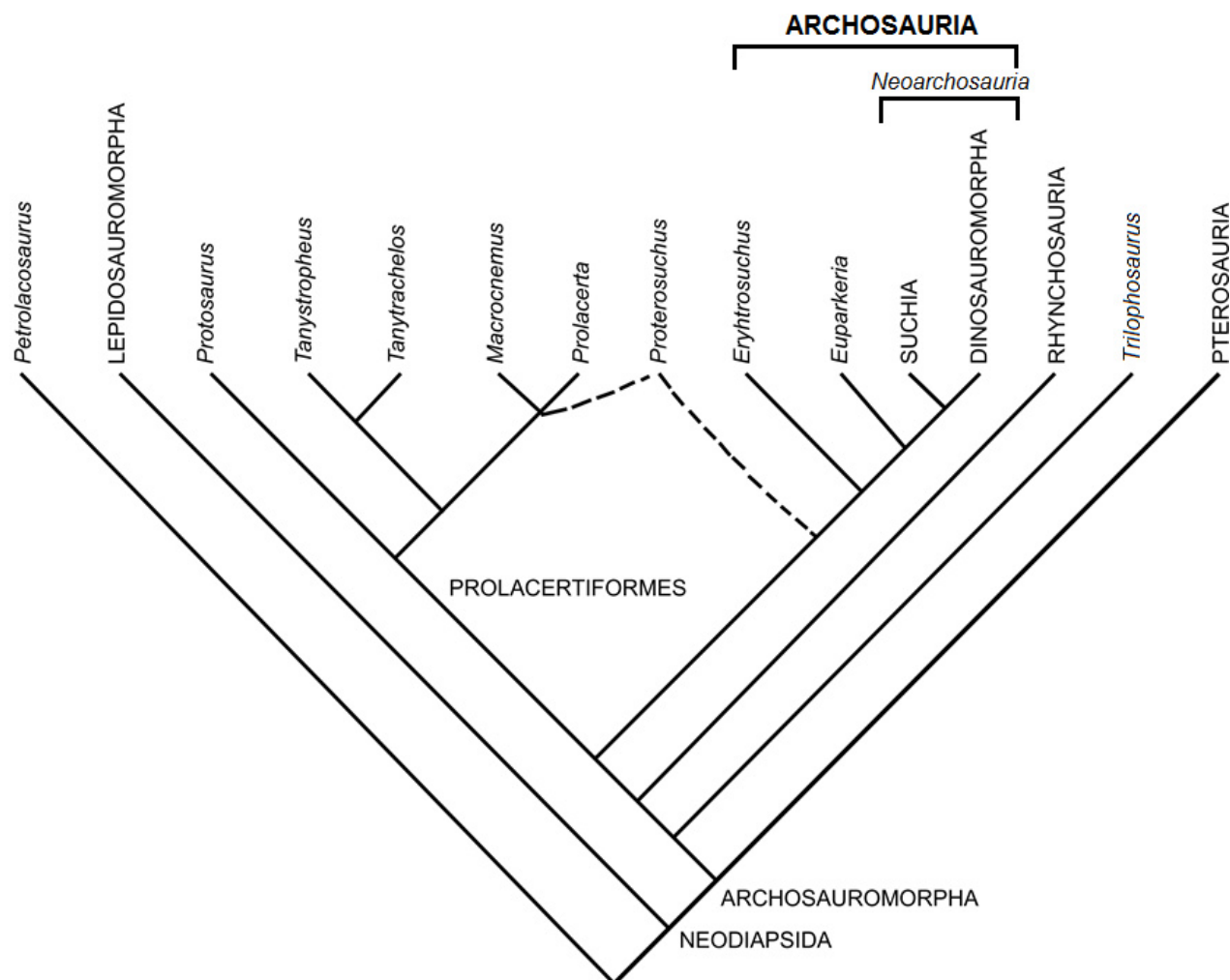


Figura 33 - Primeira proposta filogenética elucidando as relações entre os arcossaurios basais. Retirado de Benton (1985).

<sup>27</sup> Esta postura levou diversos autores a tratarem sob o mesmo nome dois agrupamentos: “arcossaurios ancestrais” (*early archosaurs*) e os “arcossaurios estritos” (*crown-group archosaurs/later archosaurs*), ou Archosauria *sensu lato* e Archosauria *sensu stricto*.

Contudo, os “rauissúquios” aparecem dentro de um contexto filogenético, pela primeira vez, no trabalho de Gauthier & Padian (1985) (FIGURA 34), já que Benton (1985) não os incluiu em sua análise. Gauthier & Padian (1985) aplicaram uma definição por base-nodal para Archosauria (“including crocodiles, birds, and all fossil taxa that share their most recent common ancestor”), e - semelhante ao que foi proposto por Benton (1985) para o seu clado Neoarchosauria - discerniram duas grandes linhagens dentro de Archosauria. O clado pró-aviário denominado como Ornithosuchia constituiria o grupo-irmão do clado pró-crocodiliano que tem o nome Pseudosuchia<sup>28</sup>, sendo os rauissúquios interpretados como integrantes desta última linhagem. Contudo, apesar da aparente monofilia de Rausuchia, os autores não esclareceram quais os padrões de distribuição do grupo-interno, tampouco as espécies que estariam reunidas sob esta denominação, ficando subentendido que deveria ser similar a de Bonaparte (1981) e Krebs (1967), baseado no que está exposto na Tese de Doutorado de Gauthier (1984).

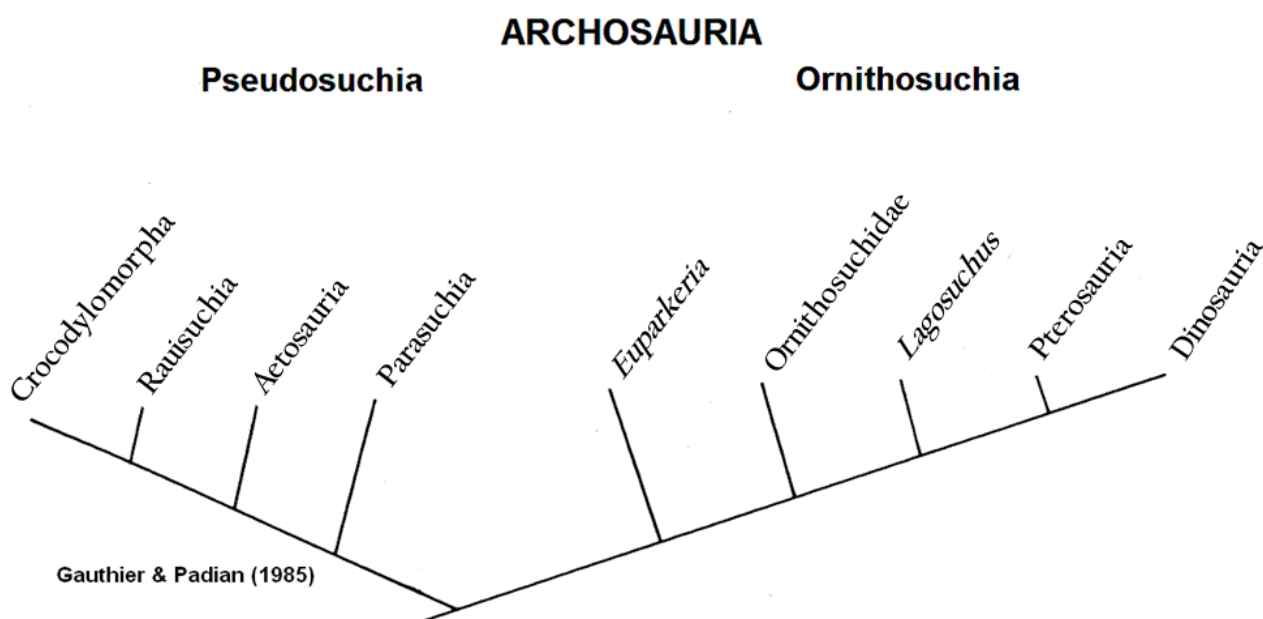


Figura 34 - Primeiro tratamento dos “rauissúquios” nos rigores da sistemática filogenética. Neste cladograma há o reconhecimento, dentro de Archosauria, de duas linhagens com representantes atuais. Estas duas linhagens tiveram os nomes reaproveitados de Zittel (1887-90:644) e Huene (1908) e definidos por base ramal sendo denominados, respectivamente, Pseudosuchia (clado pró-crocodiliano) e Ornithosuchia (clado pró-aviário). Retirado de Gauthier & Padian (1985).

<sup>28</sup> Gauthier & Padian (1985:189) transferiram Pseudosuchia Zittel (1887-90:644), de modo inédito para a filosofia cladista, definindo-o por base ramal como “crocodiles and all archosaurs closer to crocodiles than to birds”.

Tiago Raugust

Chatterjee (1985), em um trabalho de cunho descritivo, publicou a espécie *Postosuchus kirkpatricki* (Grupo Dockum – Estados Unidos - Triássico Superior), interpretada como um Pseudosuchia, por possuir um tornozelo com articulação do tipo “crocodilo-normal”. Este táxon foi baseado num material composto por 12 indivíduos, no qual dois que apresentavam um esqueleto parcialmente completo [TTU-P 9000 (holótipo) e TTU-P 9002] eram maiores (4-6 metros). Os demais (TTU-P 9003-9011 e TTU-P 9001) foram considerados como formas juvenis portadoras de apenas material pós-craniano. O táxon *Postosuchus* foi definido como um predador de médio porte, e classificado como um Podosauridae (uma família estreitamente ligada à Rausuchidae).

Apesar de não ter efetuado um tratamento cladístico, Chatterjee (1985) considerou, igualmente ao que é apresentado em outros trabalhos (e.g. BONAPARTE, 1981; CHATTERJEE, 1982; BENTON, 1984, 1986a), que tanto a família Podosauridae [e.g. *Postosuchus*, *Podosaurus*, *Teratosaurus*, *Arizonasaurus* e o arcossaurio de Warwick (= *Bromsgroveia walkeri* GALTON, 1985)] (FIGURA 35) como Rausuchidae (e.g. *Rausuchus tiradentes*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Procerosuchus celer*, “*Mandasuchus*” *tanyauchen*, *Stagonosuchus nyassicus*, *Luperosuchus fractus*, *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax*, *Heptasuchus clarki* e *Ticinosuchus ferox*), constituiriam a infraordem Rausuchia (ANEXO 2 deste volume, Quadro 2), sendo os popossaurídeos as formas mais avançadas dentro desta infraordem.

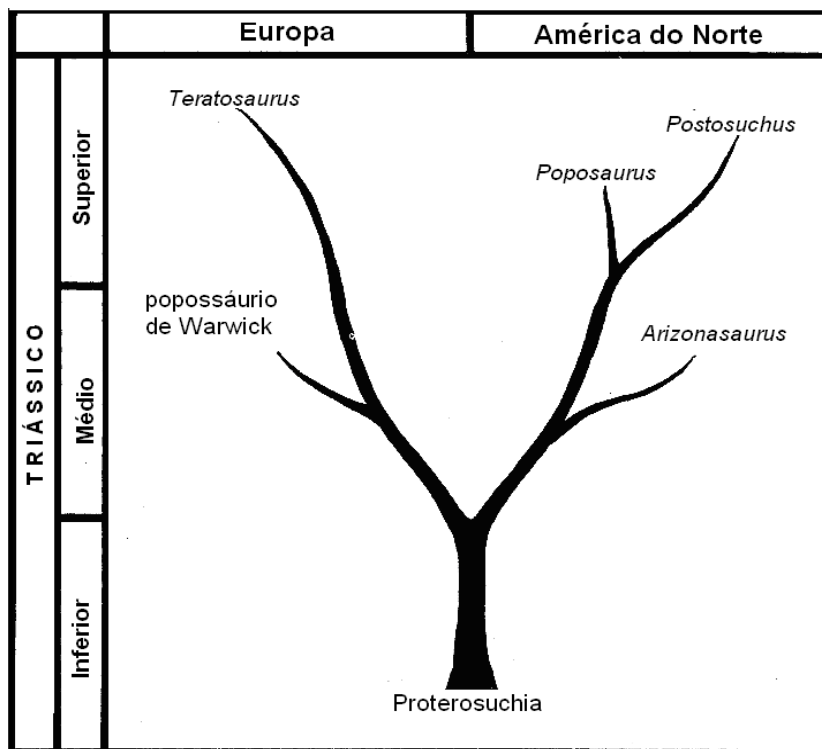


Figura 35 - Árvore filogenética de Podosauridae sugerida por Chatterjee (1985).

Chatterjee (1985) argumentou que esta similaridade de *Postosuchus* com os componentes da família Rausuchidae era assegurada pela presença de uma fenestra subnarial e outra pré-orbital, dentes serrilhados, placas interdentais e um pós-crânio nitidamente similar. Entretanto o ílio de *Postosuchus* - vertical com o acetábulo dotado de uma pequena perfuração – e o púbis, com uma expansão distal em forma de gancho (observado em vista lateral), são diferentes dos apresentados pelos rauissuquídeos. Estas distinções poderiam ser reflexo de diferentes padrões posturais, nesse sentido Chatterjee (1985) concluiu que *Postosuchus* não deveria ser acomodado na família Rausuchidae que era formada por seres eminentemente quadrúpedes e robustos.

Além disso, Chatterjee (1985) compreendeu que a família Tyrannosauridae (dinossauros carnosos) teria evoluído a partir de Pposauridae (bípedes facultativos), baseado nas semelhanças de crânio, pélvis e tornozelo.

Galton (1985), tal como Bonaparte (1981) e Chatterjee (1985), ratificou a interpretação de *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 (do Stubensandstein, Eonoriano, Alemanha) como um Rausuchia (ANEXO 1 deste volume). Além disso, identificou um ílio<sup>29</sup> coletado no mesmo estrato que o holótipo do gênero *Teratosaurus* (BMNH R38646), como um material também atribuído a esta espécie. Galton (1985) determinou que *Teratosaurus suevicus* seria um rauissúquio (por apresentar um processo supra-acetabular) e integrante da família Pposauridae, por ter um ílio verticalizado (logo com um acetábulo direcionado lateralmente). Além disso, ele descreveu *Bromsgroveia walkeri* (da Formação “Bromsgrove Sandstone”, em Warwick, Inglaterra), que foi igualmente interpretado como um Rausuchia, entretanto classificado como um Rausuchidae por apresentar um ílio horizontalizado e, por consequência, portador de um acetábulo ventro-lateralmente direcionado.

Gauthier (1986) em um trabalho ampliado de Gauthier & Padian (1985) no qual realizou uma análise cladística dos diápsidos, reconheceu a similaridade apontada por Chatterjee (1985) entre *Pposaurus* e carnosos, no entanto considerou que estas semelhanças deveriam ser resultado de convergência. Além disso, assim como a proposta anterior de Gauthier & Padian (1985), concluiu que o grupo Rausuchia (de conteúdo não determinado) constituiria um grupo monofilético com o clado Crocodylomorpha suportado por cinco caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 3).

Benton (1986a) ao reanalisar o espécime *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861, assegurou que o holótipo deste material, que se baseia em um maxilar direito com dentes (BMNH R38646), é

---

<sup>29</sup> Este ílio que tinha sido diagnosticado originalmente como *Phytosaurus kapffi* Meyer 1861.



Tiago Raugust

seguramente um rauissúquio e que somente os demais fragmentos ósseos de pós-crânio, historicamente<sup>30</sup> referentes à *Teratosaurus*, podem ser de dinossauros prosaurópodes, sendo esta postura semelhante à de Bonaparte (1981), Chatterjee (1985) e Galton (1985). Além disso, Benton (1986a) argumentou que os Pseudosuchia (logo, também os Rauisuchia) não teriam nenhuma relação filogenética com dinossauros.

Chatterjee & Majumdar (1987) descreveram um novo gênero *Tikisuchus romeri*, sendo considerado o primeiro rauissúquio documentado na Ásia (Formação Tiki, Índia). Estes autores reconheceram, com base nos estudos de Chatterjee (1985), duas famílias distintas dentro de Rauisuchia: por um lado estariam os gráceis e bípedes Poposauridae, e por outro lado os quadrúpedes e robustos Rauisuchidae. O exemplar *Tikisuchus* foi enquadrado como um representante Rauisuchidae, junto aos gêneros *Saurosuchus*, *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus* e *Heptasuchus*.

Benton & Clark (1988), em outra análise acerca dos arcossaurios, utilizando *Youngina*, *Hyperodapedon*, *Trilophosaurus* e *Prolacerta* como grupos externos, referiu-se aos Proterosuchidae, Erythrosuchida, Proterochampsidae, *Euparkeria* e *Doswellia* como arcossaurios primitivos (basais) fora do grupo de arcossaurios coronais (clado E) ao qual se relacionam as linhagens das aves e dos crocodilos (FIGURA 36).

---

<sup>30</sup> Após a publicação do holótipo de *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861, diversos fragmentos pós-cranianos e alguns dentes encontrados em rochas do Triássico Médio e Superior da Alemanha foram identificados como *Teratosaurus* (e.g., HUENE, 1908, 1915, 1932). Autores subsequentes (e.g., COLBERT, 1964; WALKER, 1964; CHARIG *et al.*, 1965) interpretaram aqueles fragmentos ósseos referidos a *Teratosaurus* como similares aos dos dinossauros prosaurópodes, classificando a família Teratosauridae (baseada em *Teratosaurus*) em Prosauropoda ou “Saurischia *incertae sedis*” (CHARIG *et al.*, 1965). Pouco depois Colbert (1970:26) chegou a erigir a infraordem Teratosauria, composta pelos gêneros *Ammosaurus*, *Palaeosauriscus* e *Teratosaurus*, defendendo afinidades dinossauriformianas.

Tiago Raugust

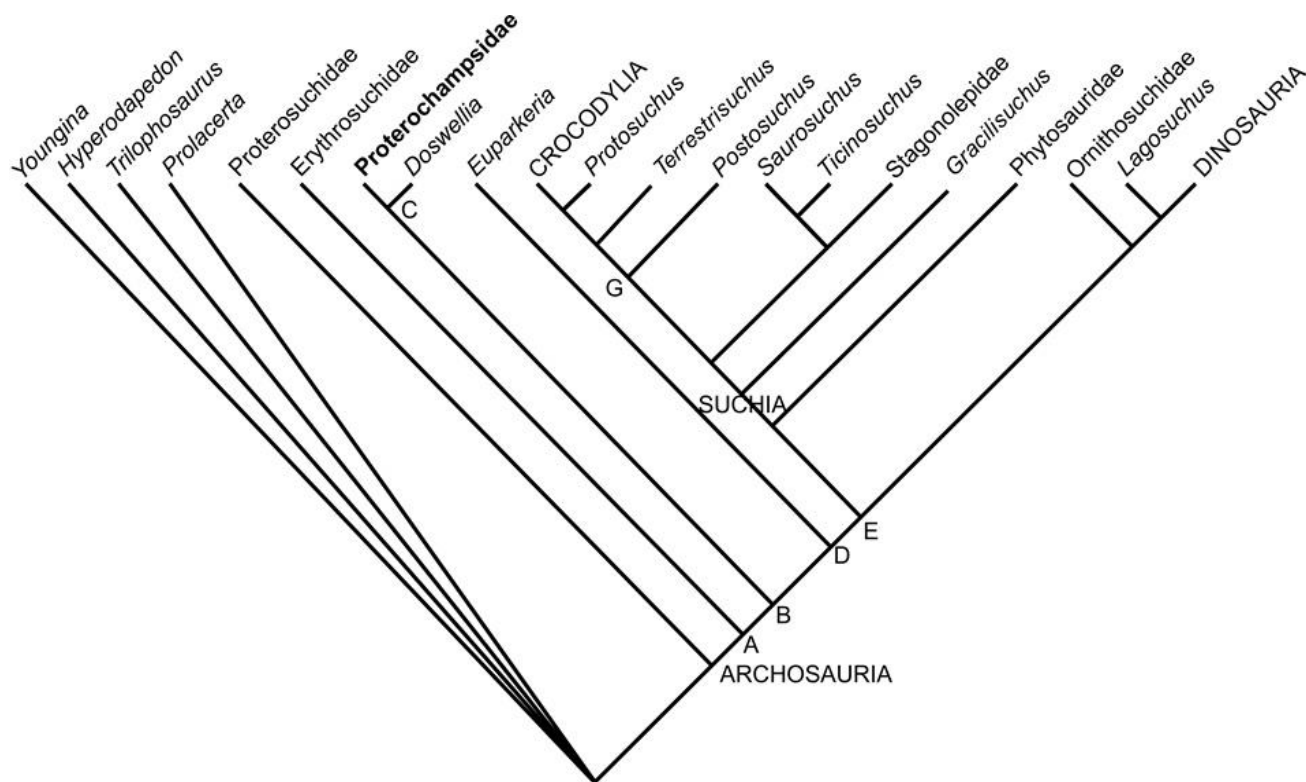


Figura 36 - Proposta filogenética de arcossaurios basais e detalhamento das relações do clado pró-crocodiliano (Crocodylotarsi) de Benton & Clark (1988). As letras A, B, C, D, E, e G não tiveram originalmente denominações específicas no cladograma, contudo os autores deixam claro no texto que há uma divisão entre arcossaurios basais e arcossaurios coronais (clado E). As formas historicamente reconhecidas como rauissuquianas apareceram como um grupamento parafilético representada pelos táxons terminais Rausuchidae e *Postosuchus* (um Puposauridae), não havendo, utilização do nome Rausuchia. Modificado de Benton & Clark (1988).

Benton & Clark (1988) mantiveram o nome Ornithosuchia em referência ao clado pró-aviário, que contrapunha-se ao pró-crocodiliano, ao qual propuseram, baseados em caracteres anatômicos do *pes*, o nome de Crocodylotarsi (= Pseudosuchia *sensu lato*, GAUTHIER & PADIAN, 1985; GAUTHIER, 1986) que incluía Phytosauridae (=Parasuchia), *Gracilisuchus*, Crocodylomorpha, Pseudosuchia e Puposauridae. O clado Pseudosuchia ficou restringido a duas famílias<sup>31</sup>: os Stagonolepididae (aetossaurios) e os Rausuchidae.

Em relação às formas rauissuquianas, Benton & Clark (1988) reconheceram um grupamento parafilético constituído por dois táxons terminais distintos: Rausuchidae (representado por *Ticinosuchus* e *Saurosuchus*) incluídos na linhagem dos pseudossúquios, e Puposauridae (representados por *Postosuchus*) que figurou como grupo-irmão de Crocodylomorpha (ANEXO 2

<sup>31</sup> Esta escolha de um sentido mais restritivo para Pseudosuchia, segundo Benton & Clark (1988), tinha a intenção de manter semelhança ao sentido original de Zittel (1887-90) em que o grupamento foi proposto para a inclusão de apenas alguns aetossaurios, e não para toda uma linhagem pró-crocodiliana (*sensu* GAUTHIER & PADIAN, 1985; GAUTHIER, 1986).

deste volume, Quadro 4).

Murry & Long (1989), ao contrário da visão tradicional (e.g. CHATTERJEE, 1985; GALTON, 1985; BENTON & CLARK, 1988), avaliaram que *Postosuchus* seria um rauissuquídeo. Além disso, denominaram preliminarmente como *Chatterjeea elegans* o material que tinha sido considerado originalmente como juvenil (TTU-P 9001, 9003-9011) de *Postosuchus* por Chatterjee (1985), incluindo *Chatterjeea* em Popsosauridae. Entretanto os autores não exemplificaram nenhum tratamento filogenético para tais atitudes.

Sennikov (1990) publicou diversos táxons atribuídos a Rausuchia encontrados no oeste da Rússia. Entre estes, um novo gênero denominado *Tylmosuchus*, com três espécies, além de ter descrito material adicional de *Vytshegosuahus zheshartensis* e *Dongusuahus efremovi* que já estavam descritos em 1988 pelo mesmo autor. Sennikov defendeu dois grupos dentro da linhagem dos rauissúquios: um grupo seria constituído por formas mais robustas com acetábulo bem dirigido ventralmente (e.g. *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Stagonosuchus*) enquanto o outro (mais derivado), que daria origem aos popossaurídeos, seriam formas de pescoço mais alongado, gráceis e portadoras de um acetábulo dirigido mais lateralmente do que ventralmente (e.g. *Tylmosuchus*, *Jaikosuchus*, *Vytshegdosuchus*, *Dongusuchus*, *Energosuchus* e “*Mandasuchus*”).

Sereno & Arcucci (1990), ao revisarem trabalhos sobre as relações dos arcossaurios propuseram algumas mudanças nomenclaturais com base no cladograma que eles obtiveram (FIGURA 37). Pela primeira vez, os ornitossúquios, foram retirados da linhagem pró-aviária, passando a ser incluídos na pró-crocodiliana. Deste modo, o nome Ornithosuchia, que se baseava no gênero *Ornithosuchus*, perdeu a utilidade, e com isso eles utilizaram apenas a denominação Ornithodira proposta anteriormente por Gauthier (1986). Há ainda, a criação do nome Crurotarsi para a tricotomia de Ornithosuchidae, Parasuchia e Suchia, já que *Crocodylotarsi* (*sensu* BENTON & CLARK, 1988) contrapunha-se aos Ornithosuchia<sup>32</sup>.

<sup>32</sup> Sereno & Arcucci (1990) consideraram que o clado o clado Ornithodira seria constituído por formas com o tarso do tipo mesotarsal-avançado. Já o clado Crurotarsi seria formado por táxons com articulação do tornozelo do tipo crocodilo-reversa (e.g., ornitossúquios) e crocodilo-normal (e.g., Parasuchia e Suchia), contudo existiria a possibilidade de que Parasuchia e Suchia não constituíssem um grupamento monofilético.

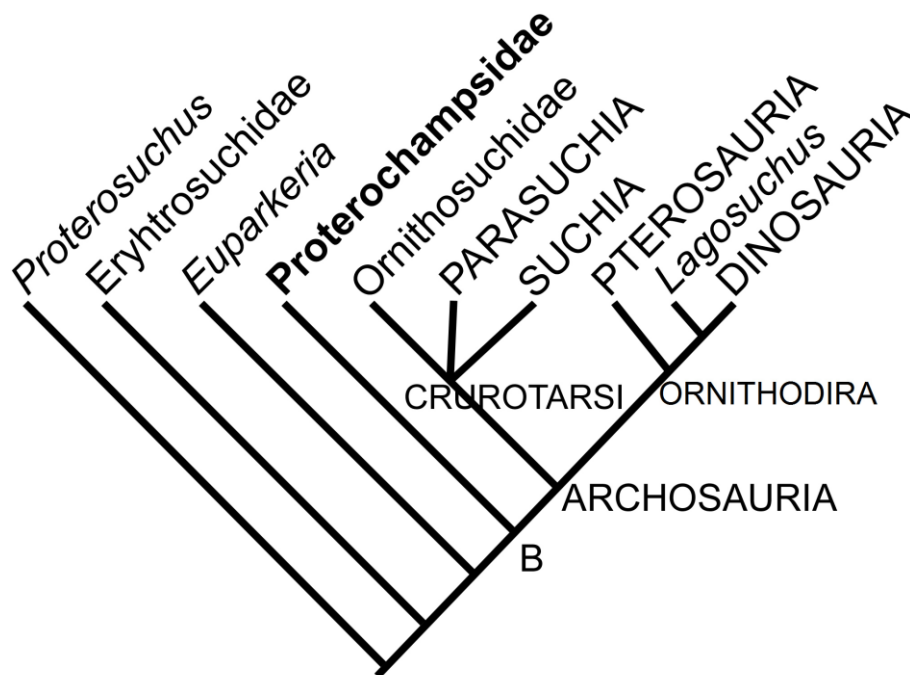


Figura 37 - Proposta filogenética de Sereno & Arcucci (1990) na qual os ornitossúquios foram retirados da linhagem pró-aviária e incluídos na linhagem pró-crocodiliana. Houve também a criação do nome Crurotarsi em oposição ao clado Ornithodira e o posicionamento, pela primeira vez, de Proterochampsidae como grupo-irmão de Archosauria (na exclusão de *Euparkeria*). O clado Suchia foi utilizado no mesmo sentido atribuído por Benton & Clark (1988) na inclusão das espécies rauissuquianas. Modificado de Sereno & Arcucci (1990).

Mais tarde, Sereno (1991) ao eliminar a politomia do clado Crurotarsi (*sensu* SERENO & ARCUCCI, 1990) identificou que o clado Suchia (definido como o clado que inclui *Gracilisuchus stipanicorum*, Aetosauria, Rausuchia, Popsosauridae, Crocodylomorpha e todos os descendentes do seu antecessor comum) seria definido por apenas uma sinapomorfia craniana previamente erigida por Benton & Clark (1988): barra temporal (constituída pelo pós-orbital e esquamosal) curta crânio-caudalmente, resultando em um formato subtriangular da fenestra ventro-temporal. Baseado nisto, Sereno (1991) retirou de Suchia (e, por conseguinte de Rausuchia *sensu* CHATTERJEE, 1985) o espécime UFRGS-PV-0156-T identificado por Barberena (1978) como *Prestosuchus chiniquensis*, já que este não apresentaria esta sinapomorfia (FIGURA 38), apesar de reconhecer que tanto *Prestosuchus* como o clado Suchia poderiam ser relacionados com base em caracteres do esqueleto pós-craniano.

Concorda-se com a opinião de Mastrantonio (2010) que avaliou como problemática esta orientação de Sereno (1991) na retirada de *Prestosuchus* de sua análise, tendo em vista que ele se baseou apenas no material UFRGS-PV-0156-T. Além disso, Mastrantonio (2010) observou que Sereno (1991) ao não ilustrar a região temporal de qualquer rauissuquideo (*sensu* CHATTERJEE, 1985) para fins de comparação acabou obscurecendo ainda mais a sua justificativa na retirada de

Tiago Raugust

*Prestosuchus*, já que tanto *Heptasuchus* como *Saurosuchus* [táxons que já tinham sido descritos à época do trabalho de Sereno (1991) e subentendidos como integrantes de seu clado Raurisuchia] possuem o formato da fenestra ventro-temporal semelhante ao apresentado por *Prestosuchus chiniquensis* (Barberena, 1978).

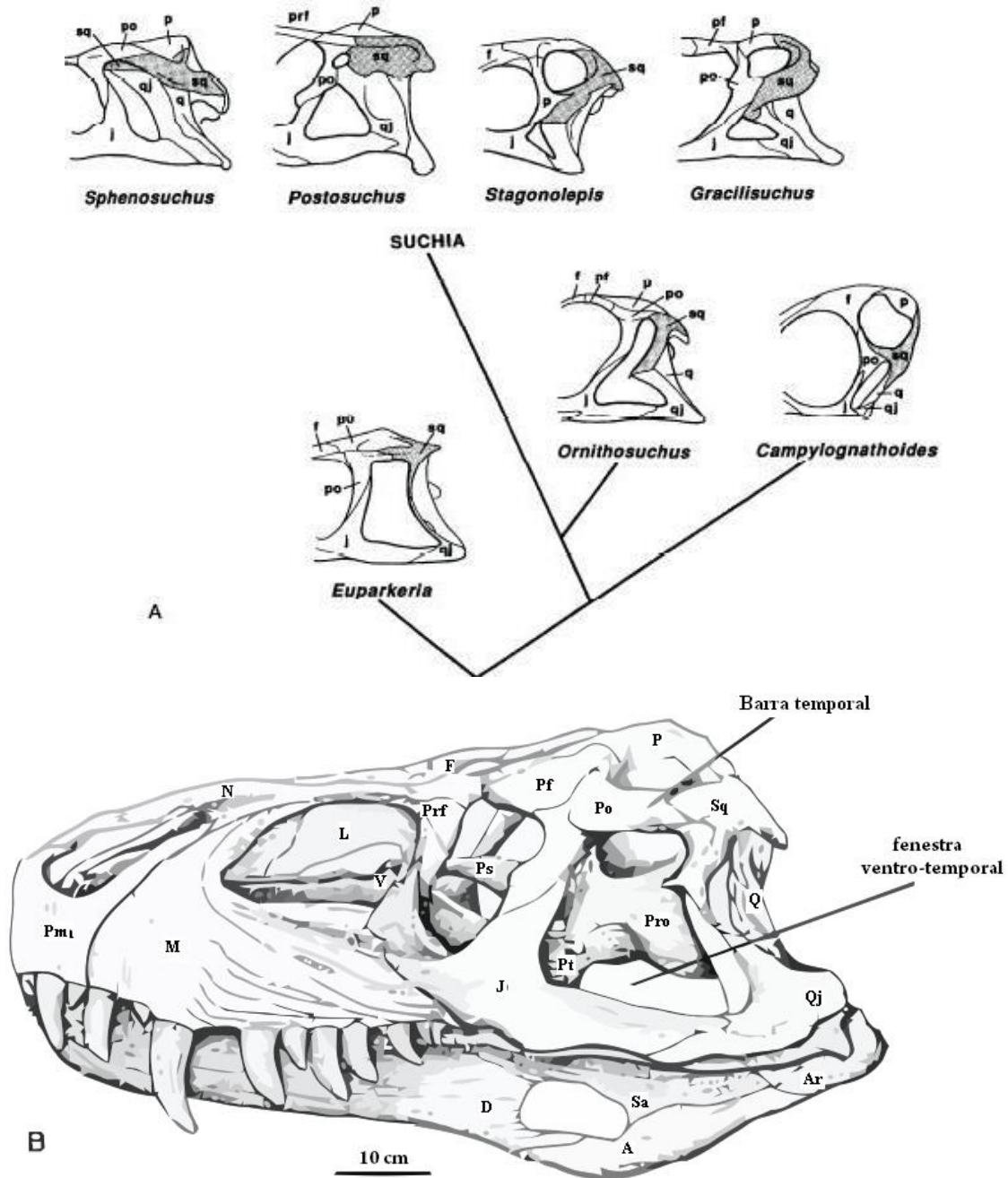


Figura 38 – Na estampa A., diagrama filogenético mostrando a barra temporal encurtada e a fenestra ventro-temporal triangular de integrantes Suchia, na comparação com três “grupos-externos” próximos (retirado de SERENO, 1991). B., detalhe desta característica em *Prestosuchus chiniquensis* (desenho modificado de BARBERENA, 1978, Escala: 10cm), utilizada para excluí-lo de Raurisuchia. Legendas: A, angular; Ar, articular; D, dentário; F, frontal; J, jugal; L, lacrimal; M, maxilar; N, nasal; P, parietal; Pf, pós-frontal; Pmx, pré-maxilar; Po, pós-orbital; Prf, pré-frontal; Pro, proótico; Ps, paraesfenóide; Pt, pterigóide; Q, quadrado; Qj, quadrado-jugal; Sq, esquamosal; V, vômer. Modificado de Mastrantonio (2010).

Tiago Raugust

Azevedo (1991) efetuou uma redescrição, em sua tese de doutorado não publicada, do sínclínio de *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* Barberena, 1978) (UFRGS-PV-0156-T), além das vértebras cervicais e truncais deste material que não tinham sido originalmente descritas.

Parrish (1993) (FIGURA 39) em sua proposta filogenética concluiu que os ornitossuquídeos seriam um clado basal e grupo-irmão de parassúquios e súquios, utilizando então ambos os nomes: Crurotarsi e Crocodylotarsi, sendo o primeiro mais inclusivo para a linhagem pró-crocodiliana.

Por sua vez, as formas rauissuquianas apareceram como um grupamento polifilético, com as famílias Rauisuchidae [composta por *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938a, *Fasolasuchus*, *Lotosaurus*<sup>33</sup>, um material proveniente de Kupferzell (Alemanha)<sup>34</sup>] e Poposauridae (representada pelos táxons *Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus* e *Bromsgroveia*) reunidas junto a outros táxons sequenciais isolados sob a designação Rauisuchia. Já a família Prestosuchidae, mais basal e menos relacionada com as duas outras famílias rauissuquianas (um não Rauisuchia), poderia ser na opinião de Parrish (1993) um grupamento parafilético. Prestosuchidae tinha como constituintes *Prestosuchus*, *Ticinoschus* e *Saurosuchus* que eram unidos por uma única característica: osteodermas paramediais com processo articular anterior; contudo presente também em Rauisuchidae e alguns Crocodylomorpha (ANEXO 2 deste volume, Quadro 5).

Parrish (1993) reuniu sob o nome *Prestosuchus* o crânio descrito por Barberena (1978) e o holótipo de Huene (1938a, 1942), codificando-os separadamente. Também argumentou que *Prestosuchus loricatus* seria o mesmo que *Prestosuchus chiniquensis*, e referiu que o material MCZ 4167 também poderia ser tratado como tal.

Deve se considerar que a proposta de Parrish (1993) apresenta problemas. Juul (1994) indicou que muitas características listadas na tabela 1 (p. 288) de Parrish (1993) não condizem com os estados encontrados em sua matriz, na tabela 2 (p. 289), além de alguns erros nas definições dos

---

<sup>33</sup> Zhang (1975) ao descrever a espécie *Lotosaurus adentus* – Formação Xinlingzhen (Anisiano), Província de Hunan (China) – percebeu semelhanças com *Spinosaursuchus*, *Ctenosauriscus* e “*Hypselorhachis*”. Parrish (1993) foi o primeiro pesquisador a interpretar *Lotosaurus* como um “rauissúquio”. Carroll (1988) reuniu estes gêneros (exceto *Spinosaursuchus*) sob a denominação Ctenosauriscidae Kuhn 1964. Em trabalhos mais recentes (*e.g.*, Nesbitt, 2003, 2005) estes mesmos gêneros do trabalho de Carroll, também foram reconhecidos juntamente com *Bromsgroveia walkeri* e *Arizonasaurus babbitti* como ctenosaurídeos, que segundo Nesbitt (*op.cit.*) seria um táxon derivado dentro dos “rauissúquios” afim aos poposaurídeos.

<sup>34</sup> Este material, citado originalmente em Wild (1978a) e considerado por ele (1980a, 1980b, 1981) e Bonaparte (1981) como um “rauissúquio”, foi figurado como tal em Galton (1985). Parrish (1993) reconheceu-o como um possível *Rauisuchus*, contudo, devido o estado fragmentário do material de Kupferzell, Parrish hesitou em assegurar esta diagnose genérica.

Tiago Raugust

caracteres (apontados por KISCHLAT, 1996) e a presença de vários clados com baixo suporte estatístico (segundo GOWER & WILKINSON, 1996).

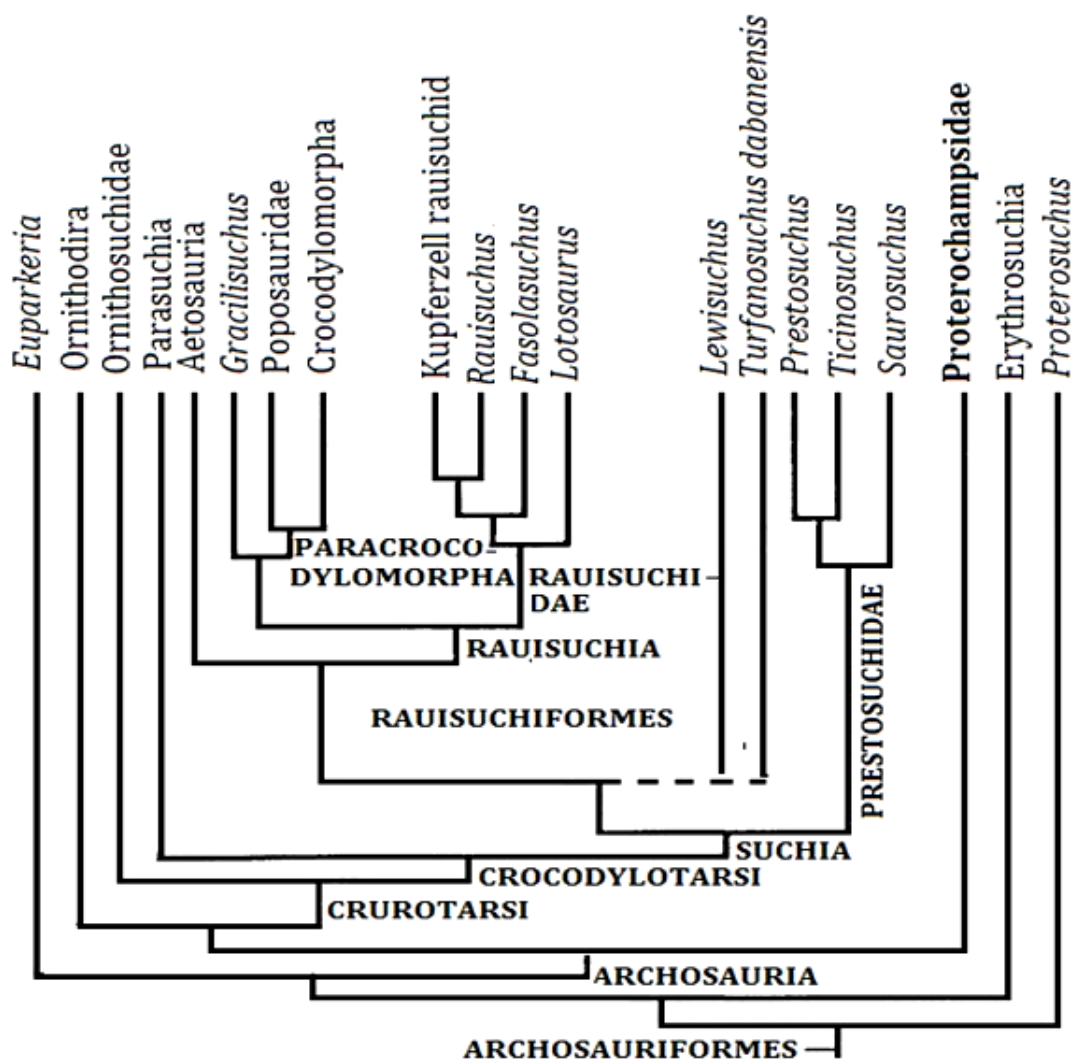


Figura 39 - Cladograma no qual há uma tentativa de conciliação entre os nomes Crurotarsi e Crocodylotarsi. Nesta representação, o posicionamento do nome Archosauria não confere com o que está descrito no trabalho, devendo ser colocado um nó acima, antes do bifurcamento representado por Crurotarsi. Retirado de Parrish (1993).

Juul (1994), ao reanalisar todas as características documentadas em diversos trabalhos que tratavam de dar relações entre arcosaurios (*e.g.* GAUTHIER, 1986; GAUTHIER *et al.*, 1988b; BENTON & CLARK, 1988; BENTON 1990; SERENO, 1991 e PARRISH, 1993) e dinossauros basais (NOVAS, 1992; SERENO & NOVAS, 1992), utilizou *Youngina*, *Prolacerta* e *Rhynchosauria* como grupos-externos de Archosauria (*sensu lato*) (FIGURA 40).

Juul (1994) ao concluir, assim como outros autores (*e.g.* SERENO & ARCUCCI, 1990; SERENO, 1991; PARRISH, 1993), que os ornitossuquídeos estariam relacionados à linhagem crocodiliana, avaliou que este táxon estaria bem acima na árvore, próximo dos crocodilomorfos. Nesse sentido,

Tiago Raugust

seguiu então o raciocínio nomenclatural de Sereno & Arcucci (1990) na denominação do clado pró-crocodilano de Crurotarsi que, mesmo mostrando-se bem suportado por sete sinapomorfias, resultou em uma tricotomia.

Um dos ramos desta tricotomia é figurado pelo clado constituído por Prestosuchidae e Stagonolepididae, unido por duas características (ANEXO 2 deste volume, Quadro 6), que é similar ao grupo monofilético Pseudosuchia de Benton & Clark (1988). Um segundo clado, interposto entre as formas pseudossuquianas e o clado dos dromeossúquios, era representado por Parasuchia. E o terceiro clado que compunha esta tricotomia foi denominado de Dromaeosuchia, e proposto por Juul (1994:23) originalmente como “the last common ancestor of Crocodylomorpha and Ornithosuchidae and all of its descendants”, no qual incluía *Postosuchus* junto à *Gracilisuchus*, em monofilia baseada no caráter “fenestra ventro-temporal triangular e reduzida em tamanho”.

Apesar de Juul (1994) criticar o estudo de Parrish (1993), ambos corroboraram a hipótese de Benton & Clark (1988) no consentimento das formas rauissuquianas como um grupamento não-monofilético. Além disso, Juul (1994) não esclareceu o conteúdo de Prestosuchidae nem discutiu o destino dado a Rauisuchidae (ANEXO 2 deste volume, Quadro 6).

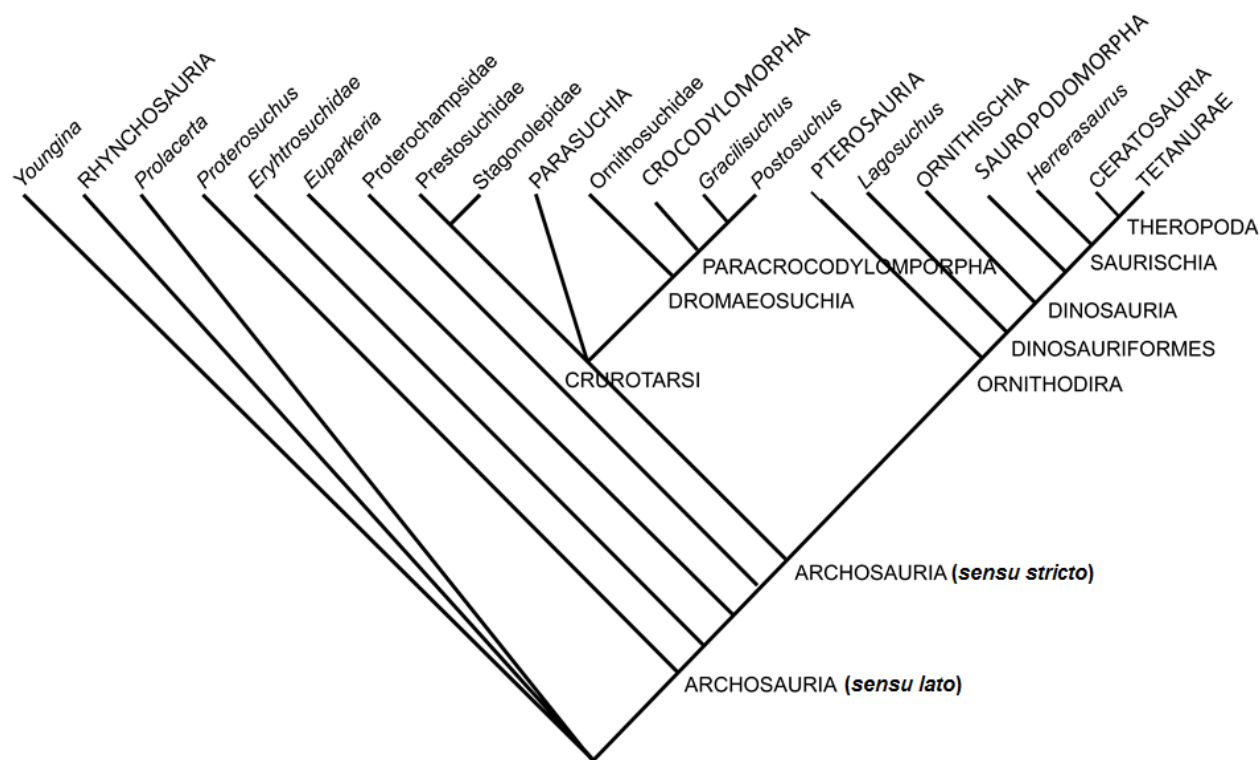


Figura 40 - Proposta filogenética de Juul (1994), cujas formas rauissuquianas são representadas por Prestosuchidae e *Postosuchus* (um popossaurio). Não houve utilização de Rauisuchia, pois este nome representaria um grupo não-monofilético. Retirado de Juul (1994).



Tiago Raugust

Long & Murry (1995), em uma longa revisão sobre os tetrápodes do Triássico Superior do sudoeste dos Estados Unidos, sugeriram a possibilidade de *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee (1985) ser baseado em três distintas espécies de Rausuchia.

Eles nomearam aqueles pequenos elementos de pós-crânio originalmente atribuídos à *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee (1985) sob a designação formal de *Chatterjeea elegans*, colocando-o em uma nova família (Chatterjeeidae LONG & MURRY, 1995) de Rausuchia. Long & Murry (1995) também nomearam um novo gênero de Poposauridae, *Lythrosuchus langstoni*, baseado num material fragmentário do Museu Memorial do Texas, o qual também tinha sido originalmente referido por Chatterjee (1985: fig.16a) à *Postosuchus*. Além disso, Long & Murry (1995) especularam que o crânio de *Shuvosaurus inexpectatus*, descrito por Chatterjee (1993) como um dinossauro, talvez pertencesse ao material pós-craniano reconhecido por eles como *Chatterjeea elegans*.

Em sua classificação de Rausuchia, Long & Murry (1995) subdividiram este grupo em Poposauridae (*Poposaurus*, *Lythrosuchus langstoni*, *Bromsgroveia* e *?Heptasuchus*), Chatterjeeidae (*Chatterjeea*), Rausuchidae *sensu stricto* (*Rausuchus*, *Postosuchus*, *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus*, *Teratosaurus*, *Fenhosuchus?* e o “Holbrook Quarry rausuchian”) e Rausuchia *incertae sedis* (*Ticinosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Luperosuchus*, *Tikisuchus*, *Vyshegdosuchus*, *Dongusuchus*, *Jushatyria*, *Youngosuchus*, *Energosuchus*, *Tsylmosuchus*, *Jaikosuchus*, *Wangisuchus*).

Contudo, Long & Murry (1995) propuseram que o táxon Rausuchia poderia ser monofilético (contra BENTON & CLARK, 1988; PARRISH, 1987, 1993 e JUUL, 1994), mas consideraram que “não é inconcebível que Rausuchia seja parafilético”. Sobre a relação entre poposaurídeos e rauissuquídeos, a distinção foi efetuada com base na extensão ventral ou lateral das costelas sacrais, associada à posição sub-horizontal ou subvertical do ílio. Além disso, consideraram que a família Chatterjeeidae seria provavelmente derivada de Poposauridae.

Entretanto, deve-se ter cautela quanto qualquer especulação filogenética do trabalho de Long & Murry (1995), levando-se em conta a ausência de uma análise filogenética explícita, segundo comentários de Benton & Gower (1997) e Gower (1999).

Azevedo (1995 a, 1995), em dois estudos retirados de suas conclusões presentes em sua tese de doutorado (1991) concluiu que *Prestosuchus chiniquensis* Huene (1938a) seria o maior animal carnívoro-predador das faunas de Pinheiro e Xiniquá (ambas da Cenozona de Therapsida – agora conhecida como ZA *Dinodontosaurus*), sendo colocado como a espécie ocupante do topo de cadeia

Tiago Raugust

alimentar da época, no sul-do Brasil. Além disso, Azevedo (1991, 1995a) questionou a proveniência do lectótipo de *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938a (documentado em níveis sobrejacentes ao que foi encontrado *Prestosuchus*), ao argumentar que, embora seu tamanho correspondesse à metade do UFRGS-PV-0156-T (considerado como *Prestosuchus chiniquensis*), ainda seria uma forma grande demais para um carnívoro inserir-se num ambiente de condições áridas, portadora de uma respectiva fauna de pequeno tamanho, que caracterizavam a Fauna-local de Alemoa (atualmente denominada ZA *Hyperodapedon*). Além disto, ele observou que a localidade-tipo deste espécime não foi ainda identificada com certeza, pois a lente de areia citada por Huene (1942) não foi encontrada. Assim, esta poderia não ser correlacionável com as demais que comportam a Fauna-local de Alemoa.

Sennikov (1995) ao apresentar sua classificação de arcossaurios basais, incorporou diversos táxons da Rússia que usualmente eram ignorados em pesquisas de mesmo cunho. Ele identificou as famílias Rauisuchidae e Poposauridae como componentes de Rauisuchia, entretanto, como comenta Gower (2000), seu esquema classificatório é semelhante ao de Long & Murry (1995) na ausência de uma análise explícita dos dados.

Gower & Wilkinson (1996) buscaram uma árvore de consenso sobre arcossaurios, baseada em modernos estudos cladísticos (e.g. SERENO & ARCUCCI, 1990; SERENO, 1991; PARRISH, 1993; JUUL, 1994), com a utilização do método de “redução de consenso cladístico” (RCC- *reduced consensus cladistic*), reconheceram que Proterosuchidae, Erythrosuchidae e Proterochampsidae posicionariam-se fora do grupo coronal de Archosauria, chegando ao consentimento de que parassúquios, aetossaurios e “rauissúquios” fariam parte da linhagem pró-crocodiliana, além da monofilia de *Lagosuchus* e Dinosauria (incluindo aves) (FIGURA 41). Além dessas informações, consensos adicionais puderam ser observados: (1) Pterossaurios como grupo-irmão de dinosauromorfos; (2) Ornitossuquídeos pertencem à linhagem pró-crocodiliana, mais do que a pró-aviária; e (3) *Euparkeria* permanecendo fora do grupo coronal de Archosauria.

Gower & Wilkinson (1996) relatam ainda que retiraram de sua árvore de consenso os “rauissúquios” *Prestosuchus*, *Ticinosuchus* e *Saurosuchus*, devido a sua posição variável nas árvores geradas [podendo estar entre os nós 2 e 3 (*sensu* PARRISH, 1993) ou como grupo-irmão de Aetosauria (*sensu* JUUL, 1994)]. Contudo se observa que os táxons de *Fasolasuchus*, *Rauisuchus* e o “rauissuquídeo de Kupferzell” figuraram como mais afins entre si do que com *Postosuchus* que apresentou uma posição mais derivada no clado pró-crocodiliano.

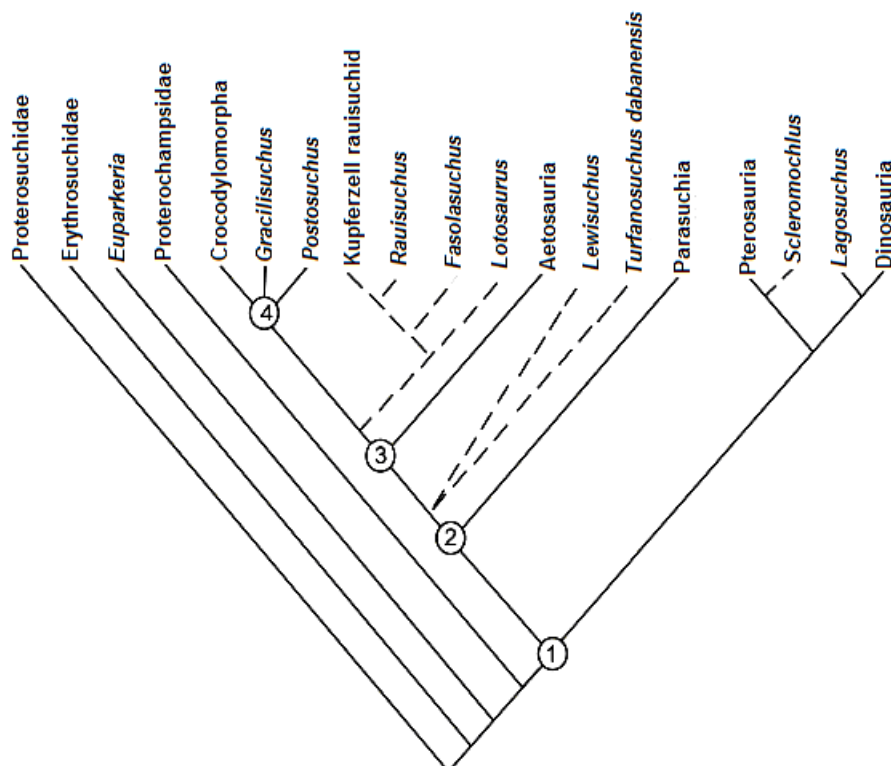


Figura 41 - Árvore de consenso de Gower & Wilkinson (1996) sobre a análise das relações dos arcossauros em que os “rauisúquios” se constituíram num grupo parafilético. Esta é a árvore de consenso obtida dos trabalhos de Sereno & Arcucci (1990), Sereno (1991), Parrish (1993) e Juul (1994). O autor numerou alguns nós (1, 2, 3, e 4) não aplicando nomes aos mesmos, e retirou alguns táxons de “rauisúquios” (e.g. *Prestosuchus*, *Ticinosuchus* e *Saurosuchus*) que apresentaram um posicionamento incerto em sua análise. As linhas tracejadas indicam os táxons incluídos em apenas uma única análise. Modificado de Gower & Wilkinson (1996).

Benton & Gower (1997) ao efetuarem uma revisão e redescrição do material originalmente atribuído como *Bromsgroveia walkeri* por Galton (1985), adicionaram sob esta denominação todos os demais fósseis de arcossauros da localidade de Warwick. Além disso, os autores perceberam afinidades do holótipo de *Bromsgroveia* (um ílio direito - WM G3) com o gênero *Poposaurus*.

Alcober & Parrish (1997) documentaram uma espécie de popossaurídeo, da Formação Ischigualasto (Argentina – Período Carniano) composta por diversos fragmentos pós-cranianos, denominada *Sillosuchus longicervix* (PVSJ-85).

Os autores consideraram que *Sillosuchus*, o primeiro táxon Poposauridae a ter aparecido na Gondwana, poderia ser grupo-irmão de *Chatterjeea* baseado em dois caracteres não compartilhados pelos demais popossaurídeos: 1) presença de um centro vertebral alongado na série das vértebras cervicais, e 2) presença de um ísquio relativamente curto e fusionado. Contudo concluíram que as diferenças de ambos em relação aos demais popossaurídeos não seriam suficientes para inclui-los em uma família separada, como fez Long & Murry (1995) ao propor a família Chatterjeeidae. Desse

Tiago Raugust

modo, Alcober & Parrish (1997) optaram por adotar a família Poposauridae como sendo composta por *Postosuchus*, *Poposaurus*, *Teratosaurus*, *Bromsgroveia*, *Chatterjeea* e *Sillosuchus*.

Além disso, Alcober & Parrish (1997) reconheceram três sinapomorfias para Poposauridae: 1) Presença de uma proeminente rugosidade (“buttress”) supra-acetabular que se projeta lateralmente da lâmina ilíaca e orienta-se anteriormente e dorsalmente a partir de sua origem, na região ventral, situada próximo ao meio da borda dorsal do acetábulo; 2) Fêmur achatado ântero-posteriormente, com um amplo e aplainado quarto trocânter que ocupa a maior parte da largura da parte proximal do fêmur; 3) Presença de uma larga projeção póstero-ventral de um pé-púbico<sup>35</sup> (“pubic foot”). Entretanto, apesar destas conclusões, os autores não se ocuparam em demonstrar as relações entre os táxons sob a forma de um cladograma tampouco a publicação de uma matriz de dados para teste de hipótese.

Gower (1999) atribui um nome formal ao material de Kupferzell (sul da Alemanha – Ladiniano Superior) - citado originalmente por Wild (1978a) como um “räuberischer Thecodontier” (tecodôncio predador) - denominando-o como *Batrachotomus kupferzellensis* (composto por 5 indivíduos). O autor reconheceu a denominação *Rauisuchia* como um nome apropriado para se referir a todos os táxons usualmente classificados em *Rauisuchidae*, *Prestosuchidae*, *Chatterjeeidae* e *Poposauridae*, mesmo não representando um grupamento monofilético.

Neste trabalho, Gower (1999) se deteve apenas na descrição do sincrânio (holótipo SMNS 52970) de *Batrachotomus* (exceto o “braincase”). O autor reconheceu que existiriam duas potenciais autapomorfias no crânio de *Batrachotomus* entre os demais *Rauisuchia*: a dimensão da narina é mais larga do que a fenestra pré-orbital (caráter também presente em *Aetosauria*), e pela presença de uma distintiva depressão ventral na superfície lateral do pós-orbital.

Benton (1999) em um estudo filogenético propôs dois novos nomes (*Avesuchia* e *Avemetatarsalia*) ao clado que trata das relações de *Archosauria* (FIGURA 42) na tentativa de romper com a utilização de um mesmo nome – *Archosauria* - em referência a dois agrupamentos (*Archosauria sensu lato* e *Archosauria sensu stricto*). Para tanto, Benton (1999) substituiu o nome *Archosauria* (grupo coronal) por *Avesuchia*, definido como um táxon de base nodal que inclui *Avemetatarsalia* (clado que abrange todos os avessúquios mais próximos aos dinossauros do que dos crocodilianos) e *Crurotarsi* mais todos os seus descendentes.

<sup>35</sup> Este caráter em especial é que levou Mehl (1915) a relacionar *Poposaurus* com os dinossauros terópodes, conclusão esta que foi adotada, de modo semelhante por Colbert (1961) e por Chatterjee (1985) que sugeriu a relação ancestral-descendente entre *Poposaurus* e a família *Tyrannosauridae*. Entretanto, Alcober & Parrish (1997) reconheceram que este caráter constituiria-se em uma convergência entre estes dois grandes grupos, assumindo-a como autapomórfica para *Poposauridae*.

Tiago Raugust

Em sua filogenia, Benton (1999) utilizou 16 taxons e 73 caracteres, e auferiu um melhor suporte (97% de “bootstrap”) para o clado pró-aviário (Avemetatarsalia) do que ao clado crurotarsiano (88% de “bootstrap”). O clado Rauisuchia, constituído por Prestosuchidae (conteúdo não determinado por Benton, 1999) e *Postosuchus*, foi definido por dois caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro7) em sua árvore mais parcimoniosa.

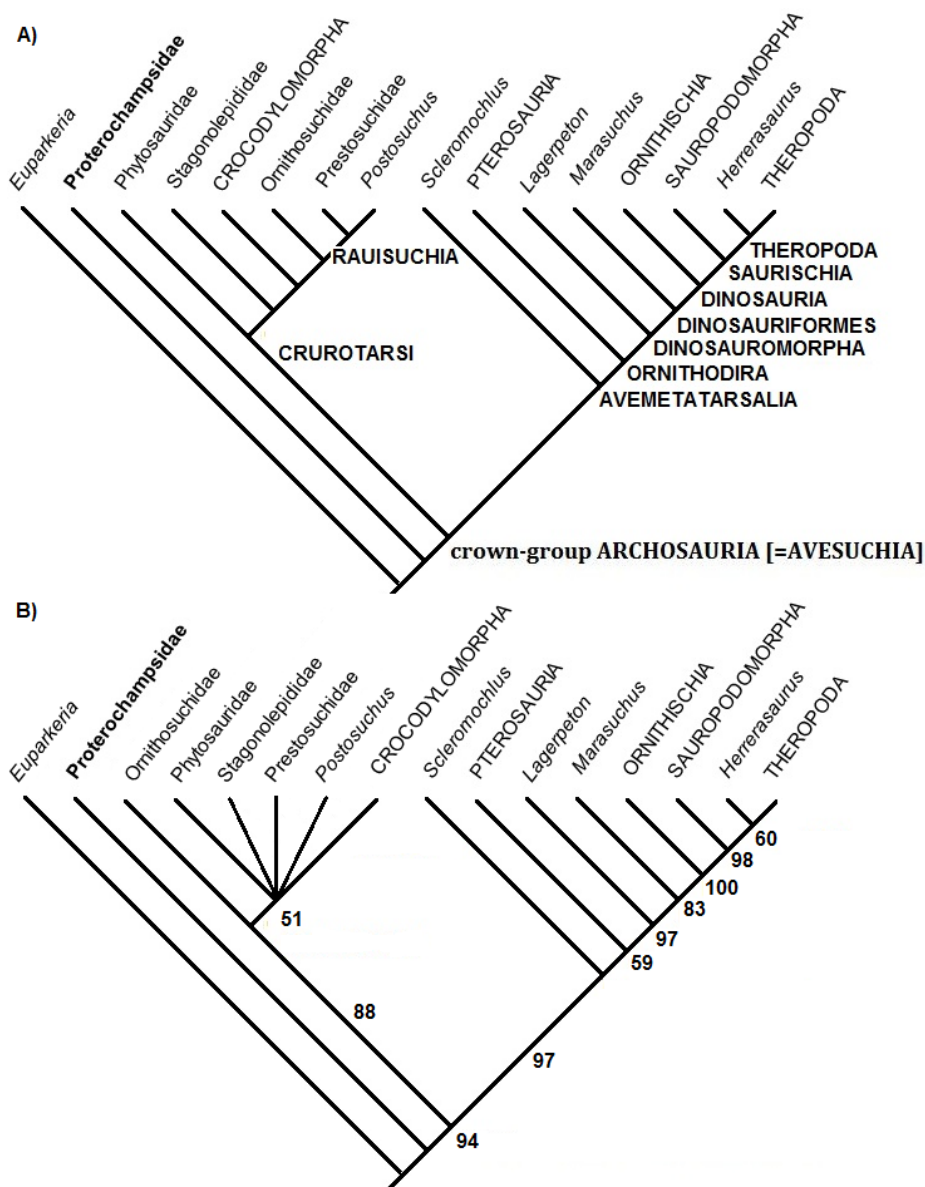


Figura 42 - Cladogramas mostrando as possíveis relações internas do grupo-coronal dos arcossaurios (Avesuchia). A) única árvore mais parcimoniosa; B) os números representam índices de “bootstrap”, e nesta árvore há retenção dos nós que ocorrem em mais de 50% de replicações de “bootstrap”. Modificado de Benton (1999).

Kischlat & Barberena (1999) propuseram, em um resumo, que o grande crânio (UFRGS-PV-0156-T) descrito por Barberena (1978) e Azevedo (1995 a, b) e o paralectótipo de *Prestosuchus*

Tiago Raugust

*chiniquensis* (BSPHG 1933L/7) constituiriam juntamente com “materiais adicionais” (não especificados pelos autores) um novo táxon com o nome proposto de *Crurotarsi indeterminata* (sic). Esta atitude foi tomada devido às diferenças presentes na anatomia mandibular, calcâneo e femoral dos três espécimes em relação ao lectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933L/1-3,5-6,8-12,28-35).

Kischlat (2000) em um capítulo de livro que tratava das inter-relações dos arcossaurios (*sensu lato*) discerniu três linhagens de Rausuchia com denominações informais de “prestossúquios”, “teratossaurios” e “popossaurios”. Os “prestossúquios” (*e.g.* *Prestosuchus*, “*Karamuru*”, *Luperosuchus*, *Saurosuchus* e *Stagonosuchus*) seriam um grupo constituído por formas planígradas, robustas, de pescoço curto e possuidoras de um acetábulo ventralmente direcionado, com a lâmina do ílio disposta quase horizontalmente. Colocou o espécime *Procerosuchus celer* provisoriamente como um integrante “prestossúquio”, comentando que esta forma seria semelhante do esperado para um *Prestosuchus chiniquensis* juvenil. Os “teratossaurios” (*e.g.* *Teratosaurus*, *Batrachotomus*, *Rausuchus*, *Postosuchus*, *Fasolasuchus*, *Ticinosuchus* e *Tikisuchus*) poderiam ser compreendidos como formas gráceis, de pescoço mais alongado e com uma curvatura sigmoidal evidente, além de apresentarem uma pelve mais delgada com o acetábulo dirigido mais lateralmente que o dos “prestossúquios”. Quanto aos caracteres cranianos, Kischlat (2000) avaliou que os “teratossaurios” teriam crânios alongados - triangulares em vista dorsal - portadores de uma abertura externa da narina bastante alongada, com o pré-maxilar não se articulando com o nasal e a órbita possuiria um processo na margem caudal formado pelo pós-orbital; além de o focinho poder apresentar cristas ósseas que se estendem desde sub-rostralmente até caudalmente à órbita. Já o grupo dos “popossaurios” (*e.g.* *Bromsgroveia*, *Heptasuchus*, *Lythrosuchus*, *Chatterjeea* e *Sillosuchus*) incluiria formas leves, de pescoço muito alongado, portadoras de uma pélvis derivada, com o púbis alongado, ísquios curtos e acetábulo aberto internamente.

Além de definir estes grupos dentro de Rausuchia, Kischlat (2000) utilizou, pela primeira vez, a denominação “*Karamuru vorax*” (masculino, do tupi “*Karamu’ru*”, filho do trovão), para se referir ao espécime (UFRGS-PV-0156-T) descrito por Barberena (1978) e Azevedo (1995 a, b), ao material (UFRGS-PV-0152-T), ao paralectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933L/7) e a parte do material de *P. loricatus* (BSPHG 1933L/24). Ocorre que Kischlat (2000) relatou que já teria utilizado o nome “*Karamuru vorax*” em um trabalho prévio (*e.g.* KISCHLAT & BARBERENA, 1999), contudo não o fez. Subentende-se que a denominação “*Karamuru vorax*” faça referência ao mesmo material reunido sob a denominação provisória erigida por Kischlat & Barberena (1999) como

Tiago Raugust

*Crurotarsi indeterminata* (sic). Contudo, neste trabalho anterior de Kischlat & Barberena (1999), os autores esclareceram que apenas UFRGS-PV-0156-T seria interpretado como um dos materiais atribuídos à denominação *Crurotarsi indeterminata* não especificando quais seriam os “materiais adicionais” deste táxon provisório, o que torna incerta a equivalência estrita deste com *Karamuru vorax*. Para Kischlat (2000), *Karamuru* seria diferenciável de *Prestosuchus chiniquensis* pela fraca sínfise mandibular (composta pelo dentário e esplenial), calcâneo mais estreito, com tuberosidade mais alongada e fêmur quase retilíneo, com uma torção similar à encontrada em crocodilianos ( $30^{\circ}$  -  $45^{\circ}$ ), o que indicaria que este animal seria um ortógrado com melhor manobrabilidade na corrida.

Alcober (2000) forneceu uma descrição de um novo material de crânio de *Saurosuchus galilei* Reig 1959, reconhecendo-o como um possível juvenil. Este crânio (PVSJ 32) preservou toda a região caudal do “braincase”, revelando estruturas anatômicas não documentadas originalmente no holótipo PVL 2062 (Sill, 1974). Além disso, o autor considerou provisoriamente que Rauisuchidae seria formado por *Saurosuchus*, *Prestosuchus*, *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus*, *Tikisuchus*, e *Rauisuchus*. Orientado pelo trabalho de Alcober & Parrish (1997), o autor qualificou *Postosuchus* como um táxon basal de Puposauridae. Já em relação ao táxon *Heptasuchus*, Alcober relacionou-o como um constituinte de Puposauridae com base na presença de um processo basiapterigóideo alargado. A família Rauisuchidae foi caracterizada por 5 sinapomorfias cranianas:

- (1) A órbita alta, em formato de buraco de fechadura (“keyhole-shaped”), apresenta uma barra caudal formada pelo pós-orbital e o jugal;
- (2) A fenestra subnarial, localizada entre o pré-maxilar e o maxilar, ocorre em estágios juvenis;
- (3) A abertura da fenestra pré-orbital é estreitada rostralmente (BENTON & CLARK, 1988);
- (4) Existe um processo rostral no ramo ventral do esquamosal;
- (5) O tubérculo basal é mais largo que o côndilo occipital;

Em relação ao caráter (2), o autor ressaltou que de todos os Rauisuchidae, apenas *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0156-T) não teria este caráter, contudo esta fenestra poderia ter fechado durante o seu desenvolvimento ontogenético. Adicionalmente, Mastrantonio (2010) ao comentar a natureza deste caráter apontou que causas tafonômicas também podem alterar a sua avaliação.

Gower (2000), em um trabalho eminentemente teórico e crítico quanto a sistemática de “rauissúquios”, efetuou a melhor compilação, na opinião de Mastrantonio (2010), acerca do conhecimento gerado até aquela data sobre este grupo paleontológico, apesar de não ter publicado nenhum dado novo.

Tiago Raugust

Ele ressaltou que a compreensão do que se reconhece sob o a denominação *Rauisuchia* é tão pobre que não se pode ter certeza se os táxons normalmente referidos as famílias *Rauisuchidae*, *Prestosuchidae*, *Poposauridae* e *Chatterjeeidae* juntos representam um grupo mono-, para-, ou mesmo polifilético. O único consentimento que parece existir é a relação destas formas rauissuquianas com o clado pró-crocodiliano em vez do clado pró-aviário. Esta situação, segundo Gower (2000) deve-se em parte pelo desconhecimento da anatomia de algumas espécies, haja vista que a osteologia do crânio e da mandíbula em rauissúquios é pouco conhecida, e material craniano nem sequer foi documentado para alguns grupos, por exemplo, "*Poposauridae*" e "*Chatterjeeidae*" (*sensu* LONG & MURRY, 1995).

Nesse sentido, do mesmo modo que em seu trabalho precedente (*e.g.* GOWER, 1999), ele usufruiu do termo "*Rauisuchia*" com um sentido compatível com os estudos feitos por Chatterjee (1985), Galton (1985) e Long & Murry (1995) - isto é, um grupo composto de todos os táxons que podem ser encaminhados às famílias *Rauisuchidae* Huene (1942), *Prestosuchidae* Romer (1966), *Poposauridae* Nopcsa (1928), ou *Chatterjeeidae* Long & Murry (1995) - independente destes táxons, em conjunto, serem ou não monofilético.

Benton & Walker (2002) ao redescreverem *Erpetosuchus* (um táxon derivado da linhagem dos *Suchia*), efetuaram uma análise filogenética de 14 gêneros do clado pró-crocodiliano baseada em 54 caracteres. Os autores assumiram os gêneros *Ticinosuchus* Krebs (1965), *Batrachotomus* Gower (1999), *Prestosuchus* Huene (1938a; Barberena, 1978), *Saurosuchus* Sill (1974; Alcober, 2000) e *Fasolasuchus* Bonaparte (1981) como integrantes rauissúquios, mas não interpretando *Poposaurus* como tal.

Após uma primeira análise com todos os táxons, Benton & Walker (2002) optaram por retirar *Ticinosuchus* e *Fasolasuchus* que demonstraram um posicionamento incerto no clado, decorrente da baixa decodificação de caracteres para estes táxons. Na segunda análise com apenas os 12 táxons (FIGURA 43), *Batrachotomus* e *Prestosuchus* ficaram lado a lado em 90% das replicações, e *Saurosuchus* se posicionou junto a estes dois gêneros em 99% destas reanálises formando o grupo monofilético *Rauisuchia* (ANEXO 2 deste volume, Quadro 8). Entretanto o posicionamento de *Ornithosuchus*, *Gracilisuchus*, e *Postosuchus* não pode ser confirmado de modo confiável, sendo associado variavelmente com os *Rauisuchia* ou com o clado *Erpetosuchus* + *Crocodylomorpha*. Com isto, concluíram que não haveria evidência segura de que *Postosuchus* seria mais relacionado com *Crocodylomorpha* do que com *Rauisuchia*, como previamente sugerido por outros autores (*e.g.* BENTON & CLARK, 1988; BENTON, 1990; PARRISH, 1993; OLSEN *et al.*, 2000).



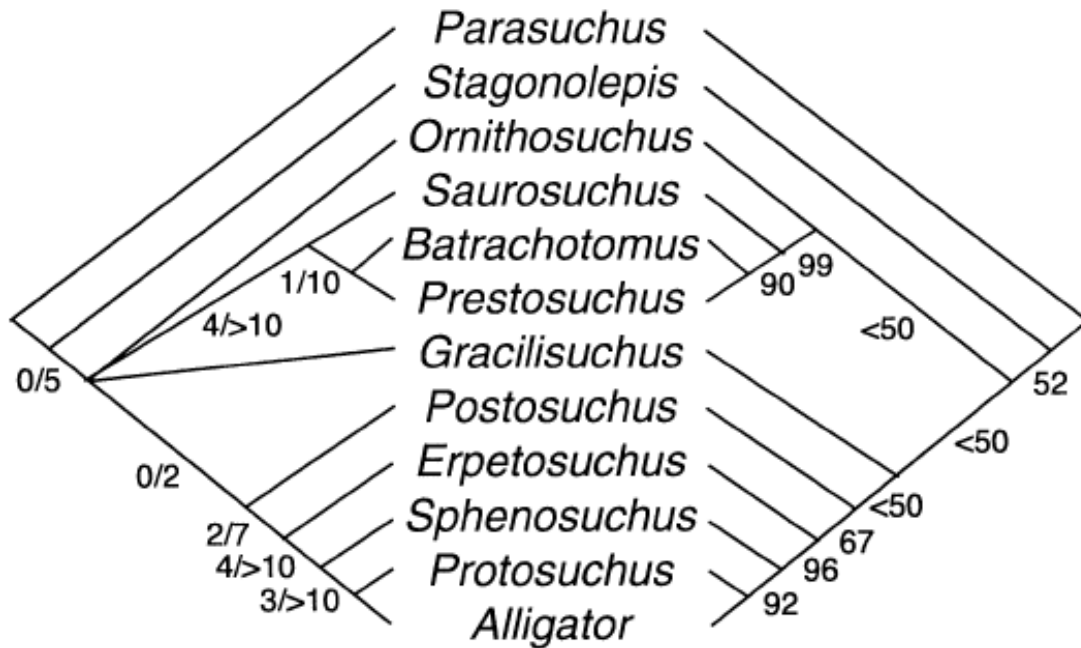


Figura 43 - Cladogramas obtidos do trabalho de Benton & Walker (2002). O cladograma da direita expõe a medida de “bootstrap” para cada nó (10 000 replicações), e o da esquerda é apresentado em cada nó os valores obtidos pelo suporte de Bremer. Retirado de Benton & Walker (2002).

Gower (2002), como havia comunicado anteriormente (e.g. GOWER, 1999), publicou a descrição completa do “braincase” do “rauissúquio” *Batrachotomus kupferzellensis* Gower 1999. Esta descrição foi efetuada de modo comparativo com outros arcossaurios que igualmente possuíam esta região anatômica. Com isto foi gerado um cladograma baseado numa matriz com 27 caracteres basicranianos (FIGURA 44). Os “rauissúquios” utilizados nesta análise foram *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS 80260), *Postosuchus* [TTU-P 9000 (holótipo) e TTU-P 9002], *Saurosuchus* (PVSJ 32) e *Tikisuchus* (ISI R 305), sendo que Gower (2002) não explicou o motivo desta composição. A filogenia gerada por ele se mostrou pouco ortodoxa ao apresentar os aetossaurios como mais relacionados aos crocodylomorfos do que os “rauissúquios”. Além disso, apesar de os “rauissúquios” estarem distribuídos proximamente no cladograma, eles se constituíram num grupamento parafilético.

Tiago Raugust

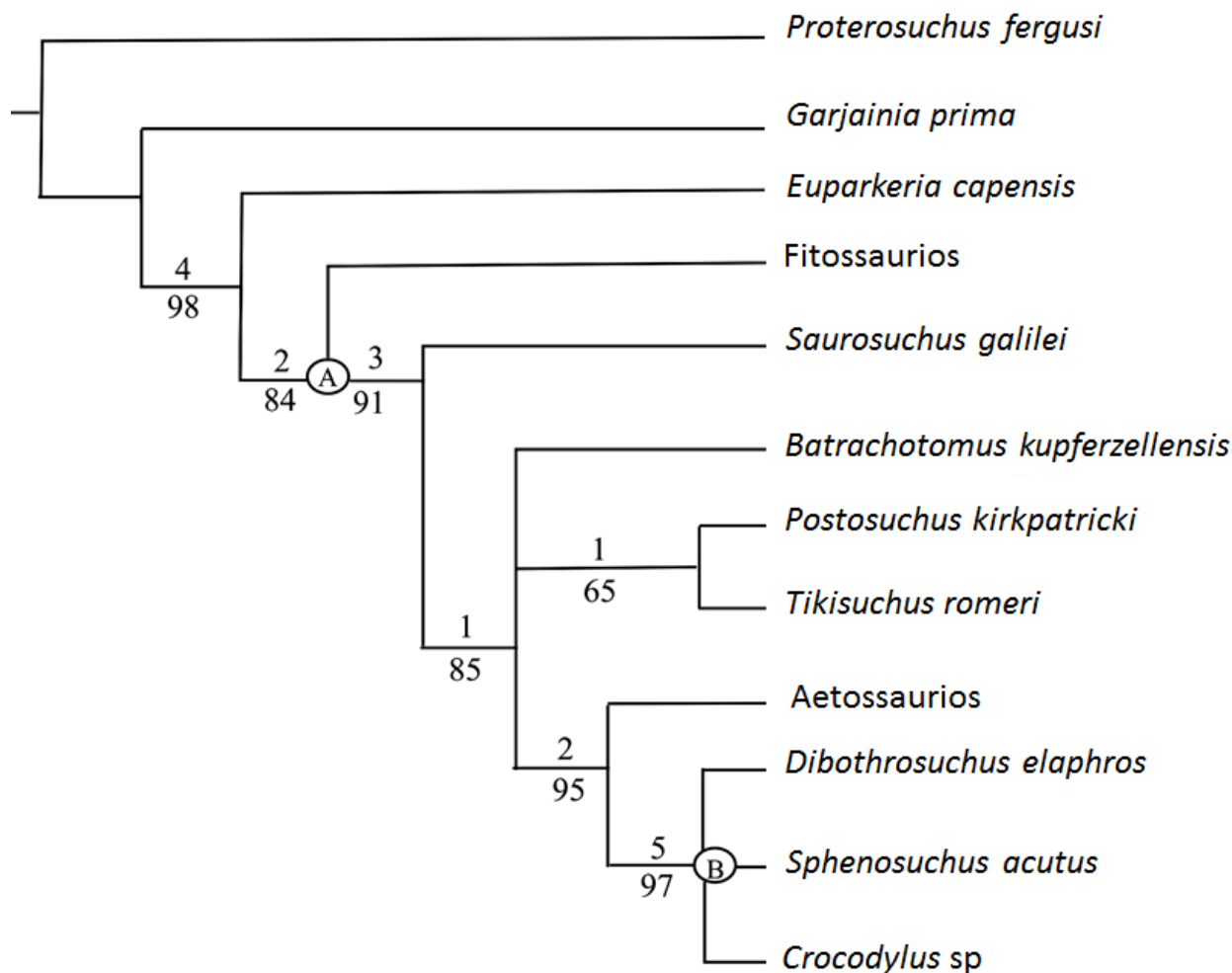


Figura 44 - Proposta filogenética de Gower (2002), em que, 'A' representa Crurotarsi e 'B' Crocodylomorpha. Os números acima e abaixo de cada nó significam os valores de suporte de Bremer e de "bootstrap", respectivamente. Nesta hipótese, os "rauisúquios" formaram um grupo parafilético. Modificado de Mastrantonio (2010).

Kischlat (2003), em sua tese de doutorado, designou como holótipo de "*Karamuru*" o exemplar UFRGS-PV-0156-T [que havia sido referido como *Prestosuchus chiniquensis* por Barberena (1978) e Azevedo (1995 a, b)], e como parátipos desta terminologia o esqueleto relativamente completo UFRGS-PV-0152-T, um fêmur esquerdo isolado (UFRGS-PV-0472-T) e o paralectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933L/7). Além disso, colocou como materiais relacionados a este táxon alguns fragmentos fósseis depositados no museu da Alemanha (BSPHG 1933L/ 14--24, 26-27, 43, 44, 46 e o parátipo de *P. loricatus*) além de uma extremidade proximal de um grande fêmur esquerdo isolado (UFRGS-PV-0467-T). Outra proposta nomenclatural documentada neste mesmo trabalho foi a criação de um novo gênero nominativo para "*P. loricatus*", denominado "*Abaporu*" (masculino, do guarani, "Ava", homem; "poro'ua", canibal) - fazendo alusão a um hábito canibal totalmente especulativo – separando o holótipo deste material (que segundo

Tiago Raugust

Kischlat era representado por três arcos vertebrais BSPHG 1933L/13,45,48) de *Prestosuchus* e “*Karamuru*”.

Deste modo, Kischlat (2003) considerou que “*K. vorax*” diferenciava-se de alguns arcossaurios sul-rio-grandenses (denominados de “formas teratossaurianas” no texto da tese de Kischlat) pelas seguintes características:

1. de *Prestosuchus chiniquensis*, pela sínfise mandibular mais fraca, composta tanto pelo dentário como pelo esplenial (este último participando secundariamente), calcâneo mais estreito, com tuberosidade mais alongada e fêmur quase retilíneo, com torção próxima a encontrada em crocodílios ( $30^{\circ}$ - $45^{\circ}$ ), indicando que tenha sido um animal ortógrado.
2. de *Rauisuchus tiradentes*, pela abertura externa da narina menos extensamente alongada, presença de contato lateral entre o pré-maxilar e o nasal, presença de processo intraorbital do pós-orbital pouco desenvolvido; espinho neural do áxis com o bordo anterior retilíneo-convexo.
3. de “*Abaporu*” *loricatus*, pela ausência de epipófises acuminadas nas pós-zigapófises das vértebras cervicais e troncals.
4. de *Procerosuchus celer*, pela morfologia do úmero não mostrar a excepcional delgadeza encontrada neste táxon.
5. de *Barberenasuchus brasiliensis*, pelo seu tamanho avantajado.

No entanto, concordamos com Mastrantonio (2010) que o táxon “*Karamuru vorax*”, da forma como foi proposto - sua publicação restringe-se a um capítulo de livro com tiragem limitada (e.g. KISCHLAT, 2000) e em considerações de sua tese de doutorado (e.g. KISCHLAT, 2003) – é um táxon inválido. Consequentemente, aplicamos a mesma avaliação para a criação do seu gênero nominativo “*Abaporu*”.

Renesto *et al.* (2003), descreveu um dente (MCSNB 6167) coletado em 1978 na Formação Gorno (Lombardi, Itália – Mesocarniano) e classificado provisoriamente como um *Rauisuchia* indeterminado, já que este grupo seria mais abundante do que os dinossauros terópodes do mesmo período.

Nesbitt (2003) descreveu o material (MSM P4590) baseado em elementos cranianos e pós-cranianos para o ctenossauriscídeo *Arizonasaurus babbitti*<sup>36</sup> Welles 1947 (Formação Moenkopi,

---

<sup>36</sup> Nesbitt (2003) comenta que a espécie *Arizonasaurus babbitti* foi proposta com base apenas num maxilar esquerdo (coletado no Membro Holbrook da Formação Moenkopi) por Welles (1947). Entretanto este holótipo (UCMP

Eoanisiano – E.U.A. - Arizona). Segundo Nesbitt (2003), diversas evidências apontam que ctenosauriscídeos e poposaurídeos seriam formas rauissuquianas derivadas. Ele efetuou uma análise filogenética baseada em 24 caracteres onde (FIGURA 45) *Arizonasaurus* (o único ctenosaurídeo desta análise) foi interpolado com *Chatterjeea* e *Poposaurus* numa tricotomia que teve a denominação Puposauria. Já o grupo Rausuchia se mostrou monofilético na inclusão de Puposauria, *Saurosuchus* e *Postosuchus* com base em 3 caracteres (ANEXO 2 deste vol., Quadro 9).

Além disso, Nesbitt (2003) reconheceu que os ctenosauriscídeos seriam constituídos pelas espécies *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947 (Arizona), *Ctenosauriscus koeneni* (*sensu* Krebs 1969) (Alemanha), *Lotosaurus adentus* Zhang 1975 (China), *Bromsgroveia walkeri* Galton 1985 (Inglaterra) e ‘*Hypselorhachis mirabilis*’ *sensu* Krebs 1969 (Tanzania). Contudo as inter-relações destas espécies não foi determinada sendo utilizado apenas *Arizonasaurus* neste estudo, pois segundo o autor, a diversidade dos ctenosauriscídeos ainda estaria parcialmente descrita, incompleta e não comparável naquele momento.

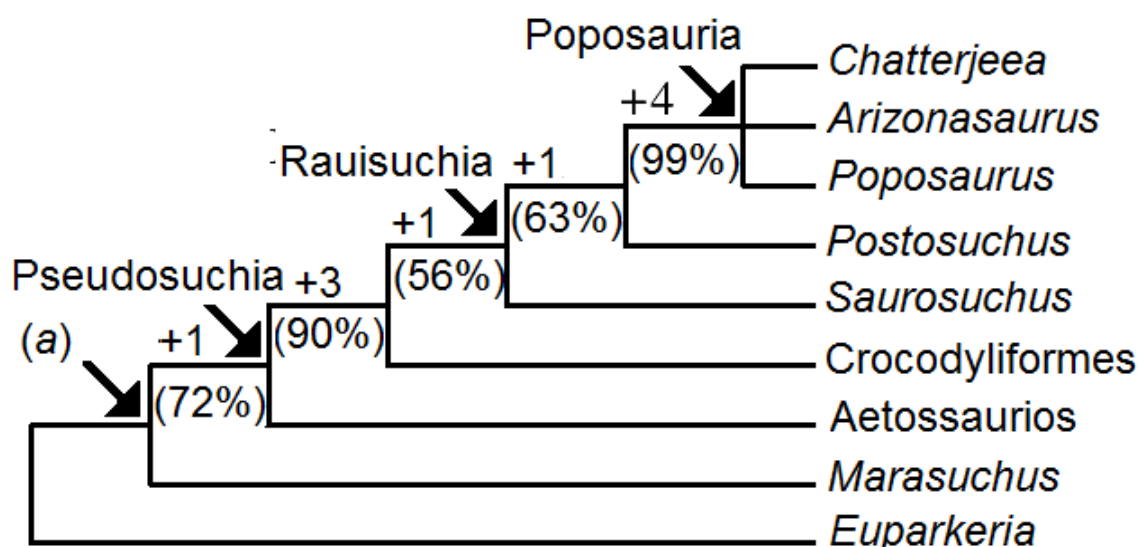


Figura 45 - Proposta de Nesbitt (2003) com o consenso dos dois cladogramas mais parcimoniosos. (a) refere-se ao clado denominado Archosauria, e os valores de “bootstrap” são fornecidos entre parênteses. Rausuchia aparece como um grupo monofilético. Modificado de Nesbitt (2003).

Benton (2004) efetuou outra filogenia baseado em 95 caracteres, e utilização de 22 táxons de Avesuchia (= arcossaurios de *sensu stricto*), além de *Hyperodapedon* e *Prolacerta* como grupos externos (FIGURA 46). Igualmente a sua proposta anterior (a de BENTON, 1999), ele obteve uma monofilia para o grupo Rausuchia que apresentou um valor de suporte baixo (com “bootstrap” de 53%) com base em dois caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 10). Este grupo incluiria

36232) é tão incompleto que já foi considerado um dinossaúrio, um trilofossaurio, um estagonolepídeo, um poposaurídeo, um proterossúquio, um rauissúquio, um *nomen dubium*, e um eritrossúquio.

Tiago Raugust

*Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) como grupo externo da politomia denominada Prestosuchidae (com “Bootstrap” = 74%), constituído por *Ticinosuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*. Todavia ressalva-se que Benton (2004) declinou desta mesma proposta (e.g. BENTON, 1999) ao excluir *Postosuchus* do táxon Rausuchia.

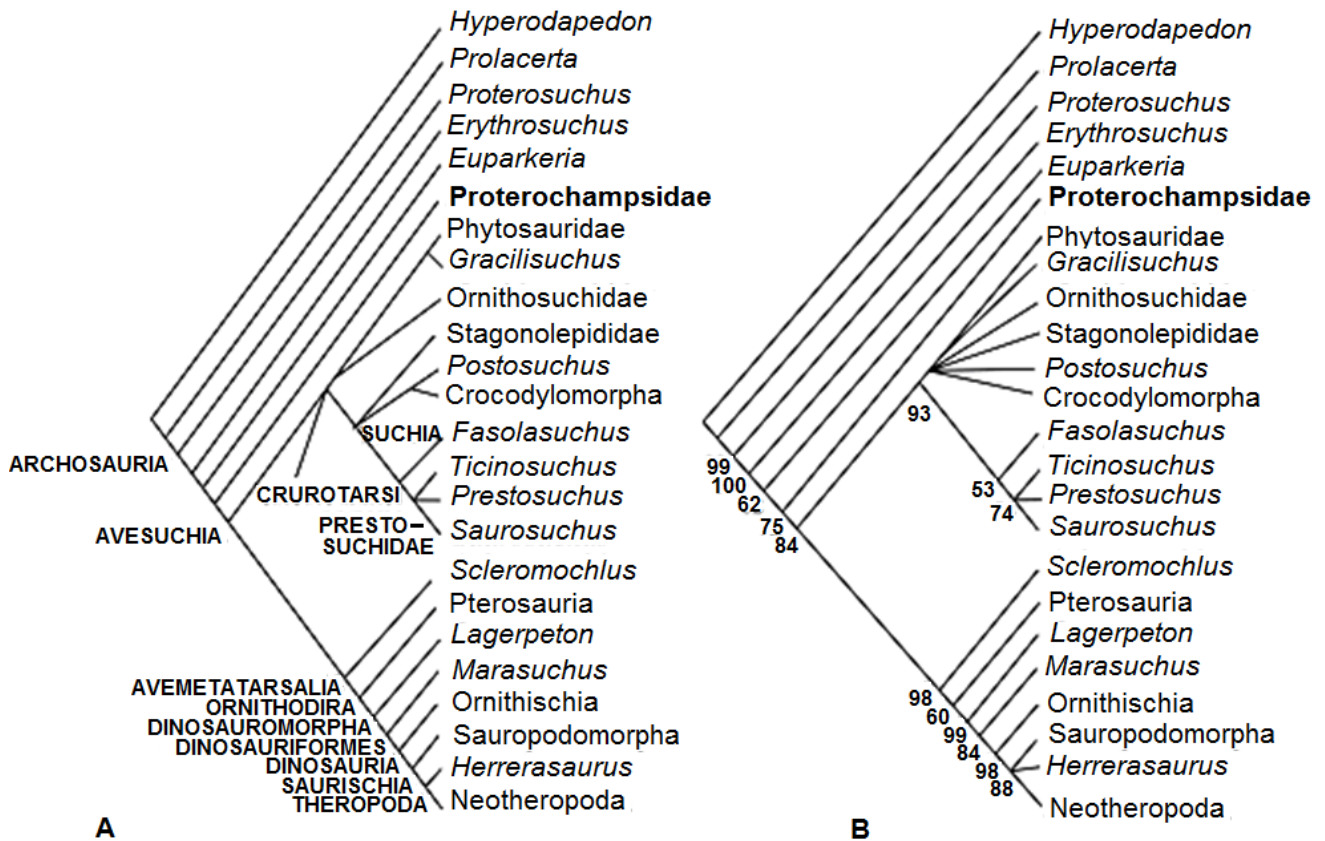


Figura 46 - Cladograma de arcossaurios Triássicos, baseado em 24 taxons e 95 caracteres. A, Árvore de consenso de Adams das 18 árvores de maior parcimônia, mostrando os clados maiores. B, “Bootstrapping” (com 1000 replicações heurísticas). Rausuchia = *Fasolasuchus* + Prestosuchidae (*Ticinosuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*). Retirado de Benton (2004).

Sen (2005) descreveu outra espécie de Prestosuchidae (“Rausuchia”), a partir de dois indivíduos incompletos e diversos ossos isolados da Formação Yerrapall (Triássico da Índia) que ele denominou como *Yarasuchus deccanensis* (holótipo - ISIR334 /9-14; /36; /37; /56\*; /63). Ele identificou que *Yarasuchus* teria muitas semelhanças com “*Mandasuchus*” e *Ticinosuchus*. Estes gêneros em conjunto com *Prestosuchus* e *Saurosuchus* pertenceriam à família Prestosuchidae (*sensu* PARRISH, 1993). Ou seja, Sen (2005) preferiu por utilizar o nome Prestosuchidae com um sentido monofilético, visto que o termo “Rausuchia” tem servido muitas vezes para representar grupos não monofiléticos (baseado em Gower, 2000). Entretanto, o autor não efetuou nenhuma filogenia para teste de sua averiguação nomenclatural.

Sulej (2005) identificou um sínclânio parcial e diversas vértebras, de um mesmo indivíduo,

Tiago Raugust

como uma nova espécie do gênero *Teratosaurus* (MEYER, 1861), coletado em níveis mais antigos (Neocarniano) do que o registrado para o seu holótipo genérico (BMNH 38646, Eonoriano). Esta espécie foi denominada de *Teratosaurus silesiacus* (holótipo - ZPAL Ab III 563), e apesar de Sulej (2005) não ter priorizado uma classificação cladística, ele escolheu por incluir este gênero na família Rausuchidae, com *Fasolasuchus*, *Tikisuchus* e *Postosuchus*, pois teriam um centro cervical curto e alto. Já as famílias Popsosauridae (*Popsosaurus*) e Chaterjeeidae (*Chaterjeea*) teriam comparativamente com Rausuchidae um centro vertebral cervical mais alongado.

Nesbitt (2005) redescreveu o material (MSM P4590) de *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947, comparando-o com uma maior diversidade de formas rauissuquianas do que no seu trabalho anterior (e.g. NESBITT, 2003). Ele apontou que seria possível existir duas autapomorfias para esta espécie: (1) presença de uma fossa profunda na parede póstero-ventral localizada no processo ascendente do maxilar e (2) uma pequena saliência (“horn”) no lacrimal. Em sua averiguação, Nesbitt (2005) notou que o crânio de *Batrachotomus*, *Postosuchus*, UFRGS-PV-0156-T e *Saurosuchus* compartilhariam: uma desenvolvida projeção dorso-lateral da barra temporal constituída pelos ossos pós-orbital e esquamosal; um frontal esculpado com pequenas cristas e ainda o desenvolvimento de uma projeção lateral acima da fenestra dorso-temporal. Estes gêneros, devido estas similaridades, seriam mais relacionados entre si do que com *Arizonasaurus*. Além disso, Nesbitt (2005) discerniu outro grupo com base em dez caracteres, que ele denominou de “Grupo X” (possivelmente um clado, segundo sua observação), que uniria os gêneros *Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Popsosaurus*, “Chatterjeea” e *Sillosuchus*. Entretanto, mesmo trazendo informações novas acerca de caracteres que possam discernir grupos discretos às formas rauissuquianas, Nesbitt (2005) não ofereceu nenhuma análise filogenética explícita para o teste de sua hipótese.

Nesbitt & Norell (2006) descreveram uma nova espécie, *Effigia okeeffeae*, do Triássico Superior (Novo México - Formação Chinle) classificado como um Suchia, mas distinguido destes por ser edêntulo, por possuir um longo processo pré-acetabular do ílio que se conecta com o seu processo posterior por meio de uma grande e fina aba e por possuir um pé púbico que mede 33% do comprimento do corpo (*shaft*) do púbis. Nesbitt & Norell (2006) observaram que este táxon compartilha caracteres documentados tanto na linhagem pró-crocodiliana, como pró-aviária. Para eles, o Neotriássico seria marcado por um número de planos corporais convergentes com os dos dinossauros, e o padrão morfológico evolutivo de alguns súquios deste período sugere que estes poderiam ter ocupado zonas adaptativas similares àsquelas dos dinossauros que os sucederam. Como exemplo para esta hipótese, os autores comentam que a presença de “súquios-carnosauriformes”

Tiago Raugust

(e.g. *Postosuchus*) e “súquios-ankilosauriformes” (e.g. aetosaurios) justificariam que apenas no Jurássico, após a extinção destes grupos estemáticos da linhagem crocodiliana, é que os dinossauros se diversificaram.

Para verificar o relacionamento filogenético de *Effigia okeeffeae* com os demais arcossaurios, Nesbitt & Norell (2006) efetuaram uma análise filogenética utilizando uma matriz modificada de Benton (1999), com base em 20 táxons e 81 caracteres (FIGURA 47). Como resultado eles obtiveram um bom suporte na inclusão de *Shuvosaurus* e *Effigia* na linhagem Suchia, principalmente com base na presença de um tarso do tipo crocodilo-normal e um *pes* semelhante ao dos crocodylomorfos; apesar de *Effigia* apresentar diversas semelhanças com dinossauros terópodes, assumidas como convergências. Como resultado, mesmo não atribuindo denominação aos clados, as formas rauissuquianas representadas por *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Shuvosaurus* e *Effigia* constituíram-se num grupo monofilético, a modelo do trabalho de Benton (1999) no qual se basearam.

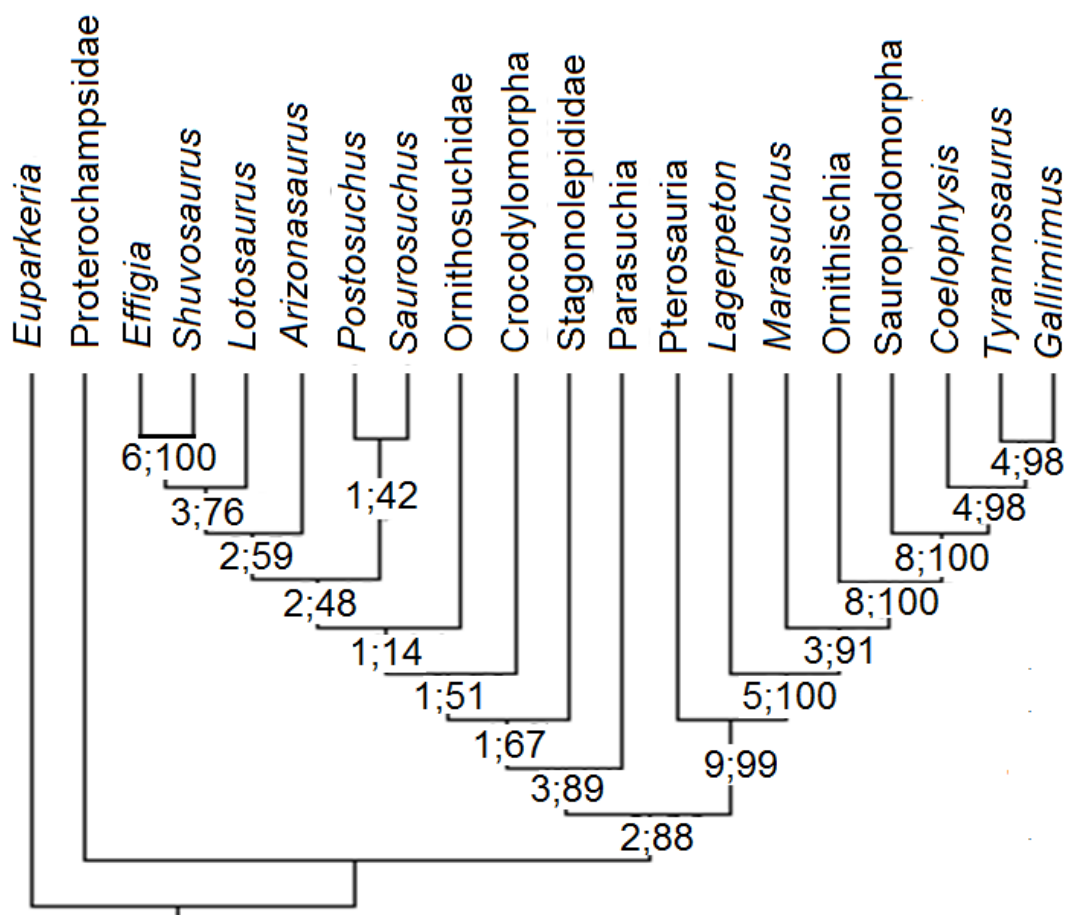


Figura 47 - Cladograma de Nesbitt & Norell (2006) de baseado em 20 táxons e 81 caracteres. As formas rauissuquianas (*Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*) aparecem como um grupo monofilético. Os valores à esquerda de cada nó representam o valor do suporte de Bremer e os à esquerda o índice de “bootstrap”. Retirado de Nesbitt & Norell (2006).

Gower & Nesbitt (2006) ao descreverem a anatomia do neurocrânio de *Arizonasaurus babbitti*, efetuaram uma análise filogenética (FIGURA 48) baseada em 27 caracteres do neurocrânio - os mesmos utilizados por Gower (2002) - e como resultado obtiveram um estado parafilético para os “rauissúquios” – resultado dissonante aos obtidos por Nesbitt (2003) e Nesbitt & Norell (2006) - onde *A. babbitti* mostrou-se um integrante basal no cladograma em relação à *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Saurosuchus* e, *Tikisuchus*.

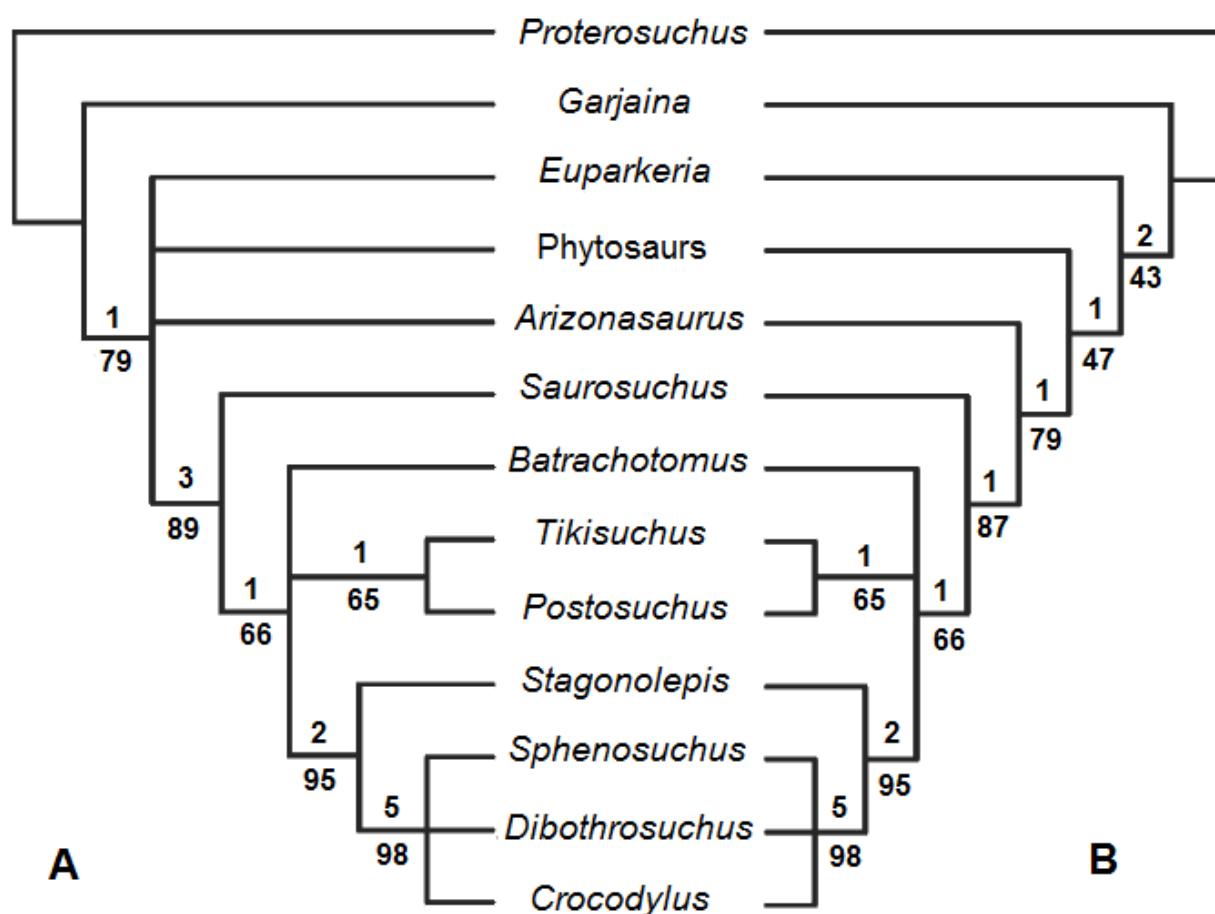


Figura 48 - Proposta filogenética do clado pró-crocodiliano de Gower & Nesbitt (2006) mostrando o consenso dos três cladogramas mais parcimoniosos. Em (A), consenso de 15 MPTs (L \_ 40; CI \_ 0.77; RI \_ 0.86) obtidas de uma análise com 2 caracteres ordenados. Em (B), consenso de 5 MPTs (L \_ 39; CI \_ 0.77; RI \_ 0.86) obtidas de uma análise com todos os caracteres desordenados. Neste trabalho, os autores obtiveram um estado parafilético para as formas rauissuquianas. Retirado de Gower & Nesbitt (2006).

Weinbaum & Hungerbühler (2007) ao descreverem novo material de *Poposaurus* (TTU-P 10419 e TMM 43683-1), efetuaram uma extensiva revisão deste gênero. Uma postura adotada neste trabalho foi a interpretação do táxon “*Lythrosuchus langstoni*” (TMM 31025-12, um ílio direito)



Tiago Raugust

como sinônimo-júnior de *Poposaurus*, sendo esta atitude inversa à de Long & Murry (1995) que nomearam de “*Lythrosuchus*” um material de ílio referido originalmente por Chatterjee (1985) como parátipo de *Poposaurus*. Weinbaum & Hungerbühler (2007) então ao sinonimizarem *Lythrosuchus* com *Poposaurus*, mantiveram o epíteto específico do primeiro ficando *Poposaurus langstoni*.

Além disso, Weinbaum & Hungerbühler (2007) ao promoverem uma análise filogenética com 34 caracteres (FIGURA 49), obtiveram um grupo monofilético para o táxon que eles denominaram de Popsauroidea (nome originalmente proposto por NOPZCA, 1928) constituído por um ctenossauriscídeo (*Arizonasaurus*) e três Popsauridae (*Poposaurus*, *Shuvosaurus* e *Sillosuchus*). Para eles, Popsauroidea caracterizava-se por oito sinapomorfias: 1) perda de osteodermos (GAUTHIER, 1986); 2) o acetábulo tem uma incipiente perfuração – paralelismo em crocodylomorfos derivados- (modificado de GAUTHIER, 1986); 3) presença de três ou mais vértebras sacrais – paralelismo em *Batrachotomus* e *Saurosuchus* – (GAUTHIER, 1986); 4) o centro cervical anterior é alongado ântero-posteriormente; 5) os espinhos neurais das vértebras cervicais anteriores são mais alongados ântero-posteriormente do que altos; 6) as costelas sacrais são gráceis; 7) a superfície de articulação com o ílio das costelas sacrais é projetada lateralmente; 8) a área supra-acetabular apresenta uma crista que se estende anteriormente (modificado de PARRISH, 1993). O táxon Popsauridae também constituiu-se em um clado baseado na presença de quatro ou mais vértebras sacrais (caráter este apenas comentado no trabalho como compartilhado com Dinosauria, e não codificado na matriz), num ílio sustentado verticalmente (BENTON & CLARK, 1988) e por um processo pré-acetabular que se projeta até a porção anterior do processo púbico. Entretanto as formas rauissuquianas (referidas como “rauisuchids”, ao longo do texto, pelos autores), integradas por *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus* e *Teratosaurus*, formaram uma série parafilética posicionada como um grupo-externo à Crocodylomorpha.

Consta-se também no trabalho de Weinbaum & Hungerbühler (2007) uma proposta de nomeação do clado que contém Popsauroidea, as formas rauissuquianas e Crocodylomorpha de Paracrocodylomorpha. No entanto, como apontado por Kischlat (1996, 2003), o termo Paracrocodylomorpha apresenta incongruência semântica desde a proposta de Parrish (1993:302), que o definiu originalmente como “o último ancestral comum de Popsauridae, Crocodylomorpha e todos os seus descendentes”<sup>37</sup>, desta forma, incluindo *Crocodylus*. Paracrocodylomorpha significa “em paralelo a formas semelhantes à *Crocodylus*”. Não se pode incluir *Crocodylus* paralelo a si

<sup>37</sup> Traduzido do original “the last common ancestor of Popsauridae and Crocodylomorpha and all of its descendants” (PARRISH 1993, p. 302).

Tiago Raugust

mesmo. O mesmo equívoco foi repetido por Weinbaum & Hungerbühler (2007) na utilização de *Paracrocodylomorpha* com *Crocodylus niloticus* internamente.

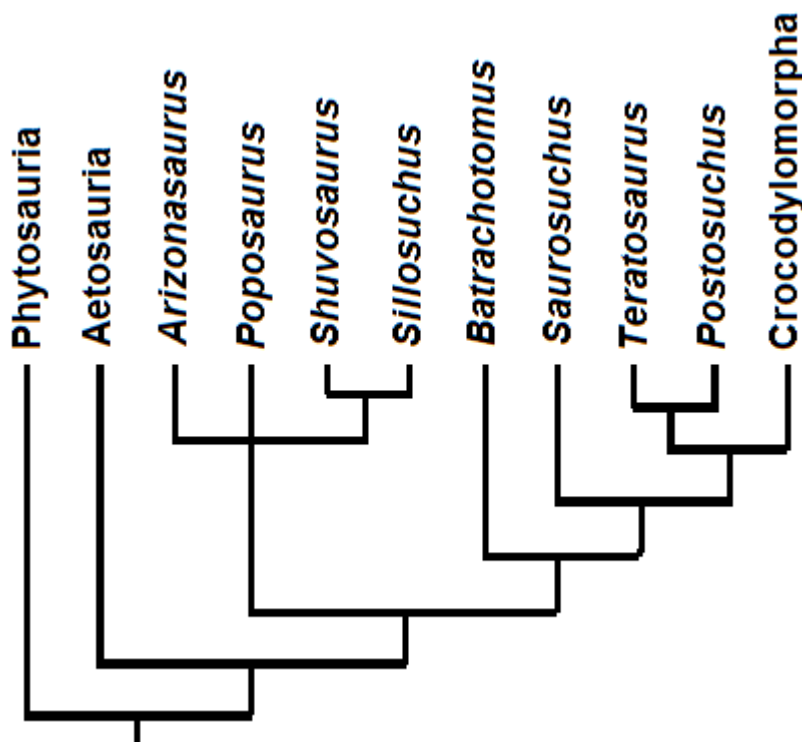


Figura 49 - Proposta filogenética do clado pró-crocodiliano de Weinbaum & Hungerbühler (2007) com a árvore de consenso dos dois cladogramas mais parcimoniosos. As formas rauissuquianas (*Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus* e *Teratosaurus*) aparecem como um grupamento parafilético, enquanto Puposauroida (*Arizonasaurus*, *Puposaurus*, *Shuvosaurus* e *Sillosuchus*) constituiu-se num grupo monofilético. Retirado de Weinbaum & Hungerbühler (2007).

Nesbitt (2007) redescreveu com detalhe o material de *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norell 2006. Nesbitt (2007) endossou a opinião de Long & Murry (2005) de que *Shuvosaurus* (material craniano) pertenceria ao pós-crânio de *Chatterjeea*, representando o mesmo táxon. Neste sentido, Nesbitt codificou ambos como um mesmo táxon denominado *Shuvosaurus*, pois este possui prioridade sobre *Chatterjeea*. Para ele, *Effigia* compartilharia com *Batrachotomus* e *Postosuchus* a presença de um forame entre o pré-maxilar e o maxilar, sendo que somente em *Effigia* este forame seria acanalado na superfície lateral do maxilar (alertando que talvez este caráter não fosse homólogo para estes táxons). Para verificar as inter-relações de *Effigia* com os demais arcossaurios, ele utilizou a mesma matriz de Nesbitt & Norell (2006) adicionando *Sillosuchus longicervix* e dois caracteres adicionais, somando, então, 83 caracteres e 21 táxons (FIGURA 50). No mais, suas conclusões filogenéticas que assumiram as formas rauissuquianas como um grupo monofilético, não apresentaram mudanças significativas em relação à proposta de Nesbitt & Norell (2006).

Tiago Raugust

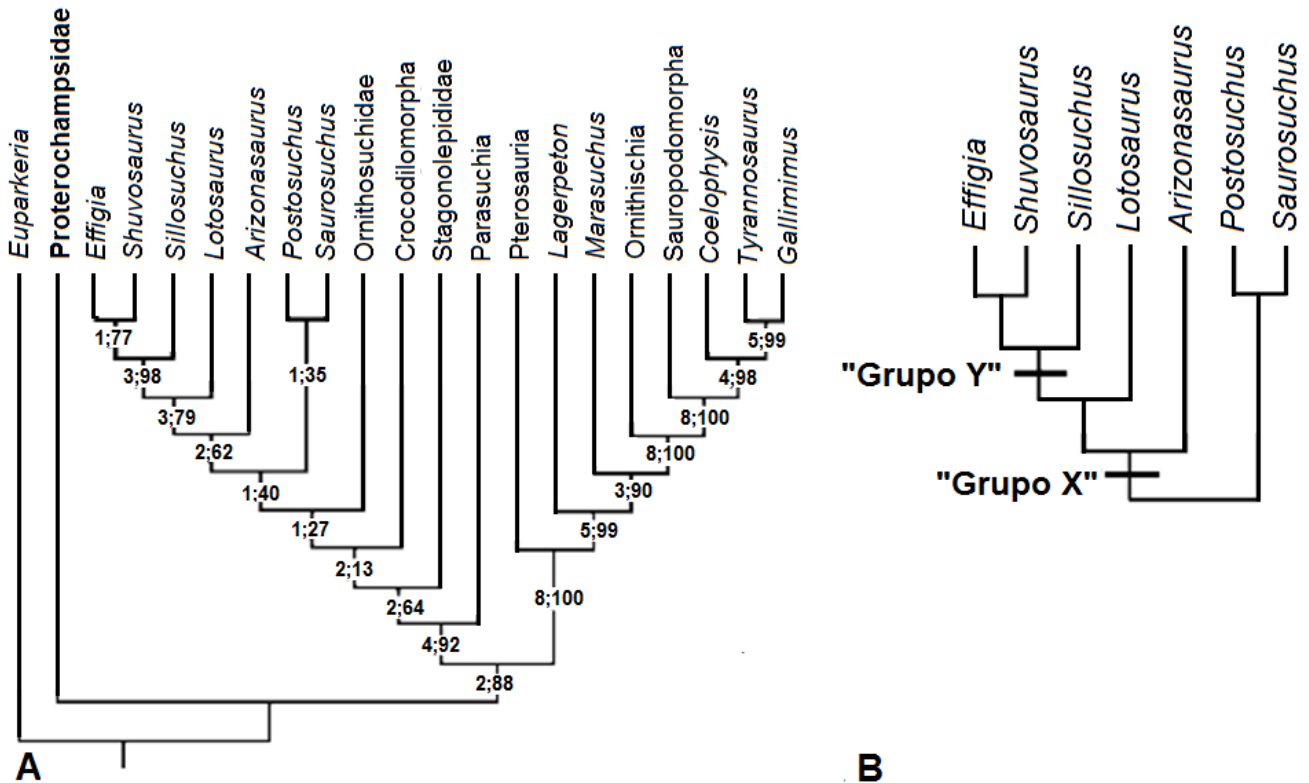


Figura 50 - Proposta de Nesbitt (2007) para as relações de *Effigia okeeffeae* dentre os arcossaurios coronais. Em (A) filogenia baseada em 21 táxons e 83 caracteres. As formas rauissuquianas (*Sillosuchus*, *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*) aparecem como um grupo monofilético. Os valores à esquerda de cada nó representam o suporte de Bremer e os à esquerda o suporte de “bootstrap”. Em (B) detalhe do “Grupo X” (*Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia*, e *Shuvosaurus*) e “Grupo Y” contendo *Sillosuchus*, *Effigia*, e *Shuvosaurus*. Modificado de Nesbitt (2007).

Jalil & Peyer (2007) descreveram uma espécie de “rauissúquio” coletada em Marrocos (Bacia de Argana – Triássico Superior) denominada *Arganasuchus dutuiti*. Parte deste material tinha sido originalmente citado como o primeiro registro para o Marrocos de um rauissuquídeo tentativamente classificado como *Ticinosuchus* (DUTUIT, 1979), que possui registro apenas para o Anisiano da Suécia (KREBS, 1965) e Itália (PINNA & ARDUINI, 1978). Como o objetivo fundamental deste trabalho era a descrição de *Arganasuchus*, os autores adotaram a designação Rausuchia (*sensu* GOWER, 2000) em sua discussão. O novo gênero *Arganasuchus* foi classificado como um Rausuchia por apresentar um crânio estreito, uma fenestra pré-orbital estreita rostralmente e uma fíbula portadora de um trocânter ílio-fibilar protuberante (“knob”).

Peyer *et al.* (2008) descreveram uma segunda espécie do gênero *Postosuchus* que representa o primeiro esqueleto articulado de uma forma rauissuquiana (“rauisuchian” segundo os autores) para o Triássico Superior da região leste da América do Norte, denominado *Postosuchus alisonae*. Este novo táxon seria distinguível dos demais rauissuquianos por apresentar na porção proximal do primeiro metacarpal um entalhe (“grooved”) para o contato com o metacarpal II. Ao descreverem

Tiago Raugust

detalhadamente *Postosuchus alisonae*, os autores o comparam com diversos “rauissúquios”, entre eles *Prestosuchus*, sendo distinguível deste por apresentar um longo processo da pós-glenoide no coracóide. Também verificaram que *Postosuchus alisonae* seria distinto de *Rauisuchus* com base nos seguintes caracteres: uma pronunciada parede no nasal; uma estreita lâmina escapular imediatamente posterior à fossa glenóide; ausência de uma borda (“lip”) posterior na porção proximal da fíbula (também ausente em *Prestosuchus*); e uma única e proeminente inserção para o *M. iliofibularis*. Como conclusão, Peyer *et al.* (2008) reconheceram que o gênero *Postosuchus* teria maior relação com *Batrachotomus* do que com qualquer outro “rauissúquio”, contudo não efetuaram nenhuma análise cladística e, portanto, não determinam sua posição filogenética, justificando que, devido ao estatus problemático de “Rauisuchia”, naquela circunstância seria mais interessante gerar detalhadas descrições anatômicas de todos os táxons válidos historicamente referidos aos “rauissúquios”.

Lautenschlager (2008) proveu uma revisão detalhada da espécie *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938a, e ao descrevê-lo, concluiu que este material seria constituído por dois indivíduos com diferentes classes de tamanhos, além de excluir um ílio e um arco neural do axis citados originalmente como pertencentes a este táxon. A análise filogenética foi realizada segundo uma matriz modificada do trabalho de Nesbitt (2007), acrescentando os dados de *Rauisuchus tiradentes*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Stagonosuchus nyassicus* e *Ticinosuchus ferox* (FIGURA 51). Lautenschlager (2008) discerniu duas possíveis autapomorfias para *Rauisuchus*: 1) Vértébras cervicais curtas que não apresentam uma lâmina pós-zigadiapofiseal<sup>38</sup> mas possuem uma quilha em sua região ventral, e 2) vértebras caudais alongadas, que possuem um sulco ventral e um espinho neural acessório<sup>39</sup>, além de uma lâmina pós-espinhal. De acordo com esta análise filogenética, que é composta por um total de 25 táxons e 83 caracteres, o autor considerou *Rauisuchia* um grupo monofilético com base em 3 caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 11) e dividido em dois subclados: *Rauisuchidae* (*Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus*, *Stagonosuchus* e *Ticinosuchus*) e *Poposauridae* (*Effigia*, *Shuvosaurus*, *Sillosuchus*, *Lotosaurus* e *Arizonasaurus*).

<sup>38</sup> Este caráter foi assumido por Lautenschlager (2008:58) como sendo talvez o único provável caráter diagnóstico de *Rauisuchus tiradentes*.

<sup>39</sup> Lautenschlager (2008:41) comenta que este espinho neural acessório é presente também de modo semelhante em *Ticinosuchus ferox* e possivelmente em *Stagonosuchus nyassicus*. Entretanto este caráter estaria ausente nas vértebras caudais mais posteriores de *Rauisuchus*. De acordo com Lautenschlager & Desojo (2011), esta estrutura estaria também presente em *Polonosuchus silesiacus*, *Batrachotomus kupferzellensis* e possivelmente na única vértebra preservada de “*Prestosuchus*” *loricatus* (BSPG AS XXV 16). Por sua vez, fora dos “rauissúquios”, de acordo ainda com Lautenschlager & Desojo (2011), esta estrutura está presente em ornitossúquios (Krebs 1976), esfenossúquios (Crush 1984) ou em *Thalattosuchia* [*Geosaurus*, *Metriorhynchus*, (Krebs, 1965)]

Tiago Raugust

Entretanto, apesar se observar no texto a comparação de alguns caracteres de *Rauisuchus* com *Prestosuchus*, por motivos não expostos Lautenschlager não o incluiu em sua matriz de dados.

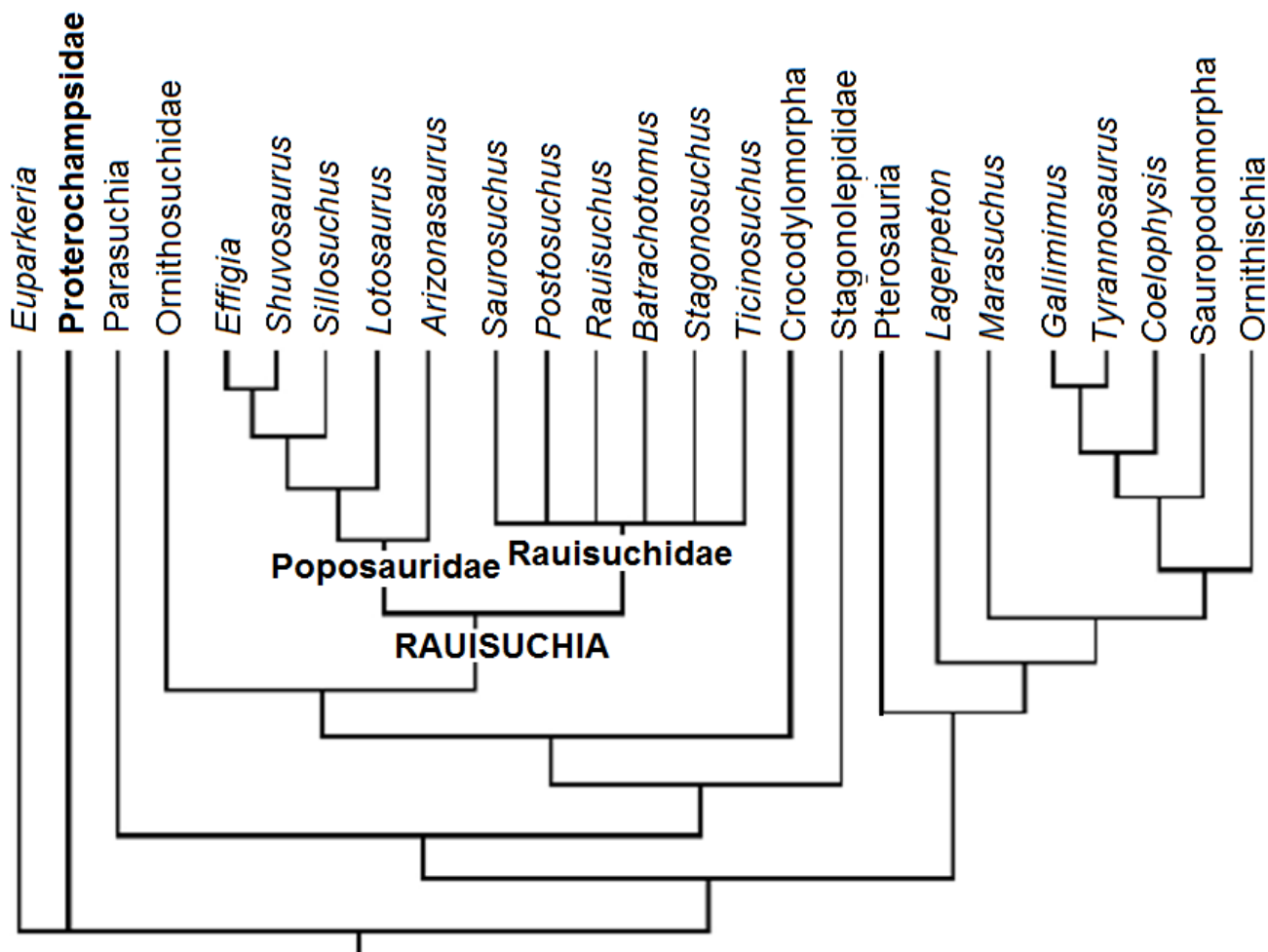


Figura 51 - Cladograma arcossauriformiano modificado de Lautenschlager (2008) no qual obtive *Rauisuchia* como um grupo monofilético e composto por dois subclados (*Pososauridae* e *Rausuchidae*).

França *et al.* (2008) documentaram, em um resumo, a presença de uma nova espécie de “rauissúquio” coletado no “Afloramento do Posto” da ZA *Dinodontosaurus* (Bacia do Paraná). Este material, que não foi denominado na ocasião, compunha-se de oito esqueletos parciais contíguos, dos quais três apresentavam o crânio preservado. Os autores observaram, nestes crânios, uma órbita em forma de “buraco de fechadura” bem como uma barra óssea (em forma de “degrau”) constituída pela articulação pós-orbital/jugal. Além disso, em dois destes crânios foi possível observar a presença de uma fenestra subnarial. Com base nesses caracteres, França *et al.* (2008) qualificaram o material como um *Rauisuchia*. Os autores discutiram que, apesar de em alguns rauissúquios (*e.g.*

Tiago Raugust

*Postosuchus*) a fenestra ventro-temporal aparecer dividida por uma expansão rostral da barra óssea formada pela articulação do esquamosal com o quadrado-jugal, na maioria dos integrantes desse grupo a referida barra óssea mostra-se mais linear - exceto pelo processo rostral do ramo ventral do esquamosal (e.g. *Saurosuchus*). Com base nessa argumentação, França *et al.* (2008) verificaram que, nos três crânios estudados, há também uma expansão rostral da barra esquamosal/quadrado-jugal, contudo formada pela confluência das regiões ventral e dorsal dos respectivos ossos, o que constitui-se uma autapomorfia para este material, que foi qualificado como um novo rauissúquio.

Em um resumo posterior, França *et al.* (2009) reavaliaram este mesmo material do “Afloramento do Posto” como sendo composto por, no mínimo, dez indivíduos. Este elevado número de espécimes preservados indicaria, segundo os autores, a presença de um hábito social que nunca havia sido abordado na literatura para o grupo. Morfologicamente, de acordo com a avaliação de França *et al.* (2009), estes espécimes possuiriam uma cintura pélvica plesiomórfica (devido à ausência de uma protuberância rugosa supra-acetabular), duas vértebras sacrais e vértebras cervicais alongadas, caracteres estes semelhantes aos documentados para *Ticinosuchus ferox*. No entanto, o material brasileiro seria diferente deste pela morfologia do dígito V do *pes* e por apresentar a maxila em formato de “U”. Adicionalmente, foram discernidas as seguintes autapomorfias: expansão triangular da barra esquamosal/quadrado-jugal para dentro da fenestra ventro-temporal; nasal expandido lateralmente na sua região caudal, formando uma plataforma triangular em vista dorsal que cobre dorsalmente o lacrimal; e presença de 17 dentes maxilares.

Gower & Schoch (2009) descreveram o material pós-craniano (exceto, por estarem ausentes, a interclavícula, parte dos carpais, *manus*, *pes*, tarsais, elementos axiais e alguns osteodermos) de *Batrachotomus kupferzellensis*, completando as descrições de crânio (e.g. GOWER, 1999) e de neurocrânio (e.g. GOWER, 2002). Os autores seguiram a mesma denominação de Gower (1999, 2000) ao utilizar *Rauisuchia* para todas as espécies usualmente classificadas em *Rauisuchidae*, *Prestosuchidae*, *Poposauridae*, e *Chatterjeeidae*, independente destas formarem um grupo monofilético. Os autores levantaram questões sobre a problemática situação filogenética do grupo ao exemplificarem que muitos espécimes incompletos impedem uma comparação objetiva entre as formas rauissuquianas, sendo toda conclusão hipotética nesse sentido.

Desojo & Rauhut (2009), em um resumo, concluíram que *Prestosuchus chiniquensis* é uma espécie válida, mas *Procerosuchus* e o paralectótipo de *Prestosuchus loricatus* poderiam constituir-se no mesmo táxon, enquanto o lectótipo de *Prestosuchus loricatus* representaria um gênero diferente. Os autores comentaram que, a princípio, obtiveram um estado monofilético para o grupo *Rauisuchia*,

Tiago Raugust

o qual inclui dois subclados, Raulisuchidae (e.g. *Postosuchus* como o táxon mais basal seguido por *Prestosuchus*, *Stagonosuchus* e *Saurosuchus*, mas tendo como gêneros mais derivados *Batrachotomus*, *Ticinosuchus* e *Raulisuchus*) e Puposauridae (e.g. *Arizonasaurus* como a forma mais basal, e *Lotosaurus*, *Puposaurus*, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus* e *Effigia* como gêneros mais derivados).

Para Desojo & Rauhut (2009) Raulisuchia seria suportado por três sinapomorfias: presença de um degrau na barra constituída pelos ossos pós-orbital e jugal; faceta articular grande e ventral no conjunto astrágalo-calcâneo; presença de uma grande fossa lateral nas vértebras cervicais. O subclado Raulisuchidae teria como única sinapomorfia a presença de uma grande fenestra subnarial. Entretanto, os raulisuchídeos mais derivados que *Postosuchus* apresentariam quatro sinapomorfias: exposição da cabeça articular do quadrado em vista lateral; presença de uma crista oblíqua na face lateral do esquamosal; acetábulo totalmente fechado; presença, na fíbula, de um trocânter ílio-fibular alto em forma de crista.

Lautenschlager (2009), em um resumo, propôs conclusões similares de seu mesmo trabalho de 2008, diferindo porém na interpretação dos caracteres, bem como na nominata dos gêneros que definem e compõem os táxons de Raulisuchia. Concordou com o monofiletismo de Raulisuchia formado pelos subclados Puposauridae (e.g. *Puposaurus gracilis* e *Arizonasaurus babbitti*) e Raulisuchidae (e.g. *Raulisuchus tiradentes*, *Saurosuchus galilei*, *Postosuchus kirkpatricki* e *Ticinosuchus ferox*). O subclado Puposauridae seria caracterizado por quatro sinapomorfias: presença de três ou mais vértebras sacrais; presença de uma crista supra-acetabular no ílio; perda de osteodermos. Já Raulisuchidae seria reconhecido por apresentar uma fenestra subnarial entre o pré-maxilar e o maxilar, pela presença de vértebras cervicais com espinhos neurais de formato tabular (“tables”) e pela presença de osteodermos.

Brusatte *et al.* (2009) reanalisaram o material de *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 redescrivendo o seu holótipo (BMNH R38646) que é baseado em um maxilar além do material de *Teratosaurus silesiacus* Sulej 2005. Os autores perceberam que não existiriam sinapomorfias ou qualquer combinação de caracteres que assegurassem ambas as espécies como submetidas ao mesmo gênero (e.g. *Teratosaurus*). Brusatte *et al.* (2009) consideraram apenas duas diferenças válidas das quatro apontadas por Sulej (2005) para *Teratosaurus suevicus* e *Teratosaurus silesiacus*, além de reconhecerem mais quatro caracteres que distinguem estes táxons. Com base nisto, somado às diferenças de tamanho e de posição estratigráfica, os autores removeram *T. silesiacus* de *Teratosaurus*, propondo um novo gênero na inclusão deste material, o qual denominaram *Polonosuchus silesiacus*.

Butler *et al.* (2009) descreveram formalmente uma vértebra trunca coletada no Membro Lifua, Formação Manda (Tanzânia – Triássico Médio: ?Anisiano Superior), designada como o holótipo (NHMUK R16586) da nova espécie *Hypselorhachis mirabilis*<sup>40</sup>. Esta vértebra, que apresenta um espinho neural extremamente alongado, segundo Butler *et al.* (2009) seria similar às de *Arizonasaurus*, *Ctenosauriscus* e *Lotosaurus*, sendo que estes táxons, em conjunto, constituiriam o clado Ctenosauriscidae dentro de “Rauisuchia”. *Hypselorhachis* seria distingível dos gêneros supracitados com base em uma única autapomorfia: presença de uma projeção dorsal em forma de lapela (“Lappet”) na margem lateral da base da pré-zigapófise. Butler *et al.* (2009) não se detiveram em discutir o estado filogenético dos “rauissúquios”, mas assumiram a denominação Rauisuchia num sentido similar atribuído por Gower (2000), interpolando sob esta designação também os integrantes das famílias Shuvosauridae Chatterjee, 1993 e Ctenosauriscidae Kuhn, 1964.

Desojo & Arcucci (2009) descreveram um material adicional de crânio da espécie *Luperosuchus fractus* Romer 1971a. Com base neste novo espécime (PULR 057), interpretado como um possível juvenil - devido ao menor tamanho, redução de ornamentação craniana e pela presença de suturas frouxas - autoras efetuaram uma nova reconstituição do crânio desta espécie, que acabou diferindo em pelo menos dois aspectos da proposta original (*e.g.* ROMER, 1971a): o frontal passou a ser figurado como delimitando a borda dorsal da órbita e a fenestra subnarial sendo delimitada pelo nasal e maxilar. As autoras relataram ainda que, em *Luperosuchus*, os ossos pré-maxilar e maxilar se articulam somente na porção superior, ao nível da margem ventral da narina externa, divergindo ventralmente. Esta condição é similar à de *Saurosuchus* e *Batrachotomus*, contudo difere da apresentada por *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0156-T) e *Fasolasuchus*, nos quais estes ossos não deixam de se articular ventralmente. Além disso, Desojo & Arcucci (2009) observaram que o maxilar não delimita a borda da narina externa em *Luperosuchus*, sendo este caráter divergente do apresentado por *Batrachotomus* e *Arizonasaurus*.

Apesar de Desojo & Arcucci (2009) terem se detido apenas na descrição comparativa de *Luperosuchus*, consideraram este táxon como um “rauissúquio” (utilizando o termo “rauischian”) baseadas na presença dos seguintes caracteres gerais: crânio largo e estreito, com uma órbita alta em

---

<sup>40</sup> O material NHMUK R16586 foi coletado em 1963 e identificado por Attridge *et al.* (1964:447–448) como: “an unusual find was an isolated archosaurian dorsal vertebra bearing a strong neural spine more than five times as high as the centrum”. Ao que parece, este espécime foi originalmente denominado como “*Hypselorhachis mirabilis*” Charig 1966, contudo no livro *The Fossil Record* (Charig 1967:714) “*Hypselorhachis mirabilis*” ao ser tido como um possível ancestral teropodiano da família Spinosauridae, foi referenciado ao trabalho de Charig 1966 (in press) no “jornal of Paleontology” que nunca foi publicado. Deste modo, “*Hypselorhachis mirabilis*” caracteriza-se um caso de *nomina nuda*. Logo, este trabalho de Butler *et al.* (2009) constitui-se na primeira descrição válida para NHMUK R16586



Tiago Raugust

formato de “buraco de fechadura”; fenestra subnarial com formato de fenda; presença de uma área articular entre o maxilar e o pré-maxilar; fenestra pré-orbital com formato triangular em norma lateral e mostrando uma estreita angulação rostral; lacrimal possuindo uma conspícua superfície dorsal na órbita. Entretanto, Desojo & Arcucci (2009) reconheceram que não haveria evidências para reconhecer “Rauisuchidae” como um grupamento monofilético, concluindo somente que *Postosuchus* e *Teratosaurus* seriam formas afins.

Brusatte *et al.* (2010) efetuaram uma filogenia do grupo coronal de Archosauria (este é similar à *Avesuchia sensu* BENTON, 1999) com base em 187 caracteres e 52 táxons, além de adotarem os proterocâmpsios, proterossuquídeos e *Euparkeria* como integrantes do grupo externo, formando uma das mais completas análises de Archosauria realizada até o momento (FIGURA 52). Esta filogenia foi congruente com os resultados historicamente obtidos na compreensão de Archosauria como o clado que originou dois ramos evolutivos, um aviário, e outro crocodiliano, sendo os rauissúquios posicionados nesta segunda linhagem. Dos 187 caracteres utilizados, 47 destes eram novos e pertinentes ao reconhecimento do padrão de distribuição dos táxons internos de Rauisuchia, que se constituiu num grupo monofilético com base em dois caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 12), dividido em dois subclados: Rauisuchoidea (incluindo Prestosuchidae, Rauisuchidae e outras formas afins a *Ticinosuchus*) e Puposauroida (formado por Shuvosauridae e demais formas poposaurianas).

O subclado Rauisuchoidea é definido por duas sinapomorfias, e as suas duas linhagens Prestosuchidae (*Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Prestosuchus*) e Rauisuchidae (*Tikisuchus*, *Rauisuchus*, *Postosuchus* e *Teratosaurus*) estariam unidas, na exclusão dos demais rauissúquios afins a *Ticinosuchus*, por 4 sinapomorfias sendo a mais marcante delas a presença de um parabasisfenóide profundo e em forma de cunha. Prestosuchidae, por seu turno, também possuiria 4 sinapomorfias, incluindo a presença de uma crista oblíqua na superfície lateral do ramo ventral do esquamosal.

O outro subclado nomeado Puposauroida demonstrou uma menor resolução em relação ao seu grupo-irmão, em que *Qianosuchus* Li *et al.* (2006)<sup>41</sup> e *Yarasuchus* [referido anteriormente (SEN, 2005) como um prestossuquídeo] obtiveram uma posição basal em relação a uma politomia constituída por diversos gêneros como *Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Lotosaurus*, *Poposaurus*,

<sup>41</sup> O táxon *Qianosuchus mixtus* Li *et al.* (2006) foi originalmente classificado como um Archosauria Crurotarsi. Esta interpretação foi corroborada por Dilkes & Sues (2009) que, em uma revisão do táxon *Doswellia kaltenbachi* Weems (1980), ao efetuarem um estudo das inter-relações dos arcossauriformes incluindo, de modo inédito numa mesma filogenia, os táxons *Turfanosuchus* Wu & Russell (2001), *Yonghesuchus* Wu *et al.* (2001), e *Qianosuchus*, obtiveram este último táxon incluso na linhagem pró-crocodiliana.

Tiago Raugust

*Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus* (estes dois últimos em monofilia que foi designada como Shuvosauridae).

Entretanto estes clados foram fracamente suportados, sendo que os próprios autores levantaram a hipótese de este grupo não ser essencialmente monofilético. Uma crítica promovida pelos autores se deve a ausência de um rigor metodológico historicamente presente na sistemática filogenética dos “rauissúquios” que já foram assumidos *a priori* como um grupamento monofilético, mesmo sem se ter conhecimento de quais espécimes estariam agrupadas sob esta denominação (*e.g.* GAUTHIER, 1986) ou apenas representados por poucos táxons. De fato, nenhuma filogenia forneceu até agora um resultado satisfatório que comprovasse a monofilia irrefutável dos “rauissúquios”, sendo possível que vários de seus integrantes estejam amplamente distribuídos como grupos-irmãos ou internamente aos demais clados crurotarsianos.

Tiago Raugust

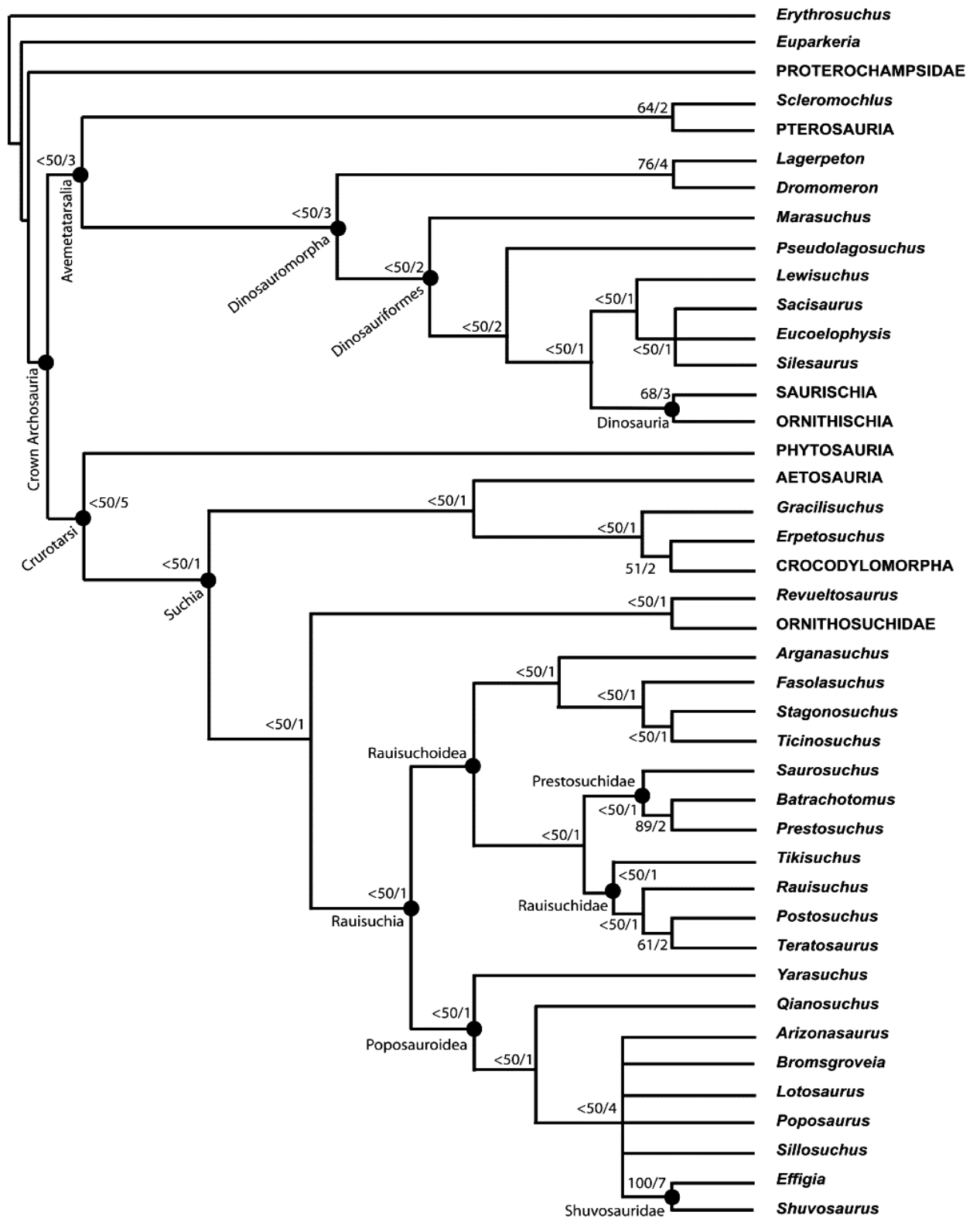


Figura 52 - Proposta do clado arcossauriformiano de Brusatte *et al.* (2010) com o consenso dos 70 cladogramas mais parcimoniosos (747 passos, CI = 0.31, RI = 0.68). Os números próximos aos cladogramas são as porcentagens de “bootstrap” / valor de suporte de Bremer. Neste trabalho, Brusatte obteve um estado monofilético para Rausuchia.

Tiago Raugust

Mastrantonio (2010) descreveu o material UFRGS-PV-0629-T, e ao compará-lo com outros “rauisúquios”, muitas semelhanças foram reconhecidas, principalmente com o táxon *Prestosuchus chiniquensis* (o material descrito por HUENE 1938a e UFRGS-PV-0156-T). Esta semelhança foi corroborada pela análise filogenética efetuada com base na matriz modificada de Brusatte *et al.* (2010), fazendo com que a autora concluísse pela identificação deste material como o mais completo exemplar de *Prestosuchus chiniquensis* documentado até 2010. Esta autora efetuou uma crítica consistente à filogenia da qual se utilizou, alterando o estado de 17 caracteres, e retirando outros dois (o caracter 26 e o 47), além de enfatizar que a árvore de consenso apresentada originalmente no trabalho de Brusatte *et al.* (2010) não era a mais parcimoniosa possível que o programa computacional poderia oferecer. Como resultado, a árvore de consenso estrito obtida revelou o colapso de diversos nós (FIGURA 53) que tinham sido discernidos por Brusatte *et al.* (2010), especialmente dentro de Rausuchia, o que levou a autora concluir que as relações internas deste grupo estariam ainda longe de serem alcançadas.

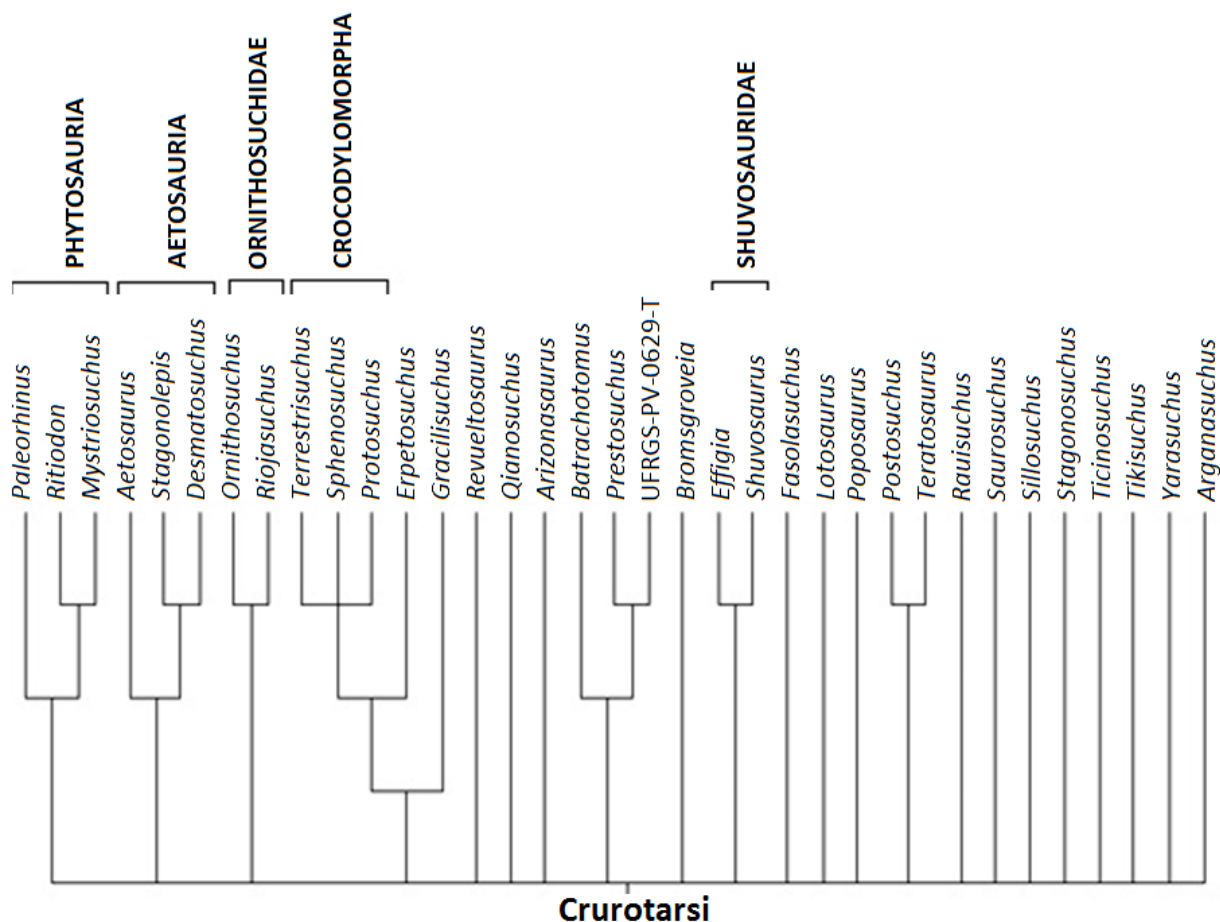


Figura 53 - Árvore de consenso estrito (10 mil replicações, hold = 100, 21282 árvores, 746 passos, CI = 0.30, RI = 0.67) do clado crurotarsiano obtida por Mastrantonio (2010) através da matriz modificada de Brusatte *et al.* (2010). Modificado de Mastrantonio (2010).

Tiago Raugust

Gauthier *et al.* (2011) apresentaram um novo espécime de *Poposaurus gracilis* (YPM VP 057100) - coletado na base da Formação Chinle (Membro Monitor Butte – Neotriássico), Utah (EUA) - constituído por um esqueleto quase completo, contudo com poucos elementos cranianos (apenas parte do maxilar e do pré-maxilar). Segundo estes autores, todos os elementos preservados no holótipo de *Poposaurus gracilis* Mehl 1915 (CFMNH UR 357), são diretamente comparáveis aos presentes em YPM VP 057100. Para embasar esta identificação, Gauthier *et al.* (2011) codificaram independentemente YPM VP 057100 e CFMNH UR 357 na filogenia de Nesbitt (2011), que ainda não havia sido publicada, obtendo ambos como taxons-irmãos, unidos por uma única sinapomorfia: presença de uma crista (“ridge”) conectando a porção posterior da borda (“rim”) supra-acetabular até a porção posterior do ílio (caráter 272[1] de Nesbitt, 2011)<sup>42</sup>.

Tendo em vista a riqueza de elementos pós-cranianos preservados deste novo material (YPM VP 057100), Gauthier *et al.* (2011) fizeram inferências sobre o padrão postural de *Poposaurus gracilis*, sugerindo que ele seria um ágil bípede obrigatório, de postura ortógrada, citando uma série de evidências, entre estas: 1. Presença de uma saliente extensão, em forma de dedo, da rugosidade (“buttress”) supra-acetabular do ílio, que contata a cabeça femoral dorso-lateralmente para evitar que o membro posterior se desarticule do quadril e assumira uma postura esparramada (“sprawling”); 2. Púbis e ísquio são transversalmente estreitos e longos, indicando uma forma corporal profunda e estreita (consistente com o fato da carcaça ter sido preservada de lado, com ambos os membros justapostos ao corpo); 3. Tubérculo calcâneo dirigido posteriormente, em ângulo reto, para a articulação de um tornozelo rotativo; 4. Cinco vértebras sacrais suportando muito mais carga do que as duas presentes nos ancestrais arcossaurios; 5. Cauda longa, auxiliando no contrabalanceamento do equilíbrio corporal; 6. Membros anteriores muito curtos e gráteis, para exercerem alguma função de locomoção no solo (a razão entre o comprimento dos membros anteriores e posteriores é de 47%), sendo os membros posteriores bem alongados (a razão entre os membros posteriores e a coluna pré-sacral é de 84%) e o pes também (tendo 30% do comprimento total do membro posterior). Estas inferências, segundo os autores, encontram suporte nas pegadas de *Chirotherium storetonense*, atribuída a um “rauissúquio”, que representa, porém, um pé menos modificado do que o de *P. gracilis*, pois ainda tem cinco dedos totalmente funcionais, incluindo um proeminente e divergente quinto dedo, que em *P. gracilis* é reduzido a um mero talo. Os robustos três dedos do pé de apoio,

---

<sup>42</sup> Segundo Gauthier *et al.* (2011) este caráter é essencialmente o mesmo que o apresentado por Weinbaum & Hungerbühler (2007), sendo o seguinte: “presença de uma espessa crista posterior ao acetábulo (“a thick lateral ridge posterior to acetabulum”, p.133).

Tiago Raugust

especialmente com a presença de um primeiro dedo delgado, com menos da metade do comprimento do segundo, são impressionantes semelhanças apomórficas compartilhadas pelo fabricante da pegada e por *P. gracilis*. Isto reforçaria a tese de que os súquios ancestrais eram formas quadrúpedes que caminhavam com os membros bem verticalizados em relação ao solo (BRUSATTE *et al.*, 2008; mas veja CARPENTER, 2009). Contudo, não ficou claro para os autores se *Poposaurus gracilis* apresentaria um passo do tipo plantígrado ou digitígrado.

Lautenschlager & Desojo (2011) efetuaram uma reavaliação de dois táxons de “rauissúquios” triássicos: o pequeno (2,5m) e grácil *Ticinosuchus ferox* Krebs (1965) e o robusto (4-6m) morfótipo de *Stagonosuchus nyassicus* Huene (1938b). Foram identificados elementos cranianos que eram desconhecidos em *Ticinosuchus*, como o maxilar e o nasal direitos, além da possível presença dos ossos frontal e lacrimal, que foram figurados em uma reconstituição. Diversas correções sobre as reconstituições das cinturas escapulares e pélvicas também foram elaboradas para *Ticinosuchus* (o tamanho dos coracoides e a expansão da escápula ficaram consideravelmente menores em relação ao que havia sido originalmente proposto. Além disso, ambos os ísquios – e não somente o direito que havia sido observado originalmente – estariam preservados, fusionados ao longo de suas superfícies mediais, constituindo uma crista ventralmente orientada, semelhante à que ocorre em *Prestosuchus chiniquensis* e *Postosuchus kirkpatricki*). Ademais, novas estruturas anatômicas nas vértebras (lâminas e fossas) foram descritas tanto em *Ticinosuchus* como em *Stagonosuchus*. Por fim, os autores também formularam a hipótese de que a presença de espinhos neurais acessórios nas vértebras caudais e a articulação hiposfeno-hipantro nas vértebras dorsais seriam sugestivas de especializações para a adoção de uma postura ereta e/ou de bipedalismo nos “rauissúquios”.

Nesbitt (2011) efetuou a mais completa análise filogenética de Archosauriformes conhecida até o momento, com base em 412 caracteres e 75 táxons, além de incluir *Prolacerta* e *Mesosuchus* como integrantes do grupo externo (FIGURA 55). Nesbitt (2011) relatou ter visitado coleções fossilíferas em 36 instituições, distribuídas pelas Américas do Norte e do Sul, África, Europa e Ásia, tendo avaliado diretamente as centenas de espécimes basais de arcossauriformes que integraram a análise, exceto o pterossaurio *Eudinomorphon* e o fitossaurio *Parasuchus*, por considerar que estes estariam bem descritos na literatura por Wild (1978b) e Chatterjee (1978), respectivamente. Segundo este conjunto de dados, a análise corroborou a hipótese prévia de Nesbitt *et al.* (2009)<sup>43</sup> quanto ao

<sup>43</sup> Este trabalho de Nesbitt *et al.* (2009), consistiu na redescrição e inclusão em uma análise filogenética do incomum semiaquático archosauriforme *Vancleavea campi* Long & Murry (1995). Esta espécie ficou posicionada na base dos clados sequenciais dos “proterocâmpsios” (que eles nomearam como “proterochampsids” representados por *Tropidosuchus* e *Chanaresuchus*), *Euparkeria* e Archosauria.

monofiletismo de Proterochampsia (*Tropidosuchus* e *Chanaresuchus*), posicionado como clado basal a *Euparkeria* + Phytosauria e Archosauria.

De modo geral, segundo Nesbitt (2011), este estudo também corroborou resultados de estudos prévios em arcossauriformes como: (1) Archosauria sendo formado por dois grandes clados, um relacionado à linhagem aviária e outro à crocodiliana; (2) *Euparkeria* é um táxon externo à Archosauria; (3) Raurisuchia, no conceito tradicional, é um grupo parafilético; (4) Popsauroidea é um grupo monofilético e separado dos demais “rauisúquios”; (5) Sphenosuchia é parafilético; (6) Pterosauriformes está incluído na base de Avemetatarsalia; (7) Lagerpetidae é um táxon válido; (8) Dinosauria é um táxon monofilético; (9) *Herrerasaurus* e *Eoraptor* são interpretados como terópodes. Já no elenco das novidades obtidas neste estudo, listam-se: (1) Proterochampsia constitui-se num táxon monofilético; (2) os fitossauros são o grupo-externo mais próximo à Archosauria; (3) *Gracilisuchus* é um dos súquios mais basais; (4) Raurisuchidae é um grupo monofilético; (5) *Hesperosuchus* e formas hesperosúquianas são os táxons mais basais de crocodilomorfos; (6) Crocodylomorpha é o táxon-irmão de Raurisuchidae; (7) Silesauridae é grupo-irmão de Dinosauria.

Nesbitt (2011) também expôs de modo inédito o posicionamento dos fitossauros como grupo-irmão de Archosauria, o qual, historicamente, em termos cladísticos, tinha maiores relações com o clado Crocodylomorpha do que com Aves, sendo comumente interpretado como um grupo de pseudossuquios basais (GAUTHIER, 1984; BENTON & CLARK, 1988; SERENO, 1991; IRMIS *et al.*, 2007) ou como um Crocodylotarsi plesiomórfico (PARRISH, 1993). Nas demais análises, os fitossauros apresentaram um posicionamento mal resolvido na base de Pseudosuchia (JUUL, 1994, BENTON, 1999, 2004). Nesbitt (2011) argumentou que poucos caracteres não ambíguos suportavam o posicionamento de fitossauros dentro de Pseudosuchia e, conforme os dados de seu estudo, os fitossauros apresentaram um bom suporte como grupo-irmão de Archosauria, sendo necessários 13 passos adicionais para incorporar-los na base de Pseudosuchia.

Em relação às formas historicamente reunidas sob a denominação “Raurisuchia”, estas apareceram como um grupo parafilético, distribuído dentro do grande clado Paracrocodylomorpha, que estava suportado por dois caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 13) e dividido em dois subclados: Popsauroidea [constituído por *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus*, *Poposaurus gracilis* H, *Poposaurus gracilis* Y, *Lotosaurus* e Shuvosauridae (*Sillosuchus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*)] e Loricata [que inclui *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, Raurisuchidae (*Raurisuchus*, *Polonosuchus*, *Postosuchus alisonae* e *Postosuchus kirkpatricki*) e Crocodylomorpha].

Popsauroidea apresentou um bom suporte cladístico contendo representantes com variados

Tiago Raugust

padrões anatômicos, incluindo formas quadrúpedes, bípedes, edêntulos ou com espinhos neurais desenvolvidos formando um “leque” em seu dorso. Nesta proposta, Popsauroidea é um dos primeiros clados arcossaurianos a aparecer no registro fóssil (*Xilousuchus*<sup>44</sup>) e um dos poucos clados pseudossuquianos que confirmadamente sobreviveram até o final do Triássico (*Effigia*). Além disso, caracteres notáveis, como a presença de espinhos neurais desenvolvidos “em leque” e o padrão edêntulo, mostraram uma distribuição complexa no clado Popsauroidea (FIGURA 54).

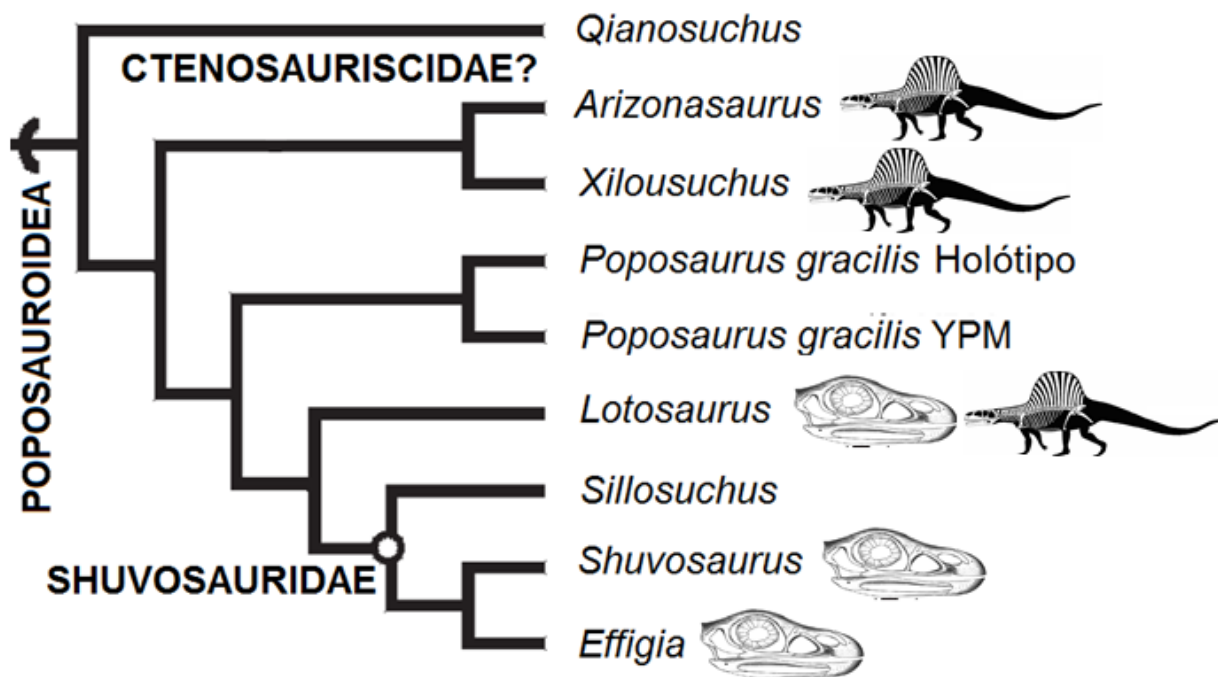


Figura 54 – Inter-relações de Popsauroidea. A presença de formas com espinhos neurais modificados em formato de “leque” (ilustradas pelo perfil do esqueleto), bem como a existência de formas edêntulas (identificadas pelo desenho do crânio) mostra uma distribuição complexa nesta proposta. Modificado de Nesbitt (2011).

Para o outro subclado de Rauisuchia, Nesbitt (2011) atribuiu a denominação Loricata Merrem 1820, utilizando a definição estemática em referência ao clado mais inclusivo contendo *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768b, mas não *Popsaurus gracilis* Mehl 1915, *Ornithosuchus longidens* Huxley 1877, ou *Aetosaurus ferratus* Fraas 1877, sendo suportado por 7 caracteres (ANEXO 2 deste volume, Quadro 13). Dentro de Loricata, o clado mais derivado a incluir formas “tradicionalmente rauissuquianas” foi Rauisuchidae, que teve o suporte de 4 caracteres e continha *Rauisuchus* como

<sup>44</sup> De acordo com Butler *et al.* (2011), *Xilousuchus sapingensis*, proveniente da Formação Heshanggou ( Bacia Ordos, Província de Shanxi, China), havia sido identificado como o mais antigo arcossaurio por Nesbitt *et al.* (2011) e Nesbitt (2011). *Xilousuchus* foi originalmente identificado como um proterossuquídeo (WU, 1981), e posteriormente como um eritrossuquídeo (WU & SUN, 2008), mas Nesbitt *et al.* (2011) e Nesbitt (2011) reidentificaram-no como um Ctenosauriscidae poposauriano com relações próximas a *Arizonasaurus*.



Tiago Raugust

grupo-irmão da politomia constituída por *Postosuchus kirkpatricki*, *Postosuchus alisonae*, e *Polonosuchus silesiacus*.

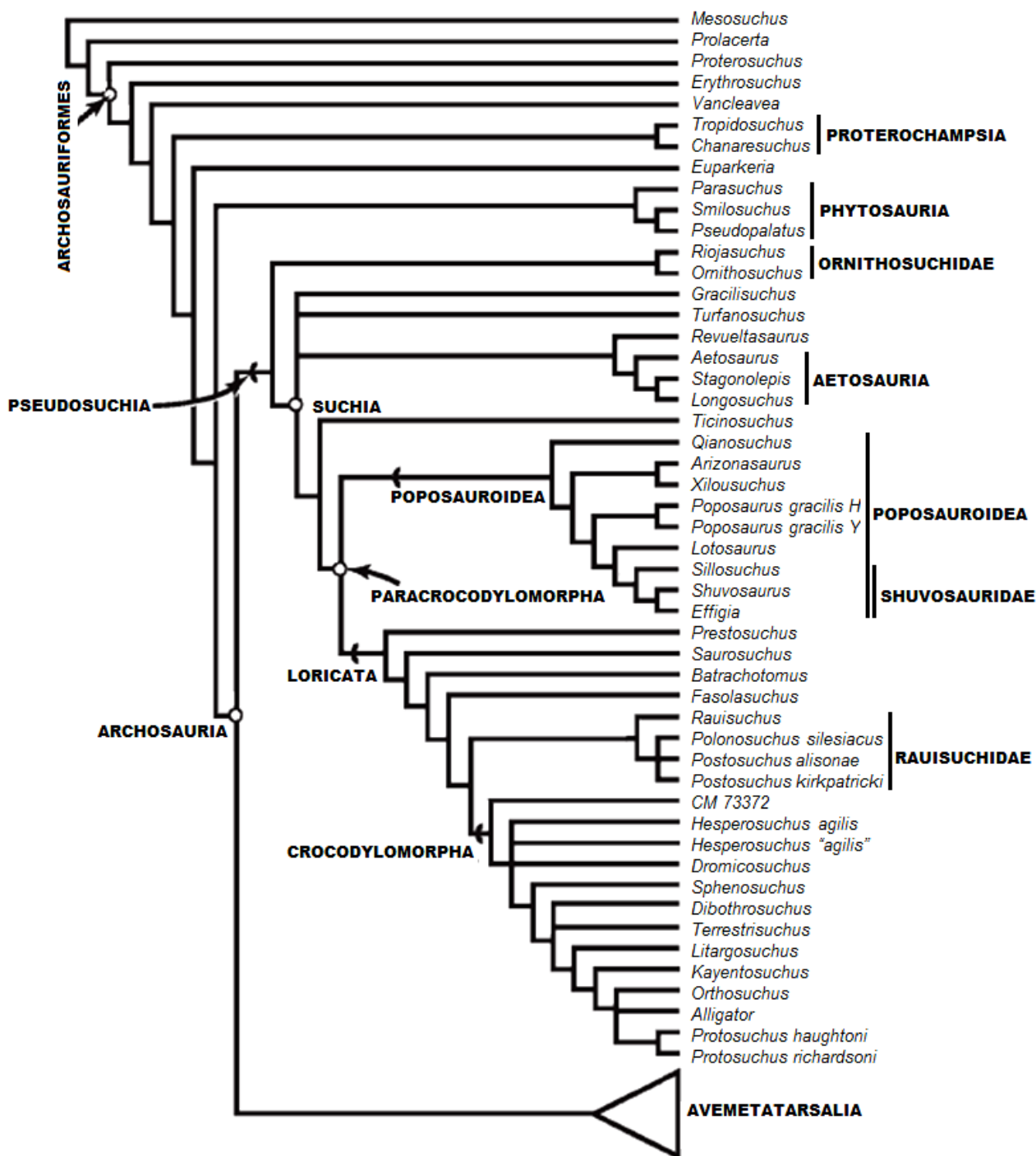


Figura 55 – Filogenia dos arcossauriformes, modificada de Nesbitt (2011). Esta filogenia tomou como base 77 taxons e 412 caracteres sendo esta a árvore de consenso das 360 árvores filogenéticas de maior parcimônia obtidas. O material CM73372 foi originalmente apresentado por Long & Murry (1995) e associado a *P. kirkpatricki*, posição esta corroborada por outros autores (WEINBAUM, 2002; NOVAK, 2004; PEYER *et al.*, 2008); contudo, nesta filogenia, foi tratado em separado, por não apresentar nenhum caráter claro o suficiente para relacioná-lo a *P. kirkpatricki*. Em relação a *Prestosuchus* - posicionado na base de Loricata – o holótipo de *P. chiniquensis* e os espécimes UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0152-T foram codificados independentemente, mas em todas as MPT mostraram maior relação entre si do que

Tiago Raugust

com qualquer outro táxon, de modo que Nesbitt combinou-os em um único táxon terminal, sendo esta postura semelhante à que havia sido adotada por Parrish (1993) para o mesmo gênero.

Butler *et al.* (2011) redescobriram o espécime-tipo (GZG.V.4191) de *Ctenosaurus koeni* (Huene, 1902)<sup>45</sup>, um réptil com os espinhos neurais modificados em uma estrutura em formato de vela/leque (“sail”) em seu dorso - coletado na Formação Solling, situada na porção norte do centro da Alemanha, em sedimentos correspondentes ao início do Triássico (Olenekiano tardio) - que potencialmente representa o mais antigo arcossaurio conhecido. Adicionalmente, Butler *et al.* (2011) atribuíram outros materiais à *Ctenosaurus*, como um pós-crânio coletado na Formação Röt do distrito de Waldhut, sudoeste da Alemanha (Triássico Médio - início do Anisiano). Com o propósito de determinar o posicionamento filogenético de *Ctenosaurus* e do táxon de Waldhaus (SMNS 91041, 91402-91405), os autores utilizaram versões modificadas das matrizes de Brusatte *et al.* (2010) e Nesbitt (2011) e, como resultado, obtiveram um estado monofilético para o táxon Ctenosauriscidae, que estaria constituído pelos gêneros *Hypselorhachis*, *Ctenosaurus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus* e o táxon de Waldhaus. O caráter mais consistente na sustentação de Ctenosauriscidae é o alongamento dos espinhos neurais das vértebras dorsais (sete vezes mais alto do que a altura do *centrum*), bem como o encurvamento destes espinhos, observável em vista lateral.

Butler *et al.* (2011) avaliaram também a distribuição espacial e temporal dos fósseis arcossaurianos mais antigos e suas implicações para a compreensão da dinâmica de sua radiação. Entre os fósseis arcossaurianos mais antigos a aparecer no registro estão o paracrocodilomorfo *Vytshegdousuchus zbeshtensis* (de Yarenskian Gorizont, Rússia – considerado Olenekiano com base em estudos de palinologia e pale presença do temnospôndilo *Parotosuchus*), o poposaurio *Ctenosaurus* da Alemanha (também considerado Olenekiano) e possivelmente *Xilousuchus* da China, de idade Olenekiana ou Eoanisiana. Logo, todos estes arcossaurios possivelmente surgiram na passagem do Eotriássico (Olenekiano) para o Mesotriássico (Anisiano) por volta de 247 Ma. Assim, tendo em vista que a base do Triássico tem sido datada em 252 Ma, estes primeiros arcossaurios

---

<sup>45</sup> Butler *et al.* (2012) contam que o holótipo deste táxon (GZG.V.4191 – constituído de vértebras, costelas e fragmentos de ossos que podem ser partes da cintura escapular) foi originalmente descrito e nomeado como *Ctenosaurus koeni* por Huene (1902) com base em fotos cedidas por Adolf von Koenen (1837–1915), professor de paleontologia e geologia da Universidade de Göttingen (Alemanha). Kuhn (1964) percebeu que o nome “*Ctenosaurus*” estava pré-ocupado, erigindo então o gênero nominativo *Ctenosauriscus* para o material em questão e propondo a família Ctenosauriscidae. Todavia afinidades pseudossuquianas para *Ctenosauriscus koeni* foram propostas pela primeira vez em Krebs (1969) que relacionou esta espécie com um material recentemente nomeado como *Hypselorhachis mirabilis* (*sensu* BUTLER *et al.* 2009), sendo ambos posicionados por Krebs (*op.cit*) dentro da família Ctenosauriscidae Kuhn 1964. Até aquele momento somente relações pelicosaurianas (HUENE, 1914, 1956) e temnospôndilianas (ABEL, 1939) tinham sido propostas.

Tiago Raugust

surgiram no registro aproximadamente 4-5 Ma após a extinção Permo-triássica. Além disso, tendo em vista a posição derivada que *Ctenosauriscus* e *Xilousuchus* ocupam na linhagem pró-crocodiliana, possivelmente diversas linhagens fantasmas de arcossauriformes podem ter tido uma origem já no Eotriássico. Finalmente, a distribuição geográfica destes achados mais antigos de arcossaurios sugere que Archosauria teria sua origem na porção norte da Pangea (FIGURA 56).

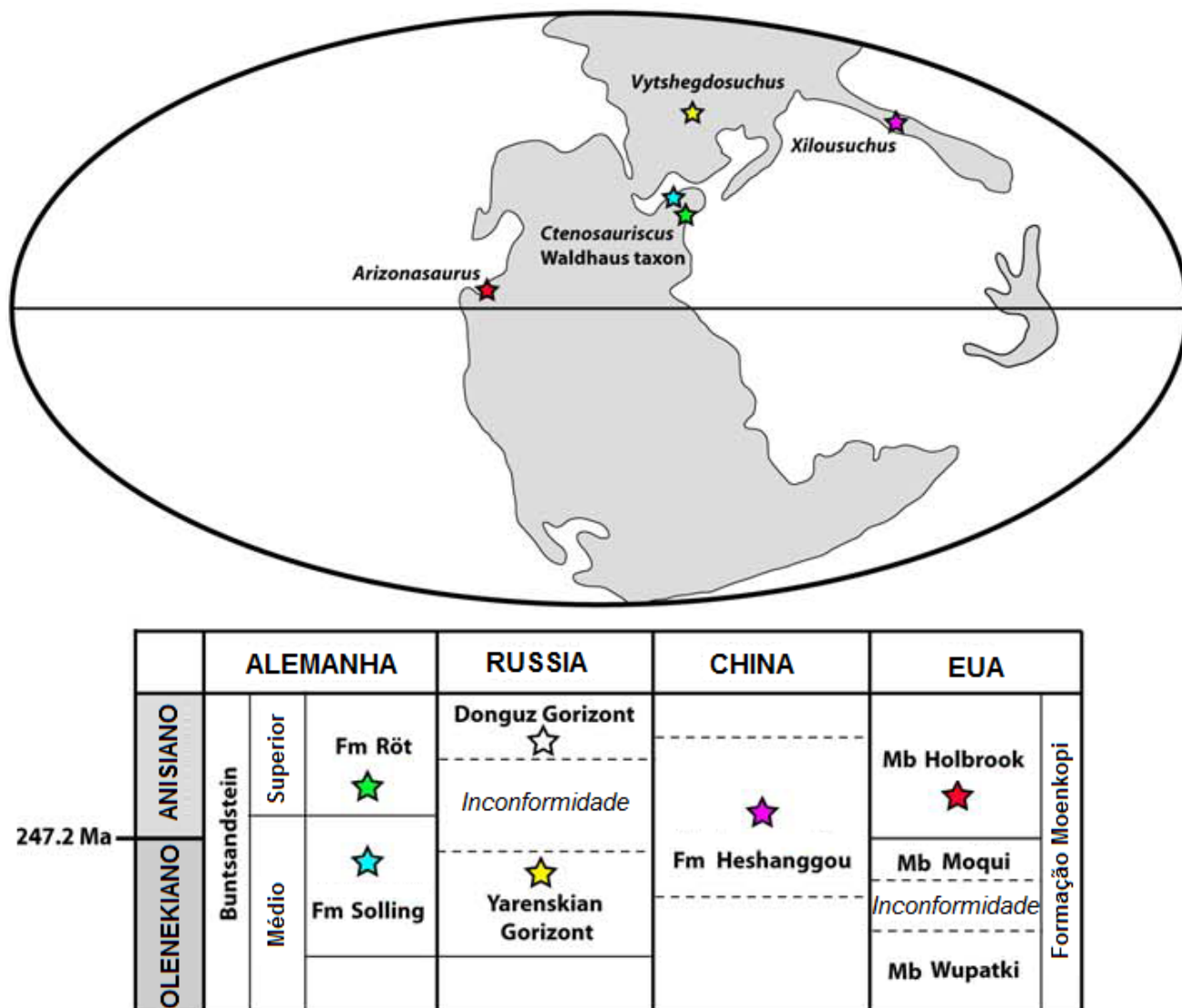


Figura 56 – Distribuição geográfica e estratigráfica dos primeiros Archosauria a aparecerem no registro fóssil durante o Triássico. Modificado de Butler *et al.* (2011). Legendas: Fm, Formação; Ma, milhões de anos; Mb, Membro.

Grzegorz *et al.* (2012) apresentaram o esqueleto quase completo do arcossaurio *Smok wawelski* (ZPAL V.33/15), coletado no sul da Polônia, na localidade de Losowice (situada a 2km de Lubliniec). Este táxon corresponde ao maior arcossaurio carnívoro já coletado em níveis correspondentes ao Neotriássico e Eojurássico da Europa Central, tendo um tamanho total estimado

Tiago Raugust

de 5-6m de comprimento, com um crânio de 50-60 cm. O material correspondente a esta espécie foi encontrado em três acumulações (uma incluindo elementos sincranianos e outras duas com partes do pós-crânio) provenientes de um pacote de rocha com 2 m de espessura. Por apresentarem as proporções esperadas para um mesmo animal, semelhante estado de preservação e por não haver sobreposição de elementos, foram considerados como pertencentes a um único indivíduo. Os autores perceberam que *Smok* demonstra um mosaico de caracteres presentes tanto em arcossaurios basais da linhagem pró-crocodiliana quanto em dinossaurios, classificando-o, preliminarmente, apenas como um arcossaurio que será submetido a uma nova avaliação filogenética a ser publicada.

França *et al.* (2011) tornaram a avaliar a associação de 9 indivíduos, previamente divulgados em dois resumos (FRANÇA *et al.*, 2008; FRANÇA *et al.*, 2009), agora com a adição de um crânio parcial (localizado em outro ponto do mesmo afloramento), nomeando-o como *Decuriaschus quartacolonias*. Tanto o holótipo (MCN PV10105a) como o parátipo (MCN PV10105b-i) foram considerados como indivíduos adultos, com base na equivalência de tamanho e proximidade de suas suturas neurocrocaciais e neurocentrais. Segundo os autores, a orientação subparalela das colunas vertebrais de vários dos espécimes, bem como as curvaturas do pescoço e da cauda, indicam a presença de fluxo de corrente fluvial num ambiente aberto, sendo proposta pouca influência de *time-averaging* na constituição desta associação, que teve duas hipóteses explicativas para o seu padrão de distribuição no sedimento: 1 - o grupo de animais poderia ter sido morto e transportado por uma enchente que os soterrou, logo em seguida na planície de inundação; 2 - estes animais foram agrupados por influências iniciais do evento que eventualmente causou a sua morte e, em seguida, as carcaças foram retrabalhadas pelo fluxo de alguma corrente fluvial. A matriz de dados elegida para verificar as relações de *Decuriasuchus* com os demais “rauisúquios” foi a de Brusatte *et al.* (2010). Na análise de França *et al.* (2011), as formas tradicionalmente tratadas como “rauisúquios” apareceram como um grupo parafilético, em uma politomia na qual estava incluso o táxon Ornithosuchidae. Por sua vez, os autores obtiveram um posicionamento de *Decuriasuchus* junto a *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Saurosuchus*, constituindo o táxon Prestosuchidae, unidos por uma única característica: presença de uma crista bem desenvolvida ao longo da margem posterior do ramo ventral do esquamosal. As autapomorfias listadas para *Decuriasuchus* foram: lacrimal e nasal constituindo uma expansão lateral do teto craniano que cobre a maior parte da fenestra pré-orbital; margem dorsal do quadrado-jugal e margem ventral do esquamosal constituindo uma expansão rostral subtriangular que penetra a fenestra ventro-temporal.

Tiago Raugust

Em 2013, Nesbitt *et al.* (2013) efetuaram uma revisão sobre aspectos filogenéticos e paleoecológicos propostos para “Rauisuchia”. Segundo os autores, os “rauissúquios” provavelmente não formam um grupo natural (monofilético), mas comporiam um táxon constituído por subtaxons (*e.g.* Rauisuchidae, Ctenosauriscidae, Shuvosauridae) que podem estar distribuídos de modo não sequencial dentro de Pseudosuchia. Entre os problemas apontados por Nesbitt *et al.* (2013) está a ausência de sinapomorfias não ambíguas para “Rauisuchia”, o que impede uma compreensão clara da evolução dos caracteres entre esses animais. Apesar disso, alguns avanços neste aspecto foram detectados, já que os subgrupos de Rauisuchia tem apresentado um número cada vez maior de estados de caracteres que os suportam. Por exemplo, a maior parte dos integrantes de Poposauroida (que inclui os ctenosauriscídeos e os shuvosaurídeos) compartilha um aumento no número de vértebras sacrais, um pé púbico (“pubic boot”) na porção distal do púbis e o maxilar com um processo ascendente curto. Já os membros de Rauisuchidae, que incluem os predadores quadrúpedes *Polonosuchus silesiacus*, *Postosuchus kirkpatricki* e *Rauisuchus tiradentes*, compartilham a presença tanto de uma crista bulbosa (“bulbous ridge”) na face lateral do jugal, como a de uma crista (“ridge”) que vai do nasal ao esquamosal (BRUSATTE *et al.*, 2010; NESBITT, 2011; WEINBAUM, 2011). Uma conclusão importante desta revisão foi a de que a compreensão sobre a diversidade dos “rauissúquios” foi ampliada desde a revisão de Gower (2000). Ademais, o otimismo expresso por Gower (2000, pp. 476-478) provou estar bem fundamentado, já que os níveis de interesse direcionados para estes organismos têm crescido (especialmente devido à divulgação de novos materiais em diferentes localidades).

Parker & Nesbitt (2013) apresentaram o material PEFO 34865, coletado na Formação Chinle (Arizona, EUA) – constituído por um maxilar esquerdo com dentes, um dentário esquerdo, um pré-articular direito e um pós-cranio parcial - considerado o primeiro registro inequívoco incluindo partes do crânio de *Poposaurus gracilis* Mehl (1915). A associação destes materiais cranianos a *P. gracilis* foi feita através da presença de elementos pélvicos morfologicamente comparáveis aos que foram documentados para o holótipo (CFMNH UR 357) desta espécie. Duas autpomorfias são compartilhadas pelo holótipo e o novo espécime: (1) na lâmina caudal do ílio, há uma crista (“ridge”) espessa localizada caudalmente ao acetábulo; (2) no ílio, há um proeminente pedúnculo que serve para articulação com uma fossa na região proximal do ísquio. Adicionalmente, dois elementos cranianos, um supra-angular e um articular (TTU-P 11610 e TTU-P 11614) provenientes da Formação Tecovas (Arizona, EUA) foram igualmente referidos a *P. gracilis*. Em termos filogenéticos, os autores avaliaram vários caracteres-chave na evolução dos “rauissúquios” (*e.g.* evolução do bipedalismo;

Tiago Raugust

surgimento/perda da forma “em leque” do dorso e o estabelecimento do bico córneo edêntulo) que tem demonstrado um padrão complexo, especialmente na linhagem dos poposaurios. Para esta análise, utilizaram a matriz de dados de Brusatte *et al.* (2010) e a de Nesbitt (2011) (ambas com as modificações propostas por Butler *et al.*, 2011) chegando às seguintes conclusões (FIGURA 57): (1) A presença de bipedalismo em *P. gracilis* demonstra que esta característica apareceu apenas uma vez na base de Puposauroida (FIGURA 57b); (2) a ausência do dorso em forma de “leque” em *P. gracilis* suporta um cenário onde a presença desta característica é plesiomórfica para poposauroides e perdida em shuvosaurídeos + *P. gracilis* (FIGURA 57e). Contudo, é igualmente parcimonioso que esta característica tenha sido adquirida independentemente em *Lotosaurus adentus* e ctenosauriscídeos (FIGURA 57f); (3) a hipótese de que a ausência de dentes em Puposauroida seria plesiomórfica (FIGURA 5d) é menos parcimoniosa do que a ideia de plesiomorfia para a presença de dentes para este clado (FIGURA 5c), no entanto, tendo em vista que a presença ou ausência de dentes ainda é desconhecida em *Sillosuchus longicervix*, *Ctenosauriscus koeneni*, *Bromgroveia walkeri* e *Hypselorhachis mirabilis*, ambas as hipóteses podem ser possíveis.

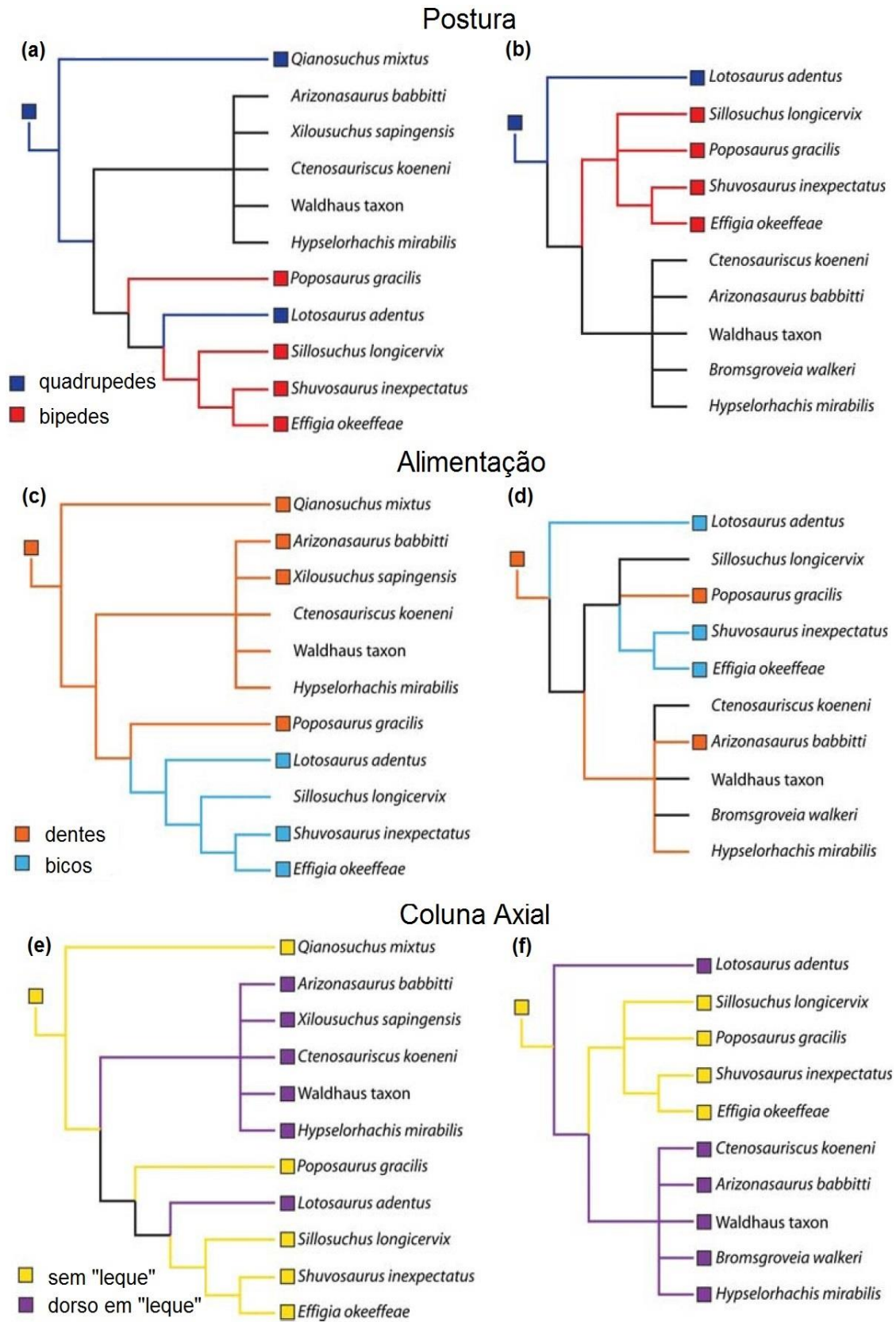


Figura 57 – Distribuição de caracteres-chave na evolução de Poposauroidea mapeadas nas hipóteses de Nesbitt (2011) (a, c, e) e Brusatte *et al.* (2010) (b, d, f), segundo as matrizes modificadas por Butler *et al.* (2011). Modificado de Parker & Nesbitt (2013).

Tiago Raugust

França *et al.* (2013) descreveram em detalhe um crânio de *Decuriasuchus quartacolonia* que havia sido previamente apresentado por França *et al.* (2011). O estudo osteológico comparativo da descrição do sincrânio desta espécie revelou que *D. quartacolonia* é similar às espécies cf. *Prestosuchus chiniquensis* e *Saurosuchus galilei*, constituindo o táxon Prestosuchidae, que apresenta os seguintes caracteres compartilhados: (1) presença de uma fenestra subnarial em forma de gota (“drop-shaped”); (2) fenestra pré-orbital subtriangular, com sua região rostral alongada (rostro-caudalmente) e estreita (dorso-ventralmente); (3) nasal em forma de nariz romano (“roman nosed”)<sup>46</sup> (convergência com *Luperosuchus fractus* e ornitossuquideos); (4) processo ascendente do maxilar apresentando, em vista medial, um profundo sinus ântero-orbital (“antorbital sinus”), que é uma fossa subtriangular (convergência com *Polonosuchus silesiacus* e *Postosuchus kirkpatricki*); (5) parietal apresentando uma crista pouco desenvolvida; (6) ramo ventral do esquamosal apresentando, em vista lateral, uma crista (“ridge”) caudo-ventralmente orientada (convergência com *Batrachotomus*). Contudo, *D. quartacolonia* difere das demais espécies sul-americanas (*Rauisuchus tiradentes* e *Fasolasuchus tenax*) por apresentar o “nariz romano”, caracterizado por uma convexidade no perfil da superfície dorsal do nasal, o que não ocorre nestas duas espécies.

Weinbaum (2013) redescreveu materiais de *Postosuchus*, a partir de uma preparação mais apurada do material TTU-P 9002 (o parátipo de *Postosuchus kirkpatricki*) tendo reconhecido diversos novos elementos, que incluem partes do braincase e dermocrânio, escudos dérmicos e vértebras. Somado a isto, “rauissúquios” de outras coleções (UMMP, UCMP, CM, TMM e UNC) foram também avaliados, o que possibilitou a produção de uma nova reconstituição do esqueleto, bem como de como este táxon seria em vida (FIGURA 58). Uma das conclusões mais importantes foi a de que *Postosuchus* não representa um poposaurio. Dessa forma, mesmo com a hipótese de que os “rauissúquios” não-poposaurianos seriam representados por formas principalmente quadrúpedes (*e.g.* LONG & MURRY, 1995; PEYER *et al.*, 2008; GOWER & SCHOCH, 2009; NESBITT, 2011), pelo menos *Postosuchus* seria a única forma habitualmente bípede dentro deste grupo. Weinbaum (2013) também lançou uma crítica ao trabalho de Peyer *et al.* (2008, p. 380) - que defendiam um padrão postural quadrúpede para *Postosuchus* com base na robustez dos seus membros anteriores – argumentando que muitos dinossaúros terópodes apresentam igualmente membros anteriores de aspecto massivo mas não os utilizavam em sua locomoção diária.

<sup>46</sup> Romer (1971a) descreveu pela primeira vez esta estrutura (o “roman nose”) em *Luperosuchus*. Em avaliação pessoal, consideramos que esta estrutura está presente também em *Prestosuchus* UFRGS-PV-0156-T, 0152-T e 0629-T) e em *Rauisuchus* (contra BRUSATTE *et al.*, 2010).



Tiago Raugust

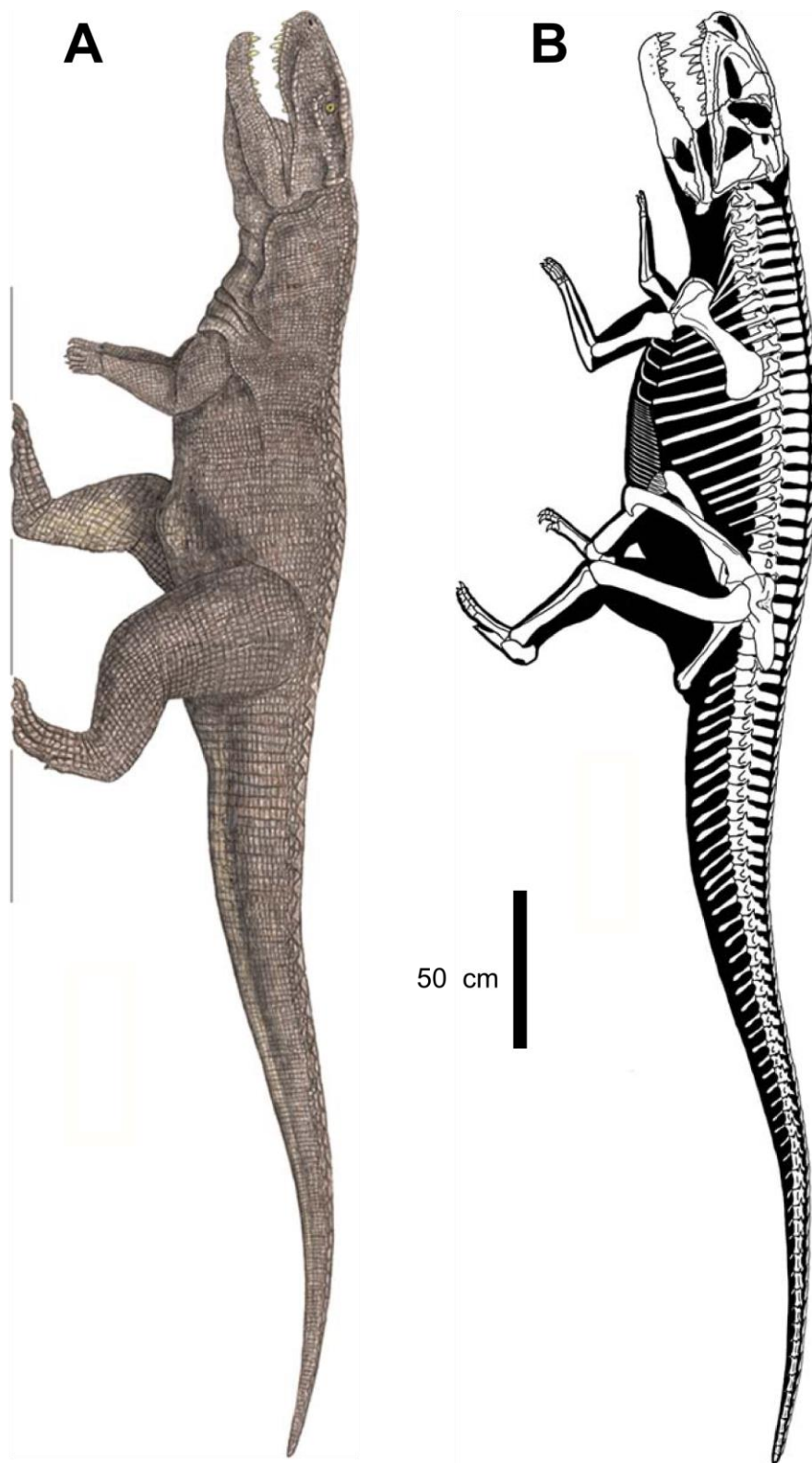


Figura 58 – Proposta de Weinbaum (2013) para a reconstituição em vida (A) e do esqueleto (B) de *Postosuchus kirkpatricki*.

## 6. DISCUSSÃO

De modo unânime, os “rauissúquios” têm sido considerados como um grupo paleontológico de grande importância evolutiva, que ocupava o topo da cadeia alimentar do Triássico, com uma distribuição virtualmente cosmopolita no supercontinente Pangeia.

Este grupo, segundo a hipótese de Chatterjee & Majumdar (1987), teve seu apogeu durante o Carniano (237-227 Ma, *sensu* WALKER *et al.*, 2012), onde uma fauna e flora diversificadas constituíam-se em fontes de recursos significativos para uma coexistência equilibrada entre os rauissúquios e os primeiros dinossauros terópodes. Entretanto, após o colapso do ecossistema, ocorrido no final desta idade – quando as presas mais acessíveis (rincossaurios, dicinodôncios e trilofossaurios) tornaram-se extintas - a competição entre estes dois táxons começou a se tornar mais acirrada (CHATTERJEE & MAJUMDAR, 1987). Tendo em vista que os rauissúquios, de modo geral, eram caçadores de emboscada, esta competição deve ter favorecido formas mais ágeis na perseguição de suas presas: os dinossauros terópodes. Somado a isso, já no final do Noriano, a paisagem de savana e o clima mais seco se constituíam num inconveniente à estratégia de predação por emboscada (devido à redução dos esconderijos para a espreita do predador e à necessidade de percorrer grandes percursos em busca de água nas estações de seca). Esta sucessão de eventos em favor do hábito cursorial mais ágil dos dinossauros terópodes no final do Triássico parece ter culminado com a extinção dos rauissúquios neste período (CHATTERJEE & MAJUMDAR, 1987).

Entretanto, é difícil garantir propostas inquestionáveis sobre um táxon que possui um panorama classificativo ainda irresoluto, haja vista as incertezas sobre a validade de *Rauisuchia* como um clado. Desde o princípio da classificação das formas rauissuquianas, praticamente todo tecedôncio de grande porte, quadrúpede, com crânio alto e estreito, encontrado em sedimentos do Triássico Médio ou Superior, em qualquer localidade do mundo, passou a ser associado às famílias dos rauissuquídeos, prestossuquídeos ou popossaurídeos (“rauissúquios” com maiores afinidades à *Prestosuchus* e *Poposaurus*, respectivamente) não existindo um critério explícito e testável para este sistema de classificação baseado na semelhança geral de caracteres e não em homologies. Posteriormente, outras famílias, como Shuvosauridae, Ctenosauriscidae e Chatterjeeidae, passaram a ser consideradas “rauissúquios”, independente de formarem ou não um grupo monofilético. Esta indefinição taxonômica ainda persiste e não será resolvida até o momento que se estabeleça uma

Tiago Raugust

relação filogenética robusta e bem resolvida, já que ainda não se encontraram sinapomorfias inequívocas compartilhadas por estas famílias.

Somado a isto, o histórico dos critérios utilizados para a classificação de certos espécimes deste grupo é de tal maneira problemático que, em alguns casos, os mesmos chegaram a ser incluídos em até cinco diferentes famílias, dependendo do autor considerado. Por exemplo, *Procerosuchus celer*, uma espécie originalmente proposta por Huene (1938a) como um integrante da família Stagonolepididae, foi transferido pelo mesmo autor para a família Raulisuchidae no ano de 1942, sendo esta última proposta seguida outros pesquisadores (e.g. KREBS, 1965, 1976; BARBERENA, 1978; CHATTERJEE, 1985; CAROLL, 1988; SENNIKOV, 1995)<sup>47</sup>; Em contrapartida, Romer (1956) qualificou *P. celer* como um Ornithosuchidae, mas posteriormente classificou-o como um Prestosuchidae (ROMER, 1966) e, finalmente, optou por classificá-lo como um Proterochampsidae (ROMER, 1972). O trabalho mais recente que tornou a citar a referida espécie foi o desenvolvido por Desojo & Rauhut (2009), que levantaram a possibilidade de esta espécie ser inválida, podendo se tratar, na verdade, de um sinônimo do paralectótipo de *Prestosuchus loricatus*.

A mesma situação ocorre com o espécime-tipo (e único registro) da espécie *Spondylosoma absconditum*. Este material, que foi colocado originalmente por Huene (1938a) como um membro da ordem Saurischia, possui ainda um posicionamento taxonômico polêmico, tendo sido classificado tanto como um dinossauro (e.g. ROMER, 1956; COLBERT, 1970; STEEL, 1970; BONAPARTE, 1971b; GALTON & CLUVER, 1976; SUES, 1990; KISCHLAT, 2000), quanto como um constituinte da família Prestosuchidae (e.g. CHARIG, 1956; ROMER, 1972).

Com a aplicação da sistemática filogenética ao estudo dos rauissúquios, sucedida na década de 1980, algumas questões sobre a filogenia deste grupo parecem agora mais claras do que antes, como é o caso do posicionamento filogenético destas formas rauissuquianas como integrantes do clado pró-crocodiliano. Entretanto, definir quais espécimes compõem este táxon e a qualidade de sua natureza (se mono, poli ou parafilética), são questões ainda debatidas no foro científico atual.

Nas duas últimas décadas, houve um significativo incremento no número de trabalhos que vem se dedicando a buscar uma resolução para esta situação. Se considerarmos apenas as análises

---

<sup>47</sup> É interessante sublinhar que, destes trabalhos citados como exemplos na interpretação de *Procerosuchus* como um Raulisuchidae, o de Krebs (1976) e o de Barberena (1978) consideraram que a referida espécie seria um sinônimo de *Prestosuchus chiniquensis*. Esta ideia foi igualmente adotada por Parrish (1993), que o considerou como um membro do seu clado Prestosuchidae, e por Kischlat (2000). Contudo, Kischlat (2003) chegou a considerar o parátipo de *P. loricatus* como parte do material reunido pela denominação "*Karamuru vorax*", enquanto, para o holótipo de *P. loricatus*, propôs um novo gênero nominativo: "*Abaporu*".

Tiago Raugust

filogenéticas numéricas explícitas<sup>48</sup>, foi possível discriminar 23 publicações, que incluem uma hipótese evolutiva para arcossaurios e seus grupos internos (*e.g.* BENTON, 1985; GAUTHIER, 1986; BENTON & CLARK, 1988; SERENO & ARCUCCI, 1990; SERENO, 1991; PARRISH, 1993; JUUL, 1994; GOWER & WILKINSON, 1996; BENTON, 1999; GOWER, 2002; BENTON & WALKER, 2002; NESBITT, 2003; BENTON, 2004; NESBITT & NORELL, 2006; GOWER & NESBITT, 2006; WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007; NESBITT, 2007; LAUTENSCHLAGER, 2008; BRUSATTE *et al.*, 2010; MASTRANTONIO, 2010; NESBITT, 2011; BUTLER *et al.*, 2011; FRANÇA *et al.*, 2011).

Destas, apenas quatro (*e.g.* BENTON, 1985; GAUTHIER, 1986; SERENO & ARCUCCI, 1990; SERENO, 1991) não codificaram os caracteres para, pelo menos, mais de um táxon de rauissúquios - táxons menos inclusivos que subfamília.

Em relação aos outros trabalhos gerados com mais de uma OTU rauissuquiana - que, teoricamente, permitem uma comparação direta da relação entre eles - 7 mostram um estado monofilético para *Rauisuchia* (*e.g.* BENTON, 1999; NESBITT, 2003; NESBITT & NORELL 2006, NESBITT 2007, LAUTENSCHLAGER, 2008; BRUSATTE *et al.*, 2010; FRANÇA *et al.*, 2011) e 12 uma relação parafilética (*e.g.* BENTON & CLARK, 1988; PARRISH, 1993; JUUL, 1994; GOWER & WILKINSON, 1996; GOWER, 2002; BENTON & WALKER, 2002; BENTON, 2004; GOWER & NESBITT, 2006; WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007; MASTRANTONIO, 2010; NESBITT, 2011; BUTLER *et al.*, 2011).

Deve-se salientar, porém, que em todas as hipóteses filogenéticas que apontaram a monofilia dos rauissúquios, tanto os índices de “Bootstrap” quanto os valores para o suporte de Bremer são baixos. Isto indica que, apesar de serem hipóteses plausíveis, as árvores filogenéticas geradas são muito instáveis, sendo que uma pequena mudança no estado de um caráter, por exemplo, pode alterar facilmente as relações deste clado.

Além disso, conforme o argumento de diversos autores (*e.g.* GOWER, 2000; PEYER *et al.*, 2008; GOWER & SCHOCH, 2009; BRUSATTE *et al.*, 2010; NESBITT *et al.*, 2013), o avanço na compreensão da evolução dos arcossaurios crurotarsianos é obstruído pelo escasso e fragmentário estado dos espécimes conhecidos de “rauissúquios” – somente 20% dos 40 táxons considerados formalmente pertencentes à *Rauisuchia* possuem crânios e pós-crânios parcialmente preservados (FRANÇA *et al.*, 2009), impedindo a comparação de determinados caracteres. Além disso, existem ainda materiais que não foram devidamente descritos e documentados. Gower (2000), mencionou a

<sup>48</sup> Foi considerado: (1) a aplicação de uma metodologia numérica capaz de unir grupos da forma mais parcimoniosa de acordo com suas semelhanças, e (2) a publicação explícita da matriz de dados utilizada, de forma a tornar possível a reprodução dos resultados.

Tiago Raugust

contradição entre a ampla distribuição geográfica do grupo - e a quantidade de registros existentes - com a falta de trabalhos elementares sobre a anatomia dos espécimes conhecidos. Ou seja, a indefinição sobre as questões taxonômicas referentes aos rauissúquios poderia não estar necessariamente relacionada às análises filogenéticas, mas sim à etapa que precede a estas análises, que corresponde à realização de descrições detalhadas dos materiais existentes.

Não obstante, segundo o mesmo autor, problemas referentes aos procedimentos utilizados em diversas análises filogenéticas também são comuns. Por exemplo, em muitas filogenias, pode-se observar a adoção apriorística de um estado monofilético para *Rauisuchia*, sem que tenha sido feita uma análise das inter-relações de seus integrantes (*e.g.* GAUTHIER, 1986) – o que também é válido para os táxons menos inclusivos (*e.g.* *Prestosuchidae sensu* JUUL, 1994) - ou não se utilizou uma amostragem suficiente, que representasse os espécimes historicamente referidos a este grupo, como é o caso de Benton & Clark (1988) que incluíram, como formas rauissuquianas, apenas *Saurosuchus*, *Ticinosuchus* e *Postosuchus* em sua análise.

No entanto, desde a crítica apontada por Gower (2000) até o estado atual do conhecimento podemos incorporar, ao menos, sete trabalhos com descrições de novas espécies (*e.g.* SEN, 2005; SULEJ, 2005; NESBITT & NORELL, 2006; LI *et al.*, 2006; JALIL & PEYER, 2007; PEYER *et al.*, 2008; FRANÇA *et al.*, 2011); 11 com redescrições ou detalhamento da morfologia de espécies anteriormente descritas (*e.g.* WEINBAUM, 2002, 2011; GEBAUER, 2004; NESBITT, 2005, 2007; LAUTENSCHLAGER, 2008; BRUSATTE *et al.*, 2009; BUTLER *et al.*, 2009; LAUTENSCHLAGER & DESOJO, 2011; FRANÇA *et al.*, 2013; WEINBAUM, 2013); e, finalmente, 11 trabalhos que contribuem com outros achados de espécies já descritas (*e.g.* ALCOBER, 2000; GOWER, 2002; NESBITT, 2003; GOWER & NESBITT, 2006; WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007; DESOJO & ARCUCCI, 2009; GOWER & SCHOCH, 2009; MASTRANTONIO, 2010; GAUTHIER *et al.*, 2011; BUTLER *et al.*, 2011; PARKER & NESBITT, 2013 ).

Desse modo, é possível dizer que, nos últimos dez anos, muitos trabalhos contribuíram com novos conhecimentos sobre as questões apontadas por Gower (2000) como cruciais à resolução da sistemática e filogenia dos rauissúquios (QUADRO 3), sem que, no entanto, isto tenha sido ainda suficiente para estabelecer um consenso acerca da filogenia do grupo.

<b>Contribuições ao estudo dos “rauissúquios” (pós-2000).</b>	
DESCRIÇÕES (novas espécies)	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ <i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005;</li> <li>➤ <i>Polonosuchus Sulej</i> 2005 (alterado conforme Brusatte <i>et al.</i>, 2009);</li> <li>➤ <i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt &amp; Norell, 2006;</li> <li>➤ <i>Qianosuchus</i> Li <i>et al.</i>, 2006;</li> <li>➤ <i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil &amp; Peyer, 2007;</li> <li>➤ <i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i>, 2008;</li> <li>➤ <i>Decuriasuchus quartacolonía</i> França <i>et al.</i>, 2011;</li> </ul>
REDESCRIÇÕES E DETALHAMENTO	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ <i>Postosuchus kirkpatricki</i> (<i>sensu</i> WEINBAUM, 2002, 2011);</li> <li>➤ <i>Stagonosuchus</i> (<i>sensu</i> GEBAUER, 2004);</li> <li>➤ <i>Arizonasaurus babbitti</i> (<i>sensu</i> NESBITT, 2005) (MSM P4590);</li> <li>➤ <i>Effigia okeeffeae</i> (<i>sensu</i> NESBITT, 2007);</li> <li>➤ <i>Rauisuchus</i> (<i>sensu</i> LAUTENSCHLAGER, 2008);</li> <li>➤ <i>Teratosaurus suevicus</i> (<i>sensu</i> BRUSATTE <i>et al.</i>, 2009);</li> <li>➤ <i>Hypselorhachis mirabilis</i> (<i>sensu</i> BUTLER <i>et al.</i>, 2009);</li> <li>➤ <i>Ticinosuchus ferox</i> e <i>Stagonosuchus nyassicus</i> (<i>sensu</i> LAUTENSCHLAGER &amp; DESOJO, 2011);</li> <li>➤ <i>Decuriasuchus quartacolonía</i> França <i>et al.</i>, 2013; (descrição do crânio)</li> <li>➤ <i>Postosuchus kirkpatricki</i> (<i>sensu</i> WEINBAUM, 2013);</li> </ul>
REDESCRIÇÕES COM MATERIAIS ADICIONAIS	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ <i>Saurosuchus</i> (<i>sensu</i> ALCOBER, 2000);</li> <li>➤ <i>Batrachotomus kupferzellensis</i> (<i>sensu</i> GOWER, 2002 [“braincase”]; GOWER &amp; SCHOCH, 2009 [pós-crânio]);</li> <li>➤ <i>Arizonasaurus babbitti</i> (<i>sensu</i> NESBITT, 2003 [crânio e pós-crânio - MSM P4590]);</li> <li>➤ <i>Arizonasaurus babbitti</i> (<i>sensu</i> GOWER &amp; NESBITT, 2006 [neurocrânio]);</li> <li>➤ <i>Poposaurus gracilis</i> (<i>sensu</i> WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007);</li> <li>➤ <i>Luperosuchus fractus</i> (<i>sensu</i> DESOJO &amp; ARCUCCI, 2009 [crânio]);</li> <li>➤ <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (<i>sensu</i> MASTRANTONIO, 2010 = MASTRANTONIO <i>et al.</i> 2013);</li> <li>➤ <i>Poposaurus gracilis</i> (<i>sensu</i> GAUTHIER <i>et al.</i>, 2011).</li> <li>➤ <i>Ctenosauriscus koeneni</i> (<i>sensu</i> BUTLER <i>et al.</i>, 2011)</li> <li>➤ <i>Poposaurus gracilis</i> (<i>sensu</i> PARKER &amp; NESBITT, 2013).</li> </ul>

Quadro 3 – Lista das contribuições produzidas na última década sobre os “rauissúquios”.

Baseado no que foi discutido, concordamos com Gower (2000), Peyer *et al.* (2008), Jalil & Peyer (2007), Gower & Schoch (2009), Brusatte *et al.* (2010), Nesbitt *et al.* (2013) que é necessário

Tiago Raugust

prosseguir com a realização de descrições anatômicas detalhadas, bem como com o estabelecimento de rigorosas diagnoses para todos os táxons válidos de “rauissúquios”, antes de se tentar conduzir estudos que visem somente a filogenia deste táxon.

Também constatamos a necessidade de se inaugurar estudos referentes à ontogenia dos “rauissúquios”, uma vez que existem várias referências, na literatura, sugerindo que alguns espécimes deste grupo - *e.g.* *Tikisuchus romeri* (CHATTERJEE & MAJUMDAR, 1987); *Procerosuchus celer* (KISCHLAT, 2000); *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000); *Luperosuchus fractus* (DESOJO & ARCUCCI, 2009) - viessem a ser reconhecidos como formas juvenis.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- ABDALA, F., RIBEIRO, A.M. & SCHULTZ, C.L., 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul (Santa Maria Formation), Middle Late Triassic, Southern Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Stuttgart*, 11: 669-687.
- ABDALA, F. & RIBEIRO, A.M.. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society* **139**:529-545.
- ABEL, O., 1939. Das Reich der Tiere. Ergänzungsband: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum. Berlin: Deutscher Verlag. 336 p.
- ALCOBER, O., 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Raurisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:302-316.
- ALCOBER, O. & PARRISH, J. M., 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(3): 548-556.
- AMORIM, D. de S., 2002. Fundamentos de Sistemática Filogenética. *Ribeirão Preto: Holos Editora*, 156 p.
- ANDREIS, R.R., BOSSI, G. E. & MONTARDO, D.K., 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia*, 31, Balneário Camboriú, Anais, 2:659-673.
- ARAÚJO, D.C. & GONZAGA, T.D., 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida Dicyodontia) do Triássico do Brasil. In: Congresso argentino de paleontologia y bioestratigrafia, 2., Congresso latino-americano de paleontologia, 1., 1980. Buenos Aires, Argentina., Actas..., Buenos Aires: v.1., p.159-174.
- ATTRIDGE, J., BALL, H.W., CHARIG, A.J. & COX, C.B., 1964. The British Museum (Natural History) – University of London joint palaeontological expedition to Northern Rhodesia and Tanganyika, 1963. *Nature* 201:445–449.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1995a. Paleoeologia de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. Interações paleoecológicas entre as faunas reptilianas do Triássico sul-brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **67**(1):55-59.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1995b. Estudo morfofuncional do aparelho maxilomandibular de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. *Ibidem*, **67**(1):62-65.
- AZEVEDO, S.A. & SCHULTZ, C.L., 1987. *Scaphonyx sulcognathus* (sp. nov.) Um Novo Rincossaurídeo do Neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro. Anais ... Rio de Janeiro, 1987. v.1, p. 99-113.
- BAKKER, R.T., 1977. Tetrapod mass extinctions: a model of the regulation of speciation rates and immigration by cycles of topographic diversity. In *Patterns of evolution as illustrated by the fossil*



Tiago Raugust

- record* (ed. A. Hallan), pp. 439–468. New York, NY: Elsevier Scientific Publishing Company.
- BARBERENA, M.C., 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas*, 7:111-129, 6 figs., 2 tabs.
- BARBERENA, M.C., 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas*, Porto Alegre, 9:062-075, 1 fig., 1 tab., 1 pl.
- BARBERENA, M.C., ARAUJO, D.C., LAVINA, E.L. & AZEVEDO, S.S.K., 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil Meridional. In: Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, Brasília, 27(2):21-28.
- BARBERENA, M.C., FACCINI, U.F. & SCHERER, C.M.S., 1993. Situação atual e perspectiva da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. In: Simpósio Sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná, 1, 1993, Rio Claro, Boletim de Resumos, p.100-101.
- BELTRÃO, R., 1965. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. Boletim do Instituto de Geociências UFSM, 2:5-114.
- BELTRÃO, R. & NEUMAIER, M., 1968. Observações geológicas no Rio Grande do Sul. *Boletim do instituto de ciências naturais da Universidade Federal de Santa Maria*, Rio Grande do Sul, Brasil, n. 3. 106p. Tradução de Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul ; Huene, F. von & Stahlecke, R., : In: *Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie (1931)*.
- BENNETT, S.C., 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**, 261–308.
- BENTON, M.J., 1983a. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Q. Rev. Biol.* 58, 29–55, Baltimore.
- BENTON, M.J., 1983b. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, (B), 302:605-717.
- BENTON, M.J. 1984. Raurisuchians and the success of dinosaurs. *Nature*, 310 (5973):101.
- BENTON, M.J., 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 84:97-164, 17 figs.
- BENTON, M.J., 1986a. The Late Triassic reptile *Teratosaurus* - a raurisuchian, not a dinosaur. *Palaeontology*, 29:293-301.
- BENTON, M.J., 1986b. More than one event in the late Triassic mass extinction. - *Nature*, 321: 857-861; London.
- BENTON, M. J., 1986c. The Late Triassic tetrapod extinction events. - In: *PADIAN, K. (Ed.): The beginning of the age of dinosaurs: faunal change across the Triassic-Jurassic boundary: 303-320;*

New York (Cambridge University Press).

BENTON, M.J., 1991. What really happened in the late Triassic? - *Histor. Biol.*, 5: 263-278; London.

BENTON, M.J., 1993. Late Triassic terrestrial vertebrate extinctions: stratigraphic aspects and the record of the Germanic basin. - *Paleontol. Lombarda*, 2: 19-38; Milano.

BENTON, M.J., 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, London, **354**:1423-1446.

BENTON, M. J., 2000. Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? *Biol. Rev.* pp 633-648.

BENTON, M. J., 2004. Origin and relationships of Dinosauria, pp. 19. In Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*, second edition. University of California Press, Berkeley.

BENTON, M.J. & CLARK, J., 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. pp. 289-332, 11 figs. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. I. Amphibians, reptiles, birds. Systematic Association Special Volume 35A.* Clarendon Press, Oxford.x+377 pp.

BENTON, M. J. & GOWER, D. J., 1997. Richard Owen's giant Triassic frogs: archosaurs from the Middle Triassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(1):74-88.

BENTON, M. J. & WALKER, A. D. 2002. *Erpetosuchus*, acrocodile-like basal archosaur from the Late Triassic of Elgin, Scotland. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136:25-47.

BERMAN, D.S., REISZ, R.R., SCOTT, D., HENRICI, A.C., SUMIDA, S.S. & MARTENS, T., 2000. Early Permian bipedal reptile. *Science*, vol. 290, pp. 969-972.

BERTONI-MACHADO, C. & HOLZ, M., 2006. Biogenic fossils concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista bras. paleont.* 9(3):273-282.

BERTONI-MACHADO, C. B & KISCHLAT, E-E., 2003. Novo registro de Rhadinosuchidae (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, Porto Alegre, 18(44):47.

BONAPARTE, J.F., 1966a. Cronologia de algunas formaciones Triásicas de Argentina basada en restos de tetrápodos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21:20-38.

BONAPARTE, J.F., 1966b. Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. *Breviora* 251:1-13.

BONAPARTE, J.F., 1967. Los Tetrapodos Triasicos de Argentina. *I Inter. Symp. Gondwana.* Mar del Plata. 307-325.

- BONAPARTE, J. F., 1971b. Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana*, **22**:1-183.
- BONAPARTE, J.F., 1971c. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia - Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento)*, 43:417-422, 1 figo.
- BONAPARTE, J.F., 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *V Congreso Geológico Argentino*, Villa Carlos Paz, Buenos Aires, *Actas III*:93-129.
- BONAPARTE, J.F., 1975a. The family Ornithosuchidae (Archosauria: Thecodontia). In: ANONOMASTO, Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des vertébrés). Paris, 4-9 juin 1973. *Colloque International C.N.R.S.*, Paris, 218: 485-502, 13 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1975b. Nuevos Materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. *Acta. Geol. Lilloana*,13: 5-90.
- BONAPARTE, J. F. 1981. Descripción de “*Fasolasuchus tenax*” y su significado em La sistemática y evolution de los Thecodontia. *Revista Del Museo Argentino de Ciências Naturales “Bernardino Rivadavia”*, **3**:55–101.
- BONAPARTE, J.F., 1982a. Classification of the Thecodontia. *Geobios*, mémoire spécial 6. 99-112, 5 fig.
- BONAPARTE, J.F., 1982b. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2(3):362-371,5 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Ibidem*, 3(4):210-218, 5 figs.
- BONAPARTE, J.E; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M., 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. In: Tomida, Y.; Rich, T.H. & Vickers-Rich, P., Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. *National Science Museum Monographs*, 15:89-109, 12 figs., 8 tabs.
- BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J., RIBEIRO, A.M., 2001. A Primitive Late Triassic “Ictidosaur” From Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology*, v. 44, n. 4, p. 623-635.
- BONAPARTE, J.F., MARTIELLI, A.G., SCHULTZ, C.L. & RUBERT, R., 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleontol.* **5**, 5–27.
- BONAPARTE, J.F. & SUES, H-D., 2006. A new species of *Clevosaurus* (lepidosauria: Rhynchocephalia) from the upper triassic of Rio Grande do Sul, Brasil.. *Palaeontology*, V.49, pp. 917-923.
- BORTOLUZZI, C. A., 1974. Contribuição á geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas*, 4(1): 7-86.

- BRINKMAN, D.B., 1981. The origin of the crocodyloid tarsi and the interrelationships of thecodontian archosaurs. *Breviora*, Cambridge, 464 :1-23, 13 figs.
- BRITT, B.B., 1993. Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. Ph.D. dissertation, University of Calgary, Alberta.
- BROOM, R., 1901. On the Structure and Affinities of *Udenodon*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1901.
- BROOM, R., 1903. On a new reptile (*Proterosuchus fergusi*) from the Karroo beds of Tarkastad, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 4, 159–164.
- BROOM, R., 1905. Notice of some new reptiles from the Karoo Beds of South Africa. *Records of the Albany Museum*, 1, 331–337.
- BROOM, R., 1906. On the South African diaptosaurian reptile *Howesia*. *Proceedings of the Zoological Society*, London, 1906:591-600, pl. 41.
- BRUSATTE, S.L., BENTON, M.J., RUTA, M. & LLOYD, G.T., 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321, 1485–1488. (doi:10.1126/science.1161833)
- BRUSATTE, S.L., BUTLER, R. J., SULEJ, T. & NIEDZWIEDZKI, G., 2009. The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(2):221–230.
- BRUSATTE, S.L., BENTON, M. J., DESOJO, J. B. & LANGER, M. C., 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(1):3-47.
- BURNIE, D., 2001. The Kingfisher illustrated dinosaur encyclopedia. *Kingfisher Publications*, Boston (Massachusetts), p. 224.
- BUTLER, R.J., BARRETT, P.M., ABEL, R.L, & GOWER, D.J., 2009. A possible ctenosauriscid archosaur from the Middle Triassic Manda beds of Tanzania. *J.V.P.*, 29(4):1022-1031.
- BUTLER, R. J., BRUSATTE, S. L., REICH, M., NESBITT, S. J., SCHOCH, R. R. & HORNUNG, J. J., 2011. The sailbacked reptile *Ctenosauriscus* from the latest Early Triassic of Germany and the timing and biogeography of the early archosaur radiation. *PLoS ONE*, 6, 1–28.
- CABREIRA, S.F., SCHULTZ, C.L., BITTENCOURT, J.S., SOARES, M.B., FORTIER, D.C., SILVA, L.R. & LANGER, M.C., 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. *Naturwissenschaften*. Vol. 98(12), pp 1035-1040. DOI:10.1007/s00114-011-0858-0.
- CARPENTER, K. 2009. Role of lateral body bending in crocodylian track making. *Ichnos* 16:202–207.

Tiago Raugust

- CARROL, R.L., 1976. *Noteosuchus*- The oldest known rhynchosaur. *Annals of the South African Museum*.v.72, n. 3, p. 37-57.
- CARROL, R.L., 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York, WH Freeman & Co., 698 p.
- CASE, E.C., 1911. A revision of the Cotylosauria of North America. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 145:1-122.
- CHARIG, A.J., 1956. New Triassic archosaurs from Tanganyika, including *Mandasuchus* and *Teleocrater*. Unpublished Ph. D. dissertation, Cambridge, Cambridge University. 503 p.
- CHARIG, A.J., ATTRIDGE, J. & CROMPTON, A.W., 1965. On the origin of the sauropods and the classification of the saurischia. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 176, 197-221.
- CHARIG, A.J., 1967. Subclass Archosauria. In: Harland, W. B.; Holland, C. H.; House, M. R.; Hughes, N. E; Reynolds, A. B.; Rudwick, M. J. S.; Satterthwaite, G. E.; Tarlo, L. B. H. & Willey, E. C., The fossil record. A symposium with documentation. London, Geological Society of London, p. 708-718.
- CHARIG, A.J., 1972. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. Pp. 121-155, 11 tfigs., 1 tab., 8 pls. In: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. [eds.], *Studies in Vertebrate Evolution (essays presented to Dr. F.R. Parrington, F.R.S.)*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- CHARIG, A. J., 1976. Order Thecodontia. p. 7-10. In: *Handbuch der Palaeoherpetologie*, Teil 13: Thecondontia (O. Kuhn, Ed.). Fisher-Verlag, Stuttgart.
- CHATTERJEE, S., 1978. A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Palaeontology* 21: 83-127.
- CHATTERJEE, S., 1982. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. *Nature* 295:317-320.
- CHATTERJEE, S., 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. *Philos. Trans. Royal Soc. London, B*, 309:395-460.
- CHATTERJEE, S., 1993. *Shuvosaurus*, a new theropod. *National Geographic Research and Exploration* 9: 274-285.
- CHATTERJEE, S. & MAJUMDAR, P. K., 1987. *Tikisuchus romeri*, a new raiisuchid reptile from the Late Triassic of India. *Journal of Paleontology*, 61(4):787-793.
- CISNEROS, J. C. & SCHULTZ, C. L. 2003. *Soturnia caliodon* n.g n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung*, 227(3):365-380.
- CISNEROS, J.C., DAMIANI, R., SCHULTZ, C., DAROSA, Á., SCHWANKE, C., NETO, L.W. & AURÉLIO, P.L. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle

Tiago Raugust

- Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **271**, 1541–1546.
- CLARK, J.M., SUES, H.-D. & BERMAN, D. S., 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 683–704.
- CLARK, J. M., XU, X., FORSTER, C. A. & WANG, Y. 2004. A Middle Jurassic ‘sphenosuchian’ from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature*, **430**, 1021–1024.
- COLBERT, E.H., 1961. The Triassic reptile *Poposaurus*. *Fieldiana Geology*, 14:59-78.
- COLBERT, E.H., 1964. Relationships of the saurischian dinosaurs. *Am. Mus. Novitates*. 2181, 1-24.
- COLBERT, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, New York, 2405:1-39, 14 figs., 2 tabs.
- COLBERT, E.H., 1973. Continental drift and the distributions of fossil reptiles. *In: Implications of continental drift for the Earth sciences* (eds D. H. Tailing & S. K. Runcorn), pp. 395–412. London, UK: Academic Press.
- COLBERT, E.H., 1984. Mesozoic reptiles, India and Gondwanaland. *Ind. J. Earth Sci.* 11, 25–37.
- COPE, E.D., 1880. The skull of *Empedocles*. *American Naturalist*. V.14, p.304.
- COTT, H.B., 1960. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and northern Rhodesia. *Transactions of the Zoological Society*, London, 29(4):211-337, 45 figs., 33 tabs., 9 pls.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1972. The proterosuchian thecodonts. Pp. 89-119, 10 figs., 1 pl., 3 tabs. *In: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. [eds.], Studies in vertebrate evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science*, 75:168-178.
- deBRAGA, M. & RIEPPEL, O., 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 120, pp. 281-354.
- de QUEIROZ, K., 1992. Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biology and Philosophy*. 7:295-313.
- de QUEIROZ, K., 1997. The Linnaean hierarchy and the evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of nomenclature. *Aliso* 15:125–144.
- de QUEIROZ, K., 2000. The definition of taxon names: a reply to Stuessy. *Taxon*. 49: 533-536.
- de QUEIROZ, K., 2007. Toward an Integrated System of Clade Names. *Systematic biology*. 56(6):956–974.

- de QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J., 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool.* 39:307–322.
- de QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J., 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23:449–480.
- de QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J., 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends Ecol. Evol.* 9:27–31
- DAWLEY, R.M., ZAWISKIE, J.M. & COSGRIFF, J.W., 1979. A rausuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. *Journal of Paleontology*, 53:1428-1431.
- DELANEY, P.J.V. & GOÑI, J., 1963. Correlação Preliminar entre as formações gondwânicas do Urugai e Rio Grande do Sul. *Boletim Paranaense de Geografia*, 8/9:3-21.
- DESOJO, J. & ARCUCCI, A.B., 2009. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the middle Triassic of Argentina: The earliest known South American “rauisuchian”. *J.V.P. Short communication*. 29(4):1311-1315.
- DESOJO, J. & RAUHUT, O., 2009 The taxonomic status and phylogenetic position of the late Triassic brazilian rausuchian *Prestosuchus*. *J. V. P.*, 29(3): 87A-88A.
- DIAS-DA-SILVA, S., DIAS, E.V. & SCHULTZ, C.L., 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*. Vol 15 (1), pp. 131-136.
- DILKES, D., 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 353, 501–41.
- DILKES, D.W. & SUES, H-D. 2009. Redescription and phylogenetic relationships of *Doswellia kaltenbachi* (Diapsida: Archosauriformes) from the Upper Triassic of Virginia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 58–79.
- DOBRUSKINA, I., 1993. Relationships of floral and faunal evolution during the transition from the Paleozoic to the Mesozoic. In: *The nonmarine Triassic* (eds S. G. Lucas & M. Morales), pp. 107–112. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 3.
- DORNELLES, J.E.F., 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcossáurio para a Formação Caturrita. Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência & Natura*, Santa Maria, RS, 12:99-101.
- DORNELLES, J.E.F., 1995. Um tecodonte proterosuchídeo (*Chanaresuchus* sp.) do Triássico do Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS (Série Ciências da Terra)*, 1:63-68, 1fig., 1 fot.

Tiago Raugust

- DUTUIT, J.-M. 1979. Un pseudosuchien du Trias continental marocain. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, 65, 55–68.
- EASTMAN, C.R., 1932. Text-book of palaeontology by Karl A. von Zittel. *Volume II*. MacMillan and co., London. 533 figs.
- EVANS, S.E., 1988. The early history and relationships of the Diapsida. Pp. 221–260 in M. J. Benton (ed.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapoda. 1. Amphibians, Reptiles, Birds. Systematics Symposium Association Special Volume*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- EVANS, S.E., 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biol. Rev.* 78, 513–551.(doi:10.1017/S1464793103006134)
- EZCURRA, M.D., 2006a. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas*, 28, 649–684.
- EZCURRA, M.D., 2006b. The evolutionary explosion of the Norian neotheropods and sauropodomorphs (Upper Triassic). *Academia Nacional de Ciências, Resúmenes*, p. 82.
- FACCINI, U.F., 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul – Uma análise sob o ponto de vista das Sequências Depositionais. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre. 133p.
- FERIGOLO, J., 2000. Esfenodontídeos do Neotriássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Holz, M & De Ros, L.F.(eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Porto Alegre, UFRGS. 398p.
- FRAAS, O. 1877. *Aëtosaurus ferratus* Fr. Die gepanzerte Vogel-Escheaus dem Stubensandstein bei Stuttgart. *Württembergische naturwissenschaftliche Jahreshefte* 33: 1–22.
- FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C, & FERIGOLO, J., 2008. Cranial morphology of new specimens of rautisuchian archosaurs from the Santa Maria Formation (Middle Triassic) of Rio Grande do Sul (Southern Brazil). *III Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados – Neuquén, Patagonia, Argentina – Livro de resumos*, p.103.
- FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C, & FERIGOLO, J., 2009. Novas informações sobre uma nova espécie de Rautisuchia (Pseudosuchia Zittel 1887-1890) do Triássico Médio Brasileiro (Formação Santa Maria). *Reunião anual da sociedade brasileira de paleontologia – Núcle Rio Grande do Sul (PALEO RS) – livro de resumos*, p.14-15.
- FRANÇA, M.A.G.; FERIGOLO, J, & LANGER, M.C, 2011. Associated skeletons of a new middle Triassic “Rautisuchia” from Brazil. *Naturwissenschaften* 98:389–395.
- FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C, & FERIGOLO, J., 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonía* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. In: *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, 379



- FRASER, N.C. & SUES, H.-D. (Eds.), 1994. Early Mesozoic tetrapods. *In the shadow of the dinosaurs*: - 435 pp., New York (Cambridge University Press).
- FREIRE-MAIA, N., 1988. Teoria da evolução: de Darwin à teoria sintética. Editora Itatiaia Limitada; Belo Horizonte (Brasil); Coleção “o homem e a ciência”-série especial- volume 2. 415 p.
- GAFFNEY, E.S., 1980. Phylogenetic relationships of the major groups of amniotes. *In The terrestrial environment and the origin of land vertebrates* (A. L. Panchen, ed.). *Academic Press, London*. pp. 593–610
- GAFFNEY, E.S., 1986. Triassic and early Jurassic turtles. *In: The beginning of the age of dinosaurs: faunal changes across the Triassic–Jurassic boundary* (ed. K. Padian), pp. 183–187. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- GALTON, P.M., 1977. On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Paläontologische Zeitschrift*, 51:234-245.
- GALTON, P.M., 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B: Geologie und Palaontologie*, 116:1-29.
- GALTON, P.M. & CLUVER, M.A., 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals of the South African Museum*, Cape Town, 69(6):121-159, 13 figs., 3 tabs.
- GAMERMANN, N., 1973. Formação Rosário do Sul. *Pesquisas*, 2:5-36.
- GARDINER, B., 1982. Tetrapod classification. *Zool. J. Linn. Soc.* 74:207– 232.
- GAUTHIER, J. A., 1984. A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida. *Ph.D. Thesis*, University of California, Berkeley.
- GAUTHIER, J., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Sciences* 8: 1–56.
- GAUTHIER, J.A. & PADIAN, K., 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. Pp. 185-197, 3 figs. *In: Hecht, M.K.; Ostrom, J.H.; Viohl, G. & Wellnhofer, P., The beginnings of birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstätt. 382 pp.
- GAUTHIER, J. A., KLUGE, A. G. & ROWE, T., 1988a. The early evolution of the Amniota. Pp 103-155. *In: The phylogeny and classification of the tetrapods*; volume 1: Amphibians, reptiles, birds (M. J. Benton, ed.). Clarendon Press, Oxford.
- GAUTHIER, J.A., KLUGE, A. G. & ROWE, T., 1988b. Amniote phylogeny and the importance of

fossils. *Cladistics* 4:105–209.

GAUTHIER, J.A., CANNATELLA, D., QUEIROZ, K. de., KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1989. Tetrapod Phylogeny. In: *The Hierarchy of Life*. Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division) B. Fernholm, K. Bremer and H. Jörnvall, (eds.). Cap. 25. pp. 337-353.

GEBAUER, E.V.I., 2004. Neubeschreibung von *Stagonosuchus nyassicus* v. Huene, 1938 (Thecodontia, Rausuchia) aus der Manda-Formation (Mittlere Trias) von Südwest-Tansania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **231**:1–35.

GHISELIN, M.T., 1966. Application of the theory of definitions to taxonomic principles. *Syst. Zool.* 15:127–130.

GHISELIN, M.T., 1984. "Definition," "character," and other equivocal terms. *Syst. Zool.* 33:104–110.

GORDON JR., M., 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos, DNPM*, 38:1-20.

GOW, C.E., 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Palaeontologia Africana, Johannesburg*, 18:89-131, 37 figs.

GOWER, D.J., 1999. Cranial osteology of a new rausuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, **280**:1-49

GOWER, D.J., 2000. Rausuchian archosaurs (Reptilia, Diapsida): an overview. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaöntologie, Abhandlungen*, **218**:447–488.

GOWER, D. J., 2002. Braincase evolution in suchian archosaurs: evidence from the rausuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**:49-76.

GOWER, D.J. & WILKINSON, M., 1996. Is there any consensus on basal archosaur phylogeny? ; *Proceedings of the Royal Society B*, 263: 1399-1406.

GOWER, D.J., & A.G. SENNIKOV. 1997. *Sarmatosuchus* and the early history of the Archosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 60–73.

GOWER, D. J., 2003. Osteology of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom. *Annals of the South African Museum*, 110, 1–84.

GOWER, D.J. & NESBITT, S.J., 2006. The braincase of *Arizonasaurus babbitti* - further evidence for the non-monophyly of rausuchians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**:79-87.

GOWER, D.J. & SCHOCH, R.R., 2009. Postcranial anatomy of the rausuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(1):103-122.

GÜNTHER, A., 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 167:595-629.

- GRASSÉ, P-P., 1970. *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome XIV Reptiles, Fascicule III.* p. 1428.
- GREGORY, J.T., 1953. “*Thyothorax and Desmotosuchus*” *Pstilla Yale Peabody Mus.* 15.
- HAECKEL, E., 1866. *Generelle morphologie der organism.* Reimer, Berlin.
- HEATON, M. J. & R. R. REISZ., 1986. Phylogenetic relationships of captorhinomorph reptiles. *Can. J. Earth Sci.* 23:402–418.
- HENNIG, W., 1947. Probleme der biologischen Systematik. *Forsch. Fortschr.* 23:276-279.
- HENNIG, W., 1949. Zur Klärung einiger Begriffe de phylogenetischen Systematik. *Forsch. Fortschr.* 25:136-138.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* Berlin: Deutscher Zentralverlag. 370 pp.
- HENNIG, W., 1965. ‘Phylogenetic Systematics’, *Annual Review of Entomology* 10, 97–116.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics.* University of Illinois Press, Urbana.
- HENNIG, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten.* Kramer, Frankfurt.
- HENNIG, W., 1981. *Insect phylogeny.* Wiley, Chichester, UK.
- HENNIG, W., 1983. *Stammesgeschichte der Chordaten.* *Fortschr. Zool. Syst. Evol.* 2:1–208.
- HOFFSTETTER, R., 1955. Thecodontia. Pp. 665-694, 17 figs. *In: Piveteau, J., Traité de paléontologie. Tome V.* Masson et Cie Éditeurs, Paris.
- HOLTZ, T.R.J. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology* 68: 1100–1117.
- HOLZ, M. & SIMÕES, M.G., 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia.* Porto Alegre. Ed. Universidade/UFRGS, 231p.
- HUBBARD, R.J., PAPE, J. & ROBERTS, D.G., 1985. Depositional sequence mapping as a technique to establish tectonic and stratigraphic framework and evaluate hydrocarbon potential on a passive continental margin. *In: BERG, O.R. & WOOLVERTON, D.G. (EDS.) Seismic stratigraphy II: an integrated approach to hidrocarbon exploration. American Association of Petroleum Geologists Memoir, v.39,* p.79-91.
- HUENE, F. von., 1902. Übersicht über die Reptilien der Trias. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen (Neue Folge)* 6:1–84.
- HUENE, F. von., 1908. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, mit Berücksichtigung der

Tiago Raugust

- ausser-europäischen Vorkommnisse. Geologische und Paläontologische Abhandlung (Supplement), Jena, 1:1-419.
- HUENE, F. von., 1914. Neue Beschreibung von *Ctenosaurus* aus dem Göttinger Buntsandstein. Centralblatt Miner Geol Paläontol 496–499 1914: 496–499.
- HUENE, F. von., 1915. Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischier der schwäbischen Trias. *Neues Jb. Min. Geo. Paläontol.*(1)1-27.
- HUENE, F. von., 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monogr. Geo. Paläontol.* (1)4: 1-361.
- HUENE, F. von., 1936. The constitution of Thecodontia. *American Journal of Sciences*, 32:207-217.
- HUENE, F. von., 1938a. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 1938:142-151.
- HUENE, F. von., 1938b. Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beitrag-Band (B)*, 80:264-278.
- HUENE, F. von., 1942. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29*. München: C. H. Beck, 332p.
- HUENE, F. von., 1946. Die großen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten. *Biologisches Zentralblatt*, Leipzig, 65 (7):268-275, 2 Abb.
- HUENE, F. von., 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. VEB Gustav Fischer Verlag Jena. 716 p.
- HUENE, F. von. & STAHLCKER, R., 1931. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. *In: Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie*. 1-82pp.
- HUGHES, B., 1963. The earliest archosaurian reptiles. *South African Journal of Science*, 59(5):221-241.
- HUXLEY, T.H., 1877. The crocodilian remains found in the Elgin sandstones, with remarks on ichnites of Cummington. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom Monograph III* 3: 1–51.
- IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2004. *Vocabulário Básico de Recursos Naturais e Meio Ambiente*. Rio de Janeiro, Ministério do planejamento, orçamento e gestão; 2 ed.
- IRMIS, R.B., NESBITT, S.J., PADIAN, K., SMITH, N.D., TURNER, A.H., WOODY, D. & DOWNS, A., 2007. A Late Triassic dinosauro-morph assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science* 317, 358–361. (doi:10.1126/science.1143325)

Tiago Raugust

- JALIL, N.-E. & PEYER, K., 2007. A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. *Palaeontology*, **50**:417–430.
- JEFFERIES, R.P.S., 1979. The origin of chordates—a methodological essay. In: *The origin of major invertebrate groups* (M. R. House, ed.), Academic Press, London. pp. 443–477.
- JOYCE, W. G., PARHAM, J. E., & J. A. GAUTHIER, J., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *J. Paleontol.* 78:989–1013.
- JUUL, L., 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, **31**:1-38, 1 fig., 2 app.
- KALANDADZE, N. N. & SENNIKOV, A. G., 1985. Novyye reptilii iz Srednego triasia Yuzhnogo Priural'ya. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1985:77–84.
- KISCHLAT, E-E., 1996. O estado atual da taxonomia dos arcossauriformes (Reptilia, Diapsida) triássicos do Brasil. Perspectivas sistemáticas e nomenclaturais na classificação dos tecodontes. *Exame de qualificação para obtenção do título de doutor em ciências*. PPGeo-UFRGS. 167 p.
- KISCHLAT, E-E., 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p.273-316.
- KISCHLAT, E-E., 2003. Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis. Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGeo (UFRGS). 3v., xii+451p., 90fig., 28tab.
- KISCHLAT, E-E, & BARBERENA, M.C., 1999. *Prestosuchus chiquensis* (Crurotarsi, Archosauria) does not need a neotype! *Paleontologia em Destaque*, **14**(26):53.
- KISCHLAT, E-E. & SCHULTZ, C.L., 2000. Introdução a Classificação dos Organismos: Considerações sobre Sistemática Filogenética. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p.11-24.
- KISCHLAT, E-E. & LUCAS, S.G., 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Nothbrook, **23**(2):464-467.
- KREBS, B., 1963. Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). *Paläont. Z.*, **37**:88-95.
- KREBS, B., 1965. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **81**:1-140.
- KREBS, B., 1965. *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien. *Eclogae Geol Helvetiae* **62**: 697–714.

Tiago Raugust

- KREBS, B., 1974. Die Archosaurier. *Die Naturwissenschaften*, Berlin, 61:17-24, 4 figs.
- KREBS, B., 1976. Pseudosuchia. In: Kuhn, O (ed.). *Handbuch der Palaeoherpetologie*, Teil 13: Thecondontia. Gustav Fischer-Verlag, p. 40-98.
- KUHN, O., 1964. Ungelöste Probleme der Stammesgeschichte der Amphibien und Reptilien. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 118/119:293–325.
- LANGER, M.C., ABDALA, F., RICHTER, M. & BENTON, M.J., 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences IIA* 329, 511–517.
- LANGER, M.C. & SCHULTZ, C.L., 2000a. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS, p.246-272.
- LANGER, M.C. & SCHULTZ, C.L., 2000b. A New Species of The Late Triassic Rhynchosaur *Hyperodapedon* From The Santa Maria Formation Of South Brasil. In: *Palaeontology*, Vol. 43, Part 4, 2000, pp. 633±652.
- LANGER, M. C., BITTENCOURT, J.S. & SCHULTZ, C.L. 2010. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 101:301-332.
- LAURENTI, J. N., 1768. *Classis Reptilium. Specimen medicum, exhibens synopsis Reptilium emendatum, cum experimentis circa venena et antidote Reptilium Austriacorum*. J. Thom., Nob, et Trattnern, Vienna.
- LAURENTI, J.N. 1768b. *Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum*. Vienna: J.T.N. de Trattnern, 214 pp.
- LAURIN, M.L. & REISZ, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 113, pp. 165-223.
- LAUTENSCHLAGER, S. 2008. Revision of *Rauisuchus Tiradentes* (Archosauria: Rausuchia) from the late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implications for rausuchian phylogeny. Department für Geo und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, Diplomarbeit, 77p.
- LAUTENSCHLAGER, S. 2009. A revision of *Rauisuchus tiradentes* – new information on the anatomy of rausuchian archosaurs and phylogenetic implications. *J. V. P.*, 29(3): 133A.
- LAUTENSCHLAGER, S. & DESOJO, J.B., 2011. Reassessment of the Middle Triassic rausuchian archosaurs *Ticinosuchus ferox* and *Stagonosuchus nyassicus*. *Paläontol Z*
- LAUTERBACH, K.-E., 1989. Das Pan-Monophylum–Ein Hilfsmittel für die Praxis der phylogenetischen Systematik. *Zool. Anz.* 223:139–156.

- LAVINA, E. L., 1982. Paleontologia, Estratigrafia, e Bioestratigrafia da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Grupo Rosário do Sul) na Folha de Catuçaba, RS. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre.
- LAVINA, E. L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeográfica do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná. *Tese de doutoramento*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- LEAL, L.A., AZEVEDO, S.A.K., KELLNER, A.W.A., & da ROSA, A.A.S., 2004. "A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil". *Zootaxa* 690: 1–24.
- LEAL, M. E. de C., 2006. Ontogenia, filogenia e paleontologia. *In: Paleontologia de vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. GALLO, V fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista bras. paleont.* 9(3):273-282.
- LI, C., X.-C. WU, Y.-N. CHENG, T. SATO, & L. WANG. 2006. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. *Naturwissenschaften* 93:200–206.
- LIPARINI, A., 2010. Evolução da estrutura locomotora em arcossauros, com enfoque em rauissúquios: aspectos biomecânicos e morfofuncionais. Monografia apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências. IGEO/UFRGS, 82f.
- LONG, L. A. & MURRY, P. A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the Southwestern United States. *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*, 4:1-254.
- MARTÍNEZ, P. N. & SERENO, P. C., ALCOBER, O.A., COLOMBI, C.E., RENNE, P.R., MONTAÑEZ, I.P. & CURRIE, B.S., 2011 - A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331, 206–210.
- MASTRANTONIO, B. M., 2010. Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rauisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rauissúquios. *Tese (Doutorado)*. - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. 244p.
- MASTRANTONIO, B. M., SCHULTZ, C. L., & DESOJO, J. B., 2013. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). *In*. Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, 379. <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.10>
- MAYR, E.E., 1998. O desenvolvimento do pensamento biológico. Diversidade, evolução e herança. UNB (editora), 1107p.
- MEHL, M. G., 1915. *Poposaurus gracilis*, a new reptile from the Triassic of Wyoming. *Journal of*

Geology, 23:516-522.

- MELO, T.P., SOARES, M.B. & OLIVEIRA, T.V., 2009. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn *et al.*, 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. PALEO RS (2009). São João do Polêsine Livro de resumos, p.16.
- MENDES, J. C., 1982. Paleontologia Geral. 2 ed. LTC – Livros Técnicos e Científicos -; Rio de Janeiro, p. 400.
- MERREM, B. 1820. Versuch eines Systems der Amphibien. Iohann Marburg: Christian Krieger, 412 pp.
- MEYEN, S.V., 1987. Fundamentals of palaeobotany. London, UK: Chapman and Hall.
- MEYER, H. von., 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. Palaeontographica, 7(5):253-346.
- MIALL, A.D., 1986. Eustatic sea level changes interpreted from seismic stratigraphy: a critique of the methodology with particular reference to the north sea Jurassic record. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v.70, p.131-137.
- MILANI, E. J., FRANÇA, A. B. & MEDEIROS, R. A., 2007. Roteiros geológicos. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, Estado do Paraná. Boletim de Geociências da Petrobras, Rio de Janeiro, v. 15, n. 1, p. 135-62.
- MITCHELL, P.C., 1901. On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.* 8: 173–275.
- MODESTO, S. P., 1999. Observations of the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Palaeontol. Afr.* 35:7–19.
- MODESTO, S.P., 2000. *Eumotosaurus africanus* and the Gondwanan ancestry of anapsid reptiles. *Palaeontologia africana*, vol. 36, pp. 15-20.
- MODESTO, S.P. & ANDERSON, J.S., 2004. The Phylogenetic Definition of Reptilia. *Syst. Biol.* 53(5):815–821.
- MURRY, P.A. & LONG, R.A., 1989. Geology and paleontology of the Chinle Formation, Petrified Forest National Park and vicinity, Arizona and a discussion of vertebrate fossils of the southwestern Upper Triassic. Pp. 29-64, 15 figs. In : LUCAS, S.G. & HUNT, A.P., Dawn of the age of dinosaurs in the American southwest. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque. vi+414 pp., 9 pls.
- NELSON, G. 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* 19: 373-384.
- NELSON, G., & PLATINICK, N., 1981. Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. *Columbia University Press*, New York. [Chapter 2 is a readable and stimulating review of the



history of systematic thought) 567 pp.

NESBITT, S. J. 2003. *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergence. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**:S234–S237.

NESBITT, S. J. 2005. The osteology of the pseudosuchian *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology*, **17**:19–47.

NESBITT, S. J. 2007. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod-like convergence, and the distribution of related taxa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **302**:1–84.

NESBITT, S.J., 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bull Am Mus Nat Hist* 352: 1–292.

NESBITT, S. J. & NORELL, M. A. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**:1045–1048.

NESBITT, S. J., IRMIS, R. B. & PARKER, W. G., 2007. A critical reevaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America. *J. Syst. Palaeontol.* **5**, 209–243. (doi:10.1017/S1477201907002040).

NESBITT, S.J., M.R. STOCKER, B. SMALL, & A. DOWNS. 2009a. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 814–864.

NESBITT, S. J. 2011. The early evolution of Archosauria: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 1–292.

NESBITT, S.J, LIU, J, & LI, C. 2011. The oldest archosaur: A sail-backed suchian from the Heshanggou Formation (Early Triassic: Olenekian) of China. *Earth Env SciTrans Roy Soc Edinburgh* 101: 271–284.

NESBITT, S.J, BRUSATTE, S.L., DESOJO, J.B., LIPARINI, A., FRANÇA, M.A.G., WEINBAUM, J, & GOWER, D.J., 2013. *Rauisuchia*. In: *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, 379.

NEWTON, E.T. 1894. Reptiles from the Elgin sandstone—description of two new genera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 185: 573–607.

NOVAK, S.E. 2004. A new specimen of *Postosuchus* from the Late Triassic Coelophysis Quarry, siltstone member, Chinle Formation, Ghost Ranch, New Mexico. M.S. thesis, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina, 78 pp.

NOVAS, F. E. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Paleontology*, **35**(1):51-62.

- NOVAS, F. E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(4):400-423.
- NOVAS, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 723–741.
- OLIVEIRA, T.V. de. & SCHULTZ, C.L., 2007. La predominancia de *Exaeretodon* Cabrera 1943 en una sección Triásica de Brasil y su probable correlación con el mismo evento en la porción mediana superior de la Formación Ischigualasto (Triásico de Argentina). In: *XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Trelew. XXIII JAPV - Programa de Comunicaciones Cientificas y Libro de Resúmenes*, p. 9.
- OLIVEIRA, T.V. de., SOARES, M. B. & SCHULTZ, C.L., 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382: 1–71.
- OLSEN, P.E., H.-D. SUES, & M.A. NORELL. 2000. First record of *Erpetosuchus* (Reptilia: Archosauria) from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 633–636.
- OLSON, E.C., 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. *Fieldiana Geology*, vol. 11, pp. 1-53.
- OSBORN, H. F., 1903a. On the primary subdivision of the Reptilia into two subclasses, Synapsida and Diapsida. *Science* 17:275–276.
- OSBORN, H. F., 1903b. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 1(8):449-507.
- OWEN, R., 1859. Palæontology. In : ANONOMASTOS , *Encyclopædia Britannica. Dictionary of Arts, Sciences & General Literature. Volumen 17. Oro-Pla. 8 th edition.* Little, Brown & Co., Boston. Pp. 91-176, 115 figs.
- PADIAN, K. [Ed.], 1986. The beginning of the age of dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary. *New York (Cambridge University Press)*. 378 pp.
- PADIAN, K., 1989. Did “thecodontians” survive the Triassic? pp. 401-414, 1 fig. In: LUCAS, S.G. & HUNT, A.P., *Daw of the age of dinosaurs in the American southwest*. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque. Vi+414 pp., 9pls.
- PARRISH, J.M., 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, Boulder, 1(2):1-35, 34 figs.
- PARRISH, J.M., 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(3):287-308, 9 figs., 2 tabs., 1 app.

Tiago Raugust

- PATTERSON, C., 1982. Morphological characters and homology. In: *Problems of Phylogenetic Reconstruction* (K. A. Joysey, ed.). Academic Press, London. pp. 21–74.
- PATTERSON, C., 1988. Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.* 5: 603-625.
- PEYER, K.; CARTER, J. G.; SUES, H. -D.; NOVAK, S. E.; & OLSEN, P.E., 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**:363–381.
- PINNA, G. & ARDUINI, P., 1978. Un nuovo esemplare di *Ticinosuchus ferox* Krebs, rinvenuto nel giacimento Triassico di Besano. *Natura, Societa` Italiana di Scienze Naturali*, Milano, 69, 73–80.
- PITMAN, W.C., 1978. Relationship between eustasy and stratigraphic sequences of passive margins. *Geological Society of America Bulletin*, v.89, p.1389-1403.
- POUGH, F.H., JANIS, C.M. & HEISER, J.B., 2006. Vertebrate Life. 6ed. *Pearson Education*, Prentice Hall (ed.).764 p.
- PRESS, F., SIEVER, R., GROTZINGER., J. & JORDAN, T.H., 2006. Para entender a Terra. 4 ed. *Bookman*, , 656 p.
- PRICE, L.I., 1946. Sôbre um novo p[s]eudosuquio do Triássico Superior do Rio Grande Sul. *Boletim, Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM)*, 120:1-38.
- RAUGUST, T, & SCHULTZ, C.L., 2009. Um novo registro de *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriforme, Proterochampsidae) para o Triássico Médio sul-rio-grandense e considerações acerca da sistemática de Proterochampsidae. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 140p.
- RAUHUT, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 69: 1–214.
- REICHEL, M., SCHULZ, C.L. & PEREIRIRA, V.P., 2005. Diagenetic pattern of vertebrate fossils from the traversodontidae biozone, Santa Maria Formation (Triassic), Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleologia*.8(3):173-180.
- REICHERT, C., 1937. Über die Visceralbogen der Wirbelthiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. *Archive fen Anatomie, Physilogie und Wissenschaftlichen Medicin*. pp.120-222.
- REIG, O. A., 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios Del Triásico de Ischigualasto. *Revista de la Asociacion Geológica Argentina*, **13**:257-270.
- REIG, O.A., 1961. The proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 139(5), abril, pp. 229-292.
- REIG, O.A., 1967. Archosaurian reptiles: a new hypothesis on their origins. *Science* (157): 565-568.

Tiago Raugust

- REIG, O. A., 1970. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 139(5):229-292.
- REISZ, R. R., 1981. A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. *Spec. Publ. Misc. Nat. Hist. Univ. Kansas* 7:1-74.
- RENESTO, S., CONFORTINI, F., GOZZI, E., MALZANNI, M. & PAGANONI, A., 2003. A possible rauisuchid (Reptilia Archosauria) tooth from the Carnian (Late Triassic) of Lombardy (Italy). *Riv. Mus. Sc. Nat. "E. Caffi" BERGAMO*, 22, 109-144 pp. ISSN 0393-8700.
- RICHTER, S. & MEIER, R., 1994. The Development of Phylogenetic Concepts in Hennig's Early Theoretical Publications (1947-1966). *Systematic Biology*, Jun., 43 (2) pp. 212-221.
- RIEPEL, O., 2000. Turtles as diapsid reptiles. *The Norwegian Academy of Science and Letters • Zoologica Scripta*, 29, 3, July 2000, pp199-212.
- ROMER, A.S., 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p.
- ROMER, A. S., 1966. *Vertebrate paleontology*, 3rd ed. *University of Chicago Press*, Chicago.
- ROMER, A. S., 1968. Notes and Comments on Vertebrate Paleontology. *University of Chicago Press*, pp. 1-304.
- ROMER, A. S., 1971a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. *Breviora*, 73:1-8.
- ROMER, A. S. 1971b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new longsnouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, 379:1-22.
- ROMER, A. S., 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVI. Thecodont Classification. *Breviora*, 395:1-24.
- ROSA, D., 1918. Ologenesi, nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi. R. Bemporad e Figlio, Firenze.
- ROSS, C.A., BAULD, A. & MENNING, M., 1994. Project pangea time scale. In: KLEIN, G.D. (Ed), *Paleoclimate, tectonics and sedimentation during accretion. Zenith and breakup of a supercontinent*. *Geo. Soc. Am. Spec.Pap.*, 288.
- RUBERT, R.R. & SCHULTZ, C. L., 2004. Um Novo Horizonte de Correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 31(1):71-88.
- SANDER, P. M. 1992. The Norian *Plateosaurus* Bonebeds of central Europe and their taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93, 255-299.
- SCHERER, C.M.S., 1994. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária – RS. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 100p.

- SCHERER, C.M.S., FACCINI, U.F. & LAVINA, E.L.C., 2000. Arcabouço Estratigráfico do Mesozoico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.F. (eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*, Edição CIGO/UFRGS, 444p.
- SCHNEIDER, R.L., MÜHLMANN, H., TOMMASI; MEDEIROS, R.A., DAEMON, R. & NOGUEIRA, A.A., 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: *CONGR. BRAS. GEOL.*, 27, Porto Alegre, *Anais...* SBG, v.1, p.41-65.
- SCHULTZ, C. L., 1991. Os Rincosauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo. Vol. 1. Tese de Doutorado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 217p.
- SCHULTZ, C. L., 1995. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia. UBEA/PUCRS, Série Ciências da Terra, 1: 25-32.
- SCHULTZ, C. L., 2005. Biostratigraphy of the Non-Marine Triassic: Is a Global Correlation Based on Tetrapod Faunas Possible?. In: *Applied Stratigraphy*. Eduardo Koutsoukos (editor). Springer ed. P. 123-145.
- SCHULTZ, C. L. & AZEVEDO, S. A., 1990. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul – Brasil. In: *Paula-coutiana*, Porto Alegre, v.4, p.23-33.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S., BARBERENA, M. C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior Sul-Rio-Grandense. In: *CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 38, Camboriú – SC, 1994. *Boletim de Resumos*, p.107-108.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S. & BARBERENA, M. C., 2000. Biostratigraphy of southern brazilian middle-upper triassic. *Revista brasileira de geociências*. 30(3): 491-94.
- SCHULTZ, C.L. & SOARES, M. B., 2006. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictidosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. *Ciência e Nature*, edição especial do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. p. 41.
- SCHULTZ, C. L. & LANGER, M. C., 2007. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paleontologia: cenários de vida*. Rio de Janeiro: Interciência, 1:277-299.
- SEN, K., 2005. A new raiisuchian archosaur from the Middle Triassic of Índia. *Palaeontology*, **48**(1): 185-196.
- SENNIKOV, A. G., 1988. New Rausuchidae from the Triassic of the European Part of the USSR. *Paleontol. Zh.*, 2:124-128.
- SENNIKOV, A. G., 1990. New Data on the Rausuchidae from Eastern Europe. *Paleontol. Zh.*, 3:3 - 16.

Tiago Raugust

- SENNIKOV, A. G., 1995. Early Thecodonts of Eastern Europe. *Trudy Paleontol. Inst.*, 263:1-144.
- SERENO, P.C., 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, 2:1-53, 28 figs., 3 tabs., 1 app.
- SERENO, P. C., 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Syst. Biol.* 54(4): 595-619.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B., 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 180(1):21-52.
- SERENO, P. C. & NOVAS, F. E., 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science*, 258, 1137-1140.
- SHUBIN, N. H. & SUES, H-D., 1991. Biogeography of Early Mesozoic continental tetrapods: patterns and implications, *Paleontology*, 17(3):214-230.
- SILL, W. D., 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the raiisuchid thecodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146(7):317-362.
- SIMPSON, G. G., 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamalífero, *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, Buenos Aires, 26(3):281-297.
- SMITH, N.D., P.J. MAKOVICKY, W.R. HAMMER, & P.J. CURRIE. 2007. Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151: 377–421.
- SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L. & HORN, B. L. D. 2011a. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 83, 329–354.
- SOARES, M.B, ABDALA, N.F. & BERTONI-MACHADO. 2011b. A sectorial toothed cynodont from the Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation and comments on the Brazilian continental Triassic biostratigraphy. *Geodiversitas*, in press.
- STEEL, R. 1970. Saurischia. *In*: Kuhn, O. (ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Teil 14. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, p 87.
- SUES, H.-D., 1990. *Staurikosaurus* and Herrerasauridae. Pp. 143-147, 2 figs., 1 tab. *In*: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- SUES, H.-D., OLSEN, P. E., CARTER, J. C. & SCOTT, D. M., 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 329–343.
- SULEJ, T., 2005. A new raiisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**: 78–86.

- TARSITANO, S., 1983. Stance and gait in theropod dinosaurs. *In: KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & OSMÓLSKA, H., Second symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, Jadwisin 1981. Acta Palaeontologica Polonica, Warszawa, 28(1-2):251-264, 7 figs.*
- TATARINOV, L. P. 1960. Otkrytiye psevdosukiy v verkhney Permi SSSR. *Paleontologicheskii Zhurnal, 1960, 74–80.*
- THULBORN, R.A., 1979. A proterosuchian thecodont from the Rewan Formation of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum, Brisbane, 19(3):331-344, 1 fig., 5 pls.*
- TUCKER, M. E. & BENTON, M. J., 1982. Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol. 40, 361–379.*
- VOIGT, S. & GANZELEWSKI, M., 2010. Toward the origin of amniotes Diadectomorph and synapsid footprints from the early Late Carboniferous of Germany. *Acta Palaeontol. Pol. 55 (1): 57–72, 2010.*
- YOUNG, C. C., 1964. The pseudosuchians in China. *Paleontologia Sinica, 151:1-205.*
- WALKER, A. D., 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, B, 248: 53-134.*
- WALKER, J.D., GEISSMAN, J.W., BOWRING, S.A., & BABCOCK, L.E., 2012. Geologic Time Scale v. 4.0: Geological Society of America, doi: 10.1130/2012.CTS004R3C.
- WATSON D. M. S. 1917. A sketch classification of the Pre-Jurassic tetrapod vertebrates. *Proceedings of the Zoological Society of London, 1917, 167–186.*
- WATTS, A.B., 1982. Tectonic subsidence, flexure and global changes of sea level. *Nature, v.297, p.469-474.*
- WEBB, G.J.W. & GANS, C., 1982. Galloping in *Crocodylus johnstoni* – a reflection of terrestrial activity? *Records of the Australian Museum, Sydney, 34(14):607-618, 4 figs.*
- WEEMS, R. E. 1980. An unusual newly discovered archosaur from the Upper Triassic of Virginia, U.S.A. *Transactions of the American Philosophical Society 70:1–53.*
- WEINBAUM, J. C. 2002. Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi). *Texas Tech University, Lubbock, Texas, M. S. thesis, 78p.*
- WEINBAUM, J. C. 2013. Postcranial skeleton of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Paracrocodylomorpha), from the upper Triassic of the United States. . *In. Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) Geological Society, London, Special Publications, 379.*

Tiago Raugust

- WEINBAUM, J. C. & HUNGERBÜHLER, A. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southwestern U.S.A. *Palaöntologische Zeitschrift*, **81**(2):131–145.
- WHITE, I.C., 1908. Relatório final da comissão de estudos das minas de carvão de pedra do Brasil. Imprensa nacional, Rio de Janeiro. In: *Gondwana Symposium*, 7, DNPM, São Paulo, 1988.617 p.
- WILD, R. 1978a: Die Saurier von Kupferzell-Bauersbach. Vorläufige Ergebnisse der Fossilgrabung beim Autobahnbau. – Jb. Württembergisch Franken, **62**: 181–196; Schwäbisch Hall.
- WILD, R., 1978b. Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana* 17: 176–256.
- WILD, R., 1980a: The fossil deposits of Kupferzell, Southwest Germany. – *Mesozoic Vertebrate Life*, **1**: 15–18; San Diego.
- WILD, R., 1980b: Die Saurierfunde von Kupferzell. – *Schwäb. Heimat*, **31**: 110–117; Stuttgart.
- WILD, R., 1981: Die Fossilfunde beim Autobahnbau bei Kupferzell. – *Bl. schwäb. Albver.*, **86**:48–51; Stuttgart. WITMER, L. M. (1990):
- WILEY, E. O., 1975. Karl R. Popper, systematics, and classification—A reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.* 24:233–243.
- WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., KENDALL, C.G., ST. C., POSAMENTIER, H.W., ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (eds.) 1988. Sea-level changes: an integrated approach. *Society of Economic paleontologists and Mineralogists Special Publication*, v.42, 407p.
- WILLISTON, S. W., 1917. The phylogeny and classification of reptiles. *Journal of Geology*, 25, 411–421.
- WOODWARD, A. S., 1898. *Outlines of Vertebrate Palaeontology*, p. 142.
- WOODWARD, A. S., 1907. On some fossil reptilian bones from the state of Rio Grande do Sul. *Revista do Museu Paulista*, 7:137-150.
- WU, X.-C., 1981. The discovery of a new thecodont from north east Shanxi. *Vertebrata PalAsiatica* 19: 122–132.
- WU, X.-C., & RUSSELL, A. P.. 2001. Redescription of *Turfanosuchus dabanensis* (Archosauriformes) and new information on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:40–50.
- WU, X.-C., LIU, J., & LI, J.-L., 2001. The anatomy of the first archosauriform (Diapsida) from the terrestrial Upper Triassic of China. *Vertebrata PalAsiatica* 39:251–265.
- WU, X., SUN, A., 2008. Archosauromorpha. In: Li J, Wu X, Zhang F, eds. *The Chinese fossil reptiles and their kin*. Beijing: Science Press. pp 167–182.



- ZERFASS, H., 1998. Estratigrafia da sedimentação Meso e Neotriássica no Município de São Pedro do Sul, RS: faciologia, análise de proveniência e história diagenética. Trabalho de conclusão, Curso de Graduação em Geociências, UNISINOS. 177p.
- ZERFASS, H., 2003. História Tectônica e Sedimentar do Triássico da Bacia do Paraná (Rio Grande do Sul, Brasil) e Comparação Geológica com as Bacias de Ischigualasto e de Cuyo (Argentina). *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGeo (UFRGS).
- ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.J.V., FACCINI, U.F. & JR. CHEMALE, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata on Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, 1-21p.
- ZHANG, F.K., 1975. A new thecodont *Lotosaurus*, from the Middle Triassic of Hunan. *Vertebr. Palasiatica* 13:144–147.
- ZIMMERMANN, W., 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogentik und anderer Gruppierungs Wissenschaften. In E. Abderhalden (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. 3, 2, Teil 9. Urban and Schwarzenberg, Berlin.
- ZITTEL, K.A., 1887-90. Palæozoologie. III. Band. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). In: SCHIMPER, W.P.; SCHENK, A. & ZITTEL, K.A., *Handbuch der Palæontologie. I. Abtheilung*. R. Oldenbourg, München und Leipzig. Xii+900 pp., 719 Abb.
- ZITTEL, K. A. v., 1902. Text-book of palaeontology. MacMillan and Co., London. [English translation by C. R. Eastman.].
- ZUG, G.R., 1974. Crocodilian galloping: an unique gait for reptiles. *Copeia*, New York, 2:550-552, 2 figs.

## 8. Glossário

**Antepaís:** É um tipo de bacia sedimentar gerada por um cinturão orogênico e localizada entre este e um cráton. *Ver* cráton.

**Árvore filogenética:** No sentido da sistemática filogenética é um *dendrograma* que expressa relações filogenéticas (ou genealógicas) entre táxons terminais e entre espécies ancestrais e descendentes, contendo mais informações que os *cladogramas* e gerando hipóteses mais complexas (AMORIM, 2002). *Ver* dendrograma e cladograma.

**Archosauomorpha:** Foi um nome proposto em bases não-cladistas por Huene (1946:271) como “Archosauria+Rhynchocephalia”, sendo que, naquela época, os rincossaurios não eram admitidos como tal por serem relacionados aos lepidossauromorfos, e somente após diversos trabalhos (e.g. CARROL, 1976; BRINKMAN, 1981; GAUTHIER, 1984, 1986; BENTON, 1984) surgiu uma tendência em classificar os rincossaurios como formas afins aos arcossaurios. O nome Archosauomorpha foi transferido para a filosofia cladista por Benton (1983b) que se referiu a este grupo como uma linhagem divergente dos lepidossauromorfos, unindo Prolacertiformes, Archosauria e Rhynchosauria. Ele não usou definições por base-nodal ou base-estemática porque, naquele momento, essa proposta ainda não tinha sido formulada. Atualmente, o archosauomorfa que detem o registro mais antigo é o proterossúquio russo *Archosaurus rossicus* Tatarinov 1960, composto por um crânio parcial e alguns elementos desarticulados do pós-crânio da localidade de Vyazniki, que é inferida como pertencente ao final do Permiano (Tatariano tardio) (EZCURRA *et al.*, 2013).

**Autapomorfia:** É o estado derivado (apomorfia) de um caráter exclusivo de um determinado táxon. *Ver* monofiletismo.

**Bacia intracratônica:** Entende-se por bacias intracratônicas (também conhecidas por “interiores”) aquelas compostas por rochas sedimentares e localizadas sobre grandes extensões continentais. Ou seja, é uma bacia correspondente a uma depressão topográfica em área cratônica. *Ver* cráton.

**Bacia sedimentar:** Uma região com extensão de pelo menos 10.000 km<sup>2</sup> em que a combinação de subsidência e deposição constitui espessas acumulações de sedimentos e rochas

sedimentares. (PRESS *et al.*, 2006). Este conjunto de rochas sedimentares guarda uma relação geométrica e/ou histórica mútua, e cuja superfície atual não necessariamente se comporta como uma bacia de sedimentação.

**Bioestratigrafia:** Ramo da estratigrafia que classifica as camadas fossilíferas em unidades bioestratigráficas com base no conteúdo paleontológico (MENDES, 1982). Ver unidade bioestratigráfica.

**Biozona:** Ver unidade bioestratigráfica.

**Cinturão Orogênico (cintura sísmica):** É uma zona sísmica de forma alongada, geralmente situada ao longo dos limites exteriores das placas tectônicas (IBGE, 2004). Esta faixa de terreno sofreu movimento, metamorfismo, deformação e rearranjo após um evento tectônico (orogenia). Cordilheiras de montanhas são exemplos de cinturões orogênicos que se estendem por milhares de quilômetros, mas apresentam largura relativamente limitada (algumas dezenas a poucas centenas de quilômetros) situando-se nas margens continentais, próximo a fossas oceânicas (e.g. Andes), ou, ainda, podem ocorrer no interior de continentes, entre duas áreas cratônicas (e.g. Himalaias).

**Clado:** É um grupo monofilético, ou seja, uma linhagem composta pelo antecessor comum e todos os seus descendentes (SERENO, 2005).

**Clado coronal [do inglês “crown clade” de QUEIROZ, 2007]:** É uma das categorias de clado (e.g. clado coronal; clado total; grupo estemático; clado apomórfico) originalmente reconhecidas, mas não denominadas, por Hennig (1965, 1966). Após o trabalho original de Hennig (*op.cit.*) esta categoria de clado também recebeu diferentes designações como: “group” (grupo) Hennig (1969, 1981), e “crown group” (grupo-coronal) Jefferies (1979).

O clado-coronal é originado a partir de um mesmo antecessor comum mais recente de dois táxons com representação atual. Sendo o nó presente na base do clado coronal denominado “nó coronal”. Ver clado e grupo estemático.

**Clado total [do inglês “total-clade” de QUEIROZ, 2007].** Assim como o “clado coronal”, esta é uma das categorias de clado originalmente reconhecidas por Hennig (1965, 1966). Também recebeu diferentes designações: “total groups” (grupo total) Jefferies (1979), “pan-monophyla”

Lauterbach (1989), “stem clades” de Queiroz & Gauthier (1992) e “panstems” Joyce *et al.* (2004).

O Clado total é composto pelo clado coronal, sua linhagem estemática e os ramos laterais da linhagem estemática.

**Cladograma:** É um dendrograma que expressa relações filogenéticas (ou genealógicas) entre táxons evidenciados por sinapomorfias. As conexões entre as espécies indicam apenas uma história comum, e não uma espécie ancestral propriamente dita.

**Classificação:** Prática necessária ao reconhecimento da diversidade paleobiológica. Classificar é agrupar, levando-se em conta semelhanças comparáveis. Segundo Simpson (1961; *apud* MENDES, 1988) a classificação corresponde à ordenação dos organismos em grupos (ou conjuntos) com base nas suas afinidades. Na prática, utilizam-se os termos “sistemática”, “taxonomia” e “classificação” como sinônimos, pois não há consenso na definição destes termos. *Ver sistemática.*

**Cotylosauria:** Foi um grupamento originalmente proposto por Cope (1880) como uma das três subordens (*e.g.* Pelycosauria, Anomodontia e Cotylosauria) de Theromorpha. Sua subordem Cotylosauria incluía exclusivamente Diadectidae, entretanto autores subsequentes utilizaram esta denominação de modo mais abrangente (*e.g.* CASE, em 1911, adicionalmente aos diadectídeos, incluiu *Bolosaurus*, pareiasaurídeos, captorhinídeos, *Seymouria*, procolofonídeos e *Pantylus* em Cotylosauria). Já que naquele tempo, *Seymouria* era interpretado como o mais primitivo amniota, Cotylosauria tornou-se um termo de referência ao estoque basal deste grande grupo.

Alternativamente, Olson (1947) eliminou esse termo de sua classificação, substituindo-o pela subclasse Parareptilia, que era composta pelas ordens Diadecta – incluindo Seymouriamorpha, Diadectomorpha, Procolophonia e Pareiasauria - e Chelonia.

Romer (1956, 1966), entretanto, retornou a utilizar a nomeação Cotylosauria, que junto à ordem Chelonia, constituíam a subclasse Anapsida (classe Reptilia), colocando em separado a família Diadectidae (classe Amphibia).

Somente com as análises filogenéticas de autores como Gauthier *et al.* (1988a), Laurin & Reisz (1995), Lee (1995), deBraga & Rieppel (1997), Modesto (2000) e Berman *et al.* (2000), que propõem um critério classificatório com base em homologias, é que o termo Parareptilia (um clado basal de Reptilia) foi retomado em conciliação com o termo Cotylosauria (um clado

intermediário a Tetrapoda e Amniota) (e.g. VOIGT & GANZELEWSKI, 2010; LAURIN & REISZ, 1995).

**Cráton:** Porção da crosta terrestre que permaneceu estável e sofreu pouca deformação por longos períodos em relação a uma determinada época geológica. Em um aspecto atual, restringe-se a áreas continentalizadas e suas adjacências (IBGE, 2004). Nessas regiões os movimentos dominantes são os verticais (isostáticos) e os processos geológicos atuantes são principalmente decorrentes desses movimentos (erosão X deposição).

**Crocodylomorpha:** É um táxon proposto por Walker (1970) na inclusão de *Crocodylus*, *Protosuchus*, *Pedeticosaurus*, *Baurusuchus* e *Hallopus*. Esta denominação foi utilizada dentro de um contexto cladístico, pela primeira vez, na tese de Ph. D de Gauthier (1984) para se referir aos gêneros *Sphenosuchus*, *Pseudhesperosuchus*, *Terrestrisuchus*, e *Crocodylia* (entretanto considerou como *Crocodylomorpha incertae sedis* os táxons *Hesperosuchus*, *Gracilisuchus*, *Lewisuchus*, *Erpetosuchus*, e *Hallopus*). Um pouco depois, Benton & Clark (1988:315), se referiram a *Crocodylomorpha* como o clado que inclui “sphenosuchians and crocodyliforms”. De um modo genérico, esta denominação serve para reunir a linhagem dos crocodilianos atuais e seus fósseis relacionados, como os esfenossuquídeos (e.g. *Hesperosuchus*, *Sphenosuchus*, *Terrestrisuchus*) e os protossuquídeos (e.g. *Protosuchus*) (CLARK *et al.*, 2000, 2004; SUES *et al.*, 2003; BRUSATTE *et al.*, 2010).

**Cronoestratigrafia:** Parte da estratigrafia que trata do estudo das idades das rochas e das camadas geológicas. Este estudo culmina com a determinação e apresentação de um quadro estratigráfico que apresenta a definição das idades, absolutas ou relativas, das unidades estratigráficas [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 10/08/2010)]. Ver unidade cronoestratigráfica.

**Definição por base ramal [do inglês “branch-based” de QUEIROZ, 2007]:** Uma das maiores diferenças entre a nomenclatura da *sistemática tradicional* e da *sistemática filogenética* reside na maneira como os nomes dos táxons são definidos (de QUEIROZ & GAUTHIER, 1994; de QUEIROZ 1997, 2000, 2007). Dentro desta visão, três definições filogenéticas (e.g. base ramal, base nodal, base apomórfica) dos nomes dos táxons foram propostas (HENNIG, 1969, 1981; de QUEIROZ & GAUTHIER, 1990; de QUEIROZ, 2007)<sup>1</sup> A definição por base ramal também é conhecida

<sup>1</sup> Muitas das definições da taxonomia filogenética se devem originalmente a Hennig (1965, 1966, 1969, 1981). Contudo, existem autores (e.g. SERENO, 2005) que interpretam o estabelecimento “oficial” da taxonomia filogenética devido aos trabalhos

na literatura como “stem-based” (base-estemática) *sensu* de QUEIROZ & GAUTHIER (1990, 1992, 1994).

A definição por base ramal serve para nomear o clado originado a partir de um ramo de uma árvore filogenética, sendo que este ramo representa uma linhagem entre dois eventos de divergência, contudo o clado não inclui o nó em sua base ou qualquer outro ramo conectado a este nó. *Ver* táxon, sistemática tradicional e sistemática filogenética.

**Dendrograma:** Qualquer diagrama ramificado (um sistema parcialmente ordenado) em que elementos terminais são reunidos entre si, em vários níveis, por algum critério (IBGE, 2004). Em sistemática, este diagrama conecta táxons, podendo ser uma *árvore filogenética* ou um *cladograma*, visto que a reunião destes apresenta comumente, como critério, a semelhança geral, média numérica de semelhança, ou parentesco filogenético. *Ver* árvore filogenética e cladograma.

**Deriva continental:** Movimentos de grandes porções dos continentes do globo.

**Erythrosuchidae:** A família Erythrosuchidae Watson 1917, foi proposta com base apenas em *Erythrosuchus africanus* Broom 1905, o qual um comprimento corporal entre 4.75-5m (e.g. *Erythrosuchus africanus*, NHMUK R3592, NM QR1473, SAM-PK-905; GOWER 2003).

Atualmente este táxon inclui formas que se diferenciam dos proterosuquídeos por serem mais robustos, com crânios mais altos e avantajados, portadores de uma postura mais próxima de ortógrada (EZCURRA *et al.*, 2013). Apresentam uma distribuição temporal que vai do início do Eo-triássico ao Triássico Médio (Anisiano – o gênero *Chalishevia*), sendo conhecidos na África do Sul, Rússia, China, e possivelmente Índia. *Ver* Proterosuchia.

**Estratigrafia:** É o estudo da correlação, descrição e classificação dos estratos de rochas sedimentares (PRESS *et al.*, 2006).

**Estratigrafia de sequências:** O ano de 1977 marcou o início da estratigrafia dinâmica, em uma série de artigos da Exxon Research Company que interpretava a geração das sequências sedimentares como globalmente controladas por fenômenos de eustasia e correlacionáveis entre si. Autores subsequentes contestaram a eustasia como sendo o fator determinante da geração

Tiago Raugust

destas sequências, advogando em defesa da tectônica (PITMAN, 1978; WATTS, 1982; HUBBARD *et al.*, 1985; MIALL, 1986). Esta discussão estendeu-se por toda a década de 1980, com os trabalhos da escola eustasista em 1988, marcando o nascimento oficial da estratigrafia de sequências (WILGUS *et al.*, 1988). Só recentemente as duas escolas concordaram que tanto a tectônica como a eustasia são fatores que conferem, com o clima, a assinatura de uma bacia sedimentar (HOLZ & SIMÕES, 2002).

**Fácie (Geologia):** É um termo genérico referente ao aspecto (a "face") da rocha e, assim, caracteriza o tipo ou grupo de rochas em estudo.

**Faunas-Locais:** É um conceito informal e provisório que se estabelece com base no conteúdo fóssil de um, ou poucos, afloramentos. Esta denominação é utilizada até que se assegure a existência de uma extensão lateral desta associação, que caso confirmada, se constituirá numa *unidade bioestratigráfica* formal. Ver unidade bioestratigráfica.

**Filogenia (filogênese):** Termos cunhados por Haeckel (1966) para designar as leis que regulam o surgimento de novas espécies. Representa essencialmente a história das relações filogenéticas de um grupo. Em um sentido cognitivo, é um nome genérico para qualquer dendrograma que expresse relações filogenéticas (de ancestralidade comum) (IBGE, 2004).

**Formação (Estratigrafia):** Unidade fundamental da classificação litoestratigráfica. Trata-se de um corpo rochoso caracterizado pela relativa homogeneidade litológica, forma comumente tabular, geralmente com continuidade lateral e mapeável na superfície terrestre ou em subsuperfície (IBGE, 2004).

**Grupo (Estratigrafia):** Unidade litoestratigráfica formal, de categoria superior à Formação, e constituído necessariamente pela associação de duas ou mais formações, relacionadas por características ou feições litoestratigráficas comuns ou por referenciais litoestratigráficos que o delimitem (IBGE, 2004).

**Grupo estemático (do inglês "stem group" HENNIG 1969, 1981, 1983; JEFFERIES, 1979):** É um grupo de espécies extintas que pertencem a um particular clado total na exclusão do clado coronal com o qual se relaciona. Nesse sentido, por definição, o grupo estemático é parafilético. Ver clado, clado coronal e clado total.

**Holótipo:** É o tipo mais usado. Se o autor estudar mais de um exemplar para descrever uma determinada espécie, ele deverá designar um deles como holótipo, sendo os restantes designados de *parátipos*.

**Homólogo (homologia):** A discussão do conceito de homologia é vasta. As bases do moderno conceito de homologia foram fixadas por Owen (1843) sendo o primeiro cientista a fazer uma caracterização pelo o que se entende por homólogo: “Um homólogo é a mesma peça ou órgão em diferentes animais sob toda diversidade de forma e função. Estruturas em diferentes organismos que exigem ou merecem o mesmo nome”. Contudo, o termo “homologia” já vinha sendo utilizado dentro de um paradigma tipológico antes mesmo desse pesquisador. Um exemplo disso é o reconhecimento da homologia presente entre os ossos do estribo (tetrápodes) e o hiomandibular (peixes) efetuada por Reichert (1837) que teve como critério apenas a equivalência topológica entre estas estruturas, não sendo proposta nenhuma transformação evolutiva de uma estrutura em outra (LEAL, 2006). Darwin relata o seguinte sobre o tema: “duas estruturas em diferentes organismos são consideradas como sendo a mesma (portanto merecedoras de um mesmo nome) se for possível reconhecer esta estrutura no ancestral comum desses dois organismos” (MAYR, 1998).

Dentro do contexto atual da sistemática filogenética adota-se o termo homologia como, basicamente, sinônimo de sinapomorfia (e.g. HENNING, 1966; NELSON, 1970; WILEY, 1975; PATTERSON, 1982, 1988). Portanto, para os filogeneticistas, apenas a homologia é que concebe hipóteses de ancestralidade comum e relações entre grupos-irmãos (LEAL, 2006).

**Lectótipo.** Quando um autor subsequente escolhe um exemplar de uma série de *sintipos* para ser o único fixador do nome (faz papel do holótipo), sendo os demais denominados de *paralectótipos*.

**Litoestratigrafia:** Estudo estratigráfico que visa a determinação do empilhamento ou sucessão estratigráfica vertical de *unidades litoestratigráficas* formais (rochosas) e de lacunas neste empilhamento [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 10/08/2010)]. Ver unidade litoestratigráfica formal.

**Mesógrado:** O termo “mesógrado” é um vernáculo que adotamos de Kischlat (1996) para se referir ao padrão postural originalmente proposto por Charig (1972) como “semi-improved”; a



partir deste termo inglês, além da tradução utilizada por Kischlat (1996), aporuguesamentos como “semiereto” ou “semiaduzido” são corriqueiros na literatura (e.g. LIPARINI, 2010). A postura mesógrada (gr. *mésos*, meio) - associada aos aetossaurios, fitossaurios, proterocâmpsios e crocodilianos que possuem uma postura intermediária - se refere ao ângulo de posicionamento femoral. No caso do grupo atual dos crocodilianos, ocorre uma alternância de posturas: planígrada quando se locomovem lentamente, e mesógrada na medida em que exijam uma locomoção mais rápida. Assim, sua mesogradia não é constante. Crocodílios podem ainda galopar (COTT, 1960; ZUG, 1974; WEBB & GANS, 1982) e existem registros de postura bípede (TARSITANO, 1983:255). Ver planígrado e ortógrado.

**Monofilétismo:** é o estado de um táxon composto por um ancestral comum e todas as espécies descendentes deste ancestral. Estes grupos monofiléticos são caracterizados por novidades evolutivas exclusivas que representam o estado derivado de um caráter (apomorfia).

**Neótipo:** Exemplar que substitui o *holótipo* ou o *lectótipo* perdidos. Ver holótipo e lectótipo.

**Ornithosuchia:** É um táxon erigido por Huene (1908:390), na inclusão de *Ornithosuchus*, *Scleromochlus* e *Hallopus*. Ainda nesse contexto pré-cladístico, Ornithosuchia foi utilizado como uma categoria de subordem (e.g. REIG, 1961) ou de infraordem (e.g. BONAPARTE, 1971c). Essa denominação foi, pela primeira vez, utilizada sob um contexto cladístico por Gauthier (1984:44) e definido por base-estemática como: “(...) aves e aqueles arcossaurios mais relacionados aos pássaros do que aos crocodilianos”<sup>2</sup>, com *Ornithosuchus* inserido nesta linhagem. Steel (1970) também compreendia que o táxon Ornithosuchia seria praticamente o mesmo que Ornithosuchidae. A partir de então, Ornithosuchidae passou a ser utilizado em referência à linhagem pró-aviária dos arcossaurios (e.g. GAUTHIER & PADIAN, 1985; GAUTHIER, 1986; BENTON & CLARK, 1988), que se contrapunha ao clado pró-crocodiliano. Todavia, como *Ornithosuchus* passou a ser inserido na linhagem pró-crocodiliana (e.g. SERENO & ARCUCCI, 1990; SERENO, 1991; PARRISH, 1993; JUUL, 1994), o nome Ornithosuchia perdeu sua utilidade na especificação da linhagem pró-aviária, tanto que Benton (1999) propõe o nome Avemetatarsalia em referência a linhagem esta linha evolutiva. Contudo, segundo França (2011), Ornithosuchia não foi totalmente abandonado, sendo utilizado em trabalhos recentes para se referir a táxons relacionados à Dinosauria, como Pterosauria, *Scleromochlus*, *Lagerpeton*, *Marasuchus*,

<sup>2</sup> Traduzido do original “(...) birds and those archosaurs that are closer to birds than to crocodiles.”(GAUTHIER, 1984, p. 44).

Tiago Raugust

*Pseudolagosuchus*, *Silesaurus* e *Eucoelophysis* (EZCURRA, 2006a; LANGER & BENTON, 2006; LANGER *et al.*, 2010).

**Ortógrado:** O termo “ortógrado” é um vernáculo que adotamos de Kischlat (1996) para se referir ao padrão postural originalmente proposto por Charig (1972) como “improved”; a partir deste termo inglês, além da tradução utilizada por Kischlat (1996), aportuguesamentos como “ereto”, aduzido ou parassagital são de uso comum na literatura (e.g. LIPARINI, 2010). A postura ortógrada (gr. *orthós*, reto; lat. *gradu*, passo) é proposta para formas totalmente eretas (e.g. aves), ou seja, verticais na sustentação do corpo. *Ver* mesógrado e planígrado.

**Paleobiogeografia:** Ciência voltada ao estudo da distribuição geográfica dos organismos (atualmente fósseis) no globo terrestre.

**Pantalassa (termo inglês “Panthalassa”):** Pantalassa [*pan*=tudo/inteiro; *thalassa*=oceano] é o mega oceano que circundava o supercontinente Pangeia durante o Permiano. [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 25/08/2010)].

**Parafiletismo:** o parafiletismo (termo cunhado por HAECKEL, 1966) é, assim como o polifiletismo, uma inconsistência em um cladograma. É o estado de um táxon que inclui apenas parte dos descendentes de um ancestral comum. *Ver* polifiletismo.

**Paralectótipo:** *Ver* lectótipo.

**Paralelismo:** É a evolução, por caminhos semelhantes, de formas sistematicamente próximas. Como na convergência (para formas muito distantes), as estruturas podem aparecer independentemente em diferentes táxons evolutivamente próximos. O aparecimento de certos desenhos nas asas de insetos, a descoberta da fecundação interna em peixes, a colonização da Terra por artrópodes aquáticos, a ocorrência de folhas idênticas (circulares e compactas) em gêneros diferentes de plantas como uma solução ao problema de armazenar a água e evitar sua perda, etc., são exemplos de acontecimentos paralelos (independentes) em muitas espécies próximas, e não um evento único que gerou diversidade subsequente (FREIRE-MAIA, 1988).

**Planígrado:** O termo “planígrado” é um vernáculo que adotamos de Kischlat (1996) para se referir ao padrão postural originalmente proposto por Charig (1972) como “sprawling”; a partir

Tiago Raugust

deste termo inglês, além da tradução utilizada por Kischlat (1996), aporuguesamentos como “postura abduzida” (referente à posição do fêmur em relação à bacia) ou “esparramada” também são comuns na literatura (e.g. LIPARINI, 2010). A postura planígrada (lat. *planus*, plano) é associada aos anfíbios e répteis mais basais, nos quais o estilopódio posterior (fêmur) é projetado lateralmente e forma um ângulo reto com o eixo longitudinal, os zeugopódio posteriores (tíbia-fíbula) na vertical e o autopódio posterior (*pes*) plantígrados. O deslocamento femoral ocorre basicamente apenas no plano horizontal, paralelo ao substrato. Desta forma, a retração e protração do fêmur – descrevendo um arco no plano horizontal – ocorreriam principalmente pela ação de músculos retratores e protratores originados na cintura pélvica e na base da cauda. Ver plantígrado.

**Plantígrado:** quando o animal, ao se locomover, contata a planta do pé inteira sobre o solo, diz-se em relação ao autopódio posterior que ele é um plantígrado.

**Parátipo:** Ver holótipo.

**Plesiomorfia:** É a condição (característica) mais antiga, preexistente, em uma série de transformação (AMORIM, 2002).

**Polifiletismo:** é o estado de um táxon em que seus integrantes não possuem uma mesma ancestralidade comum mais recente, identificados por caracteres convergentes (semelhantes, mas com diferentes histórias evolutivas) resultando em erro (homoplasia) num cladograma.

**Proterosuchia:** Táxon proposto por Broom (1906:600), incluindo apenas *Proterosuchus*. Entretanto, “Proterosuchia” foi a denominação utilizada por muito tempo para agrupar, em uma categoria de subordem/ordem, os proterossuquídeos e eritrossuquídeos (e.g. ROMER, 1945, 1956; REIG, 1961; Huene, 1948, 1956; HOFFSTETTER, 1955; KUHN, 1961; REIG, 1961; BONAPARTE, 1971c, 1975b, 1982a; CHATTERJEE, 1982). Destas, a proposta que imprimia um sentido mais inclusivo à subordem Proterosuchia foi a de Bonaparte (1982a), o qual incluía sob esta denominação duas infraordens: Proterochampsia (Proterosuchidae + Cerritosauridae + Proterochampsidae) e Rausuchia (Erythrosuchidae + Rausuchidae). Conforme salientado por Sereno (1991), em um contexto cladístico, obteve-se um estado parafilético para este táxon, tendo sido uma referência ao grupo de arcossauriformes não-arcossaurios (e.g. KISCHLAT, 2003).

Isto é atestado por diversas filogenias que não obtiveram um monofiletismo para este táxon (e.g. JUUL, 1994; BENNETT, 1996; GOWER & SENNIKOV, 1996, 1997; DILKES & SUES, 2009; EZCURRA *et al.*, 2013; NESBITT, 2011).

Nesse sentido, tem se dado a preferência à utilização dos nomes propostos para clados menos inclusivos - Proterosuchidae e Erythrosuchidae - já que a monofilia de Proterosuchia ainda é questionável, sendo um grupo que reúne diversas espécies que ocorrem desde o Eopermiano ao Triássico Médio (Anisiano).

**Proterosuchidae:** Táxon proposto por Huene (1908) com base apenas em *Proterosuchus fergusi* Broom 1903, um crânio parcial pobremente preservado (SAM-PK-591) coletado na África do Sul. O comprimento total do maior integrante deste táxon é de 3.5-4m, baseado no espécime GHG 231 de *Proterosuchus fergusi*, o qual possui um crânio com comprimento total de 47.7 cm (EZCURRA *et al.*, 2013). O proterosuchidae mais antigo é o *Archosaurus rossicus* Tatarinov 1960, que junto a outros materiais de ocorrência restrita ao território russo, marcam o início do registro paleontológico desta família; ao longo do Eotriássico foram praticamente cosmopolitas, mas sem registros após o Triássico Médio - Anisiano somente da China e Rússia - (EZCURRA *et al.*, 2013). De modo geral, interpreta-se que os integrantes deste grupo foram formas planígradas, terrestres de hábitos carnívoros, mas que poderiam ser nadadores eficientes, caçando, presumivelmente, anfíbios e complementavam sua dieta com pequenos répteis e peixes, portadores de crânios baixos (CRUICKSHANK, 1972; GOW, 1975; THULBORN, 1979). A principal característica do grupo, como um todo, é a extremidade rostral do focinho uncinada, interpretada como uma adaptação à predação, provavelmente, para apreensão de presas escorregadias, reduzindo o risco de elas escaparem (THULBORN, 1979). Possuem uma distribuição cosmopolita, com registros para a América do Sul (*possivelmente*), África do Sul, Austrália (*possivelmente*), Índia, Antártida, China e Rússia. Ver Proterosuchia.

**Pseudosuchia:** Segundo Kischlat (2003), o nome Pseudosuchia, proposto por Zittel (1887-90:644), foi baseado em dois aetossaurios (e.g. *Aetosaurus*, *Tyothorax*) e *Dyoplax*, um gênero de afinidades incertas. Com o passar do tempo, vários táxons foram inseridos sob esta denominação por outros autores (e.g. ROMER, 1956, 1972d; CHATTERJEE, 1982). Até que Romer (1966:368) na compreensão deste grupo como constituído pelas famílias Euparkeriidae, Erpetosuchidae, Teleocrateridae, ?Elachistosuchidae e Prestosuchidae; resolveu restringir o conteúdo originalmente proposto por Zittel (1887-90), chegando a excluir qualquer aetossaurio e incluindo apenas, *Dyoplax*, mesmo assim, com dúvidas na família Erpetosuchidae (“?Dyoplax”).

Nesse momento, Pseudosuchia passou a comportar um conteúdo totalmente distinto do original.

Barrois *et al.* (1893) forneceram uma tradução, em francês, do trabalho de Zittel (1887-90) onde pôde-se observar que a subordem Pseudosuchia possui, como síntese tipológica, os gêneros *Aetosaurus*, *Typhothorax* e *Dyoplax* (sem inclusão em família).

Eastman (1932) organizou de uma edição em inglês, revendo e fazendo adições. Estes complementos, provavelmente, deram margem a interpretações diversas no conceito de Pseudosuchia. Além de suprimir os colaboradores de K. von Zittel (A. SCHENK & S.R. SCUDDER) da coautoria, Eastman (*op. cit.*) incluiu em Pseudosuchia (Ordem Crocodilia), os seguintes gêneros: *Aetosaurus*, *Typhothorax*, *Dyoplax*, *Ornithosuchus* e *Erpetosaurus* (*sic*;= *Erpetosuchus*, NEWTON, 1894).

Pseudosuchia foi igualmente associado aos crocodilianos por Charig (1972), contudo, esta postura constituiu-se numa tendência posteriormente formalizada por Krebs (1974:21) ao criar o grupamento Suchia (caracterizado como "... Pseudossúquios e crocodilianos, no sentido atribuído por Henning, são grupos-irmãos"<sup>3</sup>) figurando apenas *Ticinosuchus* como um "pseudossúquio".

Observa-se, no entanto, que Pseudosuchia já foi utilizado cladisticamente para referir-se à linhagem pró-crocodiliana como um todo (*e.g.* GAUTHIER & PADIAN, 1985; GAUTHIER, 1986). Sendo que Benton & Clark (1988) ao criticarem esta orientação, optaram por um sentido mais restritivo e semelhante ao que foi originalmente proposto por Zittel (1887-90) para Pseudosuchia ao incluírem, sob esta denominação, Stagonolepididae (aetossaurios) e Raulisuchidae (*Ticinosuchus* e *Saurosuchus*).

**Rhynchocephalia:** Albert Günther (1867), ao descrever o "Tuatara" (*Sphenodon*), incluiu-o com os rincossaurios em uma ordem proposta para Squamata, que ele denominou de Rhynchocephalia. Contudo, Osborn (1903b) considerou os rincossaurios diferenciados, em nível de ordem, dos Rhynchocephalia, criando a ordem Rhynchosauria, separando-os de *Sphenodon* (LANGER & SCHULTZ, 2000a). Contudo, somente com Benton (1983b) é que, consensualmente, assumiu-se que os rincossaurios (pertencentes à Archosauromorpha) não teriam relações especiais de parentesco com *Sphenodon* (um Lepidosauromorpha) (SCHULTZ, 1991).

**Rincossaurios:** considerados os répteis mais abundantes do Triássico; no crânio, apresentavam uma única abertura externa das narinas e um pré-maxilar verticalizado em

<sup>3</sup> Traduzido do original "(...) Pseudosuchier und Krokodilier im Sinne von Hennig Schwestergruppen." (KREBS, 1974, p. 21).

formato de bico, que possivelmente, auxiliava na apreensão e manipulação de folhas e sementes.

**Sequência deposicional:** É uma sucessão de estratos que possuem a mesma relação genética, sendo limitados, no topo e na base, por discordâncias e suas concordâncias relativas (SCHERER *et al.*, 2000).

**Sinapomorfia:** Quando a apomorfia é compartilhada por mais de uma espécie e seu ancestral comum mais próximo, ela denomina-se sinapomorfia. *Ver* monofiletismo.

**Síntipo.** Ocorre caso o autor não designe um espécime como *holótipo*, então cada exemplar funcionará como um sintipo. *Ver* holótipo.

**Sistemática:** A Sistemática é a disciplina da Biologia comparada que se ocupa em reconstruir as relações de similaridades compartilhadas (homologias e/ou analogias) dos organismos (atuais ou fósseis). É responsável pelo arranjo dos organismos em grupos taxonômicos, como também, da denominação dos mesmos e das causas e origens desses arranjos, servindo como base na geração de um sistema geral de referência sobre a diversidade (AMORIM, 2002). Na prática, os termos “sistemática”, “*taxonomia*” e “*classificação*” são sinônimos, pois não há unanimidade quanto a definição destes termos (MENDES, 1988). *Ver* classificação.

**Sistemática tradicional (=sistemática morfológica ou clássica).** A sistemática tradicional baseia-se no primeiro sistema mundial de referência sobre a diversidade biológica de autoria de Uppsala Carolus von Linné (1707-1778). A obra deste autor ainda possui reflexos nos sistemas de classificação atuais, visto que a sua décima edição de 1758 foi estipulada pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (I.C.Z.N., 1999) como parâmetro no reconhecimento de agrupamentos biológicos (KISCHLAT & SCHULTZ, 2000).

Lineu criou um sistema baseado nas semelhanças entre os organismos partindo de premissas fixistas, ou seja, o critério classificatório buscava refletir o plano de criação perfeito e imutável do arquiteto deste mundo.

A partir dos trabalhos de Linnaeus extraem-se três princípios (BENTON, 2000): o binômio, a prioridade, e as categorias hierárquicas. O binômio estabelece um padrão global para atribuição de nomes para as espécies; é um nome que deveria ser proposto em latim ou grego, que consistia de duas partes: a primeira referente ao gênero, e o epíteto à espécie (tal como o *Homo*

*sapiens* moderno para a espécie humana).

O princípio da prioridade tem sido igualmente importante. Ele defende que o primeiro nome atribuído a um organismo ou grupo, é que deve ser utilizado, salvo os casos em que este primeiro nome publicado não tenha sido utilizado durante um período de 50 anos (ICZN Código 1999, artigo 23 ± 9).

Em terceiro lugar, a noção de uma hierarquia, na qual cada espécie é contida dentro de um gênero, e cada gênero no seio de uma família, e assim por diante através de uma série padrão: ordem, classe, filo, reino (BENTON, 2000).

**Sistemática Filogenética (Cladismo):** A sistemática filogenética (ou Cladismo) teve suas origens nos trabalho do entomólogo alemão W. Hennig (1913-1976), que publicou *Grundzüge einer Theorie der phyhgenetischen Systematik* em 1950 - esta obra tem dois resumos anteriores (HENNING, 1947, 1949) considerado como precursores – veio a ser conhecida pela comunidade somente pela tradução para o idioma inglês feita em 1966<sup>4</sup> (RICHTER & MEIER, 1994). O princípio mais importante dentro desta visão é o de que todos os táxons devem ser monofiléticos (AMORIM, 2002). Ressalta-se aqui que a fundamental diferença entre o método de classificação morfológico e o da sistemática filogenética é que o último rompe com o simples conceito de “semelhança” (HENNING, 1966, p. 102), sendo um sistema geral de referência testável sobre a diversidade paleobiológica. Ver monofiletismo.

**Superseqüências:** Unidades aloestratigráficas de segunda ordem. Ver unidade aloestratigráfica.

**Suchia:** Foi formalizado por Krebs (1974:21) ao criar o grupamento Suchia caracterizado como “... Pseudossúquios e crocodilianos, no sentido atribuído por Henning, são grupos-irmãos”<sup>5</sup> figurando apenas *Ticinosuchus* como um “pseudossúquio” (KISCHLAT, 2003).

Benton & Clark (1988:310) utilizaram Suchia com o mesmo sentido de Krebs (*op. cit.*) ao incluir “tecodôncios avançados (Pseudosuchia) e crocodilomorfos”<sup>6</sup> nesta denominação. Sereno

<sup>4</sup> Ao que parece, existem trabalhos precedentes ao de Hennig. Por exemplo, o de P. C. Mitchell (1901) em seu trabalho com aves, como citado por (NELSON & PLATINICK, 1981) e o de W. Zimmermann (1931) trabalhando com plantas. D. Rosa em sua *Hologeneses* (1918) antecipou alguns princípios henniguanos, entre eles, que os grupos naturais devem ser monofiléticos e que os do tipo parafiléticos não devem ser assumidos, além do princípio da dicotomia.

<sup>5</sup> Traduzido do original “(...) Pseudosuchier und Krokodilier im Sinne von Hennig Schwestergruppen.”(KREBS, 1974, p. 21).

<sup>6</sup> Traduzido do original “advanced ‘thecodonts’ (Pseudosuchia) and the crocodylomorphs”(BENTON & CLARK, 1988, p. 310).

(1991:11), entretanto, utilizou este termo para o seu clado de arcossaurios crurotarsais, que foi definido como “*Gracilisuchus stipanicorum*, Aetosauria, Rausuchia, Podosauridae, Crocodylomorpha, e todos os descendentes do seu ancestral comum”<sup>7</sup>, possuindo similar, mas não idêntica composição à de Benton & Clark (1988).

**Taxonomia:** Ver sistemática.

**Táxon:** É qualquer conjunto paleobiológico [seja uma espécie, uma parte de uma espécie (população ou subespécie) ou um agrupamento de espécies (um grupo supraespecífico, monofilético ou não)] em que os organismos são reunidos com base em uma definição.

**Tétis:** Oceano, presente na era mesozoica, de águas quentes, tropical, formado com o rifteamento do supercontinente Pangeia (Sereno, 1991:11). Separava os supercontinentes Laurásia, ao norte, e Gondwana, ao sul. Na mitologia grega Tétis era a esposa de *Okeanos* e mãe de divindades e ninfas marinhas [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 10/08/2010)].

**Thecodontia:** Foi um táxon proposto por Owen (1859:140), incluindo *Protorosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Palaeosaurus*, *Belodon*, *Cladyodon* e *Bathygnathus* (KISCHLAT, 2003). Eram reconhecidos como o “estoque-basal” do qual todos os clados de arcossaurios surgiram (SERENO, 1991). Em termos cladísticos, o “estoque-basal”, por definição, é sempre um grupo parafilético, por excluir as formas descendentes. Percebe-se, em muitos trabalhos (e.g. CHARING & Reig, 1970; BENTON & CLARK, 1988; PADIAN 1989), que “Thecodontia” era utilizado como um conveniente termo de referência às formas arcossaurianas que não transcendiam o limite Neotriássico (ou seja, que não eram crocodilianos, pterossaurios, ou dinossaurios). Nesse sentido, devido à natureza parafilética deste táxon, Gauthier (1984) e Gauthier & Padian (1985) propuseram o desuso da ordem Thecodontia.

**Unidade aloestratigráfica:** É o estudo das unidades estratigráficas definidas por superfícies de descontinuidade que as delimitam, permitindo o seu mapeamento geológico. Diferente da litoestratigrafia, cujo critério principal é a identidade litológica ou de associação litológica, na aloestratigrafia pode-se ter rochas de mais de um ambiente, e, portanto litologicamente

---

<sup>7</sup> Traduzido do original “*Gracilisuchus stipanicorum*, Aetosauria, Rausuchia, Podosauridae, Crocodylomorpha, and all descendants of their common ancestor.” (SERENO, 1991, p. 11).



Tiago Raugust

diferenciadas, mas balizadas por superfícies de não-deposição ou de erosão que as amarram lateralmente. [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 10/08/2010)].

**Unidade bioestratigráfica:** Conjunto de camadas que contém tipos específicos de fósseis, preferencialmente contemporâneos à acumulação. A zona (biozona) é a unidade básica geral de classificação, existindo diferentes categorias, sendo que as cinco principais são a Cenozona, a Zona de Amplitude, a Filozona, a Epíbole e a Zona Diferencial Superior (IBGE, 2004).

**Unidade cronoestratigráfica:** Camada ou conjunto de camadas de rochas definido como referência de um intervalo de tempo geológico e atendendo a hierarquia da subdivisão do tempo geológico. Estas unidades são delimitadas por superfícies isócronas. Distinguem-se as seguintes unidades cronoestratigráficas: Eontema (unidade cronoestratigráfica representativa de um Eon), Eratema (unidade cronoestratigráfica representativa de uma Era), Sistema (unidade cronoestratigráfica representativa de um Período) Série (unidade cronoestratigráfica representativa de uma Época) e Andar (unidade cronoestratigráfica representativa de uma Idade). [disponível em <http://vsites.unb.br/ig/glossario/index.html> (último acesso 10/08/2010)].

**Unidade litoestratigráfica formal:** Unidade litológica definida e denominada de acordo com base no critério principal de identidade litológica ou de associação litológica. Pode consistir de rochas sedimentares, ígneas ou metamórficas, separadas ou intercaladas, consolidadas ou não (IBGE, 2004). A classificação adotada para as unidades litoestratigráficas formais é: Supergrupo, Grupo, Subgrupo, Formação, Membro, Camada, Complexo, Suíte, e Corpo.

## 9. ANEXO 1

Lista com as diferentes propostas de classificação, em ordem cronológica, envolvendo os “rauissúquios”. Esta lista não é detalhada, já que não inclui todas as publicações sobre esse assunto nem lista todos os táxons abordados em cada publicação. Foi organizada para facilitar a avaliação das diversas configurações supragenéricas em que as formas rauissuquianas foram arrançadas, além de mostrar as mudanças obtidas na classificação deste táxon nos últimos 70 anos (modificada de GOWER, 2000).

### Huene (1936)

Subordem Pseudosuchia

Superfamília Pelycosimioidea

Família Stagonolepidae

Subfamília Desmatosuchidae

*Hoplitosuchus?*, *Desmatosuchus*, *Acampsosaurus*

Subfamília Rausuchinae

*Rausuchus*, *Prestosuchus*

Subfamília Stagonolepinae

*Stagonolepis*

Subfamília Episcoposaurinae

*Episcoposaurus* e *Stegomus?*

? Subfamília

*Procerosuchus celer*

### Huene (1936)

Ordem Pseudosuchia

Superfamília Stagonolepoidea

Família Stagonolepidae

*Hoplitosuchus raii?*

Família Rausuchidae

*Rausuchus tiradentes*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Rhadinosuchus gracilis*

? Família

*Procerosuchus celer*

### Huene (1956)

Subordem Pseudosuchia

Superfamília Chirotherioidea

Família Rausuchidae

*Rausuchus*, *Episcoposaurus*, *Tyothorax*, *Cerritosaurus*, *Prestosuchus*, *Hoplitosuchus*, *Dolichobrachium*, *Procerosuchus*, *Stagonosuchus*, *Chirotherium*

Família Ornithosuchidae

“*Mandasuchus*”

### Romer (1956)

Subordem Pseudosuchia

Família Ornithosuchidae

*Prestosuchus?*, *Procerosuchus?*, *Stagonosuchus?*, *Rausuchus?* *Rhadinosuchus?*, *Saltoposuchus*, *Stagonosuchus?*, *Stegomosuchus?*, *Cerritosaurus*, *Erpetosuchus*, *Hesperosuchus*, *Ornithosuchus*, *Parringtonia?*,

Família Stagonolepidae

*Desmatosuhus*, *Dolichobrachium?*, *Hoplitosaurus*, *Stagonolepis*, *Tyothorax*.

**Hughes (1963)**

Subordem Proterosuchia

Família Erythrosuchidae

*Hoplitosaurus*, *Rauisuchus*?, *Saurosuchus*?, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e *Shansisuchus*?

**Krebs (1965)**

Subordem Pseudosuchia

Família Rauisuchidae

*Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus*, *Stagonosuchus*, *Ticinosuchus*

**Romer (1966)**

Subordem Proterosuchia

Família Erythrosuchidae

*Hoplitosuchus* (*Hoplitosaurus*)?, *Rauisuchus*?, *Saurosuchus*?

Subordem Pseudosuchia

Família Prestosuchidae

*Mandasuchus*?, *Prestosuchus*, *Procerosuchus*?, *Stagonosuchus*?

**Charig, in Appleby *et al.* (1967)**

Subordem Pseudosuchia

Família Prestosuchidae

*Mandasuchus*, *Stagonosuchus*, *Ticinosuchus*, *Saurosuchus* [*Rauisuchus* excluído]

**Romer (1972)**

Subordem Proterosuchia

Família Prestosuchidae (Rauisuchidae)

*Prestosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Cuyosuchus*, *Shansisuchus*, *Hoplitosaurus* (*Hoplitosuchus*), *Fenhosuchus*, *Stagonosuchus*, “*Pallisteria*”, *Spondylosoma*?

Família Proterochampsidae

*Procerosuchus*?

**Krebs (1976)**

Subordem Pseudosuchia

Família Rauisuchidae

*Rauisuchus*, *Ticinosuchus*, *Mandasuchus*, *Stagonosuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus*, *Saurosuchus*, *Luperosuchus*

**Bonaparte (1981)**

Subordem Proterosuchia

Família Rauisuchidae

*Fasolasuchus*, *Poposaurus*, *Saurosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Fenhosuchus*, *Heptasuchus*?, *Teratosaurus*?, “Morocco Form”, “Warwick Form” [*Bromsgroveia*], “Kupferzell Form”

**Bonaparte (1984)**

Subordem Erythrosuchia

Infraordem Rauisuchia

Família Rauisuchidae

*Fenhosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Saurosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Heptasuchus*, *Fasolasuchus*, *Poposaurus*, “*Mandasuchus*”, *Teratosaurus*?

**Chatterjee (1985)**

Subordem Pseudosuchia

Infraordem Rausuchia

Família Rausuchidae

*Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus*, *Mandasuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Heptasuchus*, *Ticinosuchus*.

Família Poposauridae

*Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus*, *Arizonasaurus*, “Warwick Form” [*Bromsgroveia*].

**Galton (1985)**

Subordem Pseudosuchia

Infraordem Rausuchia

Família Rausuchidae

*Bromsgroveia*

Família Poposauridae

*Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus*.

**Benton & Clark (1988)**

Pseudosuchia

Rausuchidae

*Saurosuchus*, *Ticinosuchus*.

“Unnamed Group G”

Poposauridae

*Postosuchus*

**Carrol (1988)**

Subordem Rausuchia

Família Rausuchidae

*Fasolasuchus*, *Heptasuchus?*, *Hoplitosaurus?*, *Procerosuchus?*, *Luperosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Stagonosuchus*, *Prestosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Ticinosuchus*, *Vjushkovisaurus?*

Família Poposauridae

*Poposaurus*, *Postosaurus?*, *Sinosaurus?*

**Parrish (1993)**

Família Prestosuchidae

*Prestosuchus*, *Ticinosuchus* e *Saurosuchus*

Família Rausuchidae

*Lotosaurus*, *Fasolasuchus*, *Rauisuchus* e “rauisuquídeo de Kupferzell” (= *Batrachotomus*)

Família Poposauridae

*Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus* e *Bromsgroveia*

**Nesbitt (2007)**

Rausuchia (monofilético)

*Saurosuchus* + *Postosuchus* + Poposauria (*Arizonasaurus*, *Chatterjeea* e *Poposaurus*).

**Lautenschlager (2008)**

Rausuchia (monofilético)

Poposauridae (*Effigia*, *Shuvosaurus*, *Sillosuchus*, *Lotosaurus* e *Arizonasaurus*).

Rausuchidae (*Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus*, *Stagonosuchus* e *Ticinosuchus*)

**Brusatte et al. (2010)**

Rauisuchia (monofilético)

Rauisuchoidea

Clado nominado (*Arganasuchus*, *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus* e *Ticinosuchus*)

Prestosuchidae (*Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Prestosuchus*)

Rauisuchidae (*Tikisuchus*, *Rauisuchus*, *Postosuchus* e *Teratosaurus*)

Poposauroidea

*Yarasuchus* + *Qianosuchus* + [*Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Lotosaurus*, *Poposaurus*, *Sillosuchus*, Shuvosauridae (*Effigia* e *Shuvosaurus*)]

## 10. ANEXO 2

Esta seção foi elaborada com o intuito de ampliar o conteúdo informativo dos elementos textuais e simplificar o acesso direto aos caracteres diagnósticos dos táxons que incluem as formas rauissuquianas situadas em diferentes propostas classificatórias. A sua organização é simplificada, já que não inclui todas as publicações sobre “rauissúquios”. Os números dos caracteres presentes em alguns quadros foram colocados do mesmo modo que constam originalmente nos trabalhos abordados.

**QUADRO 1. Proposta de Krebs (1976)**

Importante notar que nesta classificação os popossaurídeos ainda não eram considerados “rauisúquios”, negligenciando, portanto uma outra diversidade de características. Além disso, apesar de alguns caracteres serem bastante gerais no contexto atual, outros parecem bastante derivados, sendo encontrados apenas em alguns poucos táxons [e.g. o processo neural acessório está presente, segundo Lautenschlager (2008), apenas em *Stagonosuchus*, *Ticinosuchus* e *Rauisuchus*].

Krebs 1976	
táxon	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO GRUPO
Subordem Pseudosuchia Família Rauisuchidae  <i>Rauisuchus</i> , <i>Ticinosuchus</i> , <i>Mandasuchus</i> , <i>Stagonosuchus</i> , <i>Prestosuchus</i> , <i>Procerosuchus</i> , <i>Saurosuchus</i> , <i>Luperosuchus</i>	(1) Pseudossúquios de médio a grande porte, levemente construídos (“leicht gebaute”), pouca cobertura osteodérmica, quadrúpedes e corredores especializados; (2) Crânio relativamente comprido; (3) Abertura pré-orbital (=fenestra ântero-orbital) baixa anteriormente; (4) Pré-maxilar separa o maxilar da narina externa; (5) Duas vértebras sacrais; (6) Vértebras caudais com espinho neural acessório; (7) Coracóide ventral à cavidade glenóide e levemente ou nada chanfrado; (8) Porção anterior do ílio curta e porção posterior fortemente alongada; (9) Ísquio alongado e em forma de barra/vara/bastão (“stabförmig”); (10) Extremidade anterior relativamente comprida quando comparadas à extremidade posterior (úmero+rádio ≈ 70% fêmur+tibia); (11) Rádio aproximadamente com o mesmo comprimento do úmero ou maior (até 105%); (12) Osteodermas dorsais carenados em fileira dupla - parasagital - sobre pescoço e tronco, e fileira única - medial - sobre a cauda; anteriormente fortificados e lâminas sobrepostas.

**QUADRO 2. Proposta de Chatterjee (1985).**

Chatterjee (1985) ao descrever o novo táxon *Postosuchus kirkpatricki* (Grupo Dockum – Estados Unidos - Triássico Superior), baseado num material composto por 12 indivíduos, definiu-o como um Pposauridae. Apesar de não ter efetuado um tratamento filogenético, Chatterjee considerou, a modelo de outros trabalhos (e.g. BONAPARTE, 1981; CHATTERJEE, 1982, 1985; BENTON, 1984, 1986a) que a família Pposauridae seria estreitamente ligada à Rausuchidae, sendo ambos integrantes de Rausuchia. Além disso, Chatterjee (1985) defendeu que a família Tyrannosauridae teria evoluído a partir de Pposauridae, baseado nas semelhanças de crânio, pélvis e tornozelo, contudo autores subsequentes (e.g. GAUTHIER, 1986; ALCOBER & PARRISH, 1997) interpretaram estas semelhanças como convergências.

Além disso, Long & Murry (1995) sugeriram a possibilidade de que *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE, 1985) seria baseado em três distintas espécies de Rausuchia.

CHATTERJEE 1985	
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO GRUPO
<p><b>Rausuchia</b> Rausuchidae e Pposauridae</p>	<p>Chatterjee (1985: 444) o define como “um grupo altamente carnívoro, de rostro curto, dentes bastante serrilhados e recurvados, com fenestras subnarial e pré-orbital presentes, pélvis derivada, ísquio e púbis cilíndricos, com uma longa sínfise medial, osteodermas dorsais em quantidade reduzida”.</p>
<p><b>Rausuchidae</b> (<i>Rausuchus tiradentes</i>, <i>Prestosuchus chiniquensis</i>, <i>Procerosuchus celer</i>, <i>Mandasuchus tanyauchen</i>, <i>Stagonosuchus nyassicus</i>, <i>Luperosuchus fractus</i>, <i>Saurosuchus galilei</i>, <i>Fasolasuchus tenax</i>, <i>Heptasuchus clarki</i> e <i>Ticinosuchus ferox</i>)</p>	<p>Chatterjee (1985: 450) o define como “grandes e pesados, obrigatoriamente quadrúpedes, com menos de 12 dentes maxilares, vértebras cervicais encurtadas, ilio horizontalizado nas formas mais avançadas, ausência de um espessamento ósseo subvertical acima do acetábulo, o qual não é perfurado, púbis cilíndrico”.</p>
<p><b>Pposauridae</b> (<i>Pposaurus</i>, <i>Postosuchus</i>, <i>Teratosaurus suevicus</i>, <i>Arizonasaurus babbitti</i> e <i>Bromsgroveia walkeri</i> GALTON 1985)</p>	<p>Chatterjee (1985: 452) o define como “Animais gráceis, bípedes facultativos, com 13 dentes maxilares, vértebras cervicais alongadas, ílio vertical e com um espessamento subvertical acima do acetábulo (este parcialmente aberto), púbis com um gancho proeminente na extremidade distal.”</p>

**QUADRO 3. Proposta de Gauthier (1986).**

Do mesmo modo que Gauthier & Padian (1985), Gauthier (1986) não explicitou o padrão de distribuição interna ou a composição do que os autores denominaram de Rausuchia, dando um sentido monofilético implícito a esta denominação. Subtende-se que a composição de Rausuchia possa ser similar a de Bonaparte (1981) e Chatterjee (1985) que foram citados em referência aos “rauissúquios”, sendo que Gauthier (1986) não concordou com este último autor na relação de *Poposaurus* com Tyrannosauridae, considerando que as semelhanças entre estes dois grupos, deveriam ser resultado de convergência.

GAUTHIER 1986		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<p><b>Táxons não-nomeado</b> Rausuchia + Crocodylomorpha</p>	<p><b>13)</b> Intercentro do atlas mais longo do que largo; <b>14)</b> Diapófise axial reduzida ou ausente; <b>15)</b> Processo pneumático do basiapterigoide alargado; <b>16)</b> Púbis possui um comprimento maior do que três vezes a largura do acetábulo; <b>17)</b> Menos do que quatro falanges no dígito V;</p>	<p>* Segundo Gauthier (1986), o caráter <b>16</b> também está presente em ornitossuquídeos e <i>Euparkeria</i>. Além disso, Benton &amp; Clark (1988) utilizaram este caráter em referência ao clado que uniria <i>Postosuchus</i> e a linhagem Crocodylomorpha (=clado G).</p> <p>*Segundo Gauthier (1986), o caráter <b>17</b> também esta presente em <i>Euparkeria</i>;</p>



**QUADRO 4. Proposta de Benton & Clark (1988).**

Neste trabalho, as formas historicamente reconhecidas como raissuquianas apareceram como um grupamento parafilético representadas pelos táxons terminais *Rauisuchidae* e *Postosuchus* (um *Poposauridae*), não havendo, utilização do nome *Rauisuchia*.

BENTON & CLARK 1988		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<p><b>Rauisuchidae</b></p> <p>(<i>Saurosuchus</i> e <i>Ticinosuchus</i>)</p>	<p>(a) Fenestra acessória em forma de fenda e situada entre o maxilar e o pré-maxilar;</p> <p>(b) Junção móvel entre o maxilar e o pré-maxilar;</p> <p>(c) A maior parte da fenestra pré-orbital é baixa rostralmente;</p> <p>(d) Órbita alta com uma barra óssea caudal constituída pela junção do pós-orbital com o jugal, em forma de degrau (REIG, 1961; ROMER, 1967; SILL, 1974);</p> <p>(e) O lacrimal forma uma conspícua parede na borda da órbita;</p> <p>(f) A distância proximal de ambos os ísquios é menor do que a distância entre os dois púbis;</p> <p>(g) Púbis é mais curto que o ísquio. (caráter reverso ao apresentado pelo clado Suchia).</p>	<p>* O caráter (a), que historicamente foi utilizado tanto em referência à <i>Rauisuchidae</i> (REIG, 1961; ROMER, 1967; SILL, 1974; DAWLEY <i>et al.</i>, 1979) como à <i>Rauisuchia</i> (CHATTERJEE, 1985; BENTON, 1986; LONG &amp; MURRY, 1995), têm sido documentado em outros trabalhos como “fenestra subnarial” (CHATTERJEE, 1985; GALTON, 1985; PARRISH, 1993) ou “fenestra ântero-orbital acessória” (SILL, 1974; DAWLEY <i>et al.</i>, 1979; BENTON, 1986; LONG &amp; MURRY, 1995). Parrish (1993) observou que funcionalmente esta abertura teria relação com a presença de uma articulação móvel entre o pré-maxilar e o maxilar, estando igualmente presente nos eritrossuquídeos e, segundo Juul (1994) também em dinossaúrios. Logo, muitos estudos (BENTON &amp; CLARK, 1988; PARRISH, 1993; JUUL, 1994) apontam a possibilidade deste caráter ser homoplásico.</p> <p>* Em relação ao caráter (e), para Juul (1994) ele é inválido, já que este osso não participaria do teto da órbita em nenhum dos táxons com material craniano de boa qualidade.</p> <p>* Juul (1994) apontou que o caráter (f), apesar de difícil verificação, estaria também presente em <i>Stagonolepis</i> (um aetossaurio).</p> <p>* Segundo observações de Juul (1994) o caráter (g) estaria presente também em arcossaurios não-coronais, em <i>Parasuchia</i>, mas ausente em <i>Gracilisuchus</i>, <i>Postosuchus</i>, <i>Ornithosuchus</i> e <i>Lagosuchus</i>.</p>
	<p>(a) Borda caudal da fenestra ventro-temporal não é arqueada;</p> <p>(b) processo descendente curto do esquamosal e um quadrado-jugal alto se contatam com o pós-orbital</p> <p>(c) Presença de um palato secundário constituído pelo contato maxilar-vômer. (também em <i>Chanaresuchus</i>);</p> <p>(d) Processo pneumático do basiapterigoide alargado (GAUTHIER 1986; em <i>Poposaurus</i>, mas não em <i>Postosuchus</i>);</p>	<p>* Segundo Benton &amp; Clarck (1988), o caráter b pode ser uma convergência, já que <i>Postosuchus</i> apresenta uma segunda fenestra ventro-temporal acima deste contato, que por sua vez é ausente em crocodilomorfos (os crocodilomorfos geralmente não apresentam o processo descendente do esquamosal).</p>

Tiago Raugust

<p><b>Clado G</b></p> <p><i>Postosuchus</i> e <i>Crocodylomorpha</i></p>	<p><b>(e)</b> Redução ou perda da clavícula (paralelismo em Dinosauria);</p> <p><b>(f)</b> A razão do comprimento do membro anterior pelo membro posterior é de 0..5 (paralelismo em Ornithosuchia);</p> <p><b>(g)</b> Acetábulo perfurado (paralelismo em Ornithosuchia);</p> <p><b>(h)</b> Crista supra-acetabular no ílio (paralelismo em Ornithodira; ?também em <i>Saurosuchus</i>);</p> <p><b>(i)</b> Púbis possui um comprimento maior do que três vezes a largura do acetábulo; (paralelismo em Ornithodira; ?também em <i>Saurosuchus</i>);</p> <p><b>(j)</b> O dígito V do <i>pes</i> não possui falanges (exceto em <i>Terrestrisuchus</i>);</p> <p><b>(k)</b> Postura digitígrada (paralelismo em Ornithodira).</p>	<p>* O caráter “J” é o similar ao - <i>menos do que 4 falanges do dígito 4</i> - proposto por Gauthier (1986) para <i>Rauisuchia</i> + <i>Crocodylomorpha</i>, sendo que este autor relatou que isto também aparecia em <i>Euparkeria</i>. Benton &amp; Norman utilizaram - <i>metatarsal V é reduzido a um “tubérculo” sem falanges</i> – como uma das 8 sinapomorfias propostas para <i>Proterochampsidae</i>. No entanto Benton &amp; Clark (1988) restringiram o caráter “dígito V do <i>pes</i> não possui falanges” para <i>Postosuchus</i> e <i>Crocodylomorpha</i> (exceto <i>Terrestrisuchus</i>).</p> <p>O caráter “j” também é utilizado, de modo modificado, para <i>Proterochampsidae</i>, <i>Doswellia</i>, <i>Yonghesuchus</i>, <i>Turfanosuchus</i> e arcossaurios coronais por Dilkes &amp; Sues (2009). E também para <i>Proterochampsidae</i> (de conteúdo indeterminado) por Arcucci (1996) e Dilkes &amp; Arcucci (2009).</p>
--	---	--

**QUADRO 5. Proposta de Parrish (1993).**

Parrish (1993) obteve, em sua análise, um estado polifilético para as formas rauissuquianas que seriam compostas por três grupos monofiléticos (Prestosuchidae, Rausuchidae e Poposauridae) dentro de Suchia. Este trabalho recebeu diversas críticas. Jull (1994) ressaltou que muitas das características listadas por Parrish (1993) não condizem com os estados encontrados na sua matriz. Há também alguns erros nas definições dos caracteres (apontados por KISCHLAT, 1996) e a presença de vários clados com baixo suporte estatístico (segundo GOWER & WILKINSON, 1996). Uma forte crítica ao trabalho de Parrish se refere ao grupo de Poposauridae, considerado por ele um clado separado de Rausuchidae e grupo-irmão de Crocodylomorpha. Contudo, de acordo com Long & Murry (1995) o táxon Poposauridae teve seu gênero, exemplificado por *Postosuchus*, reconhecido como uma mistura de três diferentes espécies pertencentes a famílias separadas, sendo que o seu holótipo teria maior relação com Rausuchidae do que com Poposauridae.

PARRISH 1993		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<b>Prestosuchidae</b> ( <i>Prestosuchus</i> , <i>Ticinosuchus</i> e <i>Saurosuchus</i> )	<b>S22.</b> Osteoderms paramediais com um processo articular anterior	*Segundo Parrish (1993), o caráter <b>S22</b> é presente também em Rausuchidae (exceto <i>Lotosaurus</i> ) e alguns integrantes Crocodylomorpha
<b>Rausuchiformes</b> (Aetosauria e Rausuchia)	<b>S25.</b> Contato entre o quadrado-jugal e pós-orbital; <b>S26.</b> Faceta tibial do astrágalo com uma proeminente escavação póstero-medial que forma uma concavidade posteriormente direcionada.	<u>Observações de Parrish (1993):</u> *O caráter <b>S25</b> é indeterminado para alguns Aetosauria.  *O caráter <b>S26</b> é presente também em Ornithosuchidae.
<b>Rausuchia</b> (Rausuchidae, <i>Gracilisuchus</i> e Paracrocodylomorpha)	<b>S23.</b> Fenestra subnarial formada como parte da junção do pré-maxilar com maxilar. A área de articulação entre estes ossos consiste de uma união delimitada pela concavidade ventro-rostral do maxilar, e pela convexidade da borda caudo-ventral do pré-maxilar (e.g. <i>Fasolasuchus</i> e <i>Barchoomus</i> ). <b>S27.</b> Presença de uma lâmina projetando-se lateralmente do esquamosal (e.g. <i>Gracilisuchus</i> , <i>Rausuchus</i> e <i>Dibothrosuchus</i> ); <b>S28.</b> Processo cultriforme do paraesfenóide dorso-ventralmente expandido, em forma de cunha (e.g. <i>Lotosaurus</i> , <i>Postosuchus</i> , <i>Dibothrosuchus</i> ); <b>S29.</b> Presença de uma cavidade, aberta caudo-ventralmente, formada pela união dos basiapterigóides, que são alongados (e.g. <i>Batrachotomus</i> , <i>Postosuchus</i> , <i>Dibothrosuchus</i> ); <b>S30.</b> Presença de uma lâmina na porção proximal das costelas dorsais, projetando-se ântero-lateralmente (e.g. <i>Rausuchus</i> , <i>Lotosaurus</i> , <i>Gracilisuchus</i> ); <b>S31.</b> Menos do que três falanges no dígito V (e.g.	* Segundo Parrish (1993), o caráter <b>S23</b> é presente também em <i>Saurosuchus</i> , <i>Lotosaurus</i> e em <i>Shansisuchu</i> (um Erythrosuchidae);  * Segundo Parrish (1993), o caráter <b>S31</b> é um paralelismo em <i>Neoaetosauroides</i> e Ornitorinca.  *Este grupamento é considerado por Parrish (1993) como monofilético, contendo duas famílias originalmente combinadas no grupo Rausuchia de Chatterjee (1982).

Tiago Raugust

	<i>Lotosaurus, Gracilisuchus, Terrestrisuchus</i> ).	
<b>Rauisuchidae</b> <i>Lotosaurus</i> +, <i>Fasalosuchus</i> + <i>Rauisuchus</i> + o rauissuquídeo de Kupferzell= <i>Batrachotomus</i> <i>kupferzellensis</i> Gower 1999	<b>S32.</b> Presença de uma distinta protuberância no ílio, locada do ponto médio do acetábulo.	*Parrish (1993) considerou que este caráter aparenta ser homólogo com a saliência/rugosidade (“buttress”) supra-acetabular dos poposaurídeos

### QUADRO 6. Proposta de Juul (1994).

Apesar de Juul (1994) criticar o estudo de Parrish (1993), ambos corroboraram a hipótese de Benton & Clark (1988) que não obtiveram, na sua filogenia, um estado monofilético para as formas rauissuquianas. Além disso, Juul (1994) não esclareceu o conteúdo de Prestosuchidae nem discutiu o destino dado a Rauisuchidae.

JUUL 1994		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<b>Prestosuchidae</b> + <b>Stagonolepidae</b>	<b>36.</b> Acetábulo ventralmente orientado (modificado de BENTON & CLARK, 1988); <b>72.</b> Presença de uma depressão medial que é dorso-ventralmente localizada na porção distal da tuberosidade do calcâneo (PARRISH, 1993).	*O conteúdo de Prestosuchidae é indeterminado. *O caráter <b>36</b> foi utilizado como uma das sinapomorfias de Pseudosuchia (= Rauisuchidae + Stagonolepididae) por Benton & Clark (1988); *O caráter <b>72</b> , é o mesmo <b>S21</b> que Parrish (1993) utilizou como uma de suas cinco sinapomorfias de seu grupo Suchia.
<i>Gracilisuchus</i> + <b>Postosuchus</b>	<b>31.</b> O formato da fenestra ventro-temporal é triangular e reduzida em tamanho (BENTON & CLARK, 1988)	*O caráter <b>31</b> foi anteriormente utilizado por Benton & Clark, (1988) como um dos 10 caracteres definidores de Suchia.

**QUADRO 7. Proposta de Benton (1999).**

Nesta proposta, Benton conseguiu discernir em sua árvore mais parcimoniosa um estado monofilético para Rausuchia, mas não determinou quais gêneros constituiriam o que ele denominou de Prestosuchidae. Contudo, em outra árvore gerada - que retinha os nós com ocorrências superiores a 50% (nas replicações de “bootstrap”) - os clados Prestosuchidae, *Postosuchus*, Crocodylomorpha, Phytosauridae e Stagonolepididae entraram em colapso (politomia).

<b>BENTON 1999</b>	
<b>CLADOS</b>	<b>CARACTERES INEQUÍVOCOS DIAGNÓSTICOS DO CLADO</b>
<p><b>Rausuchia</b> Prestosuchidae e <i>Postosuchus</i></p>	<p><b>6.</b> Barra situada atrás da órbita, constituída pelos ossos pós-orbital e jugal, possui forma de degrau (“stepped”) (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994);</p> <p><b>7.</b> A fenestra ventro-temporal possui um formato triangular e reduzido em tamanho rostralmente (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994).</p>
<p>Prestosuchidae</p>	<p><b>-34.</b> Acetábulo semiperfurado anteriormente (GAUTHIER, 1986; JUUL, 1994);</p> <p><b>-36.</b> O púbis possui maior comprimento que o ísquio (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994).</p>
<p><i>Postosuchus</i></p>	<p><b>8.</b> O esquamosal projeta-se sobre o quadrado e quadrado-jugal lateralmente, mas é excluído da borda da fenestra ventro-temporal por estes mesmos ossos (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994);</p> <p><b>33.</b> Acetábulo aberto ventralmente (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994);</p> <p><b>67.</b> O diâmetro do eixo médio dos metatarsais I e V é menor do que o apresentado pelos II-IV. (SERENO 1991; JUUL, 1994).</p>

**QUADRO 8. Proposta de Benton & Walker (2002).**

Benton e Walker (2002) além de retirarem da análise final de Rausuchia os táxons *Ticinosuchus* e *Fasolasuchus* (que devido à baixa decodificação de caracteres, demonstraram um posicionamento incerto no clado), não consideraram *Postosuchus* como tal, o que gerou um estado não monofilético para as formas historicamente consideradas como integrantes rauissuquianos. Contudo, obtiveram um estado monofilético para o que consideraram como Rausuchia (*Batrachotomus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus* na exclusão de *Ticinosuchus* e *Fasolasuchus*).

<b>BENTON &amp; WALKER 2002</b>	
<b>CLADOS</b>	<b>CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO</b>
<p><b>Rausuchia</b> <i>Ticinosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Prestosuchus</i>, <i>Saurosuchus</i> e <i>Fasolasuchus</i></p>	<p><b>35.</b> Cinetismo na junção do maxilar com o pré-maxilar, onde há um “pino” no maxilar que se articula numa “embocaura” do pré-maxilar. Esta articulação situa-se caudalmente à fenestra subnarial (PARRISH, 1993; GOWER, 1999; ALCOBER, 2000).</p> <p><b>38.</b> A fenestra pré-orbital possui formato triangular, com seu ápice rostral alongado e estreito (BENTON &amp; CLARK, 1988; ALCOBER, 2000).</p> <p><b>45.</b> O processo rostral na parte ventral do esquamosal é separado e projeta-se para dentro da fenestra ventro-temporal;</p> <p><b>53.</b> O púbis é mais longo que o ísquio.</p> <p><b>54.</b> O púbis possui um comprimento maior do que três vezes a largura do acetábulo (SERENO, 1991).</p>
<i>Batrachotomus</i> + <i>Prestosuchus</i>	<b>37(1).</b> A narina tem o mesmo comprimento que a fenestra pré-orbital.
<i>Gracilisuchus</i> + <i>Postosuchus</i> + <i>Erpetosuchus</i> + <i>Crocodylomorpha</i>	<p><b>12.</b> O esquamosal apresenta um acuminamento (“ridge”) em sua superfície dorsal, ao longo da parede da fenestra dorso-temporal;</p> <p><b>47.</b> O forame quadrado é presente.</p>
<i>Postosuchus</i> + <i>Erpetosuchus</i> + Crocodylomorpha	<p><b>11.</b> Ausência do processo descendente do esquamosal que é rostral ao quadrado;</p> <p><b>16.</b> Parede póstero-ventral dos parietais estende-se menos do que a metade do comprimento do occiput.</p> <p><b>17.</b> Extensão medial da fenestra dorso-temporal, na superfície lateral do parietal é separada , no ponto médio, pela crista sagital.</p>

**QUADRO 9. Proposta de Nesbitt (2003).**

Nesta análise filogenética, o clado Podosauria constituiu-se numa politomia integrada pelos táxons *Arizonasaurus*, *Chatterjeea* e *Podosaurus*. Já o grupo Rausuchia mostrou-se monofilético na inclusão de Podosauria, *Saurosuchus* e *Postosuchus*.

NESBITT 2003		
CLADOS	CARACTERES INEQUÍVOCOS DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<b>Rausuchia</b> ( <i>Saurosuchus</i> , <i>Postosuchus</i> , <i>Podosaurus</i> , <i>Arizonasaurus</i> , <i>Chatterjeea</i> )	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Presença de uma articulação entre o maxilar e o pré-maxilar do tipo intercalada (“interlocking”);</li> <li>• Presença de uma crista supra-acetabular no ílio (retirado de PARRISH, 1993);</li> <li>•</li> <li>• A borda do acetábulo é bem definida em forma de arco.</li> </ul>	* O segundo caráter da lista ao lado, equivale ao descrito por Parrish (1993 – S32) “espessamento do ílio acima do ponto médio do acetábulo”.
<b>Podosauria</b> ( <i>Podosaurus</i> , <i>Arizonasaurus</i> , <i>Chatterjeea</i> )	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausência de osteodermos;</li> <li>• Ísquio completamente fusionado;</li> <li>• Três ou mais vértebras sacrais;</li> <li>• Vértebras sacrais se articulam com a aba anterior do ílio.</li> </ul>	

**QUADRO 10. Proposta de Benton (2004).**

Igualmente a sua proposta anterior (e.g. BENTON, 1999), ele assumiu um estado monofilético para o grupo Rausuchia que incluiria *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) como grupo externo da politomia denominada Prestosuchidae (*Ticinosuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*). Contudo, diferentemente de sua proposta anterior (e.g. BENTON, 1999), ele excluiu *Postosuchus* como um integrante Rausuchia.

BENTON 2004	
CLADOS	CARACTERES INEQUÍVOCOS DIAGNÓSTICOS DO CLADO
<b>Rausuchia</b> <i>Fasolasuchus</i> e Prestosuchidae	<p>68. O trocânter fibular anterior é robusto e pendente;</p> <p>-88. O quarto tarsal distal é mais amplo que o terceiro tarsal distal</p>
Prestosuchidae (= <i>Prestosuchus</i> , <i>Ticinosuchus</i> e <i>Saurosuchus</i> )	6. A fenestra pré-orbital é triangular, e rostralmente é alongada e estreita.

**QUADRO 11. Proposta de Lautenschlager (2008).**

Lautenschlager (2008) obteve um estado monofilético para Rausuchia que era constituído por dois subclados monofiléticos: Rausuchidae e Puposauridae. Entretanto, por motivos não expostos, Lautenschlager não incluiu *Prestosuchus* em sua matriz de dados.

LAUTENSCHLAGER 2008		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
<b>Rausuchia</b> (Rausuchidae e Puposauridae)	<p><b>6.</b> Presença de uma barra em forma de degrau formada pelo pós-orbital e jugal (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994; BENTON, 1999);</p> <p><b>39.</b> Presença de um pé-púbico que possui uma única expansão posterior (GAUTHIER, 1986; JUUL, 1994);</p> <p><b>50.</b> Presença de uma faceta articular, ventralmente orientada, entre o astrágalo e calcâneo (SERENO, 1991).</p>	<p>*Segundo Lautenschlager (2008) o caráter <b>6</b> seria codificado diferentemente (a barra óssea teria formato curvo e estreito) para <i>Effigia</i> e <i>Shuvosarus</i>.</p> <p>*De acordo com Lautenschlager (2008) o caráter <b>39</b> é ausente para <i>Rausuchus</i>, <i>Stagonosuchus</i>, <i>Lotosaurus</i>, e <i>Ticinosuchus</i>.</p>
<b>Rausuchidae</b> ( <i>Rausuchus</i> , <i>Saurosuchus</i> , <i>Postosuchus</i> , <i>Batrachotomus</i> , <i>Stagonosuchus</i> e <i>Ticinosuchus</i> )	<p><b>2.</b> Presença de uma fenestra subnarial entre o maxilar e o pré-maxilar (BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994; BENTON, 1999);</p> <p><b>19.</b> Presença de duas vértebras sacrais (GAUTHIER, 1986; JUUL, 1994; BENTON, 1999).</p>	<p>*Sobre o caráter <b>19</b>, Mastrantonio (2010) relata que o táxon <i>Prestosuchus</i>, <i>Tikisuchus</i> e <i>Yarasuchus</i> também apresentariam apenas duas vértebras sacrais. Entretanto <i>Batrachotomus</i>, juntamente a <i>Teratosaurus</i> e <i>Arizonasaurus</i>, teriam 3 vértebras sacrais.</p>
<b>Puposauridae</b> ( <i>Effigia</i> , <i>Shuvosaurus</i> , <i>Sillosuchus</i> , <i>Lotosaurus</i> e <i>Arizonasaurus</i> )	<p><b>15.</b> O centro das vértebras pré-sacrais (6-9) possui o formato de um paralelogramo (GAUTHIER, 1986; SERENO, 1991; BENTON, 1999);</p> <p><b>72.</b> Perda de osteodermos dorsais (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO, 1991; JUUL, 1994).</p>	<p>* Lautenschlager (2008) codificou o caráter <b>72</b> para os Rausuchidae (com “?” para <i>Ticinosuchus</i>) como uma presença de uma fileira de osteodermos paramediais, sendo 1 par por vértebra .</p>



**QUADRO 12. Proposta de Brusatte *et al.* (2010).**

Brusatte *et al.* (2010) obteve um estado monofilético para Rausuchia que é subdividido em dois subclados: Rausuchoidea (incluindo Prestosuchidae, Rausuchidae e outras formas afins a *Ticinosuchus*) e Puposauroidea (incluindo Shuvosauridae e demais formas poposaurianas). Mastrantonio (2010) efetuou uma crítica consistente a esta filogenia ao ressaltar que a árvore de consenso apresentada originalmente no trabalho de Brusatte *et al.* (2010) não era a mais parcimoniosa possível que o programa computacional poderia oferecer.

**\*Os números ao lado das datas autorais na coluna da direita, referem-se ao número do caráter como foi originalmente proposto**

<b>BRUSATTE <i>et al.</i> (2010)</b>	
<b>CLADOS</b>	<b>CARACTERES INEQUÍVOCOS DIAGNÓSTICOS DO CLADO</b>
<p><b>Rausuchia</b> Rausuchoidea + Puposauroidea</p>	<p><b>87.</b> Nas vértebras truncais há uma articulação acessória entre o hiposfeno e o hipantro. (JUUL, 1994: 66; BENTON, 1999: 18; BENTON, 2004: 36; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER 2007: 20; IRMIS <i>et al.</i>, 2007: 38);</p> <p><b>111.</b> A razão entre o comprimento e a profundidade da lâmina ilíaca, que fica acima do acetábulo, é maior do que 4.5 (BENTON &amp; CLARK, 1988; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 26).</p>
<p><b>Rausuchoidea</b> [Rausuchidae + Prestosuchidae + (<i>Ticinosuchus</i>, <i>Stagonosuchus</i>, <i>Araganasuchus</i> e <i>Fasolasuchus</i>)]</p>	<p><b>96.</b> Presença de múltiplos osteodermos dorsais por vértebra (GAUTHIER, 1986; SERENO &amp; ARCUCCI, 1990: 7 8; SERENO, 1991: 12 22; PARRISH, 1993: 5; JUUL, 1994: 14 15; BENNETT, 1996: 60 61; BENTON, 1999: 72; NESBITT, 2003: 1; IRMIS <i>et al.</i>, 2007: 120; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 33);</p> <p><b>174.</b> O tubérculo do calcâneo possui uma depressão que é dorso-ventralmente alinhada na sua porção distal (PARRISH, 1993: 21; JUUL, 1994: 72; BENTON, 1999: 61; BENTON, 2004: 82; IRMIS <i>et al.</i>, 2007: 111).</p>
<p>(<i>Ticinosuchus</i>, <i>Stagonosuchus</i> ,<i>Araganasuchus</i> e <i>Fasolasuchus</i>)</p>	<p><b>-137.</b> No fêmur, há um sulco (“groove”) raso e transverso na superfície articular proximal (EZCURRA 2006a:233);</p> <p><b>142.</b> No fêmur, o trocânter menor (“lesser”) está presente (GAUTHIER 1986; BENTON &amp; CLARKK 1988; NOVAS 1992: 3; JUUL 1994: 42; BENNETT 1996: 80; NOVAS 1996: 8, 29; BENTON 1999: 45; BENTON 2004: 64; EZCURRA 2006: 238).</p>
<p><i>Ticinosuchus</i> + <i>Stagonosuchus</i> + <i>Araganasuchus</i></p>	<p><b>20.</b> No maxilar, o comprimento rostro-caudal, na base do ramo ascendente, é menor do que a metade da altura dorso-ventral do corpo do maxilar, no nível da borda anterior da fenestra pré-orbital.</p>
<p><i>Ticinosuchus</i> + <i>Stagonosuchus</i></p>	<p><b>78.</b> O comprimento da face anterior do centro neural das vértebras cervicais é maior que o das vértebras médio-truncais (SERENO &amp; ARCUCCI, 1990: 6; SERENO, 1991: 21; JUUL, 1994: 65; BENNETT, 1996: 100; BENTON, 1999: 16; BENTON, 2004: 32; IRMIS <i>et al.</i>, 2007: 34).</p>

<p><b>Prestosuchidae</b> + <b>Rauisuchidae</b></p>	<p><b>44.</b> Presença de um degrau no processo ventral do pós-orbital (BENTON &amp; CLARK 1988; JUUL 1994: 38; BENTON 1999: 6; BENTON &amp; WALKER 2002: 40; BENTON 2004: 10);</p> <p><b>45.</b> A barra temporal (constituída pelos ossos pós-orbital e esquamosal), projeta-se lateralmente em relação aos processos ventrais destes ossos, formando uma aba sobre a fenestra ventro-temporal (WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER 2007: 12; <i>et al.</i>, 2007a: 18);</p> <p><b>101.</b> A faceta do coracóide para a glenóide é ventral em relação à faceta para a escápula;</p> <p><b>102.</b> Presença de um processo pós-glenóide no coracóide (IRMIS <i>et al.</i>, 2007a: 44).</p>
<p><b>Prestosuchidae</b>  (<i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>  e <i>Prestosuchus</i>)</p>	<p><b>49.</b> Presença de uma crista oblíqua na superfície lateral do ramo ventral do esquamosal (GOWER, 1999);</p> <p><b>51.</b> Processo ventral do esquamosal apresenta uma marcada projeção para dentro da fenestra ventro-temporal (PARRISH 1993: 25; OLSEN <i>et al.</i>, 2000: 13; BENTON &amp; WALKER 2002: 13, 43, 45; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 11);</p> <p><b>122(2).</b> O formato do púbis é cilíndrico e reto (EZCURRA, 2006:217);</p> <p><b>127.</b> A extremidade distal do púbis é expandida em forma de um pequeno pé-púbico (JUUL, 1994: 68; BENTON, 1999: 39; NESBITT, 2003: 10; IRMIS <i>et al.</i>, 2007a: 72; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 32).</p>
<p><i>Batrachotomus</i> + <i>Prestosuchus</i></p>	<p><b>5.</b> O maior comprimento da narina externa possui uma medida superior ao maior comprimento da fenestra pré-orbital (BENTON &amp; WALKER, 2002: 37);</p> <p><b>20.</b> No maxilar, o comprimento ântero-posterior, na base do ramo ascendente, é menor do que a metade da altura dorso-ventral do corpo do maxilar, no nível da borda anterior da fenestra pré-orbital.</p> <p><b>25.</b> A posição da região rostral do nasal, em vista lateral, é elevada dando ao crânio a aparência de uma “narina romana” (GOWER, 1999);</p> <p><b>26.</b> No nasal há uma crista lateral que é rugosa (WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 3);</p> <p><b>27.</b> Presença de uma depressão na linha média do nasal observável em vista dorsal (GOWER, 1999);</p> <p><b>-28.</b> O lacrimal participa do teto craniano (WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 5);</p> <p><b>36.</b> O pós-frontal é presente e reduzido, não se articulando com o parietal. (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO &amp; ARCUCCI, 1990:2; NOVAS, 1993: 10; JUUL, 1994: 16; BENNETT, 1996: 33; NOVAS, 1996:16; BENTON, 1999:5; SERENO, 1999:1; OLSEN <i>et al.</i>, 2000:8; BENTON &amp; WALKER, 2002:8; BENTON, 2004:9; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007: 6; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:14);</p> <p><b>42.</b> O jugal não participa da barra óssea que delimita caudalmente a fenestra pré-orbital, sendo excluída pela articulação do maxilar com o lacrimal (BENTON &amp; CLARK, 1988; OLSEN <i>et al.</i>, 2000: 4; BENTON &amp; WALKER, 2002:4; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:12);</p> <p><b>59.</b> No “braincase”, o tamanho da fenestra pós-temporal - que é localizada entre o parietal, supraoccipital e exoccipital-opistótico - é reduzida a uma fissura ou fechada (NOVAS, 1993:11; BENNETT, 1996:15; NOVAS, 1996:17; SERENO, 1999:5; BENTON, 2004:11; LANGER &amp; BENTON, 2006:17; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:21);</p> <p><b>88.</b> Presença de quatro ou mais vértebras sacrais. (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; NOVAS, 1992:14; JUUL, 1994:46; BENNETT, 1996:56; NOVAS, 1996:24; SERENO, 1999:6; BENTON, 1999:19; NESBITT, 2003:8; LANGER &amp; BENTON, 2006:42; NESBITT &amp; NORELL, 2006:19; NESBITT, 2007:19; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007:22; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:39);</p> <p><b>100.</b> Presença de um largo entalhe (“notch”) entre a escápula e o coracóide. (PARRISH, 1993:14; BENTON, 1999:23; BENTON, 2004:42; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:43);</p> <p><b>-151.</b> O formato da superfície lateral da tíbia, em sua região distal, é achatado. (NOVAS, 1992:5; NOVAS, 1993:5; NOVAS, 1996:12);</p> <p><b>-174.</b> O tubérculo do calcâneo é dorso-ventralmente alinhado com uma depressão na sua porção distal (PARRISH, 1993:21; JUUL, 1994:72; BENTON, 1999:61; BENTON, 2004:82; IRMIS <i>et al.</i>,</p>

	<p>2007:111);</p> <p>-182. O metatarsal II é equivalente ou maior que o metatarsal IV (LANGER &amp; BENTON, 2006: p. 317).</p>
<p><b>Rauisuchidae</b> (<i>Tikisuchus</i>, <i>Rauisuchus</i>, <i>Postosuchus</i> e <i>Teratosaurus</i>)</p>	<p>62. Presença de um parabasiesfenóide profundo e em forma de cunha; (PARRISH, 1993: 28, 29; JUUL, 1994:70; BENTON, 1999:12; GOWER, 2002:17; BENTON, 2004:17; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007:13);</p> <p>47. O processo caudal do esquamosal é posicionado abaixo do rostral e projetado na forma de um degrau.</p>
<p><b>Rauisuchus + Postosuchus + Teratosaurus</b></p>	<p>43. A superfície lateral do jugal é ornamentada por uma crista rugosa que delimita a fenestra pré-orbital e que se estende até o maxilar (NESBITT, 2003: 20).</p>
<p><i>Postosuchus</i> + <i>Teratosaurus</i></p>	<p>26. No nasal, há uma crista lateral que é rugosa (WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007:3);</p> <p>50. O quadrado e o quadrado-jugal inclinam-se rostro-caudalmente (cerca de 45 graus) até a margem superior da fenestra ventro-temporal (BENTON &amp; CLARK, 1988; BENTON &amp; WALKER, 2002:44; WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007:8)</p>
<p><b>Poposauroida</b> (<i>Qianosuchus</i>, <i>Yarasuchus</i>, <i>Arizonasaurus</i>, <i>Bromsgroveia</i>, <i>Lotosaurus</i>, <i>Poposaurus</i>, <i>Sillosuchus</i>, <i>Effigia</i> e <i>Shuvosaurus</i>)</p>	<p>5. O maior comprimento da narina externa possui uma medida superior que o maior comprimento da fenestra pré-orbital (BENTON &amp; WALKER, 2002:37);</p> <p>16. O processo dorsal do pré-maxilar, que se articula com o nasal para formar a barra internarial, é mais longo do que a margem ventral do pré-maxilar (NESBITT &amp; NORELL, 2006:75; NESBITT, 2007:75);</p> <p>20. No maxilar, o comprimento rostro-posterior, na base do ramo ascendente, é menor do que a metade da altura dorso-ventral do corpo do maxilar, no nível da borda anterior da fenestra pré-orbital;</p> <p>29. O nasal e o frontal não são ornamentados (NESBITT, 2007);</p> <p>57. O processo lateral do ectopterigoide, que se articula com o jugal, é mais longo ou equivalente ao seu processo medial (NESBITT, 2007);</p> <p>59. No "braincase", o tamanho da fenestra pós-temporal - que é localizada entre o parietal, supraoccipital e exoccipital-opistótico - é reduzida a uma fissura ou fechada (NOVAS, 1993:11; BENNETT, 1996:15; NOVAS, 1996:17; SERENO, 1999:5; BENTON, 2004:11; LANGER &amp; BENTON, 2006:17; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:21);</p> <p>64. A posição do processo basipterigoide do parabasiesfenóide situa-se no mesmo nível que o tubérculo basal (BENTON, 2004:19; GOWER &amp; SENNIKOV, 1996:7);</p> <p>94. A primeira costela sacral se articula com o ílio no final da região anterior do processo pré-acetabular (= "crista anterior") (NESBITT, 2003:15);</p> <p>-156. A porção distal da fíbula, em comparação com a sua porção proximal, é equivalente ou maior em tamanho (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO &amp; ARCUCCI, 1990:18; SERENO, 1991:6; JUUL, 1994:49; BENNETT, 1996:84, 114; BENTON, 1999:49; BENTON, 2004:69; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:99);</p> <p>-157. Formato do trocânter anterior da fíbula: ausente ou como uma crista baixa (0); em forma de uma larga rugosidade (1). (SERENO &amp; ARCUCCI, 1990:17; SERENO, 1991:5; BENNETT, 1996:83; BENTON, 2004:68);</p> <p>165. No astrágalo, a extensão da faceta de articulação para a tíbia é 20% menor que o comprimento transversal do osso (LANGER &amp; BENTON, 2006:94);</p> <p>179. Metatarsais I-IV espessos e agregados entre si (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO &amp; ARCUCCI, 1990:32; SERENO, 1991:31; JUUL, 1994:50; BENNETT, 1996:124; BENTON, 1999:66; BENTON, 2004:90; IRMIS <i>et al.</i>, 2007:117);</p>

**QUADRO 13. Proposta de Nesbitt (2011).**

Esta foi a mais completa análise filogenética de Archosauriformes conhecida até o momento com base em 412 caracteres e 75 táxons. De modo inédito, os fitossaurios foram posicionados como grupo-irmão de Archosauria, contrapondo-se a ideia tradicional que posicionava este táxon dentro do clado Archosauria onde era comumente interpretado como um pseudossuquio. Em relação às formas historicamente reunidas sob a denominação “Rauisuchia”, estas apareceram como um grupo parafilético distribuído dentro do grande clado Paracrocodylomorpha e dividido em dois subclados: Puposauoidea e Loricata.

**\*Os números da coluna central referem-se às numerações originais dos caracteres utilizados no trabalho de Nesbitt (2011). Por sua vez, os números entre parênteses referem-se ao estado de caráter.**

NESBITT (2011)		
CLADOS	CARACTERES DIAGNÓSTICOS DO CLADO	OBSERVAÇÕES
Paracrocodylomorpha	<p><b>283.</b> Porção distal do púbis expandida (=pé-púbico) (GAUTHIER, 1986; SERENO &amp; NOVAS, 1992; JUUL, 1994; BENTON, 1999; RAUHUT, 2003; LANGER &amp; BENTON, 2006; NESBITT, 2007).</p> <p><b>395.</b> Metatarsal IV do <i>pes</i> apresenta um tamanho equivalente ou menor do que o metatarsal II. (modificado de GAUTHIER, 1986).</p>	
<p>Puposauoidea</p> <p>[<i>Qianosuchus</i>, <i>Arizonasaurus</i>, <i>Xilousuchus</i>, <i>Poposaurus</i> <i>gracilis</i> H, <i>Poposaurus gracilis</i> Y, <i>Lotosaurus</i></p>	<p><b>1(1).</b> No pré-maxilar, o processo rostro-dorsal (=processo nasal) tem maior comprimento que o processo rostro-posterior (NESBITT &amp; NORELL, 2006).</p> <p><b>5(1).</b> No pré-maxilar, o processo caudo-dorsal (= processo maxilar ou subnarial) é restrito a borda ventral da narina externa (LANGER &amp; BENTON, 2006).</p> <p><b>24(1).</b> A margem rostro-dorsal do maxilar participa da borda da narina externa (modificado de GAUTHIER, 1986; LANGER &amp; BENTON, 2006).</p> <p><b>25(1).</b> No maxilar o processo dorsal, na base de sua margem rostro-dorsal é côncavo (modificado de LANGER &amp; BENTON, 2006).</p> <p><b>95(0).</b> No parabasiesfenóide, o forâmen que serve de entrada do ramo cerebral da artéria da carótida interna no braincase está posicionado ventralmente (modificado de PARRISH, 1993; GOWER &amp; SENNIKOV, 1996; GOWER, 2002; NESBITT</p>	<p>*o caráter <b>1</b> foi polarizado como <b>(1) apenas</b> para os seguintes Puposauoidea: <i>Qianosuchus</i>, <i>Shuvosaurus</i> e <i>Effigia</i>. Além disso, esta mesma polarização foi aplicada a <i>Vancleavea</i>, <i>Proterochampsia</i>, <i>Pterosauromorpha</i> e alguns Theropodas (<i>Tawa</i>, <i>Coelophysis</i>, <i>Dilophosaurus</i>, <i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>).</p> <p>* sobre o caráter <b>5</b>, Nesbitt (2011) cita que Langer &amp; Benton (2006) avaliaram também que este estado de caráter (1) ocorre também em sauropodomorfos basais (e.g. <i>Plateosaurus</i>, AMNH FR 6810) e em terópodes basais (<i>Coelophysis bauri</i>, CM 31374).</p> <p>*o caráter <b>24</b> foi polarizado como <b>(1) apenas</b> para os seguintes Puposauoidea: <i>Qianosuchus</i>, <i>Arizonasaurus</i>, <i>Xilousuchus</i> e <i>Effigia</i>. Esta polarização foi aplicada também a Aetosauria, <i>Batrachotomus</i>, <i>Pterosauromorpha</i> e <i>Coelophysis</i>.</p>

<p>e</p> <p><b>Shuvosauridae</b> (<i>Sillosuchus</i>, <i>Shuvosaurus</i> e <i>Effigia</i>)</p>	<p><i>et al.</i>, 2009a);</p> <p><b>196(0)</b>. As costelas cervicais são alongadas e delgadas (GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; JUUL, 1994; BENTON, 1999);</p> <p><b>197(0)</b>. Nas vértebras dorsais, o espinho neural não apresenta uma expansão em sua porção distal (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>201(0)</b>. Na primeira vértebra sacral, o processo ântero-dorsal de sua costela se articula com o processo pré-acetabular do ílio (NESBITT, 2005a, 2007);</p> <p><b>207(1)</b>. Inserção de uma vértebra sacral entre a vértebra sacral primordial 1 e 2 presente (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>273(2)</b>. No ílio, a margem ventral do acetábulo é côncava;</p> <p><b>288(1)</b>. No púbis, sua margem medial - que possui o aspecto semelhante ao de um avental (<i>pubic apron</i>) - apresenta um espessamento maior em sua porção proximal (NESBITT, 2005a, 2007);</p> <p><b>345(1)</b>. Na fíbula, a sua porção distal, quando observada em vista lateral, é arredondada ou plana (simetricamente) (<i>novo caráter</i>).</p>	<p>*o caráter <b>25</b> foi polarizado como <b>(1) apenas</b> para os seguintes Puposauroidea: <i>Qianosuchus</i>, <i>Arizonasaurus</i>, <i>Xilousuchus</i>, <i>Lotosaurus</i> e <i>Effigia</i>. Esta polarização foi aplicada também a Aetosauria, <i>Batrachotomus</i>, Pterosauiomorpha, <i>Plateosaurus</i> e <i>Allosaurus</i>. França (2011:29), contra Nesbitt (2011), aplica esta mesma codificação a <i>Ornithosuchus</i> e <i>Revueltosaurus</i>.</p> <p>*em relação ao estado do caráter <b>95</b>, este também ocorre também em <i>Mesosuchus</i> (SAM 6536; Dilkes, 1998), <i>Prolacerta</i> (BP/1/2675; Evans, 1988), <i>Proterosuchus</i> (BP/1/3993; Gow, 1975), <i>Erythrosuchus</i> (BMNH R3592; Gower, 1997), <i>Euparkeria</i> (UMZC T692; Gower &amp; Weber, 1998), e em proterocâmpsios (<i>e.g. Tropidosuchus</i> (PVL 4604) e <i>Chanaresuchus</i> (PVL 4647).</p> <p>*o caráter <b>273</b> de acordo com Nesbitt (2011), é o mesmo utilizado por Bakker &amp; Galton, 1974; Gauthier &amp; Padian, 1985; Gauthier, 1986; Juul, 1994; Novas, 1996; Benton, 1999; Fraser et al., 2002; Langer &amp; Benton, 2006; como = acetábulo: <i>imperfurado(0)</i> ou <i>extensivamente perfurado(1)</i>. Contudo Nesbitt avaliou que os termos “imperfurado” e “perfurado” são ambíguos, dando, dessa forma um novo tratamento a este caráter, focando na variação anatômica da vargem ventral do ílio.</p>
<p><b>Clado inominado</b></p> <p>(<i>Arizonasaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i>)</p> <p>Inclui formas que se distribuem do Triássico inferior (<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu, 1981) ao Triássico superior (Neonoriano – ? Rhaetiano, <i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt &amp; Norell, 2006).</p>	<p><b>27(0)</b>. No maxilar, a porção caudal que é ventral à fenestra ântero-orbital, afunila posteriormente (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>201(1)</b>. Nas vértebras sacrais, as pré e pós-zigapófises são coossificadas (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>284(0)</b>. O púbis, em sua porção distal (=púbico) apresenta-se, médio-lateralmente, de modo espesso e arredondado (GAUTHIER, 1986; JUUL, 1994; BENTON, 1999);</p> <p><b>287(2)</b>. Contato entre o ísquio e púbis ausente (modificado de BENTON &amp; CLARK, 1988; NOVAS, 1996);</p> <p><b>289(1)</b>. O púbis na sua porção distal é mais estreito médio-lateralmente do que na sua porção proximal (GALTON, 1976; NOVAS, 1996; SERENO, 1999; LANGER &amp; BENTON, 2006);</p> <p><b>401(0)</b>. Osteodermos ausentes (GAUTHIER, 1984; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO, 1991a; JUUL, 1994; BENNETT, 1996; DILKES, 1998; BENTON, 1999; NESBITT <i>et al.</i>, 2009a).</p>	<p>*o estado de caráter <b>27</b> é verificado com (?) para os seguintes integrantes do clado (<i>Arizonasaurus</i> + <b>Shuvosauridae</b>): <i>Poposaurus</i>, <i>Sillosuchus</i> e <i>Shuvosaurus</i>. A codificação <b>(0)</b> foi aplicada também para <i>Prolacerta</i>, <i>Erythrosuchus</i>, <i>Chanaresuchus</i>, <i>Ornithosuchidae</i>, <i>Ticinosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Dibothrosuchus</i>, <i>Terrestrisuchus</i>, <i>Litargosuchus</i>, Pterosauiomorpha, <i>Saurosuchus</i>, <i>Lewisuchus</i>, <i>Lewisuchus/Pseudolagosuchus</i>, <i>Silesaurus</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, <i>Herrerasaurus</i>, <i>Lesothosaurus</i>, <i>Scutellosaurus</i>, <i>Eoraptor</i>, <i>Efraasia</i>, <i>Tawa</i>, <i>Coelophys</i> e <i>Dilophosaurus</i>.</p> <p>*o estado de caráter <b>201(1)</b> é, segundo Nesbitt (2011), igualmente verificado em pterossauros e neoterópodes.</p> <p>* o estado de caráter <b>401(0)</b> é, segundo Nesbitt (2011) igualmente verificado em arcossauros “não-arcossauriformianos” (<i>e.g. Mesosuchus</i>, <i>Prolacerta</i>, e <i>Proterosuchus</i>) e em arcossauros da linhagem aviária de modo</p>

		plesiomórfico.
<p><b>Clado inominado</b> (<i>Arizonasaurus</i> + <i>Xilousuchus</i>)</p>	<p><b>96(0).</b> A plataforma do parabasisfenóide (Parabasisphenoid plate) é presente e estreita (modificado de GOWER &amp; SENNIKOV, 1996; NESBITT <i>et al.</i>, 2009a).</p> <p><b>194(1).</b> Nas vértebras cervicais posteriores, os espinhos neurais apresentam-se arqueados no sentido anterior (<i>novo caráter</i>).</p>	<p>*o estado de caráter <b>194(1)</b> também se apresenta desta forma, segundo Nesbitt (2011), em <i>Lotosaurus</i> (IVPP V 48013) e <i>Ctenosauriscus</i> (GZG 419-1)</p>
<p><b>Clado inominado</b> (<i>Poposaurus</i>+<i>Shuvosauridae</i>)</p>	<p><b>264(1).</b> No ílio, a crista supra-acetabular (= rebordo supra-acetabular/<i>supracetabular rim</i>) apresenta projeção ventral (GAUTHIER, 1986).</p> <p><b>266(1).</b> No ílio, a crista dorsal que é dorsal à crista/rebordo supra-acetabular tem inclinação ântero-dorsal. (<i>caráter reformulado</i>).</p>	<p>* Nesbitt (2011) relata que condição similar ao estado de caráter <b>264(1)</b> <b>também é verificado</b> em <i>Coelophysis</i> (AMNH FR 7224) e <i>Dilophosaurus</i> (UCMP 37302).</p> <p>*o caráter <b>266</b> compõe o segundo dos 3 caracteres propostos por Nesbitt (2011) na reformulação de um único caráter que tratava da presença/ausência, morfologia e orientação desta referida crista (denominada originalmente como <i>buttress</i>, <i>swelling</i>, <i>supracetabular crest</i>, <i>rugose ridge</i>). Nesbitt (2011) comenta que esta estrutura recebeu um tratamento pouco preciso pois (1) nunca havia sido descrito para um táxon específico, (2) é vago, o que levou diversos autores a confundir os termos ao codificar as matrizes e (3) apenas um desses autores levou em consideração</p> <p>* sobre o caráter <b>269(1)</b> – referido na sustentação do clado <i>Poposaurus</i>+<i>Shuvosauridae</i> - há uma contradição entre o que é dito no texto de Nesbitt (2011) e a polarização deste estado de caráter na sua matriz de dados, tendo em vista que o autor verifica que <i>Typothorax</i> (MCZ 1488), <i>CM 73372</i>, <i>Hesperosuchus agilis</i> (AMNH FR 6578), e <i>Protosuchus</i></p>

Tiago Raugust

	<p><b>269(1).</b> No ílio, o processo pré-acetabular (=processo cranial) é longo e se estende à frente da região do acetábulo, no entanto, é mais curto que o processo posterior do ílio (modificado de GALTON, 1976; BENTON, 1985; SERENO, 1986; JUUL, 1994; GOWER, 2000; HUTCHINSON, 2001b; LANGER &amp; BENTON, 2006; NESBITT &amp; NORELL, 2006; BUTLER <i>et al.</i>, 2008b).</p> <p><b>400(1).</b> Dígitos ungueais (<i>pes</i>) estão dorso-lateralmente comprimidos (modificado de SERENO, 1991a).</p>	<p><i>richardsoni</i> (AMNH FR 3024) apresentam o processo anterior do ílio à frente do acetábulo (devendo ser polarizado como "1"). No entanto, na matriz de dados, a polarização para este caráter (<b>269</b>) é a seguinte para os seguintes fósseis citados: <i>Hesperosuchus "agilis"</i> (?), <i>Protosuchus richardsoni</i> (1) e <i>Protosuchus haughtoni</i> (?). Além disso, os integrantes do clado <i>Poposaurus</i>+<i>Shuvosauridae</i> tiveram a seguinte polarização para o caráter 269: <i>Poposaurus gracilis</i> H(?), <i>Poposaurus gracilis</i> Y(1), <i>Lotosaurus</i> (?), <i>Sillosuchus</i>(?), <i>Shuvosaurus</i>(2) e <i>Effigia</i> (2). Outros táxons que apresentaram polarização (1) para este caráter estão distribuídos dentro do clado Crocodylomorpha (CM73372, <i>Dromicosuchus</i>, <i>Dibothrosuchus</i>, <i>Litargosuchus</i> e <i>Orthosuchus</i>), Dinosauria (<i>Scutellosaurus</i>, <i>Lesothosaurus</i>, <i>Eocursor</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, <i>Coelophysis bauri</i>, <i>Dilophosaurus</i>, <i>Allosaurus</i>, <i>Velociraptor</i>) e Pterosauromopha.</p> <p>*O caráter <b>400</b> foi polarizado da seguinte forma para o clado <i>Poposaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i>: <i>Poposaurus gracile</i> H (?), <i>Poposaurus gracile</i> Y (1), <i>Lotosaurus</i> (1), <i>Sillosuchus</i> (?), <i>Shuvosaurus</i> (1) e <i>Effigia</i> (1). A polarização (1) para este mesmo caráter foi codificada também para o fitossaurio <i>Parasuchus</i> e para os dinossaurios silesaurídeos <i>Asilisaurus</i> e <i>Silesaurus</i>.</p>
--	--	--

<p style="text-align: center;"><b>Clado inominado</b>  (<i>Lotosaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i>)</p>	<p><b>6(4).</b> Ausência de dentes no pré-maxilar (NESBITT &amp; NORELL, 2006).</p> <p><b>18(1).</b> Ausência de dentes no maxilar (NESBITT &amp; NORELL, 2006).</p> <p><b>21(1).</b> No maxilar, a superfície da borda ventral (na região ventral ao lacrimal) tem maior comprimento médio-lateral do que altura dorso-ventral (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>276(1).</b> No ílio, a porção dorsal ao rebordo supra-acetabular é alta (ou seja, a porção dorsal tem maior comprimento do que a medida da distância do rebordo supra-acetabular ao contato púbis-ísqiuo) (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>291(2).</b> No ísqiuo, o contato medial entre os antímeros é amplo e estende-se até as margens dorsais do par (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>294(0).</b> No ísqiuo, a porção distal não é expandida (SMITH &amp; GALTON, 1990; HOLTZ, 1994; HUTCHINSON, 2001b; RAUHUT, 2003; LANGER &amp; BENTON, 2006).</p>	<p>*a codificação do caráter <b>6</b> para os representantes do clado <i>Lotosaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i> é a seguinte: <i>Lotosaurus</i> (4), <i>Sillosuchus</i> (?), <i>Shuvosaurus</i> (4) e <i>Effigia</i> (4).</p> <p>*a codificação do caráter <b>18</b> para os representantes do clado <i>Lotosaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i> é a seguinte: <i>Lotosaurus</i> (1), <i>Sillosuchus</i> (?), <i>Shuvosaurus</i> (1) e <i>Effigia</i> (1). Nesbitt codificou como (?) <i>Rauisuchus</i>, contudo vários dentes isolados (AS 1933L 88) proporcionais ao fragmento de maxilar (AS 1933L 122) estão presentes.</p> <p>*a codificação do caráter <b>21</b> para os representantes do clado <i>Lotosaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i> é a seguinte: <i>Lotosaurus</i> (1), <i>Sillosuchus</i> (?), <i>Shuvosaurus</i> (?) e <i>Effigia</i> (1). Isto também é válido para o gênero <i>Erpetosuchus</i> que não foi incluído na análise.</p> <p>*a codificação do caráter <b>276</b> para os representantes do clado <i>Lotosaurus</i> + <i>Shuvosauridae</i> é (1). Essa mesma codificação foi aplicada a alguns representantes terópodes (e.g. <i>Coelophysis bauri</i> AMNH FR 7224; <i>Dilophosaurus</i> UCMP 37302; <i>Allosaurus</i>, <i>Velociraptor</i> e <i>Liliensternus</i> MB R. 2175)</p> <p>*o caráter <b>294</b> aparece com a codificação <b>(0)</b> em representantes arcossauriformes não-arcossaurios - exceto <i>Archosaurus</i> (?) - em pseudosuchia (e.g. <i>Ornithosuchus</i>, <i>Gracilisuchus</i>, <i>Revueltosaurus</i>, aetosauria, <i>Lotosaurus</i>, <i>Shuvosaurus</i>, <i>Sillosuchus</i> (?), <i>Effigia</i>, CM73372, <i>Terrestrisuchus</i>, <i>Litargosuchus</i>, <i>Orthosuchus</i>, <i>Alligator</i>, <i>Protosuchus haughtoni</i> (?) e <i>Protosuchus richardsoni</i>) e em integrantes da linhagem aviária (e.g. <i>Pterosauromorpha</i>, <i>Lagerpeton</i>, <i>Marasuchus</i>, <i>Silesaurus</i>, <i>Lesothosaurus</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, <i>Herrerasaurus</i> e <i>Eoraptor</i>). Nesbitt (2011) relata, contudo que parece haver uma expansão bulbosa em alguns espécimes de <i>Shuvosaurus</i>.</p>
---	--	---



<p style="text-align: center;"><b>Shuvosauridae</b> (<i>Sillosuchus</i>, <i>Shuvosaurus</i> e <i>Effigia</i>)</p>	<p><b>188(1).</b> Nas vértebras cervicais, na região anterior da vista lateral do centrum, há pleuroceles (estruturas de pneumatização) em forma de profundas fossas (modificado DE HOLTZ, 1994; RAUHUT, 2003; SMITH <i>et al.</i>, 2007);</p> <p><b>189(1).</b> Nas vértebras cervicais, na região posterior da face lateral, há uma depressão orlada (“rimmed”) (modificado de GAUTHIER, 1986; RAUHUT, 2003);</p> <p><b>208(1).</b> As costelas cervicais estão posicionadas entre duas vertebrae sacrais (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>217(0).</b> A escápula apresenta sua margem anterior retilínea/convexa ou parcialmente côncava (modificado de GOWER &amp; SENNIKOV, 1997; NESBITT <i>et al.</i>, 2009a);</p> <p><b>225(0).</b> No coracoide, sua porção póstero-ventral é aplainada (“smooth”) (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>236(1).</b> No úmero, a porção proximal tem uma expansão menor do que duas a largura da diáfise (“midshaft”) do osso (NESBITT, 2007).</p>	<p>*Dentro de Shuvosauridae, o caráter <b>188</b> foi codificado como (?) apenas para <i>Effigia</i>. A mesma codificação (<b>1</b>) foi aplicada aos dinossauros Theropoda <i>Coelophysis</i> e <i>Tawa</i>.</p> <p>*em relação ao caráter <b>189</b>, além de todos os representantes Shuvosauridae, o dinossauro theropoda <i>Coelophysis</i> também foi polarizado como (1). Não há certeza se esta depressão tem alguma associação de origem com a pneumatização, contudo isto foi proposto por Britt, 1993.</p> <p>*o caráter <b>208</b> foi polarizado como (<b>1</b>) para todo o clado Shuvosauridae e também para dinossauros representantes dos silesauridae (<i>Asilisaurus</i> e <i>Silesaurus</i>) e theropoda (<i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>). Nesbitt (2012) relata na discussão deste caráter que o espécimen <i>Poposaurus</i> (TMM 43683-1) – apresentado originalmente por Weinbaum &amp; Hungerbühler (2007) - deveria ser polarizado como (1), contudo na sua matriz de dados, tanto <i>Poposaurus gracilis</i> H, como <i>Poposaurus gracilis</i> Y foram polarizados como (?).</p> <p>*a polarização do caráter <b>217</b> como (<b>0</b>) foi aplicada a alguns archosauriformes (<i>Mesosuchus</i>, <i>Prolacerta</i> e <i>Proterosuchus</i>), ao fitossaurio (<i>Parasuchus</i>), dentro do clado Shuvosauridae [apenas para <i>Sillosuchus</i> e <i>Effigia</i>, com (?) para <i>Shuvosaurus</i>] para crocodilomorfos (<i>Protosuchus</i>) e dinossauros Theropoda (<i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>).</p> <p>*a polarização do caráter <b>225</b> como (<b>0</b>) foi aplicada a <i>Mesosuchus</i> e <i>Prolacerta</i>, e em alguns Archosauriformes não arcossaurios (<i>Proterosuchus</i>, <i>Erythrosuchus</i>, <i>Proterochampsia</i>, <i>Euparkeria</i> e <i>Phytosauria</i>). Isso também foi aplicado a todos os Shuvosauridae e a um único Ornithischia (<i>Scutellosaurus</i>).</p> <p>*o caráter <b>236</b> recebeu polarização (<b>1</b>) apenas em Shuvosauridae.</p>
<p style="text-align: center;"><b>Clado inominado</b> (<i>Effigia</i> + <i>Shuvosaurus</i>)</p>	<p><b>190(1).</b> Nas vertebrae cervicais, a quilha ventral em sua porção média ultrapassa em altura (ventralmente) o nível da borda do centrum (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>204(1).</b> Entre as vertebrae sacrais, as bordas do centrum de ambas não estão nítidas (NESBITT, 2007).</p> <p><b>228(1).</b> O coracoide apresenta uma fossa profunda em sua parede póstero-dorsal (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>285(1).</b> No púbis, a margem distal possui uma</p>	<p>*o caráter <b>190</b> aparece com a codificação (<b>1</b>) em Ornithosuchidae, em (<i>Effigia</i> + <i>Shuvosaurus</i>) e em integrantes da linhagem dos Dinosauriformes como <i>Eocursor</i> (Ornithischia), <i>Herrerasaurus</i> e <i>Tawa</i> (ambos Theropoda).</p> <p>*o caráter <b>204</b> foi polarizado como (<b>1</b>) <i>Riojasuchus</i> (Ornithosuchidae), para o Theropoda <i>Velociraptor</i> e penas para os Shuvosauridae <i>Effigia</i> e <i>Shuvosaurus</i>, pois o outro representante <i>Sillosuchus</i> teve uma codificação diferente (<b>0</b>).</p> <p>*o caráter <b>228</b> foi polarizado como (<b>1</b>)</p>

	<p>expansão superior a 33% do comprimento do corpo deste osso ("midshaft") (NESBITT &amp; NORELL, 2006; NESBITT, 2007).</p> <p><b>289(2).</b> O púbis na sua porção distal é mais comprimido médio-lateralmente e não tão amplo quanto sua profundidade ântero-posterior (GALTON, 1976; NOVAS, 1996; SERENO, 1999; LANGER &amp; BENTON, 2006).</p> <p><b>290(1).</b> No púbis, a face lateral do corpo ("shaft") do osso apresenta uma alongada parede ("edge") (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>300(3).</b> No fêmur, a tuberosidade ântero-medial da região proximal é larga e em forma de gancho ("hooked") posteriormente (modificado de GAUTHIER, 1986; BENTON, 1999; CLARK <i>et al.</i>, 2000; OLSEN <i>et al.</i>, 2000; BENTON &amp; WALKER, 2002; Sues <i>et al.</i>, 2003; CLARK <i>et al.</i>, 2004).</p> <p><b>313(1).</b> No fêmur, a porção póstero-lateral (onde se situa a fossa trochanterica) é posicionada ventralmente para baixo (modificado de NOVAS, 1996).</p>	<p>apenas para (<i>Effigia</i> + <i>Shuvosaurus</i>);</p> <p>*<b>285(1)</b> também foi assim codificado na matriz em <i>Allosaurus</i>.</p> <p>*<b>289(2)</b> também foi assim codificado na matriz em <i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>.</p> <p>*o caráter <b>290</b> foi polarizado como <b>(1)</b> apenas para (<i>Effigia</i> + <i>Shuvosaurus</i>);</p> <p>*o caráter <b>300</b> foi polarizado como <b>(3)</b> apenas para (<i>Effigia</i> + <i>Shuvosaurus</i>);</p> <p>*<b>313(1)</b> também foi assim codificado na matriz em <i>Kayentasuchus</i> (um Crocodylomorpha). O mesmo é válido dentro de Avemetatarsalia, como em Lagerpetidae, alguns Dinosauriformes não Dinosauria [<i>Marasuchus</i>, e os integrantes Silesauridae (<i>Asilisaurus</i>, <i>Lewisuchus</i> e <i>Pseudolagosuchus</i>)] e em alguns Dinosauria [<i>Lesothosaurus</i>, <i>Eocursor</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, Sauropodomorpha, e Theropoda (exceto <i>Eoraptor</i> (?))]</p>
<p style="text-align: center;"><b>Loricata</b></p> <p>[<i>Prestosuchus</i>, <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, <b>Rauisuchidae</b> (<i>Rauisuchus</i>, <i>Polonosuchus</i>, <i>Postosuchus alisonae</i> e <i>Postosuchus kirkpatricki</i>) e Crocodylomorpha]</p>	<p><b>6(1).</b> 4 dentes no pré-maxilar (NESBITT &amp; NORELL, 2006).</p> <p><b>51(1).</b> O esquamosal tem uma parede ("ridge") na face lateral do processo ventral. (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>52(1).</b> No esquamosal, o processo ântero-ventral é presente e penetra na fenestra ventro-temporal (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>142(1).</b> A órbita tem um formato alto e estreito [é o formato de buraco de fechadura ("keyhole-shaped"); o comprimento é menor do que a metade da altura] (BENTON &amp; CLARK, 1988; PARRISH, 1993; GOWER, 2000; BENTON &amp; WALKER, 2002).</p> <p><b>340(1).</b> Na fíbula, o local para inserção do M. iliofibularis fica no ponto médio entre as "epífises" (modificado de SERENO, 1991);</p>	<p>*<b>6(1)</b> também foi assim codificado na matriz em <i>Aetosaurus</i>, <i>Prestosuchus</i> (UFRGS 156T), combo ("combined") <i>Prestosuchus</i>, <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, Rauisuchidae [exceto <i>Postosuchus alisonae</i> (?), CM 73372], <i>Litargosuchus</i>, <i>Kayentasuchus</i>, <i>Orthosuchus</i>, <i>Protosuchus</i> e o Pterosauriforme <i>Eudimorphodon</i>. Dentro de Ornithischia apenas <i>Efraasia</i> recebeu codificação <b>(1)</b> e dentro de Theropoda receberam esta codificação [exceto <i>Staurikosaurus</i> (?), <i>Tawa</i> (0) e <i>Allosaurus</i>(2)].</p> <p>*Dentro de Loricata, o caráter <b>51</b> foi codificado como <b>(1)</b> apenas para <i>Prestosuchus</i> [exceto <i>P. chiniquensis</i> (?)], <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Rauisuchus</i> e para o Crocodylomorpha <i>Kayentasuchus</i>.</p> <p>*<b>52(1)</b> foi assim codificado apenas para <i>Prestosuchus</i> (UFRGS 156T), combined <i>Prestosuchus</i> e <i>Saurosuchus</i>.</p> <p>*Dentro de Loricata, o caráter <b>142</b> foi codificado como <b>(1)</b> apenas para <i>Prestosuchus</i> (UFRGS 156T), combined <i>Prestosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Saurosuchus</i>, <i>Polonosuchus</i> e <i>Postosuchus kirkpatricki</i>. Isso é válido também para os Theropoda <i>Dilophosaurus</i> e <i>Allosaurus</i>.</p> <p>*O caráter <b>340</b> foi codificado como <b>(1)</b> apenas para os Archosauriformes não arcossaurios <i>Smilosuchus</i> e <i>Pseudopalatus</i> (ambos Phytosauria). O mesmo foi aplicado para <i>Riojasuchus</i> (um Ornithosuchidae), <i>Stgonolepis</i> e <i>Longosuchus</i> (ambos Aetosauria). Em relação à Loricata, a polarização <b>(1)</b> foi aplicada a <i>Prestosuchus</i> [exceto 156T (?)], <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, <i>Postosuchus</i></p>

	<p><b>371(2).</b> No calcâneo, a superfície articular para o metatarsal 4 e a parte distal do tubérculo calcaneal, em vista ventral é separada por um nítido espaço dotado de uma fossa (<i>novo caráter</i>)</p> <p><b>397(1).</b> No tarsal V do <i>pes</i>, há uma proeminência no dorso que está separada da superfície proximal por um espaço côncavo (<i>novo caráter</i>);</p>	<p>e CM 73372.</p> <p>*Dentro de Loricata, o caráter <b>371</b> foi codificado como <b>(2)</b> em <i>Prestosuchus</i> (exceto 156T), <i>Saurosuchus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, <i>Postosuchus</i>, CM73372, <i>Dromicosuchus</i>, <i>Hesperosuchus</i>, <i>Terrestrisuchus</i>, <i>Orthosuchus</i> e <i>Protosuchus</i>. Fora de Loricata, apenas o <i>Longosuchus</i> (um Aetosauria) teve esta mesma polarização. Ressaltamos que a polarização do caráter <b>371</b> na seção em que são apresentados os suportes deste táxon, p.200, não condiz com o a polarização aplicada na matriz.</p> <p>*Dentro de Loricata, o caráter <b>397</b> foi codificado como <b>(1)</b> em <i>Prestosuchus</i> (exceto 156T), <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Postosuchus</i> e CM73372. Também teve esta codificação o grupo-externo (“out-group”) <i>Prolacerta</i>, o Archosauriformes não arcossaurio <i>Proterosuchus</i> e todo o clado Pteurosauomorpha.</p>
<p><b>Clado inominado</b></p> <p><i>Saurosuchus</i></p> <p>+</p> <p>Crocodyliformes</p>	<p><b>42(1).</b> No frontal, a superfície dorsal apresenta uma parede (“ridge”) ou crista sagital longitudinal ao longo da linha média (Wu &amp; CHATTERJEE, 1993; CLARK <i>et al.</i>, 2000; OLSEN <i>et al.</i>, 2000; BENTON &amp; WALKER, 2002; SUES <i>et al.</i>, 2003; CLARK <i>et al.</i>, 2004).</p> <p><b>106(1).</b> Porção do basioccipital que constitui o tubérculo basal apresenta formato laminar (“bradelike”) e ântero-posteriormente curto (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>147(1).</b> Palpebrais presentes (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>265(1).</b> No ílio, a crista ântero-dorsal, na margem dorsal do acetábulo é presente e divide a lâmina ilíaca em um processo anterior (=pré-acetabular) e posterior (=pós-acetabular). (<i>caráter reformulado</i>).</p>	<p>*Dentro deste clado inominado, o caráter <b>42</b> foi codificado como <b>(1)</b> em <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Hesperosuchus</i>, <i>Dromicosuchus</i>, <i>Dibothrosuchus</i> e <i>Sphenosuchus</i>. França (2011), apesar de abordar este caráter em multi-estado (character 51), argumenta que <i>Prestosuchus</i> 156 T também apresentaria esta codificação <b>(1)</b> (<i>contra</i> Nesbitt, 2011, que o codificou como “o”).</p> <p>*<b>106(1)</b> foi assim codificado na matriz em <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Postosuchus kirkpatricki</i>, <i>Hesperosuchus “agilis”</i>, <i>Dibothrosuchus</i>, <i>Terrestrisuchus</i>, <i>Sphenosuchus</i>, <i>Orthosuchus</i>, <i>Alligator</i> e <i>Protosuchus</i>. França (2011), <i>contra</i> Nesbitt (2011) codificou este caráter como <b>(1)</b> também em <i>Prestosuchus</i> 156 T.</p> <p>*<b>147(1)</b> foi assim codificado na matriz também em <i>Longosuchus</i> (um aetossaurio). Já dentro do clado inominado em questão isto foi aplicado a <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i>, <i>Postosuchus kirkpatricki</i>, <i>Crocodylomorpha</i> (com ? para CM 73372 e <i>Hesperosuchus agilis</i>), <i>Eudimorphodon</i> (um Pterosauroomorpha) e vários Dinosauriformes (<i>Silesaurus</i>, <i>Eocursor</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, <i>Lesothosaurus</i>, <i>Herrerasaurus</i>, <i>Eoraptor</i>, <i>Plateosaurus</i>, <i>Tawa</i>, <i>Coelophysis</i>, <i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>). França (2011), <i>contra</i> Nesbitt (2011) codificou este caráter como <b>(0)</b> em <i>Saurosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i> e <i>Sphenosuchus</i>.</p> <p>*<b>265(1)</b> foi assim codificado na matriz também em <i>Poposauoidea</i> (com ? em <i>Xilousuchus</i>). Já no clado inominado em questão isto foi aplicado de modo variável</p>

Tiago Raugust

	<p><b>320(1).</b> No fêmur, o côndilo medial da porção distal é suavemente arredondado em vista distal (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>358(1).</b> No calcâneo, a faceta articular para o astrágalo é parcialmente ventral à faceta fibular (modificado de PARRISH, 1993).</p>	<p>em seus representantes. Este caráter foi desmembrado em 3 (caráter 265, 266 e 267) que antes era avaliado como um único caráter.</p> <p><b>*320(1)</b> foi assim codificado em diversos representantes do clado inominado em questão. Esta codificação foi também aplicada a Shuvosauridae, <i>Lotosaurus</i> e diversos representantes da linhagem dos Ornithodira (com ? para <i>Eudimorphodon</i>, <i>Marasuchus</i>, <i>Eucoelophysis</i>, <i>Sacisaurus</i>, <i>Lewisuchus</i> e <i>Eoraptor</i>).</p> <p><b>*358(1)</b> foi assim codificado na matriz também em <i>Poposaurus gracilis</i> Yale e em <i>Shuvosaurus</i>, apresentando uma distribuição variada no clado (<i>Shuvosaurus</i> + <i>Crocodyliformes</i>).</p>
<p><b>Clado inominado</b> <i>Batrachotomus</i> + <i>Crocodyliformes</i></p>	<p><b>12(1).</b> No contato pré-maxila/maxilla, o forame subnarial é presente e a borda desta estrutura é presente tanto no maxilar como no pré-maxilar (modificado de BENTON &amp; CLARK, 1988; PARRISH, 1993; JUUL, 1994; BENTON, 1999).</p> <p><b>34(1).</b> Nos nasais, a porção caudal, em vista dorsal, na sua linha média é côncava (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>43(1).</b> No frontal, a porção rostral é afilada ao longo da linha média (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>49(1).</b> Esquamosal com uma crista ao longo da face dorsal, na margem da fenestra dorso-temporal.</p> <p><b>59(1).</b> As fenestras temporais são separadas por uma área estreita que é látero-medialmente plana (<i>novo caráter</i>)</p> <p><b>89(1).</b> Presença de duas cabeças no ectopterigoide (modificado de WEINBAUM &amp; HUNGERBÜHLER, 2007:7).</p>	<p><b>*12(1)</b> foi assim codificado na matriz também em <i>Qianosuchus</i>, em integrantes da linhagem Theropoda (e.g. <i>Herrerasaurus</i> e <i>Allosaurus</i>) e Sauropodomorpha (e.g. <i>Plateosaurus</i> e <i>Efraasia</i>), apresentando uma distribuição variada no clado (<i>Batrachotomus</i> + <i>Crocodyliformes</i>). França (2011), contra Nesbitt (2011), aplica também a codificação (1) a <i>Saurosuchus</i>, <i>Decuriasuchus</i>, <i>Prestosuchus</i> 0156 T e <i>Luperosuchus</i>.</p> <p><b>*34(1)</b> foi assim codificado nos seguintes integrantes do clado (<i>Batrachotomus</i> + <i>Crocodyliformes</i>): <i>Batrachotomus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, <i>Rauisuchidae</i> [exceto <i>Postosuchus alisonae</i> (?)], <i>Dromicosuchus</i>, <i>Hesperosuchus "agilis"</i>, <i>Dibothrosuchus</i> e <i>Sphenosuchus</i>. França (2011) mesmo concordando com a codificação (1) para <i>Batrachotomus</i>, <i>Fasolasuchus</i>, <i>Postosuchus</i> e <i>Polonosuchus</i> em seu texto (p.259), codificou-os em sua matriz como (0).</p> <p><b>*Dentro deste clado inominado, o caráter 43</b> foi codificado como (1) em <i>Revueletosaurus</i>, <i>Effigia</i>, <i>Shuvosaurus</i>, e em representantes Ornithischia (e.g. <i>Heterodontosaurus</i> e <i>Lesothosaurus</i>). França (2011) aponta que diversos caracteres discutidos no texto de Nesbitt (2011; p.73) contrasta com a codificação deste caráter em sua matriz. Desse modo, França (2011) aplica também a codificação (1) para <i>Prestosuchus</i> 0156T, <i>Saurosuchus</i> e <i>Decuriasuchus</i>;</p> <p><b>*49</b> foi assim codificado com (1) nos seguintes integrantes do clado (<i>Batrachotomus</i> + <i>Crocodyliformes</i>): <i>Fasolasuchus</i>, <i>CM73372</i> e <i>Hesperosuchus agilis</i>. França (2011) aplica codificação (0) em <i>Postosuchus</i>, <i>Batrachotomus</i> e <i>Rauisuchus</i>, contra Nesbitt (2011). Além disso, França (2011) relata que <i>Chanaresuchus</i> e <i>Stagonolepis</i> deveriam ter polarização (1), mas isto não é aplicado em sua matriz de dados.</p>

	<p><b>131(1).</b> O forâme do nervo trigêmeo e veia cerebral média é parcialmente dividido pelo proótico (<i>modificado de</i> GOWER &amp; SENNIKOV, 1996; GOWER, 2002).</p> <p><b>141(1).</b> O tamanho da fenestra temporal posterior – situada entre o parietal, supraoccipital e exoccipital – é reduzida, tendo menos da metade do forâme magnum ou ausente (<i>modificado de</i> SERENO &amp; NOVAS, 1994; NOVAS, 1996; BENTON, 1999).</p> <p><b>144(1).</b> Presença de uma fossa supra-temporal locada rostralmente na fenestra dorso-temporal (<i>modificado de</i> GAUTHIER, 1986; NOVAS, 1996).</p> <p><b>319(1).</b> No fêmur, o ângulo entre o côndilo lateral (=fibular) e a crista tibiofibular, em vista distal, forma aproximadamente um ângulo reto (PARKER &amp; IRMIS, 2005).</p> <p><b>404(1).</b> Os osteodermos paramediais da região pré-sacral, possuem uma distinta curvatura longitudinal próximo a parede (“edge”) lateral (CLARK <i>et al.</i>, 2000; OLSEN <i>et al.</i>, 2000; BENTON &amp; WALKER, 2002; SUES <i>et al.</i>, 2003; CLARK <i>et al.</i>, 2004).</p> <p><b>407(1).</b> Os osteodermos pré-sacrais são mais longos do que largos (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>410(0).</b> Presença de apenas um (ou um par) de osteodermos pré-sacrais por vértebra (<i>modificado de</i> GAUTHIER, 1986; BENTON &amp; CLARK, 1988; SERENO, 1991; PARRISH, 1993; JUUL, 1994; BENTON, 1999).</p> <p><b>411(1).</b> O alinhamento dos osteodermos nas vértebras pré-sacrais (10-24) apresenta um padrão um-para-um (“one to one”) como se fossem duas fileiras simétricas separadas por uma linha média (<i>novo caráter</i>).</p>	<p><b>*59(1)</b> foi assim codificado apenas nos seguintes integrantes do clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes): <i>Batrachotomus</i>, <i>Postosuchus kirkpatricki</i>, <i>Hesperosuchus</i> e <i>Dromicosuchus</i>. França (2011:caráter 60) modifica este caráter de modo a evitar redundâncias, já que, segundo este autor, o caráter em questão aborda caracteres independentes (área entre as fenestras, presença/ausência da fenestra, e presença/ausência de crista).</p> <p><b>*89(1)</b> foi assim codificado apenas nos seguintes integrantes do clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes): <i>Batrachotomus</i>, Rausuchidae [exceto <i>P.alisonae(?)</i>], <i>Hesperosuchus “agilis</i>, <i>Sphenosuchus</i>, <i>Orthosuchus</i> e <i>Protosuchus</i>.</p> <p><b>*131(1)</b> foi assim codificado apenas nos seguintes integrantes do clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes): <i>Batrachotomus</i>, <i>Sphenosuchus</i> e <i>Protosuchus</i>.</p> <p><b>*Dentro deste clado inominado, 141(1)</b> teve uma distribuição variável. Esta codificação também foi aplicada a <i>Proterosuchus</i>, <i>Lotosaurus</i>, <i>Heterodontosaurus</i>, <i>Lesothosaurus</i>, <i>Herrerasaurus</i>, <i>Plateosaurus</i>, <i>Coelophysis</i>, <i>Dilophosaurus</i>, <i>Allosaurus</i> e <i>Velociraptor</i>.</p> <p><b>*Dentro deste clado inominado, 144(1)</b> teve uma distribuição variável. Esta codificação também foi aplicada a diversos representantes da linhagem dos Dinosauria. França (2011), contra Nesbitt (2011) aplicou este estado de caráter a Ornithosuchidae, <i>Gracilisuchus</i> e <i>Turfanosuchus</i>.</p> <p><b>*Dentro deste clado inominado, 319(1)</b> teve uma distribuição variável. Esta codificação também foi aplicada a <i>Arzonasaurus</i>, <i>Lotosaurus</i>, <i>Effigia</i> e <i>Shuvosaurus</i>.</p> <p><b>*404(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Euparkeria</i>.</p> <p><b>*407(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Ornithosuchus</i>.</p> <p><b>*Dentro deste clado inominado, 410(0)</b> teve uma distribuição variável. Esta uparcodificação também foi aplicada a <i>Tropidosuchus</i>, <i>Euparkeria</i>, <i>Phytosauria</i>, <i>Ornithosuchia</i>, <i>Revueltosaurus</i> e <i>Aetosauria</i>.</p> <p><b>*411(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Batrachotomus</i> + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Pseudopalatus</i>, <i>Smilosuchus</i>,</p>
--	---	---

Tiago Raugust

<p><b>Clado inominado</b> <i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes</p>	<p><b>281(1).</b> No púbis, o forâme obturador é amplo (SERENO &amp; WILD,1992).</p> <p><b>312(1).</b> No fêmur, há uma prega condilar proximal (“proximal condylar fold”) que é uma lâmina que conecta a porção ântero-medial da face dorsal da cabeça do fêmur ao eixo.</p> <p><b>314(0).</b> No fêmur, a face proximal é plana, sem um sulco transversal (EZCURRA, 2006:232)</p> <p><b>344(1).</b> Na fíbula, a superfície medial da sua extremidade distal possui uma área protuberante que se articula com o astrágalo (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>375(1).</b> No calcâneo, a extremidade distal do tubérculo calcaneal possui uma depressão (sulco) mediana alinhada dorso-ventralmente (PARRISH, 1993; BENTON, 1999)</p>	<p>Ornithosuchia, <i>Revueltosaurus</i> e Aetosauria.</p> <p><b>*281(1)</b> foi assim codificado apenas nos seguintes integrantes do clado (<i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes): <i>Fasolasuchus</i>, <i>Hesperosuchus</i> “<i>agilis</i>” e <i>Terrestrisuchus</i>.</p> <p><b>*312(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes). Nesbitt (2011) considerou esta região não preservada suficientemente em <i>Postosuchus kirkpatricki</i> para codificá-la (?); contudo França (2011) discordou desta postura codificando-o como <b>(0)</b>.</p> <p><b>*314(0)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a diversos Archosauriformes não-arcossaurios, <i>Riojasuchus</i>, <i>Revueltosaurus</i>, Aetosauria, e em diversos representantes da linhagem dos Ornithodira. França (2011), contra Nesbitt (2011) aplicou o estado de caráter <b>(1)</b> a <i>Postosuchus kirkpatricki</i>.</p> <p><b>*344(1)</b> teve uma distribuição, embora restrita, variável no clado (<i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes). França (2011), contra Nesbitt (2011) aplicou o estado de caráter <b>(1)</b> a <i>Batrachotomus</i>.</p> <p><b>*375(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (<i>Fasolasuchus</i> + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Poposaurus gracilis</i> Yale. França (2011), contra Nesbitt (2011), aplica também a codificação <b>(1)</b> em <i>Gracilisuchus</i>, <i>Saurosuchus</i> e <i>Batrachotomus</i>.</p>
<p><b>Clado inominado</b> Rauisuchidae + Crocodyliformes</p>	<p><b>154(2).</b> No dentário, a porção rostral da margem dorsal é mais alta do que a porção caudal (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>197(0).</b> Nas vértebras pós-axiais os espinhos neurais não apresentam uma expansão distal (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>341(1).</b> A fíbula, em vista proximal, é médio-lateralmente comprimida (<i>novo caráter</i>).</p>	<p><b>*154(2)</b> teve uma distribuição variável no clado (Rauisuchidae + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Silesaurus</i>.</p> <p><b>*197(0)</b> teve uma distribuição variável no clado (Rauisuchidae + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Mesosuchus</i>, <i>Erythrosuchus</i>, <i>Vancleavea</i>, <i>Proterochampsia</i>, diversos integrantes da linhagem dos Poposauroida e Ornithodira.</p> <p><b>*341(1)</b> teve uma distribuição variável no clado (Rauisuchidae + Crocodyliformes). Esta codificação também foi aplicada a <i>Mesosuchus</i>, <i>Prolacerta</i>, <i>Erythrosuchus</i>, <i>Vancleavea</i>, <i>Proterochampsia</i>, <i>Poposaurus gracilis</i> Yale, Shuvosauridae, e em diversos representantes da linhagem dos Ornithodira. Nesbitt (2011) considerou (?) para <i>Rauisuchus</i>, contudo França o codificou como <b>(0)</b>.</p>

Tiago Raugust

<p><b>Rauisuchidae</b> <i>Rauisuchus</i>, <i>Polonosuchus silesiacus</i>, <i>Postosuchus kirkpatricki</i>, <i>Postosuchus alisonae</i></p>	<p><b>35(1).</b> O nasal possui uma crista (“ridge”) em sua porção rostral, na sua margem dorso-lateral (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>52(2).</b> No esquamosal, o processo ântero-ventral é presente e penetra na fenestra ventro-temporal dividindo-a em duas fenestras (<i>novo caráter</i>);</p> <p><b>75(3).</b> O jugal, em sua face lateral possui uma crista (“ridge”) arredondada e bulbosa (<i>novo caráter</i>).</p> <p><b>180(1).</b> No centro do axis, em sua margem ventral, existem quilhas parassagitais (<i>novo caráter</i>).</p>	<p><b>*52(2)</b> é restrito a Rauisuchidae.</p> <p><b>*35(1)</b> foi assim codificado em Rauisuchidae, bem como em <i>Batrachotomus</i> e <i>Allosaurus</i>. Apesar de Nesbitt (2011) apresentar este caráter como uma novidade, ele é muito semelhante ao de Brusatte <i>et al.</i>(2010:26). França (2011) aplicou esta polarização também em <i>Fasolasuchus</i>.</p> <p><b>*75(3)</b> é restrito a Rauisuchidae (exceto por <i>Postosuchus alisonae</i> que foi codificado com ?). Nesbitt (2011) apresentar este caráter como uma novidade, ele é muito semelhante ao de Brusatte <i>et al.</i>(2010:43).</p> <p><b>*180(1)</b> foi assim codificado em Rauisuchidae (exceto <i>Postosuchus kirkpatricki</i> ?) e fora deste clado em <i>Protosuchus</i>.</p>
<p><b>Clado inominado</b> <i>Postosuchus</i> + <i>Polonosuchus silesiacus</i></p>	<p><b>57(1).</b> No esquamosal, há uma cova profunda na quina caudo-dorsal de sua face lateral (BRUSATTE <i>et al.</i>, 2010:50)</p> <p><b>192(1).</b> Nas vértebras cervicais medianas há hipapófises (pequenas projeções no final da porção anterior e/ou posterior da quilha ventral) (<i>novo caráter</i>).</p>	<p><b>*57(1)</b> teve uma distribuição restrita a <i>Postosuchus kirkpatricki</i> e <i>Polonosuchus</i>, com (?) para <i>Postosuchus alisonae</i>.</p> <p><b>*192(1)</b> foi assim codificado neste clado inominado em <i>Postosuchus kirkpatricki</i> e <i>Polonosuchus</i>, com (?) para <i>Postosuchus alisonae</i>. Fora deste clado em <i>Riojasuchus</i> e <i>Alligator</i>.</p>

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

DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO MATERIAL  
DE RAUSUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO SANTA MARIA,  
TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE, BRASIL.

VOLUME 2

TIAGO RAUGUST

**Cesar L. Schultz  
(Orientador)**

**Porto Alegre  
2014**



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

DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO MATERIAL  
DE RAUISUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO SANTA MARIA,  
TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIO-GRANDENSE, BRASIL.

VOLUME 2

TIAGO RAUGUST

**ORIENTADOR:** Dr. Cesar Leandro Schultz

**BANCA EXAMINADORA:** Dr. Sergio Alex Kugland de Azevedo  
Dra. Bianca Martins Mastrantonio  
Dra. Julia Brenda Desojo

TESE DE DOUTORADO APRESENTADA COMO  
REQUISITO PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE  
DOUTOR EM CIÊNCIAS.

**Porto Alegre – 2014**

## Lista de Siglas Institucionais

**AMNH** - American Museum of Natural History, New York, U.S.A;

**BMNH ou NHMUK** – The Natural History Museum – Londres (Inglaterra).

**BSPHG** – Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie (Ludwig-Maximilians-Universität, Munique - Alemanha);

**CPEZ** - Museu Walter Ilha, São Pedro do Sul (Estado do Rio Grande do Sul - Brasil);

**IVPP** - Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China;

**MCN** - Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil

**MCT-PUCRS** – Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul;

**MSM** - Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona, U.S.A. (formalmente conhecido como Mesa Southwest Museum);

**PULR** - Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Rioja - Argentina;

**PVL** – Coleção de Paleontologia de Vertebrados da Fundação Miguel Lillo, Tucumán, Argentina;

**PVSJ** – Museu de Ciências Naturais da Universidade Nacional de San Juan, Argentina;

**SMNS** - Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemanha;

**TTU-P** – Coleção de paleontologia do centro de ensino da Universidade do Texas (*Texas Tech University Paleontology Collections*), Lubbock (E.U.A.).

**UFRGS PVT** – Coleção Paleontológica de Vertebrados do Triássico - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS Brasil;

**UCMP** - University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California, (E.U.A.).

**ULBRA (RS)** – Universidade Luterana do Brasil, Rio Grande do Sul, Brasil;

**UNC** - University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina, U.S.A.;

**ZPAL** - Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw (Varsóvia), Polônia.

**WARMS ou WM** - Warwickshire Museum, Warwick (United Kingdom).

## Lista de Quadros

<b>Quadro 1.</b> Quadro apresentando detalhadamente o material relativo ao exemplar UFRGS-PV-0152-T.....	05
--	----

## Lista de Tabelas

Tabela 1. Relação dos ossos do dermocrânio presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	18
Tabela 2. Relação dos ossos do complexo palatal, presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	37
Tabela 3. Relação dos ossos mandibulares presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	41
Tabela 4. Relação dos ossos da caixa craniana (“braincase”) presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	53
Tabela 5. Relação das vértebras de cada região do eixo axial no exemplar UFRGS-PV-0152-T e em cada táxon. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	71
Tabela 6. Relação dos ossos da cintura escapular (peitoral) e membro anterior do exemplar UFRGS-PV-0152-T e de alguns integrantes “rauissúquios”. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	93
Tabela 7. Relação dos ossos da cintura pélvica e membro posterior do exemplar UFRGS-PV-0152-T e de alguns integrantes “rauissúquios”. Adaptado de Mastrantonio (2010).....	109

## Lista de Figuras

FIGURA 1 – Árvore filogenética dos arcossauriformes com a representação de suas silhuetas para fins de comparação de tamanhos corporais (Modificado de TURNER & NESBITT, 2013)...	01
FIGURA 2 – <b>A</b> , Mapa da Bacia do Paraná, mostrando a área ocupada pela mesma no do Estado do Rio Grande do Sul. <b>B</b> , Mapa do Rio Grande do Sul, mostrando em sua região central as rochas sedimentares Mesozoicas do Grupo Rosário do Sul. Modificado de Langer <i>et al.</i> (2007).....	02
FIGURA 3 - Cladograma mostrando o posicionamento relativo da linhagem dos crurotársios (em verde) entre os arcossaurios. Os “rauissúquios” estão representados por <i>Prestosuchus</i> . Adaptado de Kellner <i>et al.</i> (1999).....	04
FIGURA 4 – Material sincraniano de UFRGS-PV-0152-T.....	06
FIGURA 5 – Material pós-craniano de UFRGS-PV-0152-T.....	07
FIGURA 6 – <b>A</b> ; mapa do Estado do Rio Grande do Sul, com detalhe do Município de Vale verde. <b>B</b> ; Detalhe da 46ª região do Rio Grande do Sul, a qual pertence o Município de Vale Verde (em destaque). <b>C</b> ; Município de Vale Verde.....	08
FIGURA 7 – Diagrama estratigráfico em que estão explícitas as espécies de “rauissúquios” coletados em sedimentos sul-americanos correspondentes ao período Triássico.....	09
FIGURA 8 - Conjunto de ossos articulados do rosto de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda.....	15
FIGURA 9 - Conjunto de ossos articulados do rosto de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral direita.....	16
FIGURA 10 – Reconstituição do sínclânio de UFRGS-PV-0152-T com base em <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) <i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower (1999) e <i>Decuriasuchus quartacolonia</i> França <i>et al.</i> (2013).....	17
FIGURA 11 - Nasais de <i>Batrachotomus</i> , UFRGS-PV-0152-T, <i>Polonosuchus</i> , <i>Luperosuchus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T) e <i>Postosuchus alisonae</i> , .....	22
FIGURA 12 - Crânios de <i>Decuriasuchus</i> (A) e <i>Saurosuchus</i> (B) em vista dorsal onde é possível visualizar o mesmo padrão sutural nasal/frontal apresentado por UFRGS-PV-0152-T.....	23

FIGURA 13 – Maxilares de <i>Batrachotomus</i> , <i>Arizonasaurus</i> , <i>Xilousuchus</i> , <i>Rauisuchus</i> , <i>Polonosuchus</i> e <i>Teratosaurus</i> .....	29
FIGURA 14 – Maxilares de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (espécime UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b), <i>Fasolasuchus</i> , <i>Ticinosuchus</i> e <i>Decuriasuchus</i> .....	30
FIGURA 15 – Conjunto rostral do crânio de UFRGS-PV-0152-T em em vista lateral (A), rostro-lateral (B). Detalhe da extremidade rostral do crânio de UFRGS-PV-0152-T em vista rostral (C), rostro-lateral (D) e dorso-lateral (E).....	31
FIGURA 16 - Conjunto rostral do crânio de UFRGS-PV-0152-T em vista ventral (A) e detalhe da extremidade rostral do crânio deste espécime em vista ventral (B) e rostro-ventral (C).....	32
FIGURA 17 – Esquamosal de <i>Polonosuchus</i> , <i>Rauisuchus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T), <i>Batrachotomus</i> , <i>Saurosuchus</i> , <i>Postosuchus kirkpatricki</i> e <i>Decuriasuchus</i> .....	34
FIGURA 18 – Esquamosal direito de UFRGS-PV-0152-T.....	35
FIGURA 19 - Quadrado e Quadrado-jugal de alguns rauissúquios como <i>Batrachotomus</i> , <i>Arizonasaurus</i> , <i>Yarasuchus</i> , <i>Polonosuchus</i> , <i>Effigia</i> , <i>Shuvosaurus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T), <i>Decuriasuchus</i> e <i>Postosuchus kirkpatricki</i> .....	39
FIGURA 20 - Quadrado e Quadrado-jugal esquerdos parciais de UFRGS-PV-0152-T.....	40
FIGURA 21 -. Mandíbulas de <i>Batrachotomus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933L-1 e UFRGS-PV-0629-T), <i>Polonosuchus</i> , <i>Arizonasaurus</i> e <i>Decuriasuchus</i> .....	44
FIGURA 22 -. Mandíbulas de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> , <i>Rauisuchus</i> , <i>Fasolasuchus</i> e <i>Saurosuchus</i> .....	45
FIGURA 23 – Dentário de UFRGS-PV-0152-T.....	46
FIGURA 24 – Pré-articular direito de UFRGS-PV-0152-T.....	47
FIGURA 25 – Porção caudal da mandíbula (com ênfase na região articular) de <i>Batrachotomus</i> , <i>Polonosuchus</i> , de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-06297-T) e <i>Decuriasuchus</i> .....	50
FIGURA 26 – Porção caudal da mandíbula (com ênfase na região articular) de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> , <i>Postosuchus alisonae</i> , <i>Stagonosuchus nyassicus</i> e <i>Arizonasaurus</i> .....	51

FIGURA 27 – Articular e supra-angular esquerdo de UFRGS-PV-0152-T.....	52
FIGURA 28 – Elementos da caixa craniana (“braincase”) de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (espécime UFRGS-PV-0629-T).....	62
FIGURA 29 – Elementos da caixa craniana (“braincase”) de <i>Batrachotomus</i> .....	63
FIGURA 30 – Imagens da caixa craniana de <i>Saurosuchus</i> e <i>Xilousuchus</i> .....	64
FIGURA 31 – Imagens da caixa craniana de <i>Arizonasaurus</i> .....	65
FIGURA 32 – Imagens de elementos da caixa craniana de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> .....	66
FIGURA 33 – Caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda (A), lateral direita (B) e occipital (C).....	67
FIGURA 34 – Caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista látero-occipital esquerda (A), lateral-occipital direita (B) e desenho desta mesma vista em (C).....	68
FIGURA 35 – Reconstituição do esqueleto de UFRGS-PV-0152-T mostrando os elementos preservados em cinza. ....	69
FIGURA 36 – Vértex truncais de alguns “rauisúquios” como <i>Postosuchus alisonae</i> , <i>Fasolasuchus</i> , <i>Ctenosauriscus</i> , <i>Batrachotomus</i> e <i>Effigia</i> .....	74
FIGURA 37 – Vértex truncais de alguns “rauisúquios” como <i>Rauisuchus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T e UFRGS-PV-0156-T), <i>Ticinosuchus</i> e <i>Decuriasuchus</i> .....	75
FIGURA 38 – Vértex truncais mediais de UFRGS-PV-0152-T.....	77
FIGURA 39 – Costelas truncais de UFRGS-PV-0152-T em vista dorsal.....	79
FIGURA 40 – Vértex sacrais e elementos associados de alguns “rauisúquios” como o parátipo de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933L 7), holótipo de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933 L 3a) e <i>Batrachotomus</i> .....	83
FIGURA 41 – Vértex sacrais e elementos associados de alguns “rauisúquios” como <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T), <i>Arizonasaurus</i> , <i>Stagonosuchus</i> e <i>Effigia</i> ....	84
FIGURA 42 – Vértex e costelas sacrais de UFRGS-PV-0152-T.....	85
FIGURA 43 – Vértex caudais de alguns “rauisúquios” como <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG 1933 L 3b/3a), <i>Decuriasuchus</i> , <i>Polonosuchus</i> , <i>Batrachotomus</i> , <i>Rauisuchus</i> , <i>Postosuchus alisonae</i> e <i>Ticinosuchus</i> .....	88

FIGURA 44 –. Vértex caudais de UFRGS-PV-0152-T .....	89
FIGURA 45 –. Arcos hemais de UFRGS-PV-0152-T .....	90
FIGURA 46 – Osteodermos de UFRGS-PV-0152-T em vista dorsal.....	92
FIGURA 47 - Elementos das cinturas escapulares de alguns “rauisúquios” como <i>Postosuchus alisonae</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (espécime UFRGS-PV-0629-T), “ <i>Mandasuchus</i> ”, <i>Procerosuchus</i> e <i>Batrachotomus</i> .....	97
FIGURA 48 - Elementos das cinturas escapulares de alguns “rauisúquios” como ULBRA PVT 281 (um “ <i>Rauisuchia</i> ” indet.), <i>Rauisuchus</i> , <i>Decuriasuchus</i> , <i>Postosuchus kirkpatricki</i> , <i>Effigia</i> e <i>Ticinosuchus</i> .....	98
FIGURA 49 – Cintura escapular do lectótipo (BSPHG AS 1933L-12) de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> .....	99
FIGURA 50 – Cintura escapular de UFRGS-PV-0152-T.....	100
FIGURA 51 – Úmeros de alguns arcossaurios como <i>Smok</i> , <i>Procerosuchus</i> e <i>Batrachotomus</i> .....	103
FIGURA 52 – Úmeros de alguns “rauisúquios” como <i>Rauisuchia</i> indet. (UFRGS-PV-0846-T), <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T, CPEZ-239b, BSPHG AS 1933 L 34 e 35) e <i>Decuriasuchus</i> .....	104
FIGURA 53 – Úmeros de UFRGS-PV-0152-T .....	105
FIGURA 54 – Ulna de <i>Smok</i> , <i>Postosuchus alisonae</i> , <i>Batrachotomus</i> e <i>Postosuchus kirkpatricki</i> .....	107
FIGURA 55- Ulna esquerda de UFRGS-PV-0152-T.....	108
FIGURA 56 - Elementos da cintura pélvica de <i>Batrachotomus</i> .....	115
FIGURA 57 – Elementos da cintura pélvica de <i>Poposaurus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933L), <i>Arizonasaurus</i> e <i>Prestosuchus loricatus</i> .....	116
FIGURA 58 - Elementos da cintura pélvica de <i>Teratosaurus</i> , <i>Smok</i> e “ <i>Mandasuchus</i> ”.....	117

FIGURA 59 - Elementos da cintura pélvica de <i>Bromsgroveia</i> , <i>Decuriasuchus</i> e <i>Rauisuchus</i> ...	118
FIGURA 60 – Cintura pélvica de UFRGS-PV-0152-T.....	119
FIGURA 61 – Fêmur esquerdo de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933 L-10, UFRGS-PV-0629-T), <i>Hoplitosuchus</i> e “ <i>Mandasuchus</i> ”.....	123
FIGURA 62 – Fêmures de <i>Smok</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ 239), <i>Decuriasuchus</i> , <i>Ticinosuchus</i> e <i>Batrachotomus</i> .....	124
FIGURA 63 – Fêmures de UFRGS-PV-0152-T.....	125
FIGURA 64 - Tibias de alguns “rauissúquios” como <i>Procerosuchus</i> , <i>Rauisuchia</i> indet.(ULBRA PVT 281). <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T e BSPHG AS 1933L 11 a).....	127
FIGURA 65 - Tibias e elementos associados de alguns “rauissúquios” como <i>Batrachotomus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ 239b), <i>Rauisuchus</i> , “ <i>Mandasuchus</i> ”, <i>Postosuchus kirkpatricki</i> e <i>Postosuchus alisonae</i> .....	128
FIGURA 66 - Tíbia esquerda de UFRGS-PV-0152-T.....	129
FIGURA 67 - Fíbulas de alguns “rauissúquios” como <i>Batrachotomus</i> , <i>Arganasuchus</i> , <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933L-11 B) e <i>Postosuchus kirkpatricki</i> .....	131
FIGURA 68 - Fíbula esquerda e direita de UFRGS-PV-0152-T.....	132
FIGURA 69 – Calcâneo de <i>Batrachotomus</i> , <i>Prestosuchus loricatus</i> , <i>Hoplitosuchus</i> . Tornozelo de <i>Postosuchus kirkpatricki</i> , <i>Effigia</i> e <i>Ticinosuchus</i> .....	135
FIGURA 70 - Tornozelo esquerdo de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933 L-11C) e calcâneo direito de <i>Fasolasuchus</i> .....	136
FIGURA 71 – Tornozelo de UFRGS-PV-0152-T.....	137
FIGURA 72 - <i>Pes</i> de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> (BSPHG AS 1933L 11), <i>Decuriasuchus</i> , <i>Effigia</i> e <i>Postosuchus alisonae</i> .....	139
FIGURA 73 - Metatarsais, falanges e ungueos de UFRGS-PV-0152-T.....	140
FIGURA 74 - Árvore filogenética de Butler <i>et al.</i> (2011) feita a partir de modificações da filogenia de Nesbitt (2011) .....	141
FIGURA 75 - Filogenia modificada a partir de Butler <i>et al.</i> (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Um total de 32 OTU’s tiveram 149 estados de caracteres recodificados, e a OTU “Combined <i>Prestosuchus</i> “ foi nesta árvore integrada apenas por UFRGS-PV-0156-	



T + *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L)..... 145

FIGURA 76 - Filogenia modificada a partir de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada as modificações da árvore da figura 75, adicionamos como OTU's *Archosaurus rossicus* e UFRGS-PV-0152-T..... 146

FIGURA 77 - Filogenia modificada a partir de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada as modificações da árvore da figura 76, retiramos o táxon combinado (UFRGS-PV-0152-T + BSPHG AS 1933L) para codificar os dois espécimes separadamente..... 148

FIGURA 78 - Árvore de consenso estrito baseada nas 45 árvores de maior parcimônia obtida a partir de modificações sobre a filogenia de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada as modificações da árvore da figura 77, transformamos o caráter 20 em multi-estado de modo ordenado. CI = 0,36; RI = 0,78..... 149

## Sumário (VOLUME 2)

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	01
<b>2. JUSTIFICATIVA</b> .....	03
<b>3. MATERIAL</b> .....	04
<b>3.1. Procedência</b> .....	08
<b>4. MÉTODOS</b> .....	09
<b>4.1. Preparação</b> .....	10
<b>4.2. Ilustração</b> .....	10
<b>4.3. Materiais que serão utilizados para comparação</b> .....	10
<b>4.4. Análise filogenética</b> .....	13
<b>5. DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA DE UFRGS-PV-0152-T</b> .....	13
<b>5.1. SINCRÂNIO</b> .....	14
<b>5.2. CAIXA CRANIANA (“BRAINCASE”)</b> .....	54
<b>5.2. PÓS-CRÂNIO</b> .....	69
<b>6. RESULTADOS DA ANÁLISE FILOGENÉTICA</b> .....	141
<b>6.1. ANÁLISE DE DADOS</b> .....	142
<b>7. CONCLUSÕES</b> .....	150
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	152
<b>9. ANEXO I</b> .....	158
<b>10. ANEXO II</b> .....	160
<b>11. ANEXO III</b> .....	162
<b>12. ANEXO IV</b> .....	164
<b>13. ANEXO V</b> .....	166

## 1. INTRODUÇÃO

Foi durante o Triássico (251 - 201,6 M.a., WALKER & GEISSMAN, 2009) - caracterizado pela existência do supercontinente Pangeia – que os “rauissúquios”<sup>1</sup>, considerados integrantes da linhagem pró-crocodiliana (Crurotarsi), tiveram seu ápice ambiental, tendo como representantes os maiores animais carnívoros (*e.g. Fasolasuchus tenax* e *Prestosuchus chiniquensis*) que viveram sobre a Terra nesse período (LIPARINI, 2010) (FIGURA 1).

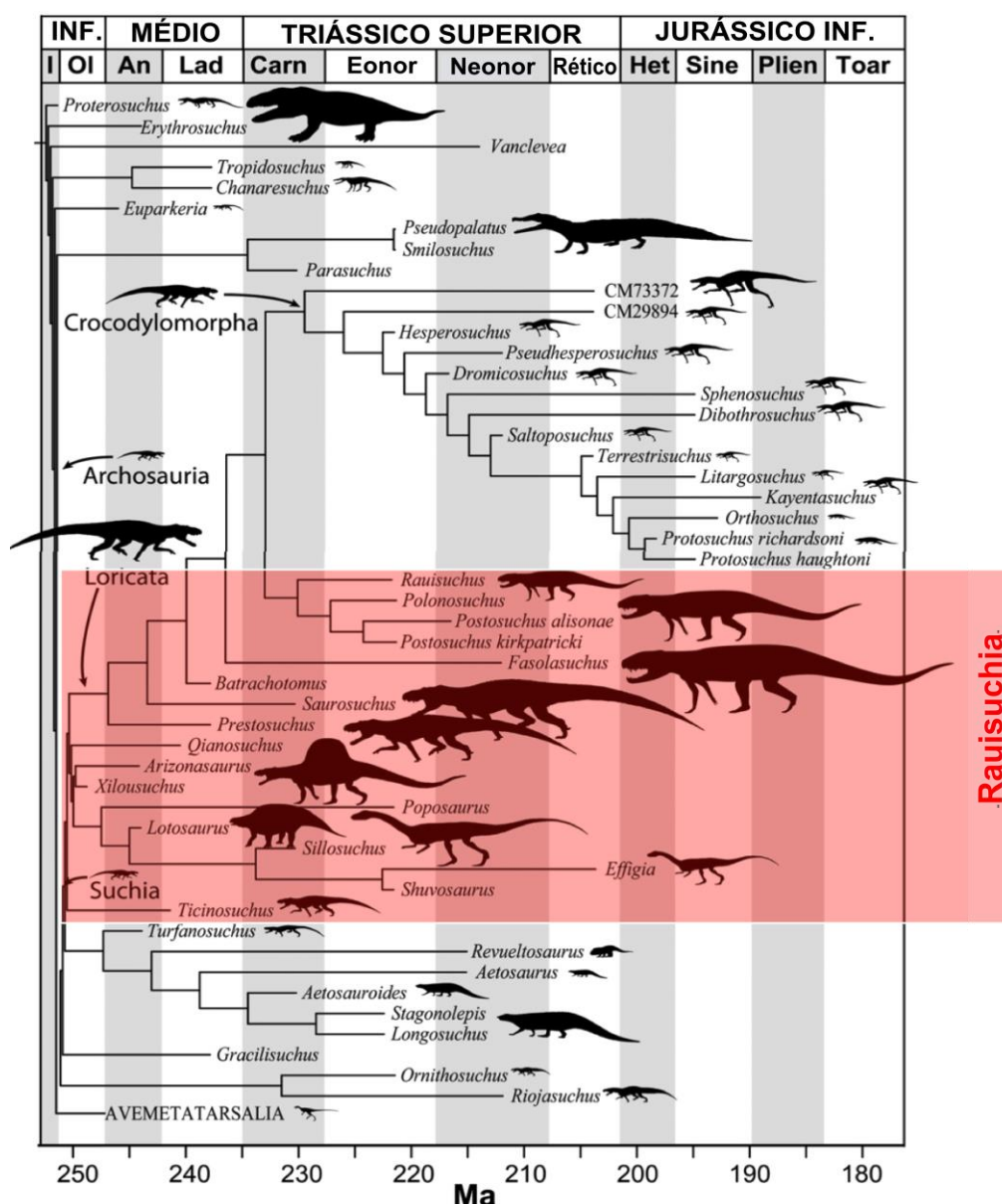


Figura 1 – Árvore filogenética dos arcossauriformes com a representação de suas silhuetas para fins de comparação de tamanhos corporais (Modificado de TURNER & NESBITT, 2013).

<sup>1</sup> O uso do termo “rauissúquios” entre aspas faz referência ao sentido aqui empregado, que inclui todos os táxons comumente qualificados como representantes deste grupo, independente de se ter um consenso quanto ao seu estado monofilético. O mesmo é válido para a denominação formal “Rauisuchia”.

Os registros referentes aos táxons menos inclusivos atribuídos a “Rauisuchia” estão amplamente distribuídos pelo mundo, com exceção da Austrália e Antártida. No Brasil, este registro é restrito à Formação Santa Maria (Bacia do Paraná) no Estado do Rio Grande do Sul (FIGURA 2).

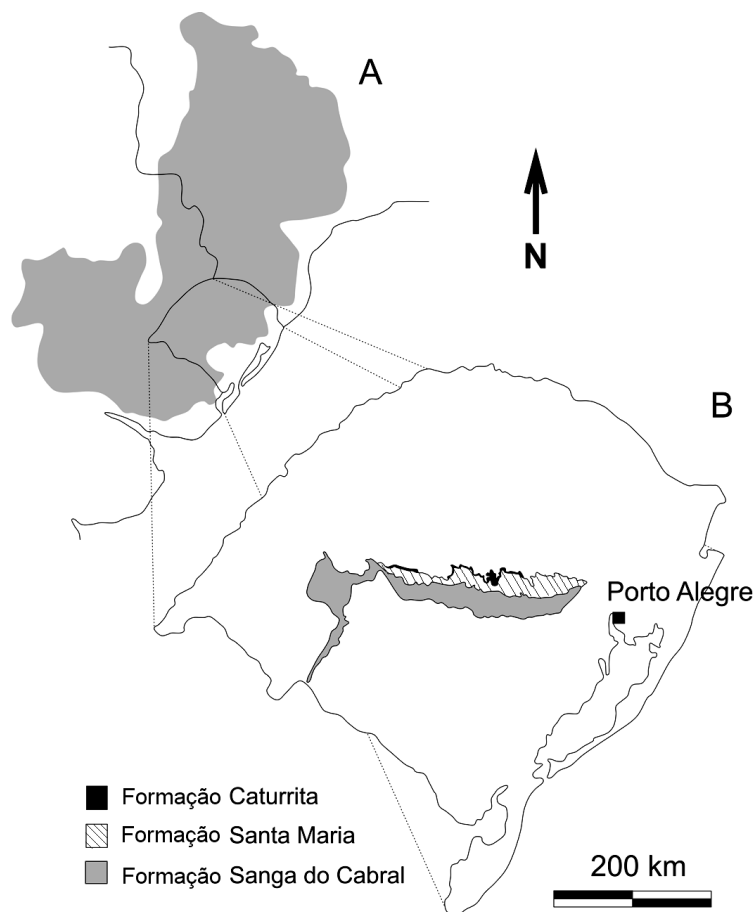


Figura 2 – A, Mapa da Bacia do Paraná (em cinza), mostrando a área ocupada pela mesma no do Estado do Rio Grande do Sul. B, Mapa do Rio Grande do Sul, mostrando em sua região central as rochas sedimentares Mesozoicas do Grupo Rosário do Sul, constituído pelas Formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita. Modificado de Langer *et al.* (2007).

Esta região pode ser considerada uma área chave dentro do contexto histórico da classificação do grupo, devido ao fato de que os primeiros trabalhos sobre o mesmo basearam-se em materiais ali coletados, na década de 1920, os quais foram publicados por von Huene (1935-42) em sua obra “*Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes*”, considerado um dos maiores volumes até os dias atuais sobre os fósseis do Triássico sul-rio-grandense.

O Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e a Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, a partir do final da década de 60, e mais recentemente outras instituições de pesquisa do Estado (*e.g.* ULBRA, UNIPAMPA, UFSM), têm investido no desenvolvimento da pesquisa e prospecção de fósseis de vertebrados advindos de afloramentos triássicos no sul do Brasil. Tendo em vista a importância da coleção obtida, é eminente a intensificação dos estudos paleontológicos, especialmente no caso dos “rauissúquios”, a fim de que se complementem as descrições geradas até o presente e que sejam promovidas divulgações de novas

espécies. Estas iniciativas são de relevância para o esclarecimento dos problemas em pauta na literatura internacional que envolvem a sistemática, paleoecologia e paleobiogeografia deste táxon.

## 2. JUSTIFICATIVA

O material UFRGS-PV-0152-T, presente na coleção de paleovertebrados do Instituto de Geociências da Universidade Federal do RS, compõe-se de um esqueleto parcialmente completo, o qual, devido à sua expressividade, poderá contribuir tanto no conhecimento da diversidade anatômica dos integrantes de “Rauisuchia” como no esclarecimento de suas relações filogenéticas.

UFRGS-PV-0152-T, mesmo nunca tendo sido descrito, já foi citado em alguns trabalhos, sendo documentado pela primeira vez no trabalho de Kischlat (1996), onde este autor atribuiu-lhe, com base nas características publicadas por Parrish (1993), a classificação de *Rauisuchus* indet. Adicionalmente, Kischlat (1996) informou que este espécime originalmente estava separado para a tese de doutoramento de L.C.B. Mattar (que não chegou a ser desenvolvida). Kischlat (1996), após observar o material, levantou a possibilidade de que a caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T poderia ter sido trocada com outra (no caso UFRGS-PV-0473-T) e que a associação do primeiro elemento citado com o restante do esqueleto havia sido feita apenas com base na coloração. Contudo, após avaliarmos esta hipótese, concluímos que o tamanho de UFRGS-PV-0473-T é incompatível com as dimensões dos elementos pós-cranianos de UFRGS-PV-0152-T, enquanto que a caixa craniana catalogada como UFRGS-PV-0152-T é perfeitamente proporcional aos mesmos, além de possuir uma perfeita identidade em relação ao modo de fossilização. Kischlat (2000) novamente citou UFRGS-PV-0152-T, mas agora como sendo um componente de um novo táxon por ele proposto, denominado como “*Karamuru vorax*” (masculino, do tupi “Karamu’ru”, filho do trovão), que incluía, além do material em questão, o espécime UFRGS-PV-0156-T (= *Prestosuchus chiniquensis* de BARBERENA 1978), o paralectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-7) e parte do material de *P. loricatus* (BSPHG AS 1933L-24). Apenas posteriormente, em sua tese de doutoramento, Kischlat (2003) definiu o espécime UFRGS-PV-0156-T como holótipo de *Karamuru* tendo como parátipos os materiais UFRGS-PV-0152-T, UFRGS-PV-0472-T e BSPHG AS 1933L-7. Em nossa avaliação, concordamos com Mastrantonio (2010) que “*Karamuru vorax*”, da forma como foi proposto – em um capítulo de livro com tiragem limitada – é um táxon inválido. O mais recente trabalho a avaliar UFRGS-PV-0152-T foi o de Nesbitt (2011) na sua proposta filogenética de Archosauriformes. Neste trabalho, Nesbitt não descreveu o exemplar UFRGS-PV-0152-T, mas apenas codificou-o em sua análise, na qual obteve este espécime junto a *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T) em estado monofilético, combinando-os em um único táxon terminal.

Embora muito discutida no ambiente científico, a filogenia de “Rauisuchia” merece ainda outras avaliações. O único consenso existente sobre este assunto é o de que seus integrantes teriam relação com o clado crurotarsiano (FIGURA 3), porém não há esclarecimento quanto à real monofilia do grupo ou quais espécies nele se incluem. Para isto, descrições detalhadas de novos espécimes, com o acréscimo de novos dados às análises já existentes, constituem-se em abordagens necessárias à elucidação deste caso.

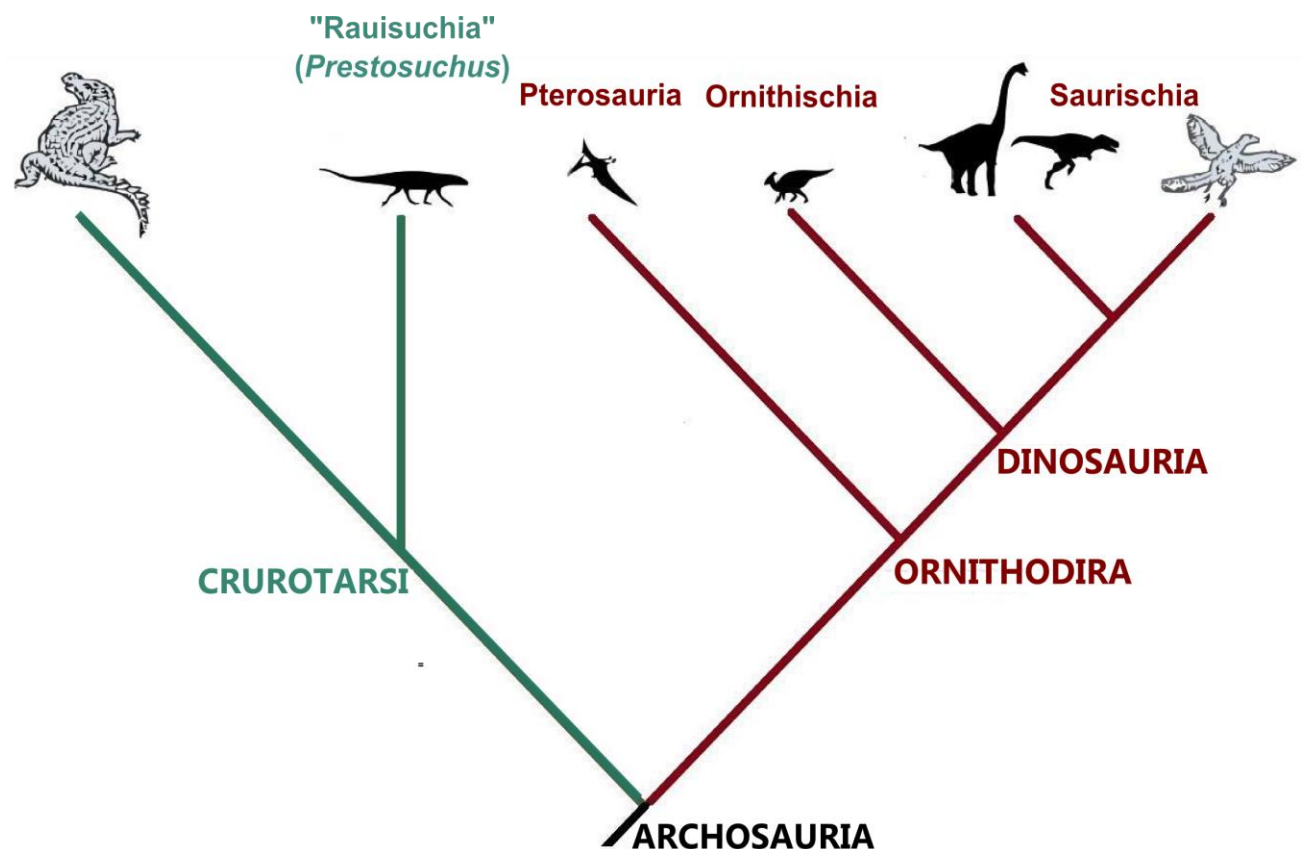


Figura 3 - Cladograma mostrando o posicionamento relativo da linhagem dos crurotársios (em verde) entre os arcossaúrios. Os “rauisúquios” estão representados por *Prestosuchus*. Adaptado de Kellner *et al.* (1999).

### 3. MATERIAL

O exemplar a ser estudado, UFRGS-PV-0152-T (QUADRO 1), é constituído por elementos cranianos, mandibulares, dentários e pós-cranianos. Mesmo existindo deformação diagenéticas de algumas estruturas ósseas (*e.g.* os fêmures apresentam compressão látero-medial), as feições anatômicas são evidentes, sem abundância de incrustações calcárias comumente presentes nos fósseis de vertebrados provenientes dos sedimentos da Formação Santa Maria.

UFRGS-PV-0152-T				
SINCRÂNIO	CRÂNIO	Maxilar (direito e esquerdo)	-Preservada apenas a porção rostral do par; -O par está articulado dorsalmente com os nasais; -O maxilar esquerdo apresenta dois dentes.	
		Pré-maxilar	Apenas o processo ântero-dorsal	
		Lacrimar	Possivelmente só o processo rostro-dorsal direito	
		Nasal (direito e esquerdo)	O par está articulado entre si e com os maxilares.	
		Quadrado + Quadrado-jugal (esquerdo)	Conjunto articulado	
		Esquamosal (direito)	Parcial	
		Pré-Frontal(?)	Parcial	
		Vômer	Parcial	
		Parietal (direito)	Parcial	
		Caixa craniana ("braincase")	Parcial	
		4 dentes isolados e 1 adpresso ao "braincase"		
	MANDÍBULA	Dentário + ? Esplenial (direito e esquerdo)	Preservada a região rostral do par dentário, que está desarticulado.	
		Pré-articular (direito)	Completo	
Articular (esquerdo)		Completo		
PÓS-CRÂNIO	CINTURA ESCAPULAR	Escápula (esquerda e direita)	Completa	
		Coracóide (esquerdo)	Parcial	
	CINTURA PÉLVICA	Ísqio + Ílio + Púbis (direito e esquerdo)	Cintura completa e articulada	
	ESTILOPÓDIO	Úmero (esquerdo e direito)	- Úmero esquerdo (completo); - Úmero direito (apresenta apenas a região proximal)	
		Fêmur (direito e esquerdo)	- Fêmur direito (completo); - Fêmur esquerdo (não contém a região proximal)	
	ZEUGOPÓDIO	Ulna (esquerda)	Completa	
		Tíbia (esquerda)	Completa	
	AUTOPÓDIO	Fíbula (esquerda e direita)	- Fíbula direita (região proximal ausente); - Fíbula esquerda (completa)	
		Calcâneo (esquerdo)	Completo	
		?Astrágalo (esquerdo)	Parcial	
		Metatarsais (em número de 5)	Dentre estes, identificamos o quinto (V) metatarsal direito e esquerdo.	
	VÉRTEBRAS	Falanges (em número de 9)	Dentre estas, encontra-se uma ungueal	
		10 Trunciais + 2 Sacrais + 18 Caudais	- Muitas vértebras encontram-se articuladas serialmente; - As vértebras caudais dividem-se em oito anteriores, e dez médio-posteriores.	
		9 arcos hemais	Fragmentos isolados	
	OSTEODERMOS	Costelas	A maioria é fragmentária, dentre as quais foram identificadas pelo menos 7 trunciais e 4 sacrais (que estão articuladas as vértebras correspondentes)	
		55 unidades	- estes osteodermos estão em unidades isoladas ou organizados em alguns conjuntos articulados de até dez elementos.	
	FRAGMENTOS		Existem em torno de 20 fragmentos ainda não identificados e/ou que se encontram em processo de preparação.	

Quadro 1 - Quadro apresentando detalhadamente o material relativo ao exemplar UFRGS-PV-0152-T.

Em relação aos elementos cranianos, tanto o par nasal, ambos os maxilares e a região rostral dos frontais encontram-se articulados, contudo, apenas o processo rostro-dorsal do pré-maxilar esquerdo, parte do vômer, e possivelmente a porção rostro-dorsal do pré-frontal esquerdo e do lacrimal direito encontram-se articulados a este conjunto. Estes ossos apresentam um achatamento látero-medial de modo que o maxilar direito foi deslocado rostro-dorsalmente, fazendo com que a região caudal do par nasal e rostral do par frontal ficassem visíveis apenas na face lateral esquerda. Somado a isto, encontram-se outros elementos sincranianos desarticulados ao referido conjunto, com a mesma proporção e estado de preservação esperado para um único espécime. Estes ossos são a porção ventral do conjunto quadrado/quadrado-jugal esquerdos, parte do esquamosal direito, parte da caixa craniana (“braincase”) em articulação com o parietal direito, porção rostral da mandíbula esquerda e direita, o pré-articular direito, o articular esquerdo, além de quatro dentes zifodontes isolados (FIGURA 4).

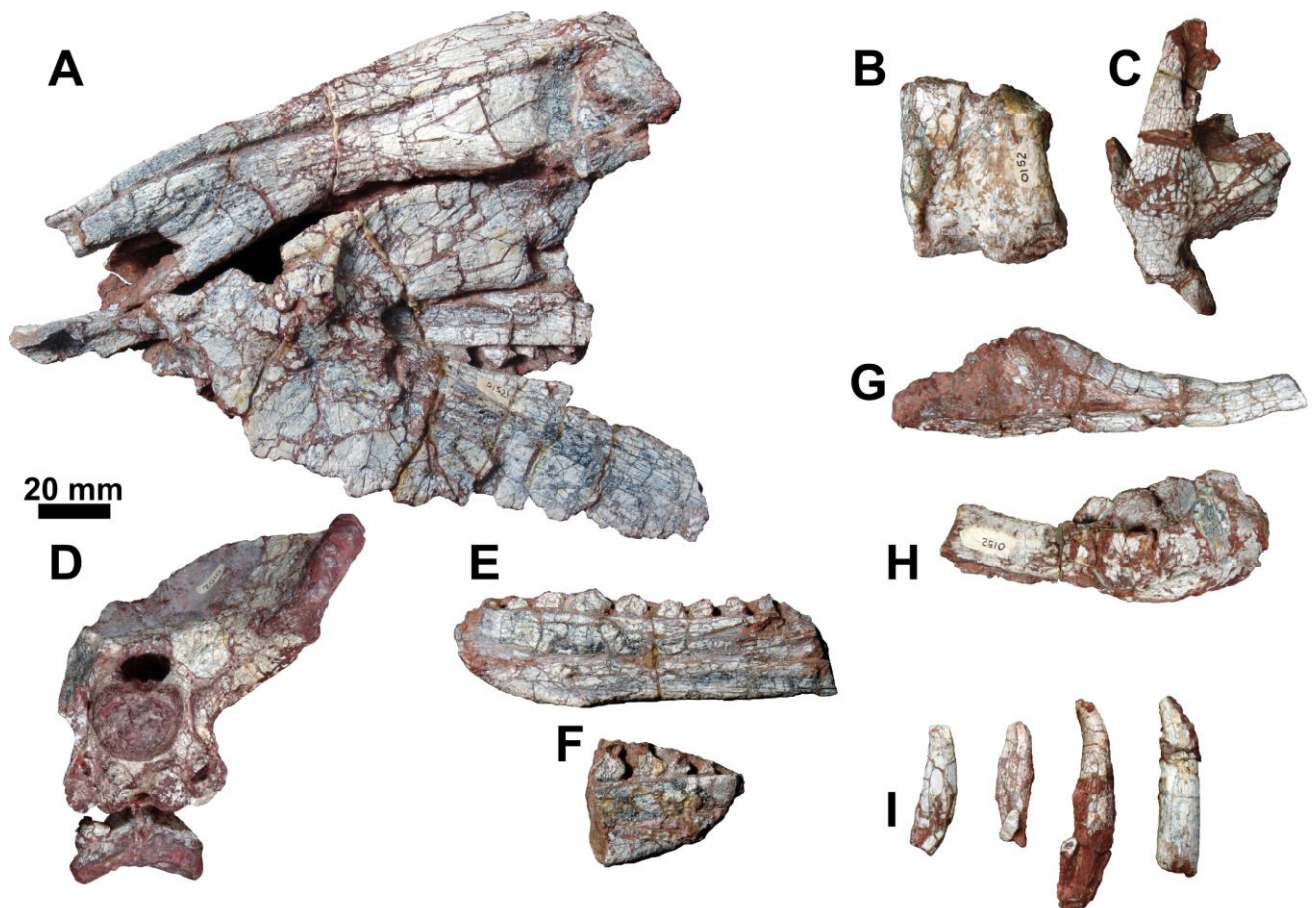


Figura 4 – Material do sincrânio de UFRGS-PV-0152-T. **A.** ambos os maxilares, nasais, parte rostral dos frontais, processo ântero-dorsal esquerdo do pré-maxilar, parte do vômer e possivelmente a porção rostro-dorsal do pré-frontal esquerdo e do lacrimal direito (vista lateral esquerda do conjunto); **B.** porção ventral do quadrado e quadrado-jugal esquerdos (vista posterior); **C.** parte do esquamosal direito (vista lateral); **D.** Caixa craniana (vista posterior); **E.** Porção rostral da mandíbula direita (vista medial); **F.** Porção rostral da mandíbula esquerda (vista medial); **G.** Pré-articular direito (vista lateral); **H.** Articular esquerdo (vista medial); **I.** Dentes isolados.

O esqueleto pós-craniano de UFRGS-PV-0152-T está quase completo, mas com a maioria dos seus elementos desarticulados - exceto pelo conjunto pélvico (o par ílio, púbis e ísquio), algumas



vértebras truncais, caudais, bem como pelos poucos osteodermos encontrados de modo agregado (FIGURA 5).



Figura 5 – Material pós-cranianos de UFRGS-PV-0152-T. **A.** osteodermos. **(B-D3)** material de vértebra: **B,** vértebras truncais (vista lateral direita); **C1,** vértebra sacral posterior (vista anterior); **C2,** vértebra sacral anterior (vista posterior);

**D1**, vértebras caudais anteriores (vista lateral direita); **D2**, hemapófises; **D3**, vértebras caudais médio-posteriores (vista lateral esquerda). (**E-F2**) membros anteriores: **E**, ulna esquerda (vista medial); úmero esquerdo (**F1**) e direito (**F2**) em vista anterior. (**G1-H**) cintura escapular: escápula esquerda (**G1**) e direita (**G2**) em vista medial; **H**, coracóide esquerdo (vista lateral). Cintura pélvica (**I**) em vista lateral esquerda. (**J-Q**) membros posteriores: **J**, tíbia esquerda (vista posterior); fíbula direita (**K1**) e esquerda (**K2**) em vista anterior; Fêmur direito (**L1**) e esquerdo (**L2**) em vista posterior. (**M1-P**) pes: Possível astrágalo esquerdo em vista anterior (**M1**) e calcâneo esquerdo em vista ântero-dorsal. Dígitos (**N1-P**); **N1**, metatarsais; **N2**, metatarsais V esquerdo e direito; **O**, falanges ungueais; **P**, falanges. Escala única de 20 mm.

### 3.1. Procedência

UFRGS-PV-0152-T foi coletado pelo padre Daniel Cargnin em 26 de agosto de 1972 próximo à linha férrea da estação Professor Parreira no Município de Vale Verde (antigo 5º Distrito do Município de General Câmara, que era denominado na época como “Vila Melos” até a sua emancipação em 28 de dezembro de 1995 – FIGURA 6) em níveis bioestratigráficos correspondentes à Zona Associação (ZA) de *Dinodontosaurus* (FIGURA 7). No entanto, não existem registros que especifiquem a localidade exata do afloramento em que o fóssil foi encontrado, nem dados referentes à coleta.

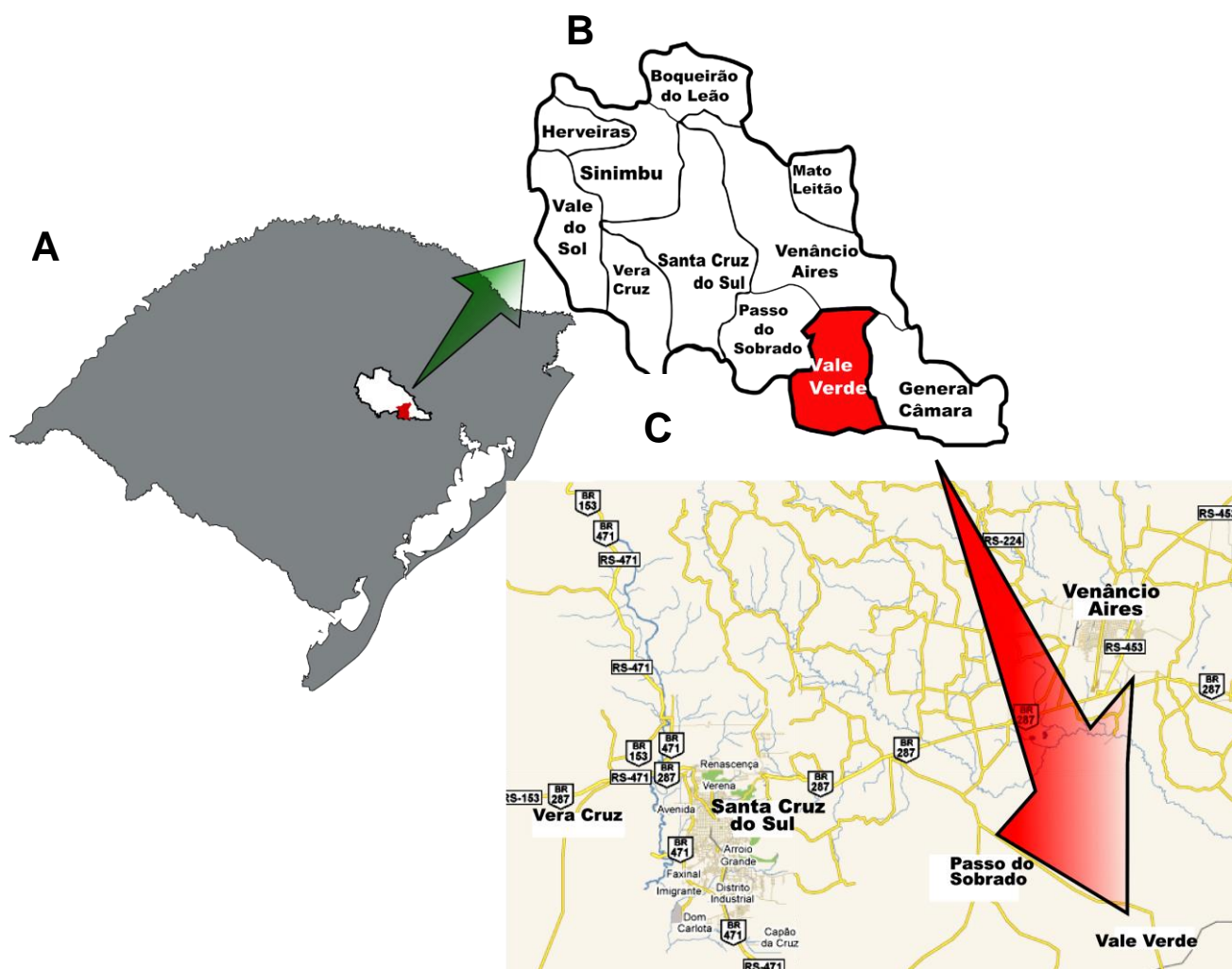


Figura 6 – A; mapa do Estado do Rio Grande do Sul, com detalhe do Município de Vale verde. B; Detalhe da 46ª região do Rio Grande do Sul, a qual pertence o Município de Vale Verde (em destaque). C; Município de Vale Verde.

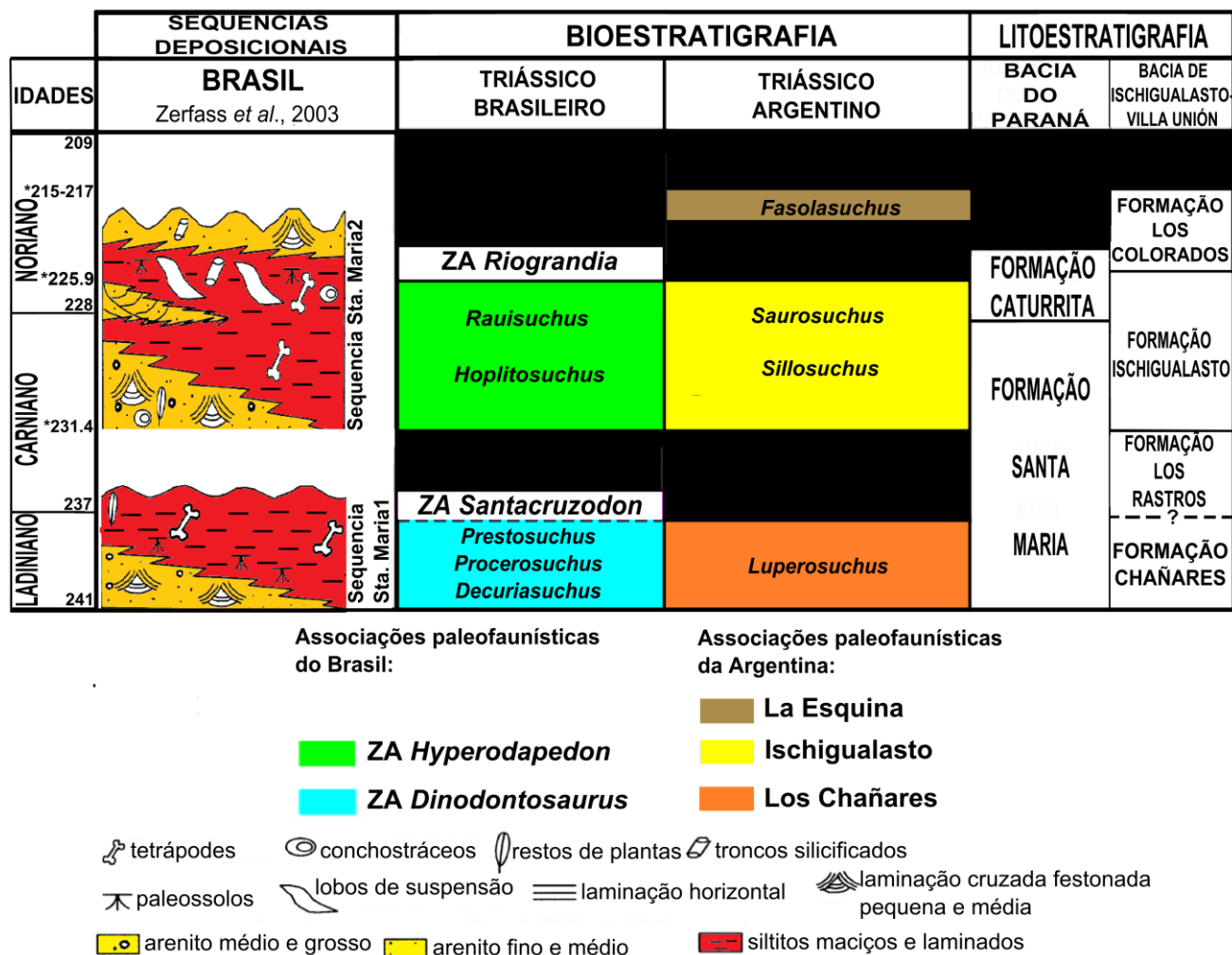


Figura 7 – Diagrama estratigráfico em que estão explícitas as espécies de “rauissúquios” coletados em sedimentos sul-americanos correspondentes ao período Triássico. UFRGS-PV-0152-T foi coletado em níveis relativos da ZA *Dinodontosaurus* representada em azul. A coluna à direita demonstra a tradicional subdivisão litoestratigráfica do Brasil e da Argentina. As correlações cronoestratigráficas foram baseadas nos dados publicados por Desojo et al. (2011). As idades absolutas marcadas com asterisco foram retiradas do trabalho de Martínez et al. (2011). Os limites entre as idades foram retirados de Walker et al. (2012). Legenda: FM= formação; ZA= Zona de Associação.

## 4. MÉTODOS

O trabalho foi desenvolvido nas dependências do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS. Contudo, visitas às instituições de países europeus como a Alemanha – onde se encontram outros táxons de “rauissúquios” coletados em sedimentos sul-americanos – Suíça, Polônia e Inglaterra foram contempladas no transcurso deste trabalho. Além disso, foram efetuadas análises dos materiais depositados em Instituições brasileiras do Estado do Rio Grande do Sul, como a Universidade Luterana do Brasil (Canoas, RS), Fundação Zoobotânica do RS, Museu Walter Ilha (São Pedro do Sul, RS) e Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (Candelária, RS).

#### 4.1. Preparação.

O material UFRGS-PV-0152-T já se encontrava parcialmente preparado no início do projeto. No entanto, investiu-se numa continuidade deste processo, refinando a preparação de algumas peças, principalmente na região da caixa craniana, na tentativa de obter o reconhecimento de alguns estados de caracteres que estavam obscurecidos pela presença de sedimento.

A preparação deste material foi realizada mecanicamente, com a utilização de pequenos cinzeis, martelotes elétricos, agulhas, água e álcool etílico 90°GL.

#### 4.2. Ilustração.

O fóssil foi fotografado com uma máquina digital (Sony Cyber-Shot DSC-F828, com resolução de 8,0 Megapixels) e as fotografias foram editadas no *software* Adobe® Photoshop® CS2 9.0. As ilustrações foram efetuadas a lápis (6B e 4B) com o auxílio da técnica da “câmara de luz”, que torna possível a visão do objeto sobreposta à do papel. Dessa forma, pode-se desenhar o objeto em questão contornando-se sua forma diretamente. Após esta etapa as imagens foram escaneadas, e quando necessário foram aplicados recursos de melhoramento gráfico por meio de softwares como o Vector Magic (programa de vetorização de imagens) e Inkscape (para a aplicação de abreviaturas e escalas sobre as estampas, bem como algumas texturas).

#### 4.3. Materiais que serão utilizados para comparação.

A descrição de UFRGS-PV-0152-T tomou como base a análise comparativa com outros “rauisúquios”. Destes, foram avaliados pessoalmente, através de visitas às respectivas coleções, os seguintes materiais:

- Materiais coletados em sedimentos da Formação Santa Maria (Brasil):
  - Já referidos como possíveis integrantes de “Rauisuchia” indeterminados.
    - UFRGS-PV-0022-T (fragmento de mandíbula): Kischlat 1996
    - UFRGS-PV-0137-T (tíbia esquerda): Kischlat 1996
    - UFRGS-PV-0467-T (porção proximal do fêmur esquerdo): Kischlat 1996, 2003
    - UFRGS-PV-0469-T (ílio e vértebras): Kischlat 1996
    - UFRGS-PV-0472-T (fêmur esquerdo): Kischlat 1996
    - UFRGS-PV-0473-T (caniana) Kischlat 1996, 2003
    - UFRGS-PV-0474-T (fragmento de ramo mandibular esquerdo): Kischlat 1996, 2003.
    - ULBRA PVT 281 (esqueleto parcialmente completo e articulado, possivelmente um *Prestosuchus*): sob preparação do paleontólogo Sérgio Furtado Cabreira.

- Atribuídos pela primeira vez a “Rauisuchia” neste trabalho:
    - UFRGS-PV-0148-T (porção proximal do fêmur direito e porção distal da tíbia direita)
    - UFRGS-PV-0846-T (úmero direito);
    - MCT-PUCRS (porção rostral de sincrânio): material sem numeração
  - *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938a
    - BSPHG (holótipo): Huene, 1938a
    - UFRGS-PV-0156-T: Barberena, 1978; Azevedo, 1995a, 1995b.
    - UFRGS-PV-0629-T: Mastrantonio, 2010.
    - CPEZ 239b (esqueleto incompleto): Lacerda, 2012;
    - SMNS 81773: elementos de crânio e pós-crânio desarticulados e muito concrecionados.
  - *Prestosuchus loricatus* Huene 1938a
    - BSPHG
  - *Procerosuchus celer* Huene 1938a
    - BSPHG
  - *Hoplitosuchus raui* Huene 1938a
    - BSPHG
  - *Decuriasuchus quartacolonina* França *et al.*, 2011, 2013
    - MCN PV10105a (holótipo)
    - MCN PV10105b-i (parátipo)
  - *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938a; Lautenschlager, 2008
    - BSPHG
- Materiais coletados em afloramentos da Alemanha:
- *Batrachotomus kupferzellensis* Gower 1999; Gower 2002; Gower & Schoch 2009
    - SMNS 52970 (holótipo)
    - SMNS 80260–80339.
  - *Ctenosauriscus koeneni* (Huene 1902)
    - GZG.V.4191 (Holótipo)
  - Taxon de Waldhaus Ebel *et al.*, 1998; Butler *et al.*, 2011
    - SMNS 91041, 91402-91405
  - *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861.
    - NHMUK 38646 (holótipo = maxilar esquerdo): Meyer, 1861.
    - SMNS 52972 (ílio): Galton, 1985; Gower, 2000; Brusatte *et al.*, 2008, Brusatte *et al.*, 2009 – Afinidade com *Teratosaurus* incerta
- Materiais coletados em afloramentos da Polônia:
- *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ 2005), *sensu* Brusatte *et al.*, 2009
    - ZPAL Ab III 563 (holótipo)
  - *Smok wawelski* Niedźwiedzki *et al.*, 2012 – Afinidade com *Rauisuchia* incerta
    - ZPAL V.33/15 (holótipo)

- Materiais coletados em afloramentos da Suíça:
  - *Ticinosuchus ferox* Krebs 1965
    - PIZ T2817 (holótipo)
    - PIZ T2471
  
- Materiais coletados em afloramentos do Reino Unido:
  - *Bromsgroveia walkeri* Galton 1985
    - WM G3 (holótipo = um ílio direito)
    - NHMUK R2645, 4847-48 (dentes)

Somadas a estes, as espécies abaixo citadas também foram utilizadas para comparação. Contudo, para estas, a informação teve como base apenas a bibliografia, especificada ao lado do nome de cada uma delas:

- *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum 2002, 2011;
- *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.*, 2008;
- *Arizonasaurus babbitti* Nesbitt 2005;
- *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norel 2006;
- *Heptasuchus clarki* Dawley *et al.*, 1979;
- *Poposaurus gracilis* Mehl 1915
- *Poposaurus langstoni* (Chatterjee, 1985) *sensu* Weinbaum & Hungerbühler 2007
- *Shuvosaurus inexpectatus* (Chatterjee 1993) Long & Murry 1995
- *Fasolasuchus tenax* Bonaparte 1981;
- *Luperosuchus fractus* Romer 1971a;
- *Sillosuchus longicervix* Alcober & Parrish 1997;
- *Saurosuchus galilei* Reig 1959; Alcober 2000.
- *Vytshegdosuchus zheshartensis* Sennikov 1988
- *Tikisuchus romeri* (Chatterjee & Majumdar 1987);
- *Arganasuchus dutuiti* Jalil & Peyer 2007;
- *Stagonosuchus nyassicus* Huene 1938b (Gebauer 2004);
- *Yarasuchus deccanensis* Sen 2005;
- *Qianosuchus mixtus* Li *et al.*, 2006
- *Lotosaurus adentus* Zhang 1975
- *Xilousuchus sapingensis* Wu 1981

#### 4.4. Análise filogenética.

Para o estabelecimento das relações filogenéticas, que seguiu a metodologia da Sistemática Filogenética (HENNIG, 1966), foram revisados os caracteres e os estados, tanto do grupo externo como do interno, oferecidos por Benton & Clark, 1988; Parrish, 1993; Juul, 1994; Benton, 2004; Nesbitt, 2003; Lautenschlager, 2008; Brusatte *et al.*, 2010; Nesbitt, 2011; França *et al.*, 2011, 2013; Mastrantonio *et al.*, 2013, e Butler *et al.*, 2011.

O programa computacional que será utilizado para a análise de dados foi o TNT (GOLOBOFF *et al.*, 2003) versão “v. 1.1”.

Para maiores considerações sobre os detalhes adotados na elaboração da análise filogenética aqui proposta, consulte o item 6.1.

### 5. DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA DE UFRGS-PV-0152-T.

Em relação à descrição anatômica de UFRGS-PV-0152-T, adotou-se uma abordagem descritiva através de normas (anterior/rostral, posterior/occipital, lateral, medial, ventral/palatal e dorsal), seguindo a metodologia clássica dos trabalhos paleontológicos, que visa descrever e comparar as estruturas anatômicas de UFRGS-PV-0152-T com as de outros espécimes do grupo de estudo. Para isto, além de imagens em detalhe dos ossos do exemplar estudado, foram utilizadas figuras de outros táxons relacionados ao longo da descrição, bem como um quadro de medidas dos ossos deste material (*vide* ANEXO I–V deste volume).

No que tange aos termos anatômicos, foram utilizadas as denominações “rostral” e “caudal” para as superfícies cranianas direcionadas ao rosto e à cauda, respectivamente (exceto para o caso de algumas projeções e processos com termos direcionais consagrados como, por exemplo, **N.proj.a-v**, projeção ântero-ventral do nasal; **N.proj.p-v**, projeção póstero-ventral do nasal; **Pmx.proc.a-d**, processo ântero-dorsal do pré-maxilar), enquanto os termos direcionais “anterior” e “posterior” referem-se apenas às estruturas pós-cranianas. A nomenclatura das fenestras temporais concorda com os termos direcionais (*e.g.* dorso-temporal e ventro-temporal), enquanto a fenestra situada rostralmente à órbita é referida como “pré-orbital”. Demos também preferência ao uso da denominação “espinho neural” em detrimento ao termo “neurapófise”, e utilizamos a denominação “diáfise” (entre aspas) para a tradução do inglês “*shaft*”, pois, a rigor, uma diáfise só existe na

presença das epífises (como centros de ossificação independentes), que não são identificáveis nas formas arcossauromorfianas

Ademais, optamos por apresentar a descrição osteológica de UFRGS-PV-0152-T em duas partes: a primeira refere-se à descrição dos elementos sincranianos e é seguida pela descrição do pós-crânio do espécime em questão.

## **5.1. SINCRÂNIO**

Inicialmente, é apresentada a descrição do conjunto de ossos articulados (constituído pelo par nasal, ambos os maxilares, região rostral dos frontais, processo rostro-dorsal do pré-maxilar esquerdo, parte do vômer e possivelmente a porção rostro-dorsal do pré-frontal esquerdo e do lacrimal direito), além dos elementos mandibulares de UFRGS-PV-0152-T (FIGURAS 8-10).



Tiago Raugust

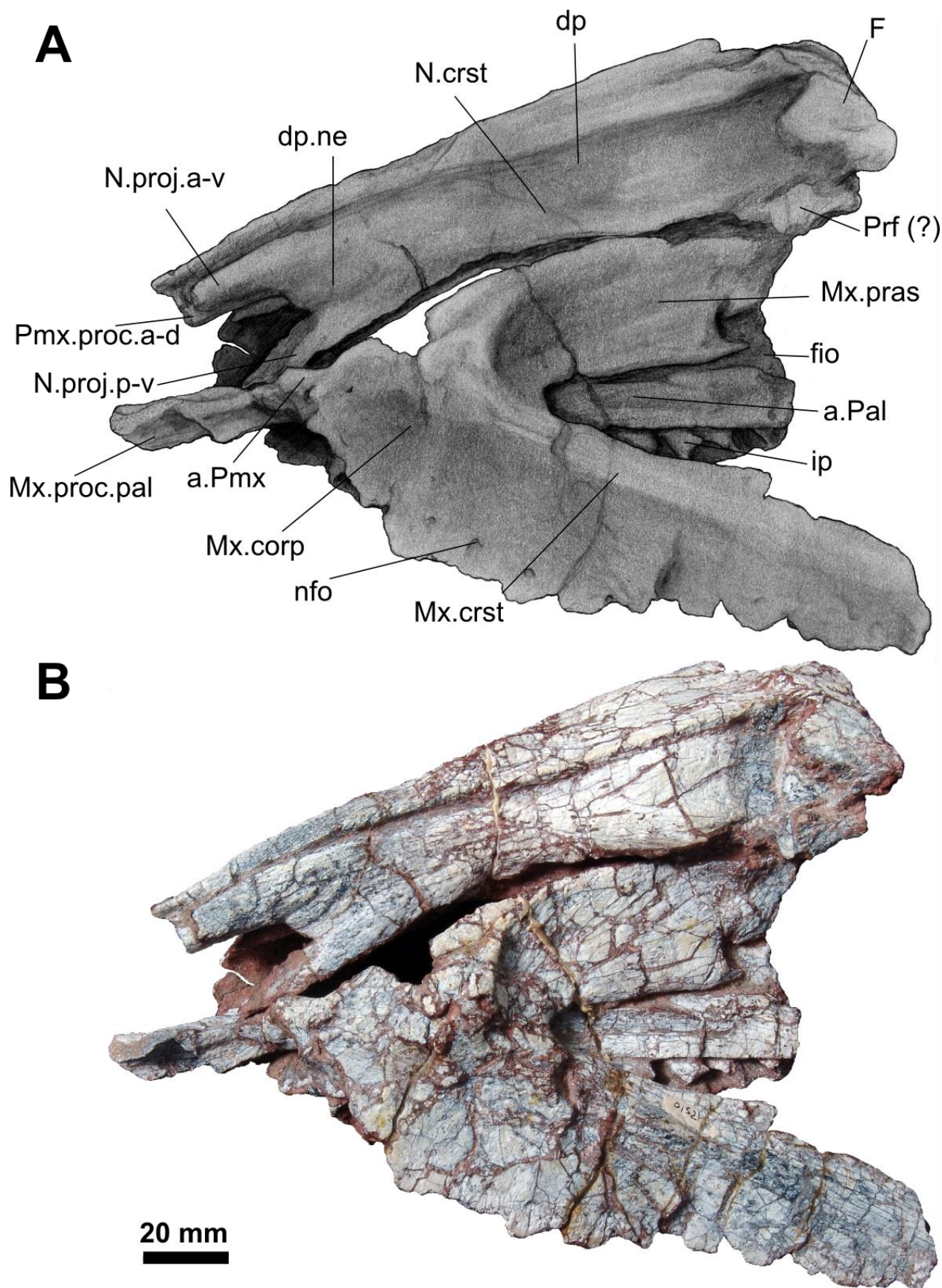


Figura 8 - Conjunto de ossos articulados do rosto de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda. Abreviaturas: **a.Pal.**, área de articulação com o palato; **a.Pmx.**, área para articulação com o pré-maxilar; **dp.**, depressão; **dp.ne.**, depressão da narina externa; **F.**, frontal; **fio.**, fossa infraorbital; **Mx.corp.**, corpo do maxilar; **Mx.crst.**, crista maxilar; **Mx.pras.**, processo ascendente do maxilar; **Mx.proc.pal.**, processo palatal do maxilar; **N.crst.**, crista do nasal; **N.proj.a-v.**, projeção ântero-ventral do nasal; **N.proj.p-v.**, projeção pósterio-ventral do nasal; **pid.**, placa interdental; **Pmx.proc.a-d.**, processo ântero-dorsal do pré-maxilar; **Prf(?)**, possível pré-frontal. Escala 20 mm.

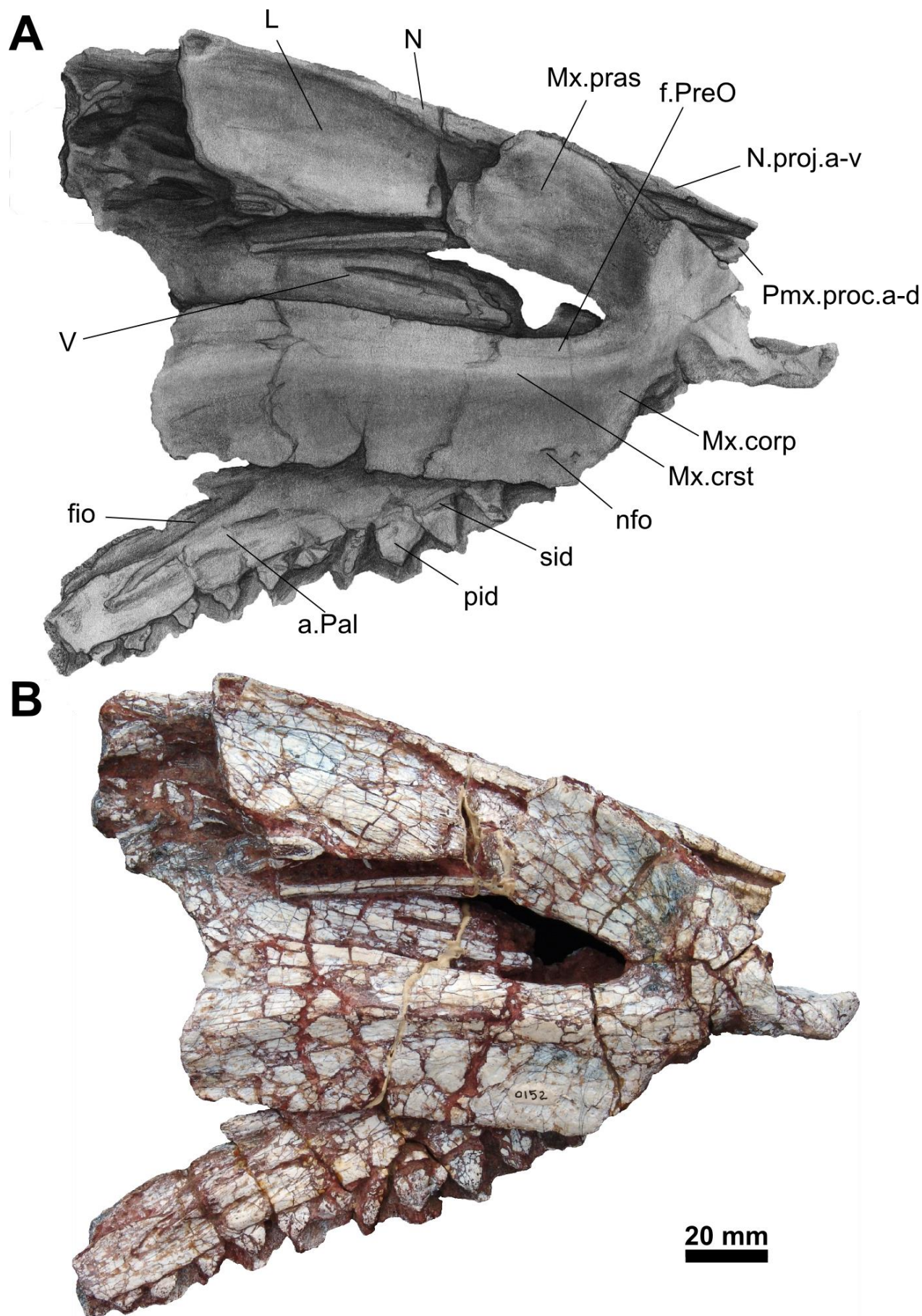


Figura 9 - Conjunto de ossos articulados do rosto de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral direita. Abreviaturas: **f.PreO.**, fossa pré-orbital; **L**, lacrimal; **sid.**, sulco interdentário; **V.**, vômer. Para as demais abreviaturas consulte a Figura 8. Escala **20 mm**.

Sequencialmente ao conjunto de ossos supracitados foram descritos os ossos isolados do crânio deste espécime (porção ventral do conjunto quadrado/quadrado-jugal esquerdos, parte do esquamosal direito) seguido pela descrição dos seus elementos mandibulares (porção rostral da mandíbula esquerda e direita, pré-articular direito e o articular e supra-angular esquerdos) finalizando com a porção preservada da caixa craniana (“braincase”).

Ao longo das etapas descritivas do sincrânio foram acrescentadas tabelas comparativas de ossos presentes tanto no espécime UFRGS-PV-0152-T como nos demais táxons de “rauissúquios”, para fins de facilitação da compreensão textual (TABELAS 1-4). Adicionalmente, segue abaixo uma proposta de reconstituição sincraniana de UFRGS-PV-0152-T com base nos elementos preservados de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) *Batrachotomus kupferzellensis* Gower (1999) e *Decuriasuchus quartacolonía* França *et al.* (2013) (FIGURA 10).

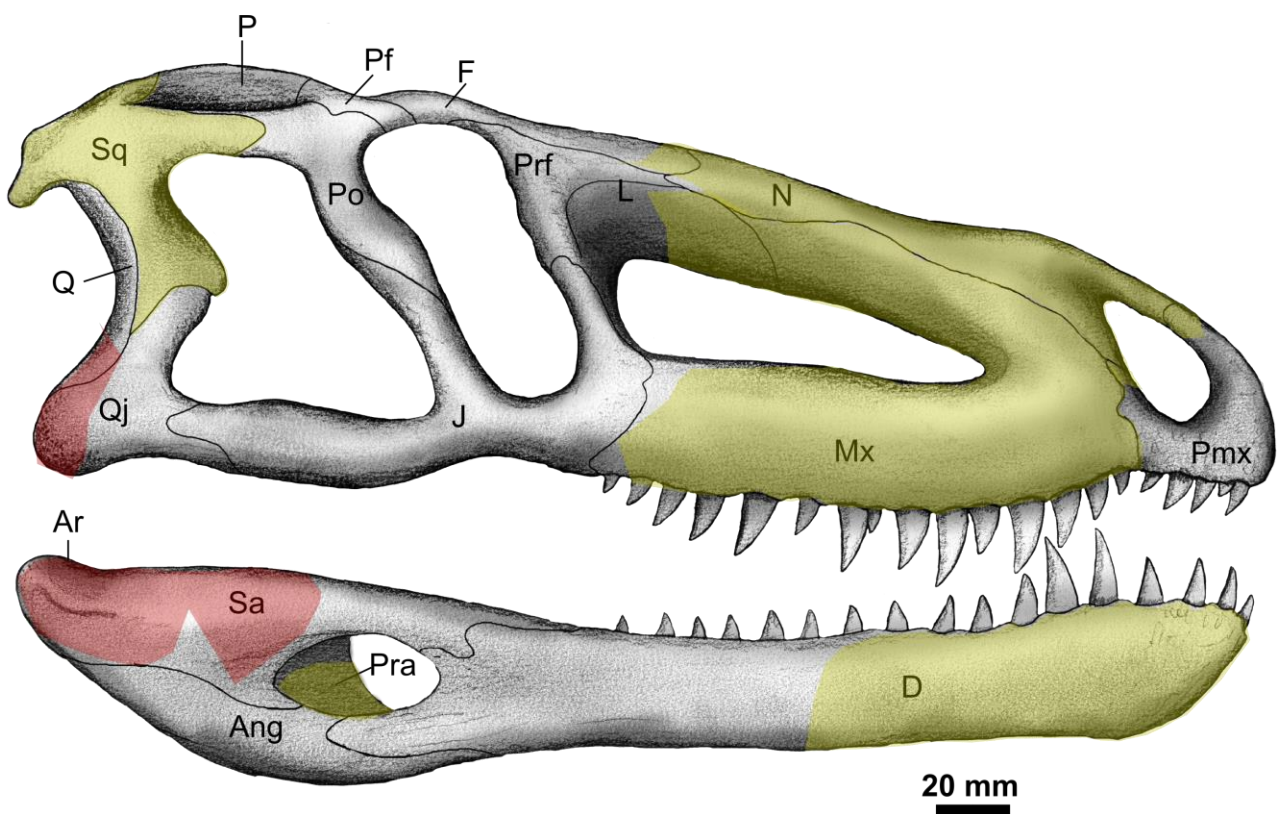


Figura 10 – Reconstituição do sincrânio de UFRGS-PV-0152-T com base em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) *Batrachotomus kupferzellensis* Gower (1999) e *Decuriasuchus quartacolonía* França *et al.* (2013). As áreas coloridas indicam os ossos preservados, sendo que a cor vermelha refere-se apenas aos ossos encontrados unicamente na face esquerda do crânio de UFRGS-PV-0152T. Abreviações: **Ang**, angular; **Ar**, articular; **D**, dentário; **F**, frontal; **J**, jugal; **L**, lacrimal; **Mx**, maxilar; **N**, nasal; **P**, parietal; **Pf**, pós-frontal; **Pmx**, pré-maxilar; **Po**, pós-orbital; **Pra**, pré-articular; **Prf**, pré-frontal; **Q**, quadrado; **Qj**, quadrado-jugal; **Sa**, supra-angular; **Sq**, esquamosal. Escala única de 20 mm.

Tabela 1. Relação dos ossos do dermocrânio presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	Pmx	Mx	N	L	Prf	F	Pf	P	Po	Sq	J	Qj
UFRGS PV-0152-T	X*	X	X	X*	X?	X*	-	X*	-	X*	-	X*
PUC s/n (sem numeração)	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b sensu Lacerda 2012)	X	X	X	X*	X	X*	X	X	X	X	X*	X*
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T sensu Mastrantonio 2010)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T sensu Barberena, 1978; Azevedo, 1995a, 1995b)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum 2011	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer et al., 2008	-	-	X*	-	-	X	-	-	-	X?	-	-
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	-	X	-	X?	X?	X	X	X	-	-	-	-
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	-	X	-	-	-	X	-	X	X*	-	X*	X
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X?	X?
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager, 2008	X	-	X	-	-	-	-	-	X	X	X	-
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	-	-	-	-	-	-	-	-	X?	-	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	X	X	X	X	X	-	-	-	-	X	X	X
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	X*	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley et al., 1979	X*	X*	X	-	-	-	X	-	X	-	X*	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	-	X	X	X*	-	X	X?	X	X	X	X	X
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	X	X	X*	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> (Chatterjee 1993) Long & Murry 1995	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell, 2006	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Decuriasuchus quartacolonias</i> França et al., 2011, 2013	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li et al., 2006	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Procerosuchus celer</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida

## NASAL (N)

O nasal de UFRGS-PV-0152-T é um osso alongado rostro-caudalmente, ocupando a maior parte da porção rostral do teto craniano em vista dorsal e representando aproximadamente metade do comprimento total do teto craniano. Subdivide-se em três porções: a porção rostral (com uma projeção ântero-ventral e outra pósterio-ventral), o corpo (área restrita entre a borda caudal da abertura da narina externa e a projeção de maior extensão lateral do nasal) e a porção caudal (restrita a porção de maior extensão do nasal até o contato caudal com o frontal, caudo-lateral com o pré-frontal, incluindo o contato látero-ventral com o lacrimal). Enquanto o corpo e a porção caudal do nasal apresentam um aspecto alongado e delgado, a porção rostral é mais robusta e curvada rostro-ventralmente (FIGURA 11C).

Ambos os nasais de UFRGS-PV-0152-T encontram-se articulados medialmente entre si. Este contato é observado inteiramente em vista lateral esquerda devido a um achatamento látero-medial do conjunto de ossos preservados em que este par se articula. Ainda por conta deste achatamento, o terço caudal do par nasal – que se inicia a partir da expansão lateral do corpo dos nasais até o seu limite caudal onde se articula com os frontais – também é visualizado em norma lateral esquerda, ficando a projeção pósterio-ventral direita posicionada dorsalmente a este conjunto. O par nasal encontra-se articulado em suas bordas laterais com os maxilares, caudalmente com a porção rostral dos frontais e apenas a porção caudo-lateral do nasal esquerdo apresenta articulação com a porção rostro-dorsal do pré-frontal esquerdo. Em um crânio sem os deslocamentos ósseos do par nasal de UFRGS-PV-0152-T seria esperado encontrar, de acordo com a reconstituição fornecida por Azevedo (1991, p.24 e 137) de *Prestosuchus chiniquensis*, uma pequena parte da porção dorsal do lacrimal contatando-se ventralmente com a região caudo-lateral do nasal. Contudo, não identificamos a presença do lacrimal em UFRGS-PV-0152-T.

As projeções ântero-ventral (**N.proj.a-v**) e pósterio-ventral (**N.proj.p-v**) da porção rostral dos nasais, em vista lateral, se contatariam com os processos ântero-dorsal e pósterio-dorsal do pré-maxilar, num crânio articulado, mas este último osso está ausente em UFRGS-PV-0152-T, sendo preservada apenas o processo ântero-dorsal esquerdo do pré-maxilar (**Pmx.proc.a-d**) em articulação com a projeção ântero-ventral do nasal.

A projeção ântero-ventral (**N.proj.a-v**) é mais espessa e alongada rostralmente do que a projeção pósterio-ventral (**N.proj.p-v**) e constitui, com o seu antímero, a barra internarial. Esta barra é observada em vista lateral esquerda em UFRGS-PV-0152-T, constituindo a borda dorsal da narina externa, que devido à presença de um tênue espessamento em sua porção medial, apresenta, em perfil, um aspecto de nariz romano (“roman nose”). Esta estrutura foi descrita pela primeira vez em *Luperosuchus fractus* Romer 1971a, porém, sendo mais ressaltada naquele táxon do que em *Rauisuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (espécimes UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T). Em

relação à UFRGS-PV-0156-T, concordamos com a avaliação de Mastrantonio (2010) de que esta característica possa ter sido ressaltada por questões tafonômicas, embora exista uma pequena convexidade no perfil dorsal do nasal que dá uma aparência elevada a esta região. Também consideramos que *Rauisuchus* possui esta estrutura com um padrão semelhante ao de *Prestosuchus chiniquensis* (contra BRUSATTE *et al.*, 2010). Apesar de avaliações discordantes (*e.g.* FRANÇA *et al.*, 2013), *Batrachotomus*, aparentemente, também apresenta esta feição anatômica de modo atenuado, semelhante ao documentado em *Rauisuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (espécimes UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T), o mesmo ocorrendo em *Saurosuchus* e em *Polonosuchus*. Desse modo, esta morfologia não nos parece ser discriminatória dentro do grupo. Além disso, a extremidade cranial da projeção ântero-ventral de UFRGS-PV-0152-T está quebrada, não preservando a região de articulação com o processo ântero-dorsal do pré-maxilar.

O par nasal, devido às deformações tafonômicas do conjunto a que este osso se articula em UFRGS-PV-0152-T, foi deslocado crânio-ventralmente sobre o maxilar esquerdo, de modo que o limite cranial da projeção pósterio-ventral posiciona-se no mesmo nível do limite cranial do maxilar. Em um crânio articulado, sem os aspectos deformacionais de UFRGS-PV-0152-T, esperaríamos que esta parte cranial da projeção pósterio-ventral (**N.proj.p-v**) estivesse situada mais caudo-dorsalmente, de modo a se articular ventralmente com o processo ascendente do maxilar. Esta projeção pósterio-ventral (**N.proj.p-v**) apresenta um espessamento sutil em comparação à projeção ântero-ventral (**N.proj.a-v**). Por conta disso, a superfície óssea posicionada caudalmente, entre ambas as projeções, que delimita a borda caudal da narina externa, possui uma depressão (**dp.ne**) circundada por extensões dos espessamentos ósseos provenientes das citadas projeções. Esta depressão da narina externa (FIGURA 11, **dp.ne**) é tênue em UFRGS-PV-0152-T, *Prestosuchus chiniquensis* (CPEZ 239b, UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) sendo mais desenvolvida em *Rauisuchus* e *Polonosuchus*. Em análise pessoal, verificamos que esta depressão é mais profunda em *Ticinosuchus* (*sensu* LAUTENSCHLAGER & DESOJO, 2011). Já em *Batrachotomus*, esta depressão apresenta-se escavada, constituindo uma fossa.

O corpo do nasal é convexo em sua borda lateral, de modo que se estreita caudo-medialmente a partir da borda caudal da abertura da narina externa até sua metade e em seguida se projeta caudo-lateralmente, onde atinge sua maior expansão lateral.

O prolongamento dos espessamentos ósseos provenientes das projeções craniais se conflui, constituindo a borda da depressão caudal da narina externa (**N.crst**). Este confluência do dito espessamento ósseo prossegue caudo-lateralmente sobre o corpo do nasal até atingir a borda de maior expansão lateral, estabelecendo um padrão transversal deste espessamento ósseo, em relação a borda medial e lateral do corpo, que é orientado caudo-lateralmente em vista látero-dorsal (FIGURA 11C, **N.crst**). Este espessamento ósseo também foi observado em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-

0156-T e 0629-T) por Mastrantonio (2010), tendo sido descrito como uma crista. Esta crista é um pouco mais ressaltada e com alguma rugosidade em *Rauisuchus*, e desenvolvida de modo a constituir uma destacada crista rugosa em *Polonosuchus*, *Batrachotomus* e *Postosuchus* (FIGURA 11; **N.ru**).

Ainda sobre o corpo do nasal de UFRGS-PV-0152-T, caudalmente ao espessamento ósseo que delimita a borda da depressão da narina externa, há uma depressão medial - descrita também como depressão póstero-medial (“posteromedial depression”) em *Decuriasuchus quartacolonia* França *et al.*, 2013 – que se eleva caudalmente no nível da expansão lateral do corpo do nasal (FIGURA 11C; **dp**). Neste ponto acuminado, esta superfície vai se tornando novamente profunda até a articulação com o frontal. Esta depressão medial é sutil em UFRGS-PV-0152-T, semelhante ao apresentado em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T), *Rauisuchus* e *Saurosuchus*. Esta depressão é mais desenvolvida em *Decuriasuchus*, mas difere da de outros “rauissúquios” [e.g. *Batrachotomus* (SMNS-80260) e *Postosuchus kirkpatricki* WEINBAUM 2011], onde a totalidade da região medial do corpo do nasal é escavada.

A porção caudal se inicia a partir do ponto de maior extensão lateral do nasal onde sua borda novamente volta a se comprimir caudo-medialmente até contata-se com os frontais. Esta sutura com o frontal mostra-se semelhante ao figurado por Alcober (2000) e França *et al.* (2013) para *Saurosuchus* e *Decuriasuchus*, respectivamente, tendo a forma de “V” com o vértice posicionado em sentido rostral. Caudo-lateralmente, o nasal possui uma extremidade pequena e afilada em forma de cunha que em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) situa-se entre o pré-frontal e o frontal. A superfície referente ao retorno caudo-medial da expansão lateral – que é limítrofe entre o corpo do nasal e sua porção caudal - contata lateralmente o pré-frontal em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T) e *Batrachotomus*. Por sua vez, o lacrimal participa desta articulação de modo parcial em *Saurosuchus* e ocupa totalmente este contato, excluindo o pré-frontal em *Postosuchus kirkpatricki*. Ademais, nota-se que ventralmente, nesta mesma porção caudal do nasal, o lacrimal tem uma pequena participação em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T), sendo este contato um pouco mais extensivo em *Batrachotomus*.

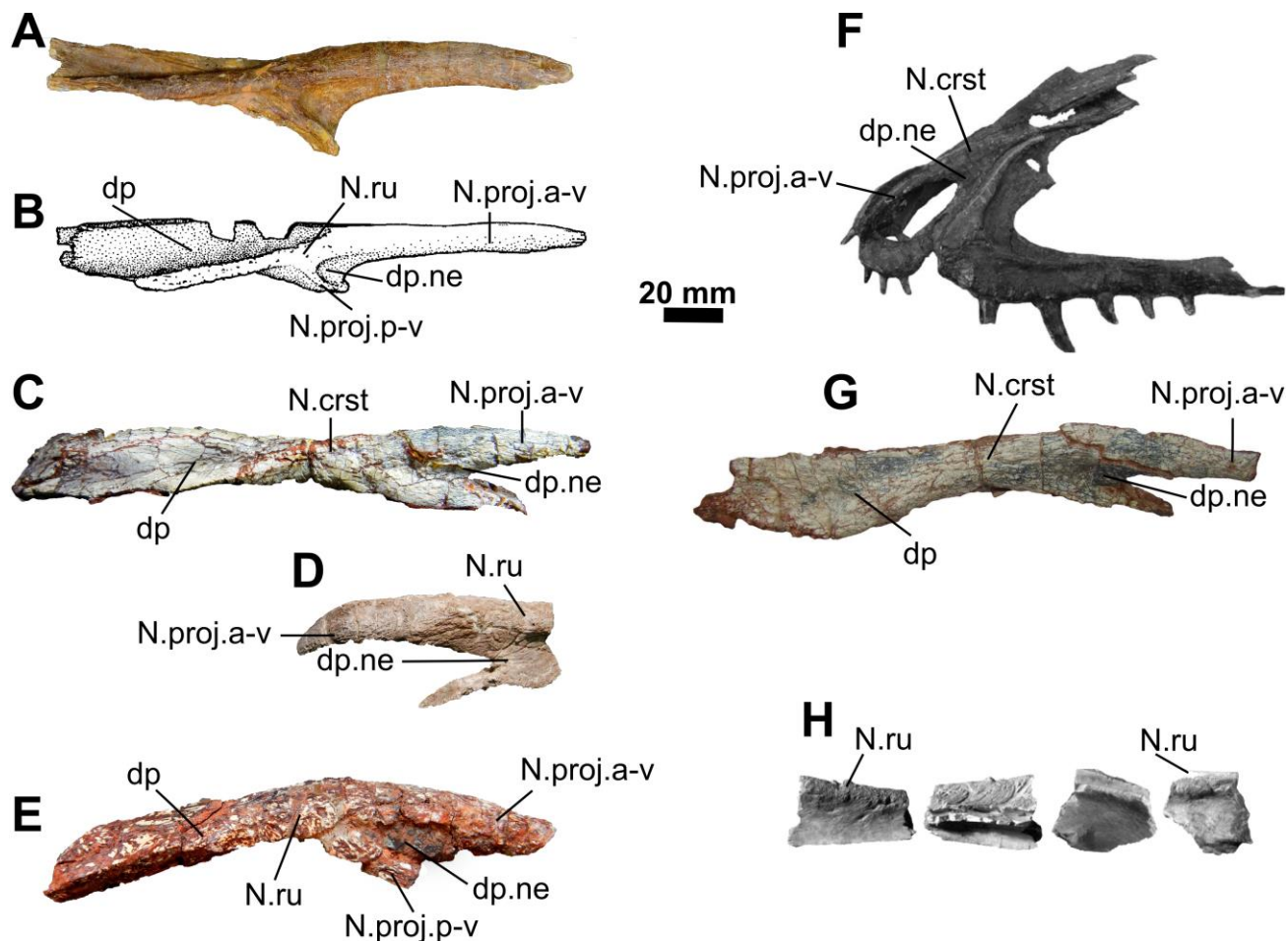


Figura 11 - Nasal direito de *Batrachotomus* (SMNS 80260) em vista dorso-lateral, sendo que em **A** reproduziu-se a foto e em **B** o desenho retirado da descrição original (GOWER, 1999). **C**; nasal direito de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral (esta imagem foi obtida com auxílio do programa computacional Inkscape com o qual foi possível isolar graficamente este osso do conjunto articulado no qual se encontra). **D**; nasal esquerdo de *Polonosuchus* (ZPAL Ab III 563) em vista lateral. **E**; nasal direito de *Rautisuchus* (BSPHG AS 1933L-65) em vista lateral. **F**; Ossos articulados do rostro de *Luperosuchus* PULR 057 em vista lateral esquerda (retirado de DESOJO & ARCUCCI, 2009). **G**; nasal direito de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) (retirado de MASTRANTONIO, 2010). **H**; nasal esquerdo de *Postosuchus alisonae* Peyer et al. (2008) em vista dorsal, ventral, medial e dorso-lateral. Abreviaturas: **N.crst**, crista do nasal; **dp**; depressão; **dp.ne**, depressão da narina externa; **N. proj. a-v**, projeção ântero-ventral do nasal; **N. proj. p-v**, projeção pósterio-ventral do nasal; **N. ru**, rugosidade. Escala única de **20 mm**.

## LACRIMAL (L)

O lacrimal da maioria dos arcossaurios é constituído por duas porções ortogonais entre si, uma mais longa, orientada ântero-posteriormente, e outra verticalizada, denominada processo ventral (ou descendente), resultando num formato de “L” invertido (MASTRANTONIO, 2010). Em UFRGS-PV-0152-T, apenas a porção rostral do processo dorsal do lacrimal direito ficou preservada. Esta porção óssea é laminar (achatada látero-medialmente) e articula-se com a extremidade caudal do processo ascendente do maxilar e com a borda lateral do nasal.



## FRONTAL (F)

Apenas a porção rostral do par nasal de UFRGS-PV-0152-T encontra-se preservada em articulação com a porção caudal do par nasal. O par frontal está articulado na região medial do teto craniano sendo visualizado em vista lateral devido aos aspectos deformacionais já discutidos sobre o conjunto dos ossos rostrais de UFRGS-PV-0152-T. A sutura nasal/frontal tem o aspecto de “V” com o vértice posicionado rostralmente, ou seja, esta sutura apresenta com o seu antímero o formato de “W” tendo a base apontando para o rostro, morfologia esta que é similar a de *Decuriasuchus* e *Saurosuchus* (FIGURA 12).

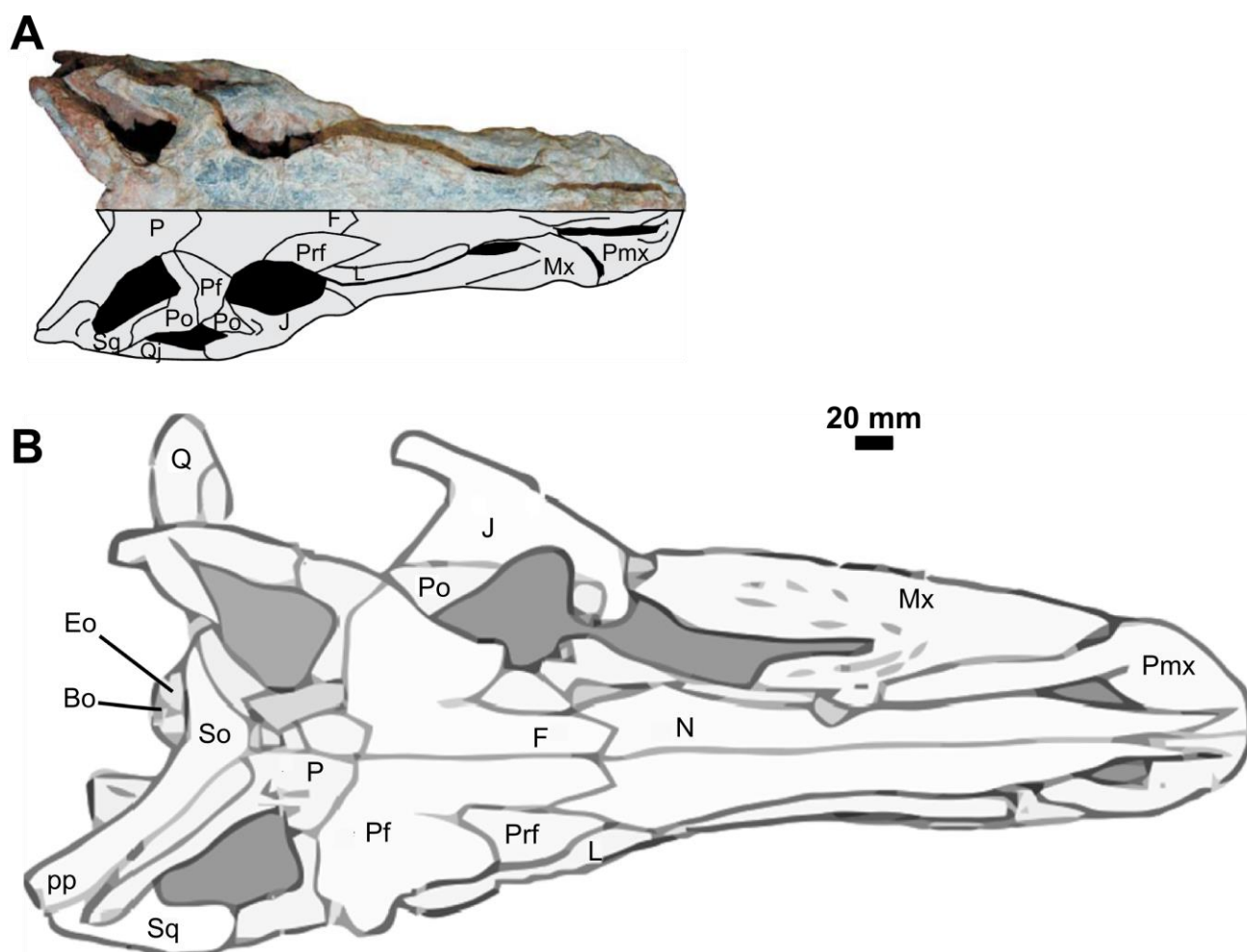


Figura 12 - Crânios de *Decuriasuchus* (A) e *Saurosuchus* (B) em vista dorsal onde é possível visualizar o mesmo padrão sutural nasal/frontal apresentado por UFRGS-PV-0152-T. Modificado de França *et al.* (2013) e Alcober (2000), respectivamente. Abreviaturas: **Bo**, basioccipital; **Eo**, exoccipital; **F**, frontal; **J**, jugal; **Mx**, maxilar; **N**, nasal; **P**, parietal; **Pf**, pós-frontal; **Pmx**, pré-maxilar; **Po**, pós-orbital; **pp**, processo paraoccipital; **Prf**, pré-frontal; **Q**, quadrado; **Qj**, quadrado-jugal; **So**, supraoccipital; **Sq**, esquamosal. Escala única de 20 mm.

## MAXILAR (Mx)

O maxilar é um osso látero-medialmente comprimido que não se articula com o seu par, exibindo, em norma lateral, a maior expressão na maioria dos arcossaurios. Articula-se com porções do pré-maxilar, nasal, jugal e em alguns táxons de “rauissúquios” também com o pré-frontal (*e.g. Batrachotomus*) ou com o lacrimal (*e.g. Postosuchus kirkpatricki*), podendo contatar-se com estes dois últimos juntos [*e.g. Saurosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e 0629-T)]. Em vista medial, o maxilar possivelmente também contata o vômer e o palatino.

No espécime UFRGS-PV-0152-T ambos os pré-maxilares estão preservados, e devido ao achatamento látero-medialmente exibido pelo conjunto de ossos a que se articula, encostam suas faces mediais, estando o maxilar direito posicionado rostralmente em relação ao maxilar esquerdo, com sua porção caudal direcionada dorsalmente. Consequentemente, a porção dorsal do maxilar direito exibe um contato extensivo com a superfície ventral do nasal, enquanto que o maxilar esquerdo contata-se com o nasal apenas em dois locais - na porção caudal do seu processo ascendente e na superfície dorsal do processo palatal - havendo uma lacuna entre estas superfícies de contato. Além disso, na superfície medial do processo ascendente do maxilar esquerdo, há um contato com parte do vômer (FIGURAS 8-9, 15-16).

O maxilar subdivide-se em três porções: o processo ascendente (**Mx.pras**), o processo palatal (**Mx.proc.pal**), o corpo (**Mx.corp**) e a projeção caudal (**Mx.proj.c**) (que é a extensão caudal do corpo do maxilar).

A fenestra pré-orbital (**F.PreO**) de UFRGS-PV-0152-T é delimitada rostro-dorsalmente pelo processo ascendente (**Mx.pras**) e pelo corpo do maxilar (**Mx.corp**), mas ventralmente pela sua projeção caudal (**Mx.proj.c**). Esta fenestra tem o formato geral semelhante a uma cunha, com seu vértice direcionado para o rostro. A borda dorsal ascende caudo-dorsalmente acompanhando o processo ascendente (**Mx.pras**), enquanto que a borda ventral se mantém horizontal (contudo sua porção caudal a lâmina óssea sobre a crista maxilar se expande dorsalmente). Esta fenestra pré-orbital é longa, de altura proporcionalmente mais reduzida que a de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e 0629-T), contudo possuindo igualmente a estes táxons e a *Saurosuchus*, *Prestosuchus* (exemplar CPEZ 239b) e *Decuriasuchus*, uma borda dorsal subparalela à borda ventral, diferindo do formato de *Batrachotomus*, *Ticinosuchus*, *Arizonasaurus*, *Teratosaurus*, *Arganasuchus*, *Polonosuchus*, *Fasolasuchus*, *Luperosuchus* e *Postosuchus kirkpatricki* os quais apresentam uma maior divergência de suas bordas dorsais e ventrais em sua extensão caudal (FIGURAS 13-14).

A fenestra pré-orbital (**F.PreO**) é circundada em toda a sua porção preservada por uma rasa fossa pré-orbital (**f.PreO**), dando à borda da fenestra uma forma laminar. Ventralmente, a fossa pré-orbital é limitada por uma crista maxilar fina e projetada lateralmente. Em sentido posterior, esta crista afasta-se caudo-ventralmente da borda ventral da fenestra pré-orbital (**F.PreO**), alargando,

assim, a área laminar que forma o assoalho da fossa sobre a projeção caudal do maxilar. Este padrão, no qual a fossa pré-orbital (**f.PreO**) circunda rostralmente (na borda ventral do processo ascendente do maxilar) e ventralmente (na superfície dorsal da projeção caudal do maxilar) a fenestra pré-orbital (**F.PreO**) é semelhante ao documentado na maioria dos representantes da linhagem dos arcossaurios (*sensu* NESBITT, 2011), divergindo do padrão em que a dita fossa não ocorre no maxilar, mas sim no lacrimal (*Proterosuchus* BSPHG 514) ou sendo restrita ao processo ascendente do maxilar [*e.g.* *Chanaresuchus* PVL 4575 e *Erythrosuchus* (BP/1/520 e NHMUK R3592)].

Esta crista maxilar (**Mx.crst**) - mesmo que presente em toda a extensão da projeção caudal do maxilar (**Mx.proj.c**) - possui variação em sua expressão: tem aspecto afilado em sua porção rostral, no nível do corpo, mas vai se desvanecendo à medida que segue sobre a projeção caudal. Dentro dos “rauissúquios”, tanto *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus*, *Lotosaurus*, *Effigia*, *Prestosuchus chiniquensis* (CPEZ 239b e UFRGS-PV-0629-T), *Luperosuchus*, *Batrachotomus* e *Rauisuchus* têm uma crista afilada semelhante ao documentado em UFRGS-PV-0152-T. Percebe-se também uma diferença na padronização desta crista nos táxons citados, por exemplo, em relação à *Prestosuchus chiniquensis*, os espécimes CPEZ 239b e UFRGS-PV-0629-T apresentam uma nítida crista afilada no corpo e sobre a projeção caudal do maxilar, todavia o grande crânio UFRGS-PV-0156-T exibe uma crista baixa e tênue descrita por Azevedo (1991) que é melhor observável na face lateral direita. Concordamos com França (2011) na constatação da presença da dita crista em *Ticinosuchus*, contudo estando aparentemente restrita à porção rostral do corpo maxilar. Em relação à *Batrachotomus*, mesmo tendo sido interpretado como não possuindo uma crista afilada (NESBITT, 2011; FRANÇA, 2011), após análise pessoal, consideramos que o maxilar esquerdo deste táxon (SMNS 80260-FIGURA 13D) contém uma nítida crista afilada sobre o a projeção caudal do maxilar. Além do padrão afilado, uma crista sobressaltante e bulbosa que se estende sobre a projeção caudal do maxilar até o jugal é descrita para *Polonosuchus* e *Postosuchus kirkpatricki*.

A projeção caudal do maxilar (**Mx.proj.c**), além de ter como característica uma crista afilada que delimita dorsalmente uma superfície laminar (que constitui a borda ventral da fossa pré-orbital = **f.PreO**) e outra ventral mais robusta (que comporta medialmente as placas interdentais e os alvéolos dentários), apresenta um aspecto retangular, de altura similar a do corpo, sendo este padrão presente em *Fasolasuchus*, *Decuriasuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, *Luperosuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Polonosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b). Uma variação dessa característica é um estreitamento dorso-ventral em relação ao corpo do maxilar (**Mx.corp**) que ocorre em alguns “rauissúquios” como *Ticinosuchus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus*, *Lotosaurus* e *Effigia*. Nota-se que, à primeira vista, o espécime UFRGS-PV-0629-T aparentemente demonstra um padrão de estreitamento da projeção caudal do maxilar, contudo, a lâmina que constitui a borda ventral da fenestra pré-orbital (**F.PreO**) está quebrada dando

esta falsa percepção. Em um crânio completo, a porção caudal da projeção caudal do maxilar se articula com o jugal, todavia este último osso não está preservado em UFRGS-PV-0156-T, além da extremidade terminal da projeção caudal do maxilar estar quebrada em ambos maxilares.

A superfície medial da projeção caudal do maxilar exibe em sua porção laminar uma fossa (**fi**) que envolve o forame infraorbital e se projeta caudalmente, iniciando-se ao nível do oitavo dente maxilar. Também em UFRGS-PV-0152-T o contato maxilar/palatino é indicado pela presença de um sulco raso e estreito situado ventralmente ao forame infraorbital e dorsalmente a linha de sulcos interdários. As placas interdentais (**pid**) são subtriangulares com sua base paralela ao eixo rostro-caudal do maxilar, posicionadas de modo adjacente e ventral à linha de sulcos interdentários (**sid**). Estas placas não apresentam fusionalidade entre si, sendo as rostrais mais amplas que as caudais. O não fusionalidade das placas interdentais (**pid**) do maxilar ocorre em *Pallisteria* e, de acordo com Nesbitt (2011), também em *Arizonasaurus*, *Poposaurus gracilis* (YPM VP 057100), *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) e *Batrachotomus*. Concordamos com França (2011) na avaliação de *Arganasuchus* e *Polonosuchus* como não apresentando o fusionalidade dessas placas interdentais, e pelas figuras divulgadas por Desojo & Arcucci (2009) o táxon *Luperosuchus* também exibe a individualização destas placas. Em contrapartida, França *et al.* (2013) observaram que *Fasolasuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Saurosuchus*, *Teratosaurus* e *Ticinosuchus* apresentam fusionalidade destas placas interdentais ao longo de todo o seu segmento ou parte dele.

Existem em UFRGS-PV-0152-T um total de 13 alvéolos (**alv**) no maxilar esquerdo e 9 no direito, sendo preservados dentes inclusos no terceiro e oitavo alvéolo do maxilar esquerdo. A quantidade de alvéolos é muito variável nos integrantes “rauissúquios”. Com base na literatura, 13 dentes foram descritos para *Postosuchus kirkpatricki*, *Teratosaurus suevicus* e *Polonosuchus*; 11 para *Batrachotomus*, *Yarasuchus*, *Fasolasuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T), podendo este último, segundo análise de Barberena (1978), possuir 12; em *Saurosuchus* e *Arganasuchus* 12. Entretanto, nem todos “rauissúquios” tem um maxilar completo para a determinação inequívoca do número de dentes/alvéolos, como em *Heptasuchus* (aparentemente nove dentes) e *Fasolasuchus* (com 11 alvéolos na região preservada, mas estima-se que possa apresentar até 14 dentes; BONAPARTE, 1981). De acordo com França (2011), *Tikisuchus* talvez comporte um número superior aos nove dentes originalmente descritos, já que na porção caudal do maxilar há espaço para a acomodação de tecas adicionais. Já para os demais espécimes de *Prestosuchus* que apresentam o maxilar preservado (CPEZ 239b e UFRGS-PV-0629-T), foram descritos 8 dentes (LACERDA, 2012) e 13 alvéolos com dentes (MASTRANTONIO, 2010), respectivamente. Os táxons que mais se destacam na questão de abundância relativa de dentes entre os “rauissúquios”, até o momento, são *Decuriasuchus* e *Qianosuchus*, sendo os únicos que detêm mais do que 15 dentes no maxilar. Em contra partida, *Effigia*, *Lotosaurus* e *Shuvosaurus* não possuem dentes maxilares.

O corpo do maxilar, em sua norma lateral, ostenta uma serie de forames nutritivos (**nfo**) concentrados nas proximidades da região alveolar, mas com alguns espalhados pela projeção caudal (FIGURAS 8A e 9A; nfo). Em *Effigia*, estes forames são proporcionalmente maiores em relação ao maxilar e dispõem-se numa fileira mais uniforme do que a dos demais “rauissúquios”.

Tanto o corpo como a projeção caudal do maxilar de UFRGS-PV-0152-T são proporcionalmente mais baixos dorso-ventralmente que os espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0629-T e UFRGS-PV-0156-T, porém de similar altura ao CPEZ 239b. Em vista lateral, o corpo do maxilar exibe uma intumescência óssea que é rostral ao vértice da borda da fossa pré-orbital (**f.PreO**). Esta intumescência não é presente nos exemplares de *Prestosuchus* UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b, contudo consta de modo sutil em UFRGS-PV-0156-T.

Dorsalmente a esta intumescência óssea, a crista que delimita a porção rostro-dorsal da fossa pré-orbital (**f.PreO**) prossegue até a borda dorsal do processo ascendente do maxilar, ao nível do vértice da fenestra pré-orbital (**F.PreO**). Nesta superfície possivelmente se articularia a projeção póstero-ventral do nasal, contudo, devido aos deslocamentos ósseos de UFRGS-PV-0152-T esta projeção do nasal encosta a região rostral do processo palatal.

Em relação ao processo ascendente do maxilar também podemos dizer que sua extremidade caudal mantém uma largura semelhante à apresentada pela sua base. Esta característica é igualmente encontrada em *Prestosuchus chiniquensis*, *Ticinosuchus*, *Polonosuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, e segundo França (2011) também em *Saurosuchus*. Diferentemente, um afilamento caudo-dorsal do processo ascendente do maxilar ocorre nos seguintes gêneros: *Qianosuchus*, *Xilousuchus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Effigia*, *Batrachotomus* e *Fasolasuchus*.

O processo ascendente do maxilar (**Mx.pras**), em vista medial, contém em sua base uma área escavada, situada na contraparte da intumescência óssea rostral (esta intumescência que é rostral ao vértice da fossa pré-orbital). Esta escavação é parcialmente visível em UFRGS-PV-0152-T, mas quando exposta inteiramente possui formato subtriangular e é denominada de *sinus* pré-orbital (**sao**) (“antorbital sinus” *sensu* WITMER, 1997) sendo visível em *Polonosuchus*, *Batrachotomus*, *Luperosuchus*, *Decuriasuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-0629-T). França (2011) identificou esta estrutura como sendo subovalada em *Saurosuchus* e rasa em *Fasolasuchus*. O táxon *Arganasuchus*, por seu turno, apresenta uma escavação na face medial do corpo do maxilar, posicionada rostro-ventralmente à fenestra pré-orbital (JALIL & PEYER, 2007:fig. 3) (**F.PreO**) sendo admitida como um possível homólogo ao *sinus* pré-orbital de outros táxons (WEINBAUM, 2011). Em contrapartida, esta estrutura é ausente em *Teratosaurus*.

Ainda em vista medial, a base do *sinus* pré-orbital (**sao**) se expande rostro-medialmente confluindo-se com a superfície dorsal do processo palatal, a exemplo do que ocorre em *Batrachotomus*, *Polonosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T). O processo palatal

é uma superfície óssea comprimida dorso-ventralmente que se inicia ao nível do segundo dente maxilar e se projeta rostro-medialmente um pouco à frente da borda rostral do maxilar, tendo um aspecto foliar em vista dorsal com sua ponta orientada cranialmente (FIGURAS 8A, 15-16; **Mx.proc.pal.**). A sua superfície ventral serve para articulação com o processo palatal do pré-maxilar, e nesta região, a modelo do que ocorre em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) e *Decuriasuchus*, há uma fossa rasa sem forame (FIGURA 16B-C; **f.r-m**). Esta característica difere da de *Polonosuchus*, *Teratosaurus* e *Postosuchus kirkpatricki* os quais ostentam uma fossa profunda considerada um forame rostro-medial (“rostromedial foramen”) que possui a forma aproximada a de um alvéolo. Em análise pessoal, *Batrachotomus* (o maxilar direito SMNS 52970) exhibe um formato intermediário entre a fossa rasa de UFRGS-PV-0156-T e o forame rostro-medial de *Polonosuchus*, *Teratosaurus* e *Postosuchus kirkpatricki*.

Na porção rostro-lateral do corpo do maxilar (**Mx.corp**) existe uma superfície tubercular sobressaliente com aspecto de carretel que possivelmente serve para articulação com o processo pósterodorsal do pré-maxilar (FIGURAS 8, 15-16; **a.Pmx**). Esta característica parece ser uma autapomorfia de UFRGS-PV-0152-T, contudo alguns táxons tem uma espécie de entalhe em torno desta mesma região rostro-lateral para articulação com o pré-maxilar, sendo estes *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, *Arizonasaurus* e *Xilousuchus*. Diferentemente, táxons como *Polonosuchus*, *Teratosaurus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) e *Decuriasuchus* possuem uma área de articulação com o pré-maxilar que se situa rostralmente ao corpo do maxilar onde há uma fossa rostro-lateral (**f.r-l**). Em UFRGS-PV-0152-T há uma perfuração na borda látero-ventral de cada tubérculo para articulação com o processo pósterodorsal do pré-maxilar, que tem um posicionamento semelhante ao apresentado pela borda que constitui a fenestra subnarial (**F.subn**) em *Batrachotomus*.

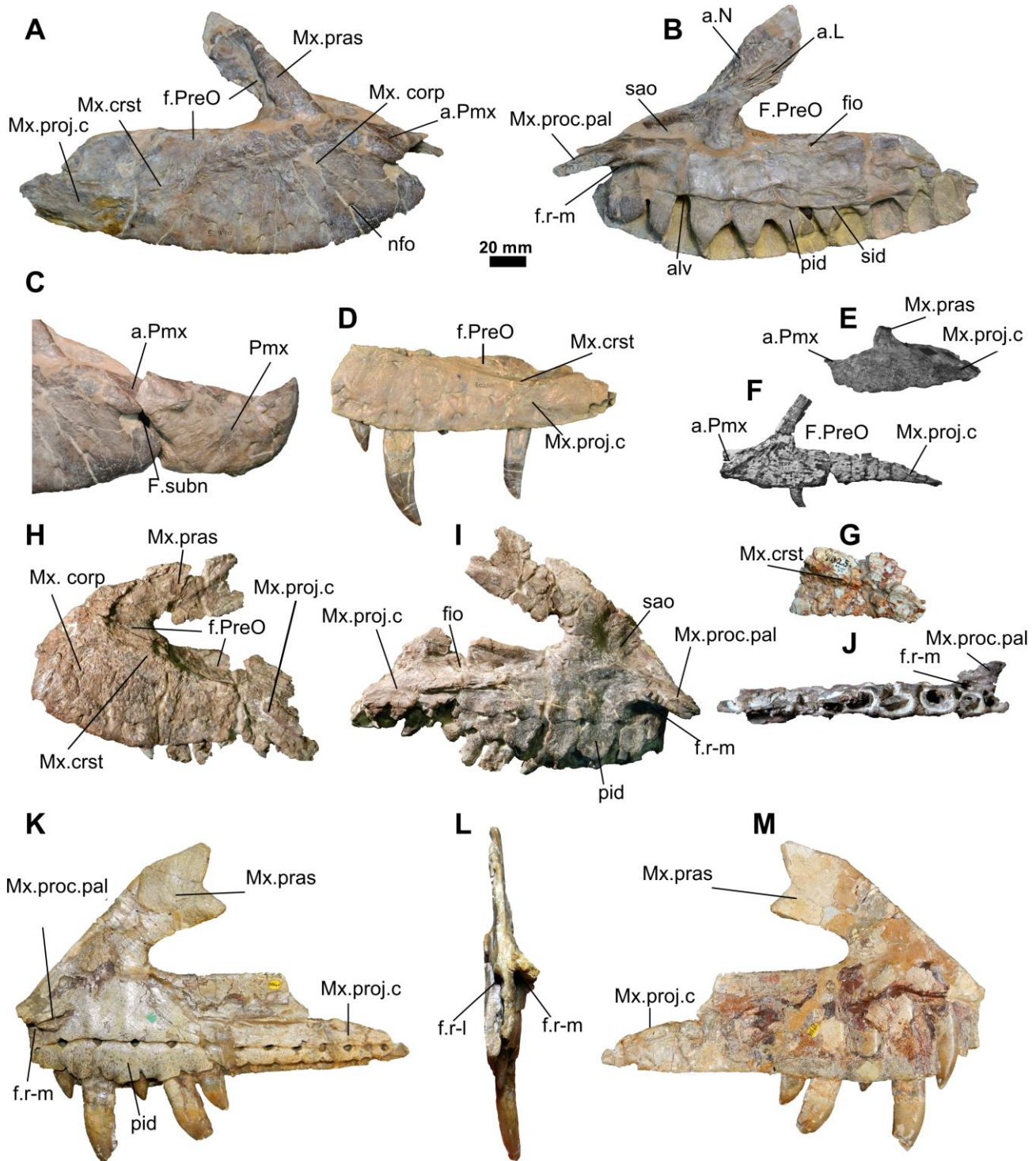


Figura 13 - Maxilares de alguns “rauissúquios”. (A-D) *Batrachotomus kupferzellensis* Gower 1999; Em A e B vista lateral e medial, respectivamente do maxilar direito de SMNS 52970; C, vista lateral em detalhe da articulação maxila/pré-maxila de SMNS 52970; D, vista lateral esquerda da projeção caudal do maxilar de SMNS 80260. E, vista lateral do maxilar esquerdo de *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947, sendo esta imagem modificada da redescrição de Nesbitt (2005). F, vista lateral do maxilar esquerdo de *Xilousuchus sapingensis* Wu 1981, sendo esta imagem modificada do trabalho de Nesbitt (2011). G, vista lateral do maxilar de *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938a. (H-J), *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005 - ZPAL Ab III 563). H, vista lateral do maxilar esquerdo de *Polonosuchus*. I, vista medial do maxilar esquerdo de *Polonosuchus*. J, vista ventral do maxilar esquerdo de *Polonosuchus*. (K-M), *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 (BMNH R38646). K, vista medial do maxilar direito de *Teratosaurus*. L, vista rostral do maxilar direito de *Teratosaurus*. M, vista lateral do maxilar direito de *Teratosaurus*. Abreviaturas: a.L., área para articulação com o lacrimal; alv., alvéolo; a.N., área para articulação com o nasal; a.Pmx., área para articulação com o pré-maxilar; fio., fossa infraorbital; f.PreO., fossa pré-orbital; F.PreO., fenestra pré-orbital; f.r-l., fossa rostro-lateral; f.r-m., fossa rostro-medial; F.subn., fenestra subnarial; Mx corp., corpo do maxilar; Mx.crst., crista maxilar; Mx.pras., processo ascendente do maxilar; Mx.proc.pal., processo palatal; Mx.proj.c., projeção caudal do maxilar. nfo., forame nutritivo; pid., placa interdental; Pmx., pré-maxilar; sao., sinus pré-orbital; sid., sulco interdário. Escala única de 20 mm.

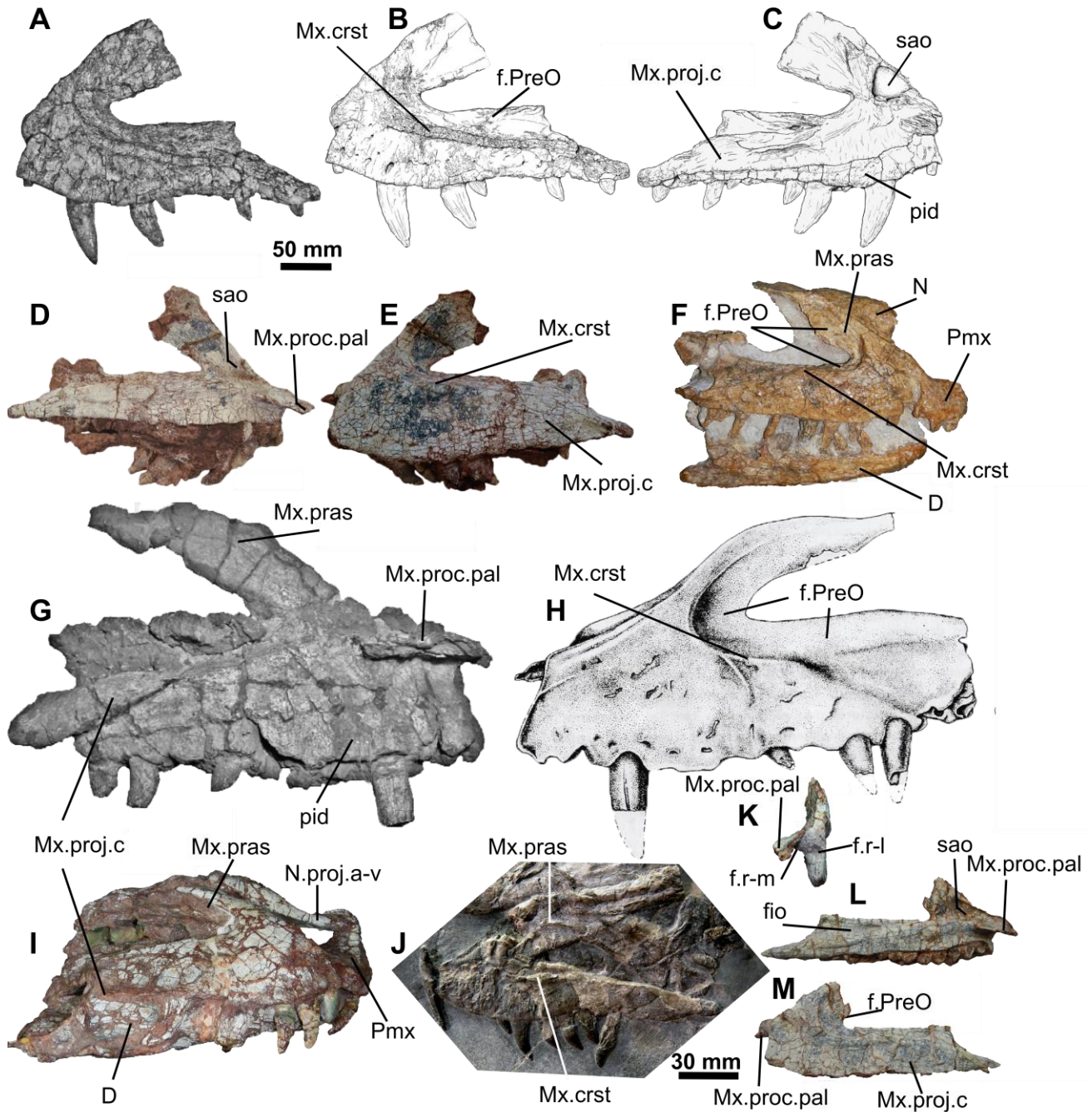


Figura 14 - Maxilares de alguns “rauissúquios”. (A-C), *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee, 1985. A, vista lateral do maxilar esquerdo de *P. kirkpatricki* (imagem modificada do trabalho de NESBITT, 2011). Em B e C vista lateral e medial, respectivamente, de representações do maxilar esquerdo de *P. kirkpatricki* (imagens modificadas da redescricao de WEINBAUM, 2011). Em D e E vista medial e lateral, respectivamente do maxilar de *Prestosuchus chiniquensis* (espécime UFRGS-PV-0629-T). F, vista lateral da porção direita do conjunto de ossos ao qual o maxilar se articula em *Prestosuchus chiniquensis* (espécime CPEZ 239b). (G-H), *Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1978. G, vista medial do maxilar esquerdo de *Fasolasuchus* (modificado de NESBITT, 2011). Em H, vista lateral da representação do maxilar esquerdo de *Fasolasuchus* (imagem modificada de MASTRANTONIO, 2010). I, vista lateral direita da porção rostral de PUC s/n. J, vista lateral do maxilar esquerdo de *Ticinosuchus ferox* Krebs, 1965. (K-M) Maxilar esquerdo de *Decuriasuchus* (MCN-PV10.004). K, vista rostral; L, vista medial; M, vista lateral. Abreviaturas: D, dentário; N., nasal. Para as abreviaturas consulte a Figura 13. Escalas de 50 mm para estampas (A-I) e de 30 mm para (J-M).



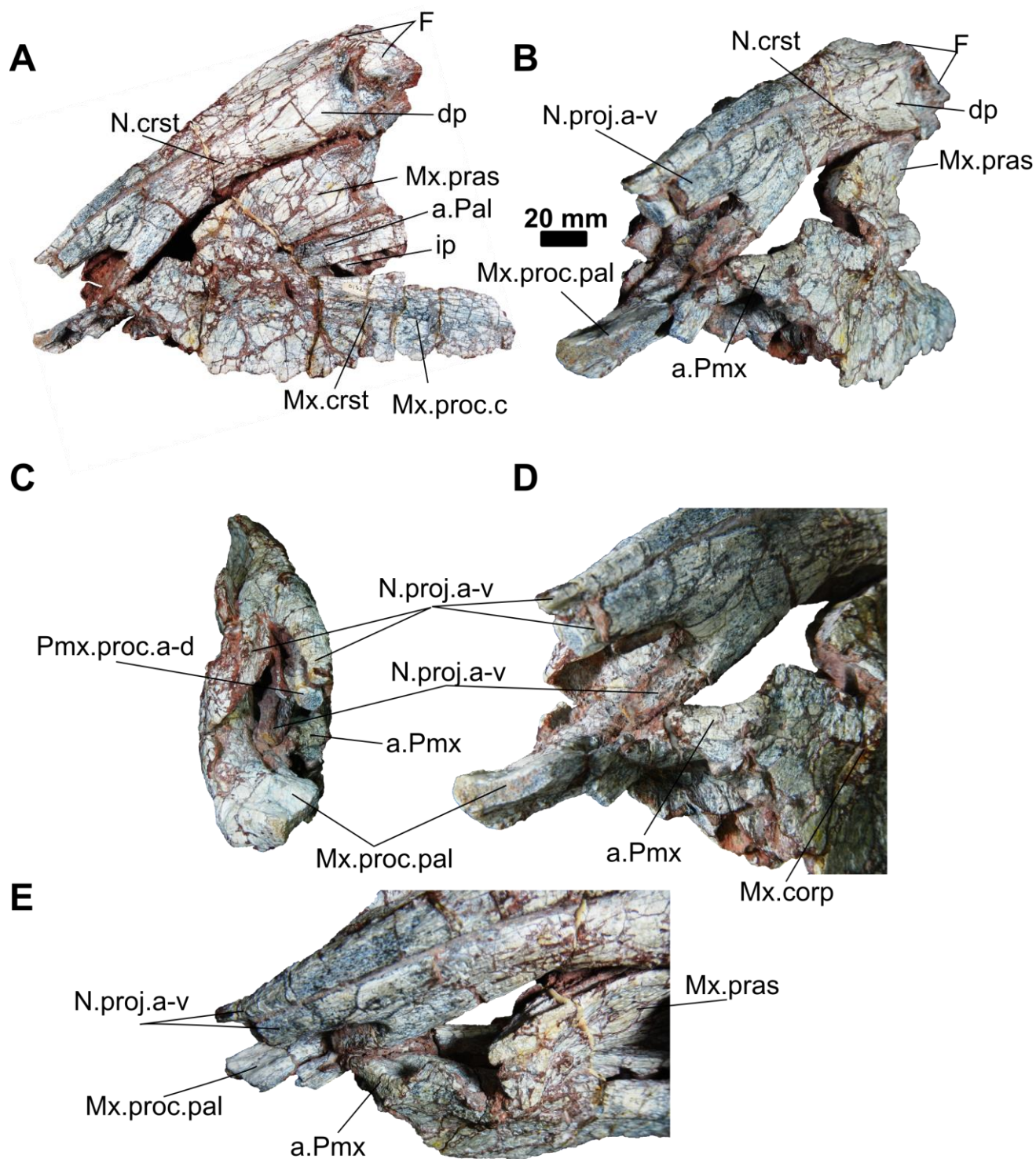


Figura 15 – Conjunto rostral de UFRGS-PV-0152-T, enfatizando o maxilar, em vista lateral (A), rostro-lateral (B) com escala de 20 mm. Detalhe da extremidade rostral do crânio de UFRGS-PV-0152-T em vista rostral (C), rostro-lateral (D) e dorso-lateral (E). Abreviaturas: **alv.**, alvéolo; **a.N.**, área para articulação com o nasal; **a.Pal.**, área de articulação com o palato; **a.Pmx.**, área para articulação com o pré-maxilar; **dp**, depressão; **F**, frontal; **Mx.crst.**, crista maxilar; **Mx.pras.**, processo ascendente do maxilar; **Mx.proc.pal.**, processo palatal do maxilar; **Mx.proj.c.**, projeção caudal do maxilar. **nfo**, forame nutritivo; **N.crst**, crista do nasal; **N.proj.a-v**, projeção ântero-ventral do nasal; **pid.**, placa interdental; **Pmx.**, pré-maxilar; **Pmx.proc.a-d**, processo ântero-dorsal do pré-maxilar; **sao.**, *sinus* pré-orbital; **sid.**, sulco interdário. Escala única de 20 mm (A-C), e figuras em detalhe sem escala.

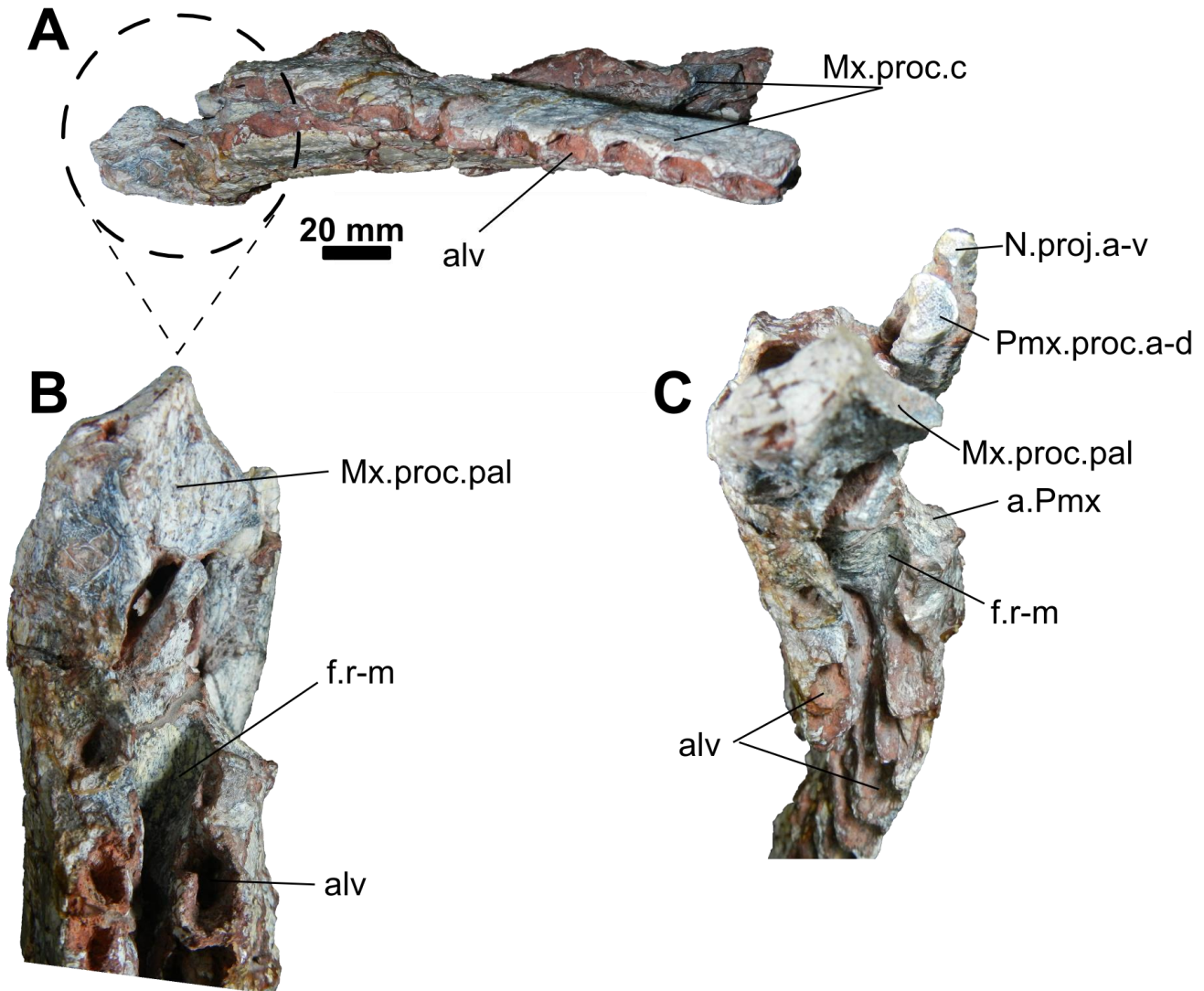


Figura 16 – Conjunto rostral de UFRGS-PV-0152-T em vista ventral (A) e detalhe da extremidade rostral do crânio deste espécime em vista ventral (B) e rostro-ventral (C). Escala de 20 mm para a estampa (A). Abreviaturas: **alv**, alvéolo; **a.Pmx**, área para articulação com o pré-maxilar; **f.r-m**, fossa rostro-medial; **Mx.proc.pal**, processo palatal do maxilar; **N.proj.a-v**, projeção ântero-ventral do nasal; **Pmx.proc.a-d**, processo ântero-dorsal do pré-maxilar. Escala de 20 mm em (A) e figuras em detalhe (B e C) sem escala.

### ESQUAMOSAL (Sq)

Apenas o esquamosal direito de UFRGS-PV-0152-T foi preservado de modo desarticulado, o que possibilita sua observação em todas as vistas (FIGURA 18). Este osso detém um padrão morfológico que concorda com o que está documentado em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T descrito por MASTRANTONIO, 2010) e *Decuriasuchus* (*sensu* FRANÇA *et al.*, 2013), os quais apresentam um corpo do qual se irradiam quatro processos direcionados rostralmente (**Sq.proc.r**), ventralmente (**Sq.proc.v**), caudalmente (**Sq.proc.c**) e medialmente (**Sq.proc.m.**) (FIGURAS 17 e 18). O esquamosal constitui a porção caudo-lateral do teto craniano, contudo, segundo França (2011), em alguns “rauissúquios” como *Effigia* e *Shuvosaurus* este osso ocupa uma posição mais ventral, compondo dessa forma a porção caudo-ventral craniana.

O processo rostral (**Sq.proc.r**) é subcilíndrico e curto, contudo, já que sua extremidade rostral está quebrada, não é possível observar sua área de articulação com o processo caudal do pós-orbital. Esta articulação esquamosal/pós-orbital constitui em “rauissúquios” como *Prestosuchus chiniquensis*, *Batrachotomus*, *Decuriasuchus* e *Saurosuchus* uma barra óssea que divide as fenestras temporais. Além disso, existe em UFRGS-PV-0152-T uma fratura no processo rostral do esquamosal que expõe a estrutura oca desta região (circular em seção transversal). Alguns táxons de “rauissúquios” portam uma configuração anatômica que difere da apresentada por UFRGS-PV-0152-T, como no caso de *Postosuchus kirkpatricki*, *Polonosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Rauisuchus* que possuem, em vista lateral, uma superfície laminar que acompanha ventralmente a barra óssea que contata o pós-orbital. Esta lâmina é menos desenvolvida em *Batrachotomus*, mas em *Postosuchus* e *Polonosuchus*, esta estrutura constitui a borda caudal da fenestra ventro-temporal superior.

De modo geral, o esquamosal é projetado além do limite caudal do quadrado, exceto em alguns “rauissúquios” como *Effigia* e *Lotosaurus* (NESBITT, 2011). O processo caudal do esquamosal (**Sq.proc.c.**) ocupa um nível ventral ao processo rostral (**Sq.proc.r**), sendo este padrão verificado por França (2011) também em *Batrachotomus*, *Decuriasuchus*, *Postosuchus*, *Polonosuchus*, *Saurosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T). Tal morfologia contrasta com a de *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Arizonasaurus* que possuem o processo caudal do esquamosal contínuo com o processo rostral. O processo caudal (**Sq.proc.c.**) de UFRGS-PV-0152-T detém um formato idêntico ao de UFRGS-PV-0629-T (*Prestosuchus chiniquensis*), tendo uma superfície bicôncava, achatada dorso-ventralmente e direcionada dorso-caudalmente. A primeira concavidade (mais dorsal e lateral) acomoda a extremidade caudal do processo occipital do parietal, enquanto que a segunda (ventral e medial) contata a extremidade caudal do processo paraoccipital do opistótico (**pp**). Na superfície caudal do corpo do esquamosal, que é uma área coberta pelo processo caudal deste osso, existem duas concavidades tênues e contíguas posicionadas lado a lado. Este processo caudal do esquamosal é ausente em *Effigia okeeffeae* Nesbitt 2007. Por sua vez, França (2011) considerou que *Polonosuchus*, *Batrachotomus* e *Rauisuchus* contêm uma cova na quina caudo-dorsal da face lateral do esquamosal, sendo esta característica menos desenvolvida neste último táxon.

O processo medial (**Sq.proc.m.**) é laminar e articula-se com o processo occipital do parietal. Este processo, em vista dorsal, assim como em *Decuriasuchus* (*sensu* FRANÇA *et al.*, 2013), forma um ângulo de aproximadamente 30° com o processo rostral.

O processo ventral do esquamosal (**Sq.proc.v.**) possui um ramo rostral e outro ventral, contudo este último em UFRGS-PV-0152-T está quebrado e por isso não foi preservado. Em *Batrachotomus*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b), *Decuriasuchus* e *Saurosuchus* o ramo ventral é delgado em relação ao rostral e articula-se em sua extremidade ventral com o quadrado-jugal. O ramo rostral é a porção dorsal e robusta do processo

ventral do esquamosal que se estende rostro-ventralmente, e em sua superfície caudal articula-se com o quadrado. Este ramo rostral do processo ventral do esquamosal de UFRGS-PV-0152-T exibe uma crista conspícua (**crst**) que tem início em sua margem caudo-dorsal e percorre rostro-ventralmente a face lateral deste ramo. Esta crista do ramo rostral também é verificada em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b), *Batrachotomus* e *Saurosuchus*, sendo ausente em *Rauisuchus*, *Polonosuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Lotosaurus* e *Qianosuchus*.

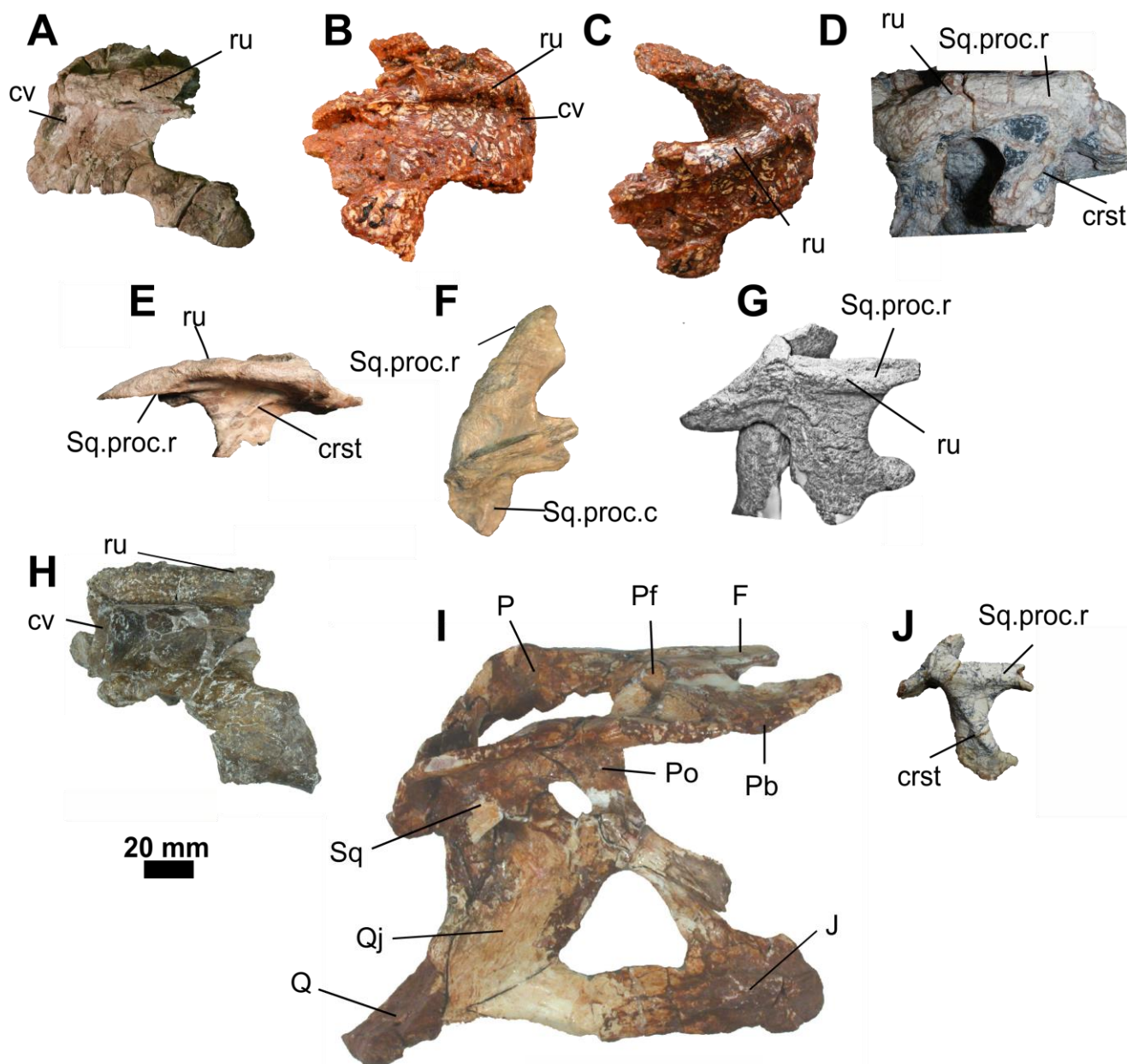


Figura 17 – Esquamosal de alguns “rauissúquios”. (A) vista lateral do esquamosal direito de *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL Ab III 563); (B-C) vista lateral (B) e dorso-lateral (C) do esquamosal esquerdo de *Rauisuchus tiradentes* (BSPHG AS 1933L-62); (D) vista lateral do esquamosal esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T); (E-F) vista lateral (E) e dorsal (F) do esquamosal esquerdo de *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS 52970); (G) vista lateral do esquamosal direito de *Saurosuchus galilei* (imagem modificada de NESBITT, 2011); (H-I) *Postosuchus kirkpatricki*; em (H) vista lateral do esquamosal direito de *Postosuchus kirkpatricki* (UCMP 27441) e em (I) vista lateral da porção caudo-dorsal do crânio de TTUP 9002 – (imagens retiradas de WEINBAUM, 2002); (J) vista lateral do esquamosal direito de *Decuriasuchus quartacolonina* (MCN-PV10.004). Abreviaturas: **crst.**, crista; **cv.**, cavidade; **F.**, frontal; **J.**, jugal; **P.**, parietal; **Pb.**, palpebral; **Pf.**, pós-frontal; **Po.**, pós-orbital; **Q.**, quadrado; **Qj.**, quadrado-jugal; **Sq.**, esquamosal;

**Sq.proc.c.**, processo caudal do esquamosal; **Sq.proc.r.**, processo rostral do esquamosal; **ru.**, rugosidade. Escala única de 20 mm.

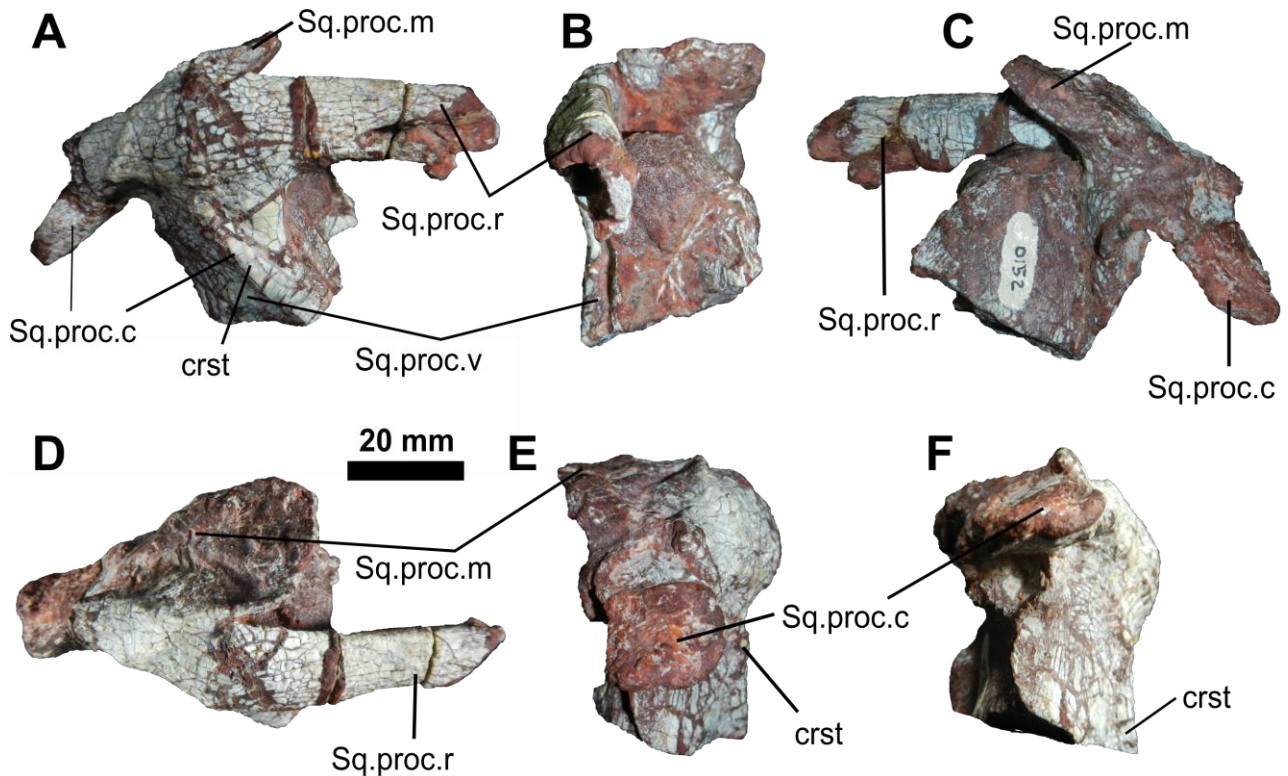


Figura 18 – Esquamosal direito de UFRGS-PV-0152-T. (A) vista lateral, (B) vista rostral, (C) vista medial, (D) vista dorsal, (E) vista caudal, (G) vista caudo-ventral. Abreviaturas: **crst.**, crista; **Sq.proc.c.**, processo caudal do esquamosal; **Sq.proc.m.**, processo medial do esquamosal; **Sq.proc.r.**, processo rostral do esquamosal; **Sq.proc.v.**, processo ventral do esquamosal. Escala única de 20 mm.

## PARIETAL (P)

O par parietal, em um crânio como o de *Prestosuchus chiniquensis* ou *Postosuchus*, compõe a região caudal do teto craniano bem como a maior parte da borda medial da fenestra dorso-temporal. Este padrão geral “rauisuquiano”, contudo, não é seguido por *Effigia* e *Shuvosaurus*, os quais exibem um parietal bem verticalizado que participa mais a região occipital do crânio do que do seu dorso. O parietal quando preservado integralmente em articulação com outros ossos, contém dois processos (um rostral e outro caudal ou esquamosal). O processo rostral é amplo látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente, articulando-se rostralmente com os frontais e possivelmente rostro-lateralmente com os pós-orbitais. O processo rostral também delimita em seu limite lateral a borda medial da fenestra dorso-temporal.

O processo caudal (ou esquamosal) direito é a única porção deste osso que está preservada em UFRGS-PV-0152-T (FIGURAS 33 e 34). Em vista occipital, o processo caudal de UFRGS-PV-0152-T está articulado médio-ventralmente com a região dorso-mediana do supraoccipital (**So**) e látero-ventralmente com a borda dorsal do processo paraoccipital (**pp**), além disso, a superfície dorsal deste processo caudal constitui a crista occipital. Em vista lateral, o processo caudal de UFRGS-PV-

0152-T articula-se rostro-ventralmente com o lateroesfenóide (**Ls**) e em sua porção caudal exhibe uma superfície para articulação com processo medial do esquamosal.

### **QUADRADO-JUGAL (Qj)**

Em UFRGS-PV-0152-T somente parte do quadrado-jugal esquerdo foi encontrado em articulação com a porção correspondente do quadrado (FIGURA 20). O quadrado-jugal neste espécime cobre a superfície látero-dorsal do quadrado. Em vista occipital, a borda caudo-medial do quadrado-jugal (na extremidade dorsal do que foi preservado deste osso) parece constituir a borda lateral do forame quadrado, e a partir desta região a borda do quadrado-jugal projeta-se sobre o quadrado látero-ventralmente até cobrir a porção lateral do côndilo lateral do quadrado.

Tabela 2. Relação dos ossos do complexo palatal, presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	Q	Pt	Ecpt	V	Pl
UFRGS PV-0152-T	X*	-	-	X*	-
PUC s/n (sem numeração)	-	-	-	X	
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	X	-	-	X*	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010)	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo, 1995a, 1995b)	X	X	X	X?	X?
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	X	-	X
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum 2011	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	-	-	-	-	-
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965	X*	-	-	-	-
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	-	-	-	-	-
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	-	-	-	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	-	-	-	-	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	-	X	-	-	-
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	-	-	-	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	X	X	-	-	X
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	X	X	-	-	-
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley <i>et al.</i> , 1979	-	-	-	-	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000	X	X	X	X*	X
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	X	X	-	-	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	-	-	-	-	-
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> (Chatterjee 1993) Long & Murry 1995	X	X	X	X	X
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X	X	X	X*	X
<i>Decuriasuchus quartacolonia</i> França <i>et al.</i> , 2011, 2013	X	X	X*	-	X*
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X	X	X	-	X
<i>Procerosuchus celer</i> Huene 1938a	-	X	-	X*	-

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida

## QUADRADO (Q)

O quadrado é um osso de aspecto colunar em vista occipital (caudal) e em um táxon que preserve um crânio completo seria esperado visualizarmos sua articulação dorsal com o esquamosal (por meio de uma cabeça arredondada que contata uma depressão na superfície ventral do esquamosal), ventralmente com o articular, látero-dorsalmente com o esquamosal, látero-ventralmente com o quadrado-jugal e medialmente com o pterigoide. Todavia, em UFRGS-PV-0152-T apenas a região ventral do quadrado esquerdo em articulação com a porção ventral correspondente do quadrado-jugal foram preservadas.

A extremidade ventral do quadrado de UFRGS-PV-0152-T (FIGURA 20) exhibe um côndilo medial (**co.m**) que possui, em vista occipital, maior expansão látero-medial que o côndilo lateral (**co.l**), sendo ambos separados por um sulco. Este padrão confere com o apresentado, por exemplo, em *Postosuchus kirkpatricki*, *Polonosuchus*, *Decuriasuchus*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T e UFRGS-PV-0156-T) e *Batrachotomus*, mas diferindo do de *Effigia* e *Shuvosaurus* que aparentemente exibem apenas um côndilo medial seguido lateralmente por uma superfície escavada (FIGURA 19). Tanto o côndilo medial (**co.m**) como o lateral (**co.l**) são superfícies que servem para a articulação com a glenóide medial (**glm**) e lateral (**gll**) do articular, respectivamente, sendo este primeiro côndilo mais rostralmente posicionado que o segundo. O côndilo medial (**co.m**) também é mais ventralizado que o côndilo lateral (**co.l**), sendo ambos ventrais ao quadrado-jugal, padrão este igualmente apresentado por *Saurosuchus*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T e UFRGS-PV-0156-T), *Batrachotomus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Polonosuchus* e *Decuriasuchus*. Ventralmente, o formato destes côndilos em conjunto é oval, diferindo do formato quadrangular de *Effigia* e *Shuvosaurus* (BRUSATTE *et al.*, 2010). O côndilo lateral (**co.l**) posiciona-se subperpendicularmente em relação ao eixo rostro-caudal craniano enquanto que o côndilo medial (**co.m**) é mais inclinado rostro-medialmente cerca de 45° em relação a este eixo. De acordo com o posicionamento das glenóides do articular, possivelmente o quadrado de UFRGS-PV-0152-T demonstraria uma inclinação ligeiramente rostral, em vista lateral, com os côndilos aproximadamente no mesmo nível da cabeça do quadrado, conferindo com o padrão da maioria dos “rauisúquios”, exceto por *Effigia* e *Shuvosaurus* que possuem a cabeça caudal ao nível dos côndilos do quadrado.

Dorsal aos côndilos, em vista occipital, a porção medial do quadrado de UFRGS-PV-0152-T, apesar de ser robusta, não exhibe uma crista como de *Arizonasaurus*, *Decuriasuchus*, *Postosuchus kirkpatricki* e *Polonosuchus*, tampouco um sulco nesta mesma posição em *Batrachotomus*. Além disso, o quadrado de UFRGS-PV-0152-T preserva em sua extremidade dorsal (que corresponde aproximadamente a região da metade do comprimento dorso-ventral do quadrado) uma concavidade que é compatível com o posicionamento do forame quadrado (**Qfo**) de *Decuriasuchus* e *Postosuchus*



*kirkpatricki*, sendo este forame aparentemente ausente em *Effigia* e *Shuvosaurus* segundo França (2011).

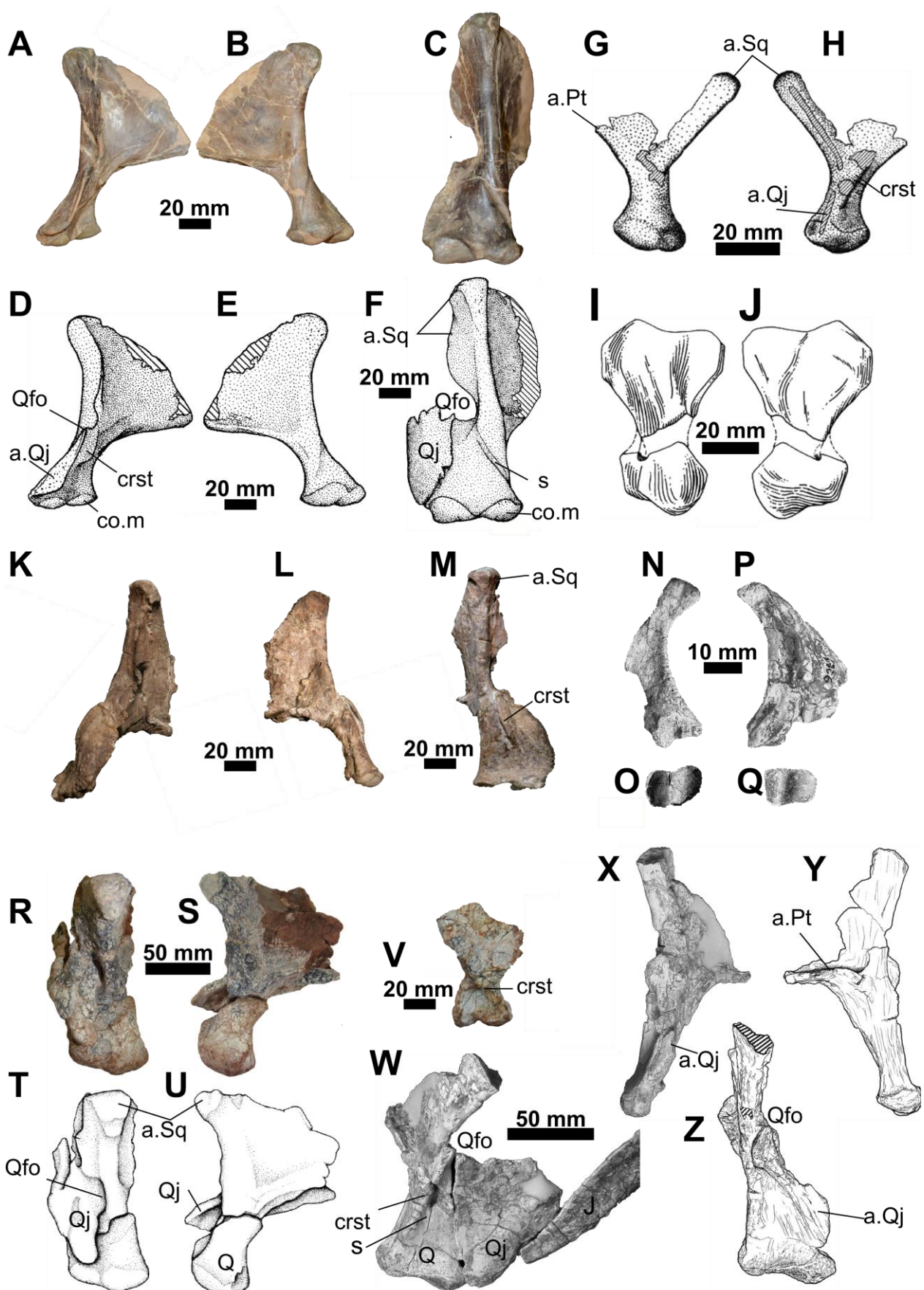


Figura 19 – Quadrado e Quadrado-jugal de alguns “rauisúquios”. A-F, *Batrachothomus kupferzellensis*. Quadrado direito de SMNS 80260 em vistas lateral (A e D) e medial (B e E), e o conjunto quadrado/quadradojugal esquerdo de

SMNS 52970 em vista caudal (C e F), sendo os desenhos (D-F) retirados de Gower, 1999. **G-H**, quadrado direito de *Arizonasaurus babbitti* Nesbitt, 2005 (MSM 4590) em vistas rostral e caudal. **I-J**, quadrado de *Yarasuchus deccanensis* Sem (2005) em vistas caudal e rostral. **K-M**, quadrado direito de *Polonosuchus silesiacus* Sulej (2005) em vistas lateral, medial e caudal. **N-O**, quadrado esquerdo de *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norell 2006 (AMNH FR 30587) em vista lateral e distal (imagens retiradas de Nesbitt, 2007). **P-Q**, quadrado direito de *Shuvosaurus inexpectatus* Chatterjee 1993 (TTUP 9281) em vista lateral e distal (imagens retiradas de Nesbitt, 2007). **R-U**, quadrado e quadrado-jugal esquerdos de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) em vistas caudais (**R** e **T**) e mediais (**S** e **U**), sendo estas estampas retiradas de Mastrantonio (2010). **V**, quadrado esquerdo de *Decuriasuchus* em vista caudal. **X-Z**, quadrado/quadradojugal direito de *Postosuchus kirkpatricki* (TTUP 9000) em vista caudo-lateral (**W**), lateral (**X**), medial (**Y**) e caudal (**Z**), sendo estas imagens retiradas de Weinbaum (2011). Abreviaturas: **a.Pt.**, área para articulação com o pterigoide; **a.Qj.**, área para articulação com o quadrado-jugal; **a.Sq.**, área para articulação com o esquamosal; **co.m.**, côndilo medial; **crst.**, crista; **Q.**, quadrado; **Qfo.**, forame do quadrado; **Qj.**, Quadrado-jugal. Escala de **20 mm** para as estampas (**A-M** e **V**), de **50 mm** para (**R-U**, **W-Z**) e de **10 mm** para (**N-Q**).

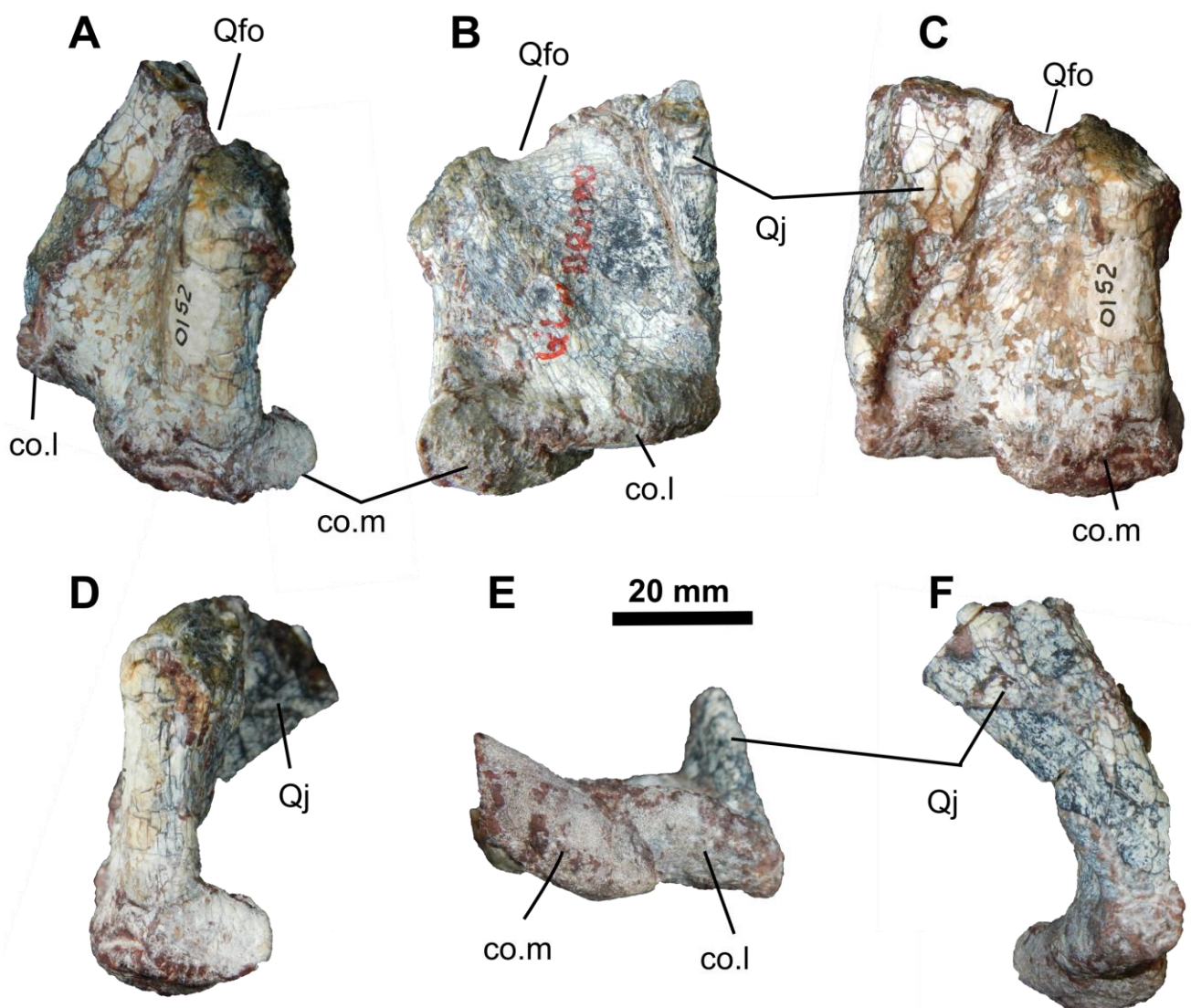


Figura 20 – Quadrado e Quadrado-jugal esquerdos parciais de UFRGS-PV-0152-T em vista caudo-medial (A), rostral (B), caudal (C), medial (D), ventral (E) e lateral (F). Abreviaturas: **co.l.**, côndilo lateral; **co.m.**, côndilo medial; **Qfo.**, forame do quadrado; **Qj.**, Quadrado-jugal. Escala de **20 mm**.

Tabela 3. Relação dos ossos mandibulares presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	D	Sp	C	Sa	Ar	Pra	An
UFRGS PV-0152-T	X	-	-	X	X	X	-
PUC s/n (sem numeração)	X	X	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	X	X	-	X*	X	X*	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo 1995 <sup>a</sup> , 1995b)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a	X	X	-	X*	-	-	X*
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum, 2011	X	X	-	X	X	X	X
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	-	-	-	-	X	X	X
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	X	-	-	-	-	X	X*
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	X	-	-	X	X	-	X
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	X*	X	-	-	-	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	X	-	-	-	X	X	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	-	X	-	X	X	X	-
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	-	-	-	-	X	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	X*	-	-	X	X*	-	-
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley <i>et al.</i> , 1979	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000	X*	X*	X*	-	-	-	-
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	X*	X*	-	X*	X	X*	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	X	-	-	X	X	-	X*
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> (Chatterjee 1993) Long & Murry 1995	X	-	-	X	X	-	-
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X	X*	X?	X	X	X	X
<i>Decuriasuchus quartacolonia</i> França <i>et al.</i> , 2011, 2013	X	X	X*	X	X	X	X*
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X	-	X?	X	X	X	X
<i>Procerosuchus celer</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida

## DENTÁRIO (D)

No espécime UFRGS-PV-0152-T ambos os fragmentos das porções rostrais do par dentário estão preservado de modo desarticulado (FIGURA 23). O maxilar esquerdo apresenta no dorso de sua face medial a preservação de até cinco alvéolos, sendo o ultimo visível parcialmente em corte transversal onde o osso está quebrado. Por sua vez o maxilar direito possui dez alvéolos, sendo que no décimo apenas a sua parte mais profunda é visível, já que o osso também está quebrado neste local. Não foram encontrados dentes inclusos em nenhum dos alvéolos, contudo, possivelmente esta dentição deveria ter uma forma similar a dos dentes maxilares de UFRGS-PV-0156-T, que corresponde ao padrão verificado na maior parte dos integrantes “rauissúquios” (e.g. *Prestosuchus chiniquensis*, *Postosuchus*, *Polonosuchus*, *Batrachotomus*, *Decuriasuchus*, *Saurosuchus* e *Fasolasuchus*) os quais portam dentes zifodontes (achatados látero-medialmente, recurvados caudalmente e serrilhados) de diferentes tamanhos, que se estendem até a porção rostral do dentário (FIGURAS 21-22). Esta extremidade rostral é arredondada em perfil, contapondo-se ao padrão afilado nos táxons edêntulos *Lotosaurus*, *Effigia*, e *Shuvosaurus*, para os quais é inferida a presença de um bico córneo nesta região (NESBITT, 2011).

Medialmente aos alvéolos existe uma linha de placas interdentais (**pid**) morfologicamente semelhantes às placas homônimas do maxilar. Estas também não são fusionadas em UFRGS-PV-0152-T assim como em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-1, e UFRGS-PV-0629-T), *Batrachotomus*, *Polonosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Decuriasuchus* e *Arizonasaurus*. Contudo, França (2011) avaliou que *Saurosuchus* possui estas placas interdentais fusionadas.

Em vista medial, ventralmente às placas interdentais e ao sulco interdentário (**sid**) - que é contíguo à base dessas placas - há o corpo do dentário. O corpo do dentário de UFRGS-PV-0152-T é atravessado rostro-caudalmente por um sulco que apresenta um canal Meckeliano (**mc**). Este canal ocupa a porção média do eixo dorso-ventral do corpo do dentário e estende-se até a região sínfiseal. O esplenial cobre o canal de Meckel em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-1) e *Saurosuchus*, impedindo comparações, contudo Huene (1942) considera que o esplenial participa da sínfise em *Prestosuchus chiniquensis*. Em avaliação pessoal, constatou-se que o dentário esquerdo de *Batrachotomus* (SMNS 52970), o dentário direito de *Polonosuchus* (ZPAL Ab III 563) e o dentário de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b) contêm o referido canal (ou o esplenial que recobre tal canal) estendendo-se pela sínfise. Em *Postosuchus kirkpatricki*, mesmo o canal de Meckel estendendo-se até o terço rostral do dentário, não alcança a sínfise (WEINBAUM, 2011).

A sínfise de UFRGS-PV-0152-T tem início na extremidade rostral do dentário até o nível do segundo alvéolo, sendo uma superfície áspera e curta rostro-caudalmente. Esta extensão rostro-caudal

é contrastante com a sínfise alongada nesta direção em *Lotosaurus*, *Effigia*, e *Shuvosaurus*, que são formas edêntulas, podendo ser esta característica uma adaptação ao estabelecimento de uma cobertura córnea nesta região. França *et al.* (2013) defendeu como sendo uma autapomorfia para *Decuriasuchus* a presença de uma estria que contorna a extremidade rostral do maxilar, delimitando a área sinfiseal. Contudo, além de UFRGS-PV-0152-T diversos “rauissúquios” - *e.g.* *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-1 e UFRGS-PV-0629-T), *Batrachotomus* e *Polonosuchus* – apresentam uma superfície de aspecto áspero ou topograficamente destoante do resto do corpo que pode, em alguns casos, também dar a impressão da presença de uma estria delimitando esta região. Em *Prestosuchus* (BSPHG AS 1933L-1), essa mesma estria é visível inclusive contornando a face lateral do dentário esquerdo ao nível do segundo alvéolo.

A superfície lateral o corpo do dentário de UFRGS-PV-0152-T exhibe alguns forames (**nfo**) espalhados aleatoriamente por sua extensão, do mesmo modo como apresentado por *Decuriasuchus* (*sensu* FRANÇA *et al.*, 2013). Na superfície lateral de cada um dos maxilares de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-1) existem três forames (**nfo**) alinhados de modo paralelo a fileira dentária, posicionados na porção média do comprimento dorso-ventral do corpo do dentário, sendo cada um dos três forames fixados ventralmente a cada um dos alvéolos 1, 2 e 3; porém, não identificamos esta característica em nenhum outro táxon. Diferentemente, o espécime UFRGS-PV-0629-T (também um *Prestosuchus chiniquensis*) contém nove forames, distribuídos em linha que se iniciam desde a extremidade rostral até o nível do 11º dente mandibular (MASTRANTONIO, 2010). Ainda na face ventral de UFRGS-PV-0152-T percebem-se outros dois forames alinhados rostro-caudalmente ao nível dos alvéolos 2-3, sendo este padrão compatível com o apresentado por *Prestosuchus chiniquensis* (espécimes BSPHG AS 1933L-1- visível somente no dentário direito, UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b).

Caudalmente, caso estivesse preservado esta porção óssea no dentário de UFRGS-PV-0152-T, esta região possivelmente se articularia dorsalmente com o supra-angular e ventralmente com o angular, sendo que entre estas superfícies articulares, o dentário delimitaria a borda rostral da fenestra mandibular (**mf**).

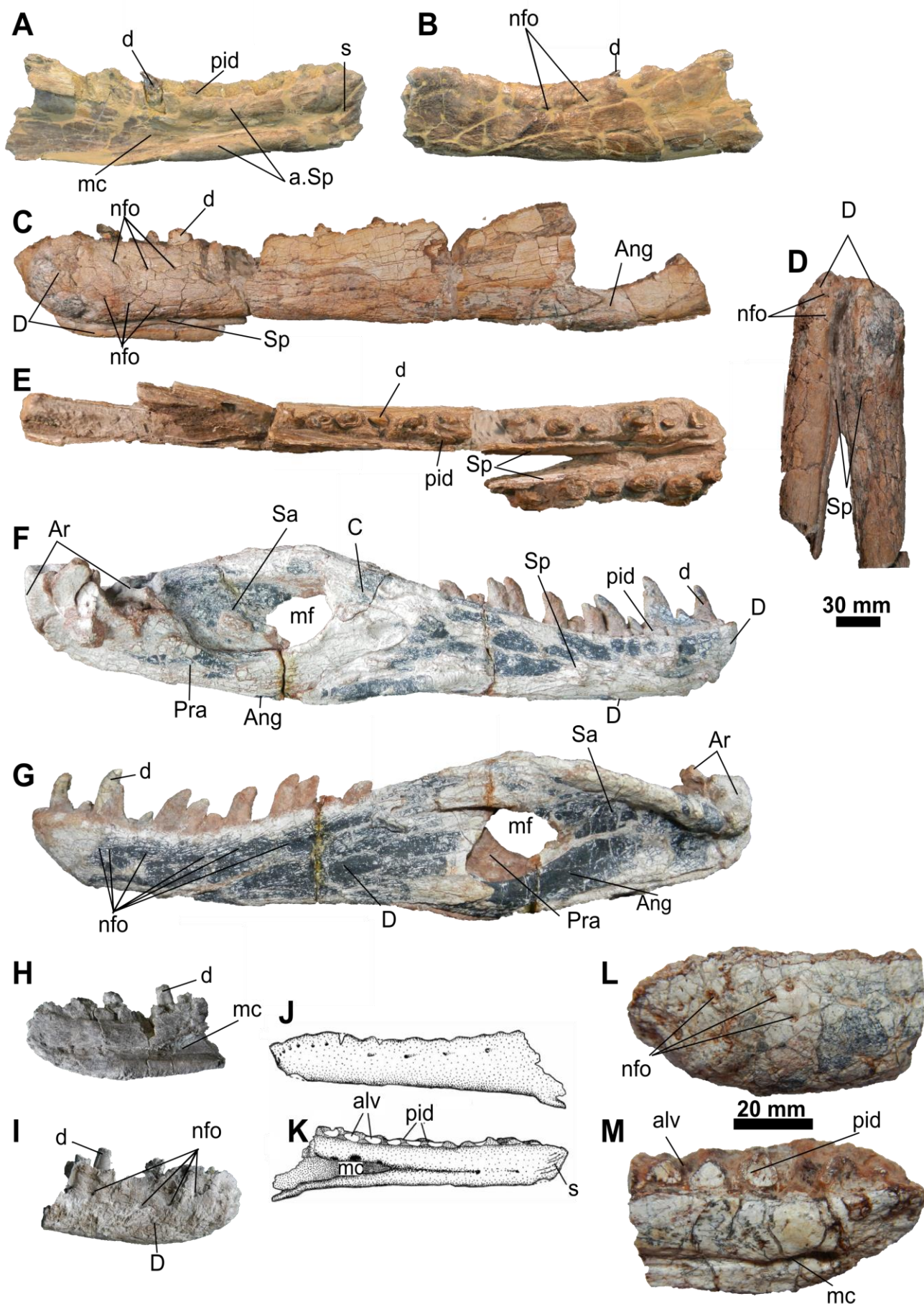


Figura 21 – Mandíbula de alguns “rauissúquios”. (A-B) *Batrachothomus kupferzellensis* (SMNS 52970), dentário esquerdo em vista medial (A) e lateral (B). (C-E) *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-1), par dentário articulado em vista lateral esquerda (C), detalhe da porção rostral em vista ventral (D) e vista dorsal (E). (F-G)

*Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), vista medial (F) e lateral (G) da mandíbula esquerda. (H-I) *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL Ab III 563), vista medial (H) e lateral (I) do dentário direito. (J-K) *Arizonasaurus babbitti* (MSM 4590 – modificado de NESBITT, 2005), dentário esquerdo em vistas lateral (J) e medial (K). (L-M) *Decuriasuchus quartacolonía* (MCN-PV10.004), fragmento do dentário esquerdo em vista lateral (L) e medial (M). Abreviaturas: **alv.**, alvéolo; **Ang.**, angular; **a.Ar.**, área de articulação com o articular; **a.Sp.**, área de articulação com o esplênico; **Ar.**, articular; **C.**, coronóide; **d.**, dente; **D.**, dentário; **mc.**, canal de Meckel; **mf.**, fenestra mandibular; **nfo.**, forame nutritivo; **pid.**, placa interdental; **Pra.**, pré-articular; **Sa.**, supra-angular; **Sp.**, esplênico. Escala de 30 mm para (A-K) e de 20 mm para (L-M).

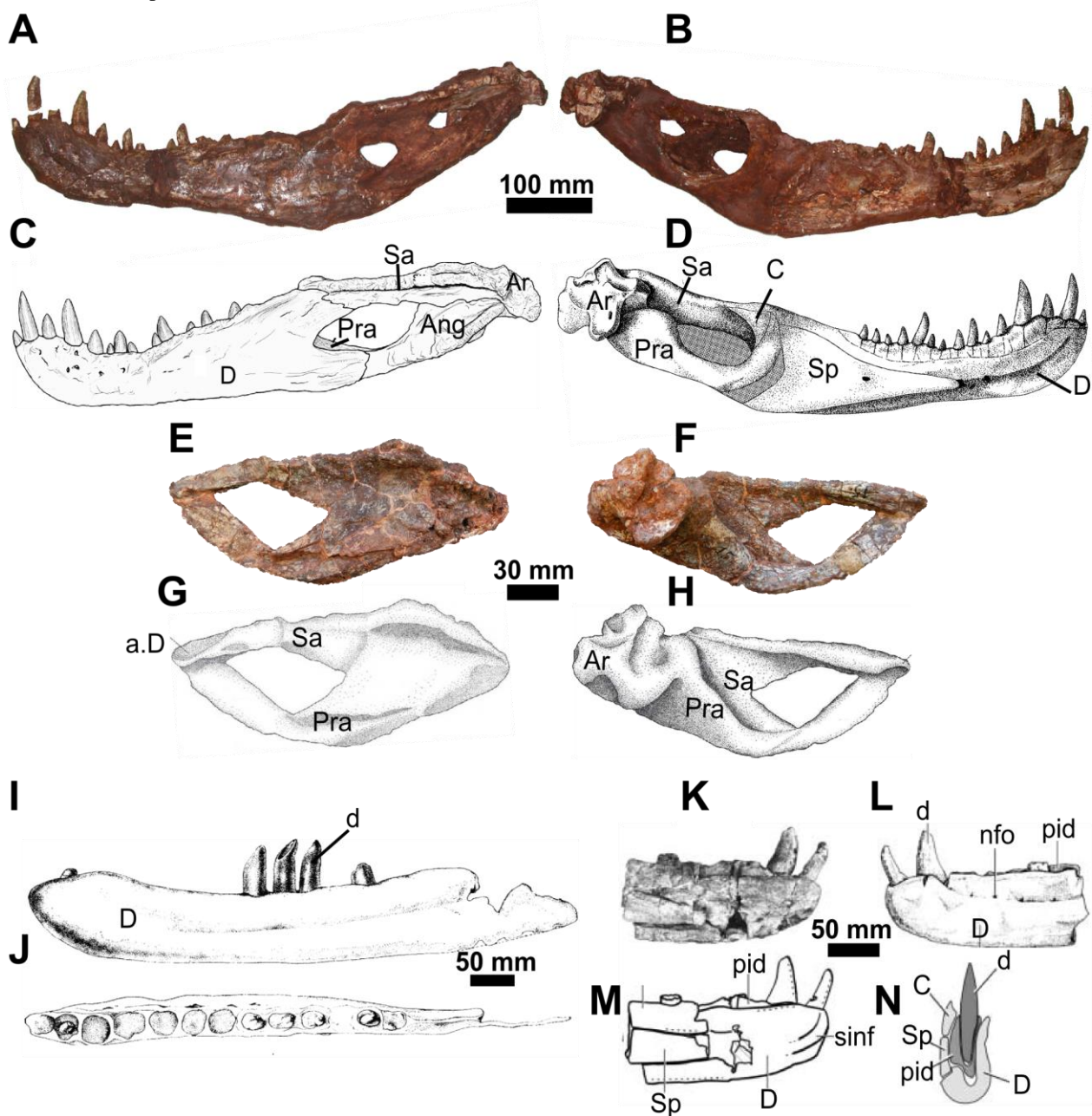


Figura 22 – Mandíbula de alguns “rauissúquios”. (A-D) mandíbula esquerda de *Postosuchus kirkpatricki* (TTUP 9000) em vista lateral (A) e medial (B) - sendo estas imagens retiradas de Weinbaum 2002 - (C-D) ilustrações da vista lateral (C, imagem modificada de WEINBAUM 2011) e medial (D, imagem modificada de CHATTERJEE, 1985) do mesmo osso. (E-H) porção caudal da mandíbula esquerda de *Rauisuchus tiradentes* (BSPHG AS 1933L-68) em vista lateral (E) e medial (F), e as ilustrações (modificadas de LAUTENSCHLAGER, 2008) deste mesmo osso em vista lateral (G) e medial (H). (I-J) ilustrações (modificadas de BONAPARTE, 1981) do dentário esquerdo de *Fasolasuchus tenax* em vista lateral (I) e dorsal (J). (K-N) imagens modificadas de Alcober (2000) exibindo a porção rostral de um dentário de *Saurosuchus galilei*. Vista medial (K e M), lateral (L) e em seção (N). Abreviaturas: **a.D.**, área para articulação com o dentário; **Ang.**, angular; **Ar.**, articular; **C.**, coronóide; **d.**, dente; **D.**, dentário; **nfo.**, forame nutritivo; **pid.**, placa interdental; **Pra.**, pré-articular; **Sa.**, supra-angular; **sinf.**, sínfise; **Sp.**, Esplênico. Escalas de 100 mm (A-D), 30 mm (E-H), 50 mm (I-J) e 50 mm (K-N).

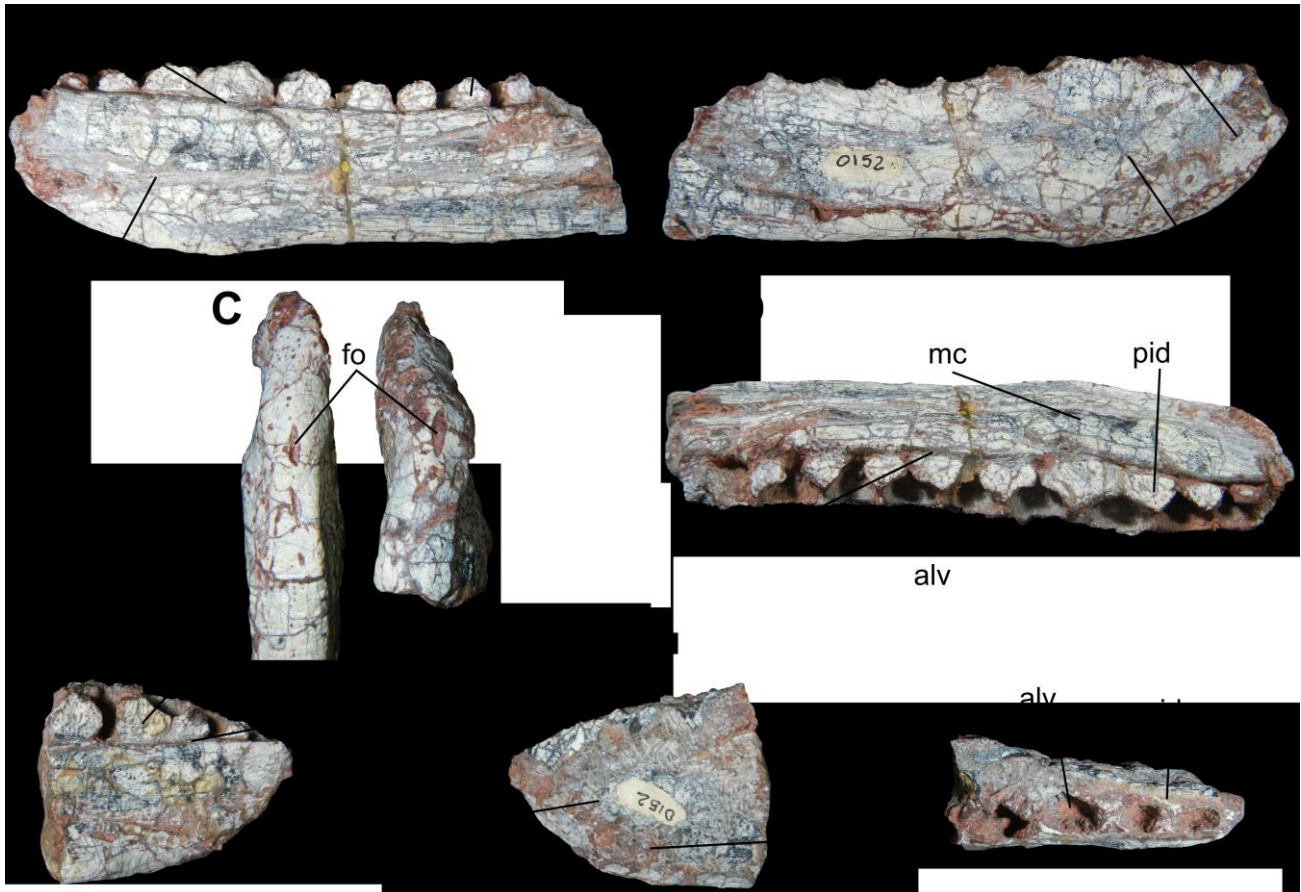


Figura 23 – Dentário de UFRGS-PV-0152-T. Vista medial (A), lateral (B) e dorso-medial (D) do dentário direito. Em (C), vista ventral do dentário direito e esquerdo. Em (E-G), vista medial (E), lateral (F) e dorsal (G) da porção rostral do dentário esquerdo. Legendas: *alv.*, alvéolo; *D.*, dentário; *fo.*, forame., *mc.*, canal de Meckel; *nfo.*, forame nutritivo; *pid.*, placa interdental; *sid.*, sulco interdentário. Escala única de 20 mm.

### PRÉ-ARTICULAR (Pra)

Apenas o pré-articular direito de UFRGS-PV-0152-T foi preservado de modo desarticulado (FIGURA 24), tendo um formato semelhante ao de outros “rauisúquios” como *Batrachotomus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Rauisuchus*, *Poposaurus gracilis* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T e UFRGS-PV-0156-T). É um osso delgado com a porção caudal expandida dorso-ventralmente constituindo uma superfície para articulação com a porção caudo-medial do articular. O pré-articular dorsalmente delimita a borda ventro-medial da fenestra mandibular (*mf*).

Em UFRGS-PV-0152-T, o pré-articular é convexo em sua face medial e côncavo lateralmente com um sulco amplo que contribui para o canal de Meckel (*mc*), tendo o osso, em secção transversal, o formato de “C”. Na região ventral há uma superfície para articulação com o angular, contudo a porção rostral do osso de UFRGS-PV-0152-T é ausente. A porção rostral é menos expandida dorso-ventralmente que a porção caudal e também apresenta uma torção dorsal tendo sua borda ventral uma superfície articular com o esplenial em *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0156-T).



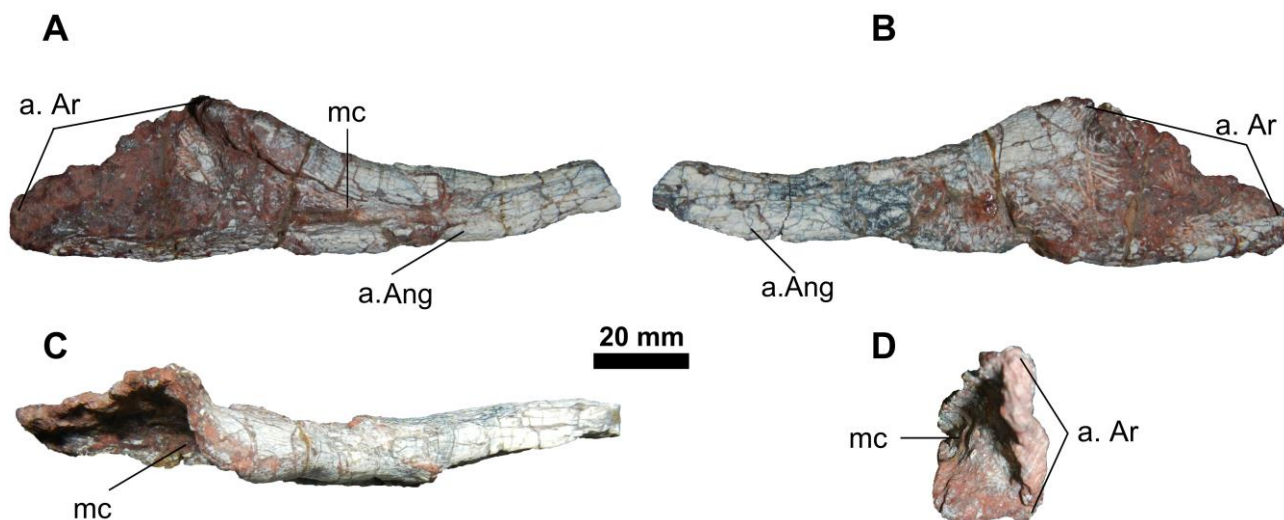


Figura 24 – Pré-articular direito de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral (A), medial (B), dorsal (C) e caudal (D). Abreviaturas: **a.Ang**, área para articulação com o angular; **a. Ar**, área para articulação com o articular; **mc**, canal de Meckel. Escala de **20 mm**.

### ARTICULAR (Ar)

O articular de UFRGS-PV-0152-T é um osso complexo, similar morfológicamente ao de *Batrachotomus* e *Decuriasuchus* (FIGURA 25). Com formato irregular, constitui a porção caudal da mandíbula que engloba a sua área articular com o crânio, bem como o processo retro-articular. Apenas o articular esquerdo foi preservado em UFRGS-PV-0152-T (FIGURA 27), de modo que se encontra articulado com a porção caudal do supra-angular.

Dorsalmente, a porção rostral deste osso contém duas regiões escavadas. Uma delas é denominada glenóide lateral (**gll**) (*sensu* FRANÇA, 2011 *apud* SAMPSON & WITMER, 2007), que está posicionada rostro-lateralmente, de formato subtriangular, sendo uma superfície para articulação com o côndilo lateral do quadrado. A glenóide lateral (**gll**) possui em sua borda lateral um osso laminar não identificado que obstrui a visualização desta região, e em seu limite rostral não preserva a crista laminar de *Decuriasuchus*. A outra superfície escavada denomina-se glenóide medial (**glm**), que é caudal a glenóide lateral (**gll**) e separada desta por uma crista interglenóide tênue que se dispõe transversalmente ao eixo rostro-caudal do crânio. A glenóide medial (**glm**) é alongada látero-medialmente, de maior perímetro que a glenóide lateral, e relaciona-se à articulação com o côndilo medial do quadrado (**co.I**).

Tanto a forma como o posicionamento dos glenóides em UFRGS-PV-0152-T demonstram diferenças em relação a alguns “rauissúquios”. De acordo com França (2011) o táxon *Fasolasuchus* apresenta estes côndilos paralelos entre si e posicionados rostro-caudalmente, sendo separados por uma crista interglenoide. Por sua vez, de acordo com a estampa do trabalho de Nesbitt (2007 – Fig.26C), *Effigia* exibe uma área de articulação com o quadrado inteiramente côncava, sem uma crista interglenoidal, e orientada rostro-caudalmente. Em *Polonosuchus*, o posicionamento das

glenóides é similar ao de *Decuriasuchus*, *Batrachotomus* e UFRGS-PV-0152-T, contudo a crista interglenóide é mais desenvolvida. Diferentemente, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) comporta uma única superfície de articulação látero-medialmente alongada para articulação com os cêndilos do quadrado.

Na porção caudal do articular, é visível em todas as vistas a região retro-articular. Esta região apresenta um processo ascendente (**pras**) e um processo medial (**pmA**). O processo ascendente é uma superfície vertical, comprimida látero-medialmente e constitui a porção mais dorsal do articular. Este processo exibe uma orientação rostro-caudal que se aloja entre a base do processo medial e a fossa retro-articular (**fra**). Contudo a porção dorso-caudal deste processo aparentemente está quebrada, não preservando o formato em gancho de *Decuriasuchus* e *Batrachotomus*.

A fossa retro-articular (**fra**) está posicionada caudo-lateralmente à glenóide medial (**glm**), sendo delimitada medialmente pelo processo ascendente (**pras**). Aparentemente esta fossa não é tão ampla como a de *Decuriasuchus* e *Batrachotomus*, todavia existe um fragmento ósseo não identificado que obstrui a visualização total desta fossa em sua porção lateral.

O processo medial do articular (**pmA**) é uma projeção colunar direcionada médio-ventralmente e exibe uma fossa em sua superfície dorsal associada ao forame *chorda tympani* (**foct**) do nervo facial (CHATTERJEE, 1985). O posicionamento e a forma dessa fossa de UFRGS-PV-0152-T são idênticos ao apresentado por *Decuriasuchus*, *Batrachotomus* e *Postosuchus kirkpatricki*. Comparativamente, segundo França (2011), em *Arizonasaurus* e *Stagonosuchus* este forame seria menor e mais dorsal, tendo uma morfologia semelhante à de uma fenestra em *Rauisuchus*, *Tikisuchus* e *Fasolasuchus* (FIGURAS 25-26). França (2011) também interpretou com base nas avaliações de Sampson & Witmer (2007) que dos dois músculos que possivelmente integrariam a região articular em arcossaurios, o m. *Pterigoideus dorsalis* estaria associado ao processo medial do articular em *Decuriasuchus* (e, por conseguinte devido a semelhança também em UFRGS-PV-0152-T), enquanto que o m. *Pterigoideus ventralis* se posicionaria nas cristas entorno da fossa retro-articular (**fra**). O processo medial do articular de UFRGS-PV-0152-T é mais expandido medialmente do que o de *Decuriasuchus*, todavia, é ausente segundo Nesbitt (2005) em aetossaurios, assim como em *Effigia* e *Shuvosaurus*.

### **SUPRA-ANGULAR (Sa)**

O supra-angular esquerdo de UFRGS-PV-0152-T encontra-se em articulação com o articular de mesmo lado (FIGURA 27). De modo geral, este osso compõe a borda dorso-caudal da fenestra mandibular (**mf**) e possui duas estruturas laminares: uma lateral (com uma projeção rostro-dorsal e outra rostro-ventral) e uma medial (projetada látero-medialmente). Apenas a porção caudal da projeção rostro-dorsal da lâmina lateral e a porção dorsal da lâmina medial (**ImSa**) foram preservadas em UFRGS-PV-0152-T.

A projeção rostro-dorsal da lâmina lateral, em um espécime que preservasse sua porção rostral, se sobreporia à face medial do coronóide. Contudo, em vista lateral podemos ver a presença de uma protuberância alongada rostro-caudalmente na superfície dorsal desta projeção, sendo que alguns “rauissúquios” como *Effigia* e *Shuvosaurus* não exibem tal estrutura. Ventralmente a esta protuberância, existe uma superfície escavada que é a área de inserção do M. *adductor mandibulae externus* (SAMPSON & WITMER, 2007).

Em relação à estrutura laminar medial (**ImSa**) preservada em UFRGS-PV-0152-T, esta apresenta um formato de gancho em vista dorsal e constitui a porção caudal da fossa adutora mandibular.

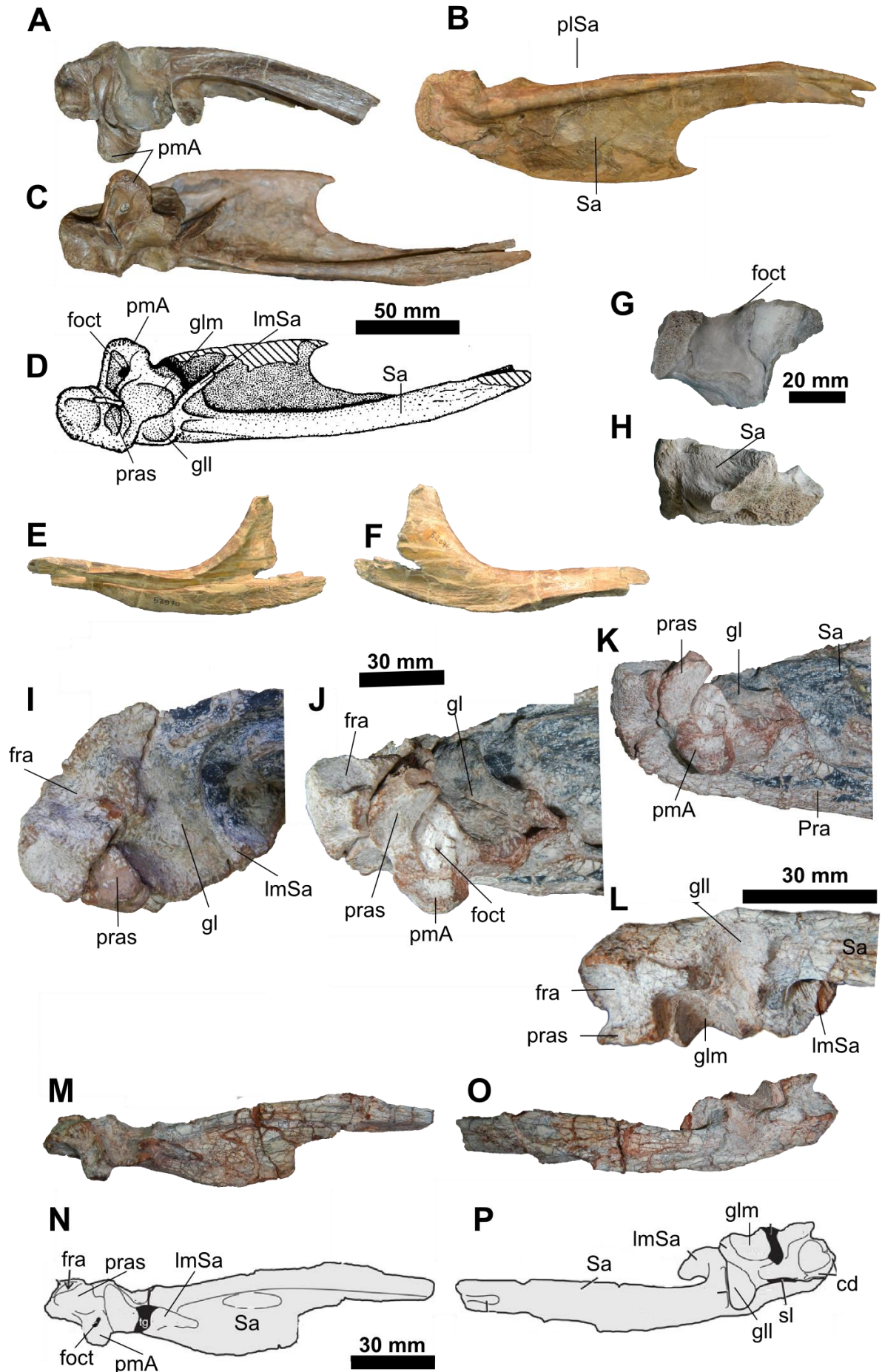


Figura 25 – Porção caudal da mandíbula (com ênfase na região articular) de alguns “rauissúquios”. (A-F) *Batrachotomus, kupferzellensis* (SMNS 80260). Vista dorsal do supra-angular e articular esquerdo (A). Supra-angular e articular direito em vista lateral (B), dorsal (C) e ilustração desta mesma vista em (D – imagem modifi. cada de GOWER, 1999). Pré-

articular esquerdo em vista lateral (E) e medial (F). Articular e supra-angular direito de *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL Ab III 563) em vista dorsal (G) e lateral (H). (I-K) região articular esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-06297-T) representada em vista dorsal (I) látero-dorsal (J) e lateral (K). (L-Q) articular e supra-angular direito de *Decuriasuchus quartacolonis* (MCN-PV10.004) em vista medial (M-N), lateral (O-P) e detalhe desta mesma região em vista dorsal (L). As estampas N e P foram modificadas do trabalho de França *et al.* (2013). Abreviaturas: **cd.**, crista dorsal na região retro-articular; **foct.**, forame *chorda tympani*; **fra.**, fossa retro-articular; **gl.**, glenóide; **gll.**, glenóide lateral; **glm.**, glenóide medial; **lmSa.**, lâmina medial do supra-angular; **plSa.**, protuberância lateral do supra-angular; **pmA.**, processo medial do articular; **pras.**, processo ascendente do articular; **As.**, supra-angular; **sl.**, sulco longitudinal da região retro-articular. Escala de 50 mm (A-F), de 20 mm para (G-H) e de 30 mm para (L-Q).

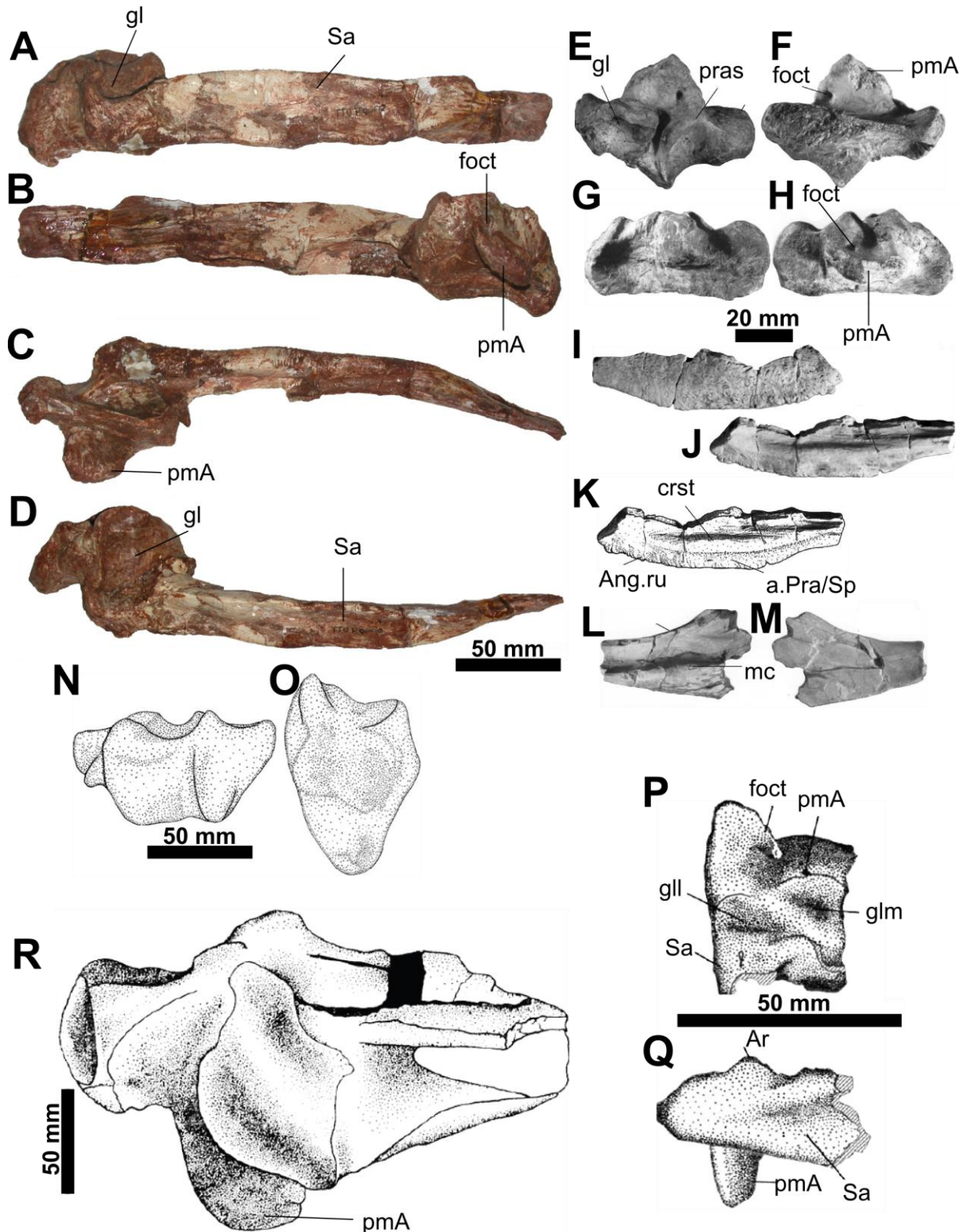


Figura 26 – Porção caudal da mandíbula (com ênfase na região articular) de alguns “rauisúquios”. (A-D) Articular e articular de *Postosuchus kirkpatricki* (TTUP 900 – modificado de Weinbaum, 2002) em vista lateral, medial, dorsal e

ventral. (E-M), *Postosuchus alisonae* (imagens modificadas de Peyer *et al.*, 2008 – UNC 15575): articular esquerdo em vistas dorsal (E), ventral (F), lateral (G) e medial (H); angular esquerdo em vistas lateral (I) e medial (J-K); pré-articular esquerdo em vista lateral (L) e medial (M). Articular direito de *Stagonosuchus nyassicus* (imagem modificada de GEBAUER, 2004) em vistas medial (N) e dorsal (O). Articular e parte do supra-angular direito de *Arizonasaurus babbitti* (imagem modificada de NESBITT, 2005 – MSM 4590) em vistas dorsal (P) e lateral(Q). Abreviaturas: **Ang.ru.**, rugosidade do angular; **a.Pra/Sp.**, área para articulação com o pré-articular e esplenial; **Ar.**, articular; **crst.**, crista; **foct.**, forame *chorda tympani*; **gl.**, glenóide; **gll.**, glenóide lateral; **glm.**, glenóide medial; **mc.**, canal de Meckel; **pmA.**, processo medial do articular; **pras.**, processo ascendente do articular; **As.**, supra-angular; Escala de 50 mm para (A-D, N-R) e de 20 mm para (E-M).

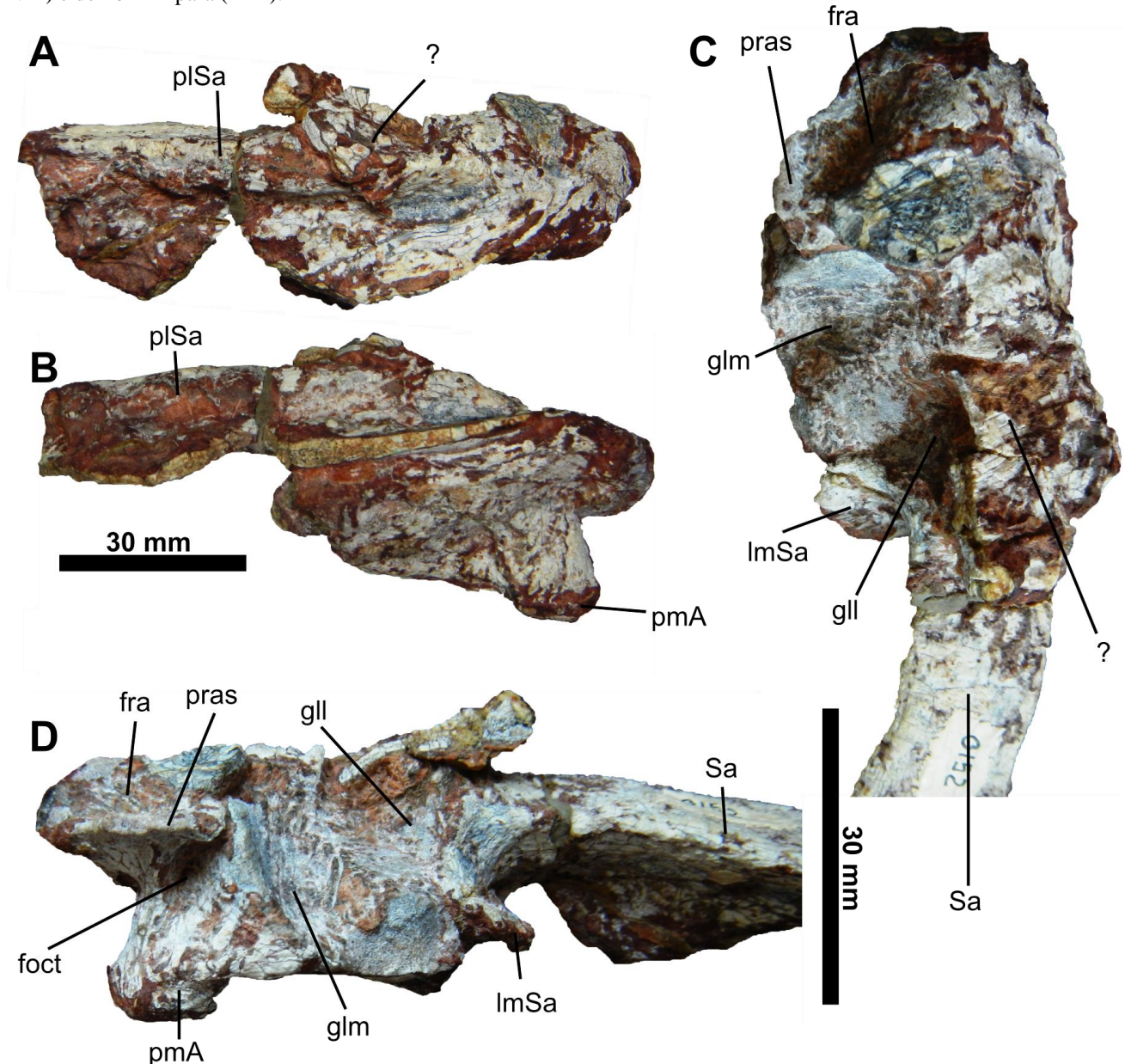


Figura 27 – Articular e supra-angular esquerdo de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral (A), ventral (B), detalhe da vista látero-dorsal (C) e dorsal (D). Abreviaturas: **foct**, forame *chorda tympani*; **gl**, glenóide; **gll**, glenóide lateral; **glm**, glenóide medial; **fra**, fossa retro-articular; **gll**, glenóide lateral; **glm**, glenóide medial; **lmSa**, lâmina medial do supra-angular; **plSa**, protuberância lateral do supra-angular; **pmA**, processo medial do articular; **pras**, processo ascendente do articular; **As**, supra-angular; ? fragmento ósseo indeterminado. Escala horizontal para figuras (A-B) e vertical para (C-D), sendo ambas de 30 mm.

Tabela 4. Relação dos ossos da caixa craniana (“braincase”) presentes no exemplar UFRGS-PV-0152-T e nos demais táxons utilizados para a comparação. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	Bo	Eo	So	Op	Pro	Pbs	Ls
UFRGS PV-0152-T	X	X	X	X	X	X	X
PUC s/n (sem numeração)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	X*	X*	X	X*	X	X	X?
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010; Mastrantonio <i>et al.</i> , 2013)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo 1995a, 1995b)	X	X	X	X?	X?	X	X?
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	X	X	X	X <sup>1</sup>	-
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum 2011	X	X	X	X	X	X	X*
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	-	-	X	X	X	-	-
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	X	X	X	X	-	X	-
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	-	-	-	-	-	-	-
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley <i>et al.</i> , 1979	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000	X	X	X	X	X	X	X
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005; Gower & Nesbitt 2006	X	X	X	X	X	X <sup>1</sup>	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981; Gower & Sennikov 1996	X	X	X*	X	X	X	-
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> Chatterjee 1993; Long & Murry 1995	X	X	X	X	X	X	X
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X	X	-	X	X	X <sup>1</sup>	X
<i>Decuriasuchus quartacolonias</i> França <i>et al.</i> , 2011, 2013	X	X	X	X	X	X	X
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X?	X?	X?	X?	X	X	X?
<i>Procerosuchus celer</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-

Legenda: x, presença; -, ausência; x\* = incompleto; x? = dúvida; x<sup>1</sup>, Parabasiesfenóide para Gower (2002), Gower & Nesbitt (2006) e Nesbitt & Norell (2006).

## 5.2. CAIXA CRANIANA (“BRAINCASE”)

A caixa craniana (“braincase”) é um termo que referencia neste trabalho os ossos endocondrais (ossos ontogeneticamente precedidos por cartilagem: supraoccipital, basioccipital, exoccipital, opistótico, proótico, basiesfenóide e o lateroesfenóide) que sustentam e envolvem o cérebro. De modo geral, a caixa craniana do espécime UFRGS-PV-0152-T exibe um bom estado de preservação com a maior parte de seus ossos preservados integralmente e firmemente articulados entre si. O processo esquamosal direito do parietal está articulado à caixa craniana, e há um dente adpresso a face dorsal do tubérculo basal do parabasiesfenóide. A modelo do que se apresenta nos espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T, adotamos a metodologia de Mastrantonio *et al.* (2013) na elaboração de uma descrição que se restringe aos elementos da face externa da caixa craniana, já que o acesso a parte interna dos ossos dessa região igualmente não se demonstrou possível. Do mesmo modo utilizamos a terminologia “Parabasiesfenóide” de Mastrantonio *et al.* (2013) para denominar o conjunto constituído pelo Basiesfenóide (osso endocondral) e o Paraesfenóide (osso dérmico) já que também não conseguimos identificar neste espécime uma separação entre estes ossos.

### BASIOCCIPITAL (Bo)

O basioccipital junto aos demais ossos occipitais (supraoccipital, basioccipital e o exoccipital), ao proótico e ao parabasiesfenóide constroem a parede caudal da caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T, exceto pela grande abertura do forame magno (*fom*) que serve para a passagem da medula espinhal. Ventralmente ao forame magno há uma superfície sobressaliente denominada côneo occipital (*oc*) que estabelece a articulação do crânio com a coluna vertebral em um esqueleto articulado. Este côneo occipital é constituído principalmente pelo basioccipital, mas tendo contribuições do par exoccipital em sua superfície dorsal onde, através do contato deste par ósseo, há a formação de uma reentrância notocordal (*np*) (“notochordal pit” *sensu* GOWER, 2002) a modelo do que ocorre em *Batrachotomus* (*sensu* GOWER, 2002), *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* MASTRANTONIO *et al.*, 2013), e *Postosuchus kirkpatricki* (*sensu* WEINBAUM, 2011). Este padrão contrasta com o de *Effigia* e *Shuvosaurus* no qual os exoccipitais não se articulam medialmente no assoalho da cavidade endocondral, tendo o basioccipital posicionado entre estes ossos e igualmente participando da região ventral do forame magno. Em UFRGS-PV-0152-T, a porção basioccipital do côneo occipital é mais protraída caudalmente que a de *Prestosuchus chiniquensis*, tendo o par exoccipital formando um “degrau” nas bordas látero-dorsais deste côneo, sendo este padrão similar ao de *Batrachotomus*. O côneo occipital (*oc*) tem um formato esférico em UFRGS-PV-0152-T que é compatível com a maioria dos demais “rauíssúquios”, divergindo apenas do formato dorso-ventralmente achatado de *Effigia* e *Shuvosaurus*. Além disso, UFRGS-PV-0152-T teria igualmente a



*Prestosuchus* (espécime UFRGS-PV-0629-T, MASTRANTONIO *et al.*, 2013) *Batrachotomus kupferzellensis* (*sensu* GOWER 2002), *Saurosuchus galilei* Alcober (2000) e *Postosuchus kirkpatricki* (*sensu* WEINBAUM 2011) uma pequena distância entre a base do côndilo occipital até o corpo do basioccipital denominada pescoço curto (“a short neck” *sensu* WEINBAUM, 2002), diferindo do relativamente alongado pedúnculo condilar (“condylar stalk” *sensu* GOWER & NESBITT, 2006) presente em *Arizonasaurus babbitti* (*sensu* GOWER & NESBITT, 2006) e no táxon de afinidades incertas *Smok wawelski* Niedźwiedzki *et al.* (2012).

Ventralmente ao côndilo occipital o basioccipital de UFRGS-PV-0152-T bifurca-se em duas plataformas ósseas que se projetam látero-ventralmente até formarem, cada uma, duas projeções lobadas (uma látero-dorsal e outra médio-ventral) que constituem o tubérculo basal do basioccipital (**btbo**). O lobo látero-dorsal deste tubérculo é mais conspícuo formando uma cobertura sobre o espaço não ossificado (**ug**) (“unossified gap” *sensu* GOWER, 2002) que possivelmente era preenchido em vida por cartilagem. Este “espaço não ossificado” (**ug**) está igualmente presente em *Prestosuchus chiniquensis* (contra MASTRANTONIO *et al.*, 2013), *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Postosuchus kirkpatricki*, sendo delimitado dorso-medialmente pelo lobo médio-ventral do tubérculo basal do basioccipital (**btbo**), ventro-lateralmente pelo tubérculo basal do parabasiessfenóide (**btpbs**) e dorsalmente recebe uma pequena contribuição do ramo ventral do opistótico. Todavia, o posicionamento deste “espaço não ossificado” (**ug**) em *Prestosuchus chiniquensis* é lateral, diferindo do posicionamento caudal desta estrutura em UFRGS-PV-0152-T, *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Postosuchus kirkpatricki*. Já o lobo médio-ventral do tubérculo basal do basioccipital (**btbo**) é mais expandido látero-medialmente e interconecta-se com seu antímero medialmente por uma área escavada que não porta o recesso basioccipital (**Bo.r**) (“basioccipital recess” *sensu* GOWER, 2002) presente em *Batrachotomus* (*sensu* GOWER, 2002), *Arizonasaurus babbitti* (*sensu* GOWER & NESBITT, 2006) e *Saurosuchus galilei* Alcober (2000).

## EXOCCIPITAL (Eo)

Os exoccipitais contatam-se na cavidade ventral do forame magno (**fom**) delimitando o assoalho caudo-ventral da cavidade endocondral, bem como a superfície dorsal do côndilo occipital (**oc**). Dorsalmente o exoccipital articula-se com o supraoccipital constituindo o pilar que delimita a borda lateral do forame magno (**fom**), apesar de o limite exato deste contato não poder ter sido determinado.

Em vista látero-posterior, a margem medial do exoccipital bordeia a base do côndilo occipital (**oc**), enquanto que a sua superfície lateral constrói a margem caudo-medial da fossa que abriga o forame metótico (**mfo**). Esta fossa tem o formato de uma fenda subvertical que porta internamente

em seu limite dorso-caudal outro forame por onde passa o nervo hipoglossal (que serve para a passagem do nervo cranial **XII**).

O forame hipoglossal (**XII**) de UFRGS-PV-0152-T é posicionado látero-ventralmente ao forame magno e rostralmente a uma crista que também é presente em *Prestosuchus chiniquensis* (espécime UFRGS-PV-0629-T, MASTRANTONIO *et al.*, 2013). Esta crista de UFRGS-PV-0152-T e *Prestosuchus chiniquensis* é menos sobressaliente que a de *Batrachotomus kupferzellensis* (*sensu* GOWER, 2002). Segundo Nesbitt (2011), o posicionamento do forame hipoglossal (**XII**) em relação à dita crista nos espécimes de rauissúquios supracitados contrasta com o de crocódilomorfos e integrantes da linhagem pró-aviária onde a dita crista é rostral ao forame hipoglossal (**XII**). Além disso, Nesbitt (2011) considerou esta crista como ausente em alguns “rauissúquios” (*Arizonasaurus*, *Xilousuchus*, *Lotosaurus* e *Shuvosaurus*).

### **SUPRAOCCIPITAL (So)**

O supraoccipital é um osso com pouca variação morfológica dentro dos integrantes “rauissúquios” sendo, no caso do exemplar UFRGS-PV-0152-T, de difícil visualização os limites suturais com os demais ossos a que se articula. Este osso quando observado em vista póstero-dorsal, possui um formato subtriangular tendo o vértice mais agudo constituindo o processo aqui denominado como rostro-dorsal. O processo rostro-dorsal do supraoccipital está articulado rostrolateralmente com a porção ventro-medial do processo caudal do parietal. Ao longo de toda a superfície medial do processo rostro-dorsal de UFRGS-PV-0152-T há uma área mais elevada que se encontra rostro-dorsalmente com a crista parietal, sendo este padrão similar ao apresentado por *Prestosuchus chiniquensis* (espécime UFRGS-PV-0629-T, MASTRANTONIO *et al.*, 2013). Justamente no local desta área elevada na porção medial do processo rostro-dorsal do supraoccipital, alguns táxons como *Batrachotomus* e *Saurosuchus* ostentam uma crista (**crst.So**) que possivelmente se prestaria em vida para abrigar os ligamentos dos músculos nucais.

A base, ou a porção caudo-medial, do processo rostro-dorsal do supraoccipital de UFRGS-PV-0152-T delimita a borda dorsal do forame magno (**fom**) a modelo do que ocorre na maioria dos “rauissúquios”, exceto por *Saurosuchus*, onde os exoccipitais é que se contatam medialmente no forame magno, excluindo o supraoccipital desta estrutura.

Látero-dorsalmente à cobertura dorsal do forame magno (**fom**), o supraoccipital projeta-se látero-caudalmente e se articula com a porção médio-dorsal do processo paraoccipital do opistótico (**pp**). Justamente na base desta projeção – que é contígua à margem látero-dorsal do forame magno – o supraoccipital contata a porção dorsal do exoccipital, constituindo a borda lateral do forame magno.

## OPISTÓTICO (Op)

O opistótico é um osso par, sendo que apenas o lado direito de UFRGS-PV-0152-T está inteiramente preservado, já que o processo paraoccipital do opistótico esquerdo está quebrado.

O processo paraoccipital do opistótico (**pp**) quando observado em vista occipital constitui-se numa projeção dorso-lateral que em sua base (região medial) articula-se firmemente com o supraoccipital e com o exoccipital, de modo que não é possível em UFRGS-PV-0152-T identificar estas suturas. O direcionamento do processo paraoccipital de UFRGS-PV-0152-T difere do “rauissúquio” *Shuvosaurus* que apresenta este processo ventro-lateralmente orientado.

Assim como em *Batrachotomus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Decuriasuchus* e *Postosuchus*, no espécime UFRGS-PV-0152-T a margem dorsal e ventral do processo paraoccipital (**pp**) divergem a partir da sua porção proximal até a extremidade distal, sendo esta morfologia distinta da observada em *Saurosuchus*, *Shuvosaurus*, *Lotosaurus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus* e *Qianosuchus*, nos quais a margem dorsal e ventral do referido processo são praticamente paralelas ao longo de sua extensão.

Entre a borda dorsal do processo paraoccipital do opistótico e a borda ventral do processo occipital do parietal se estabelece uma abertura denominada fenestra temporal posterior (**pt.F**) que é delimitada medialmente pelo supraoccipital e lateralmente pela própria borda dorsal do processo paraoccipital. Esta fenestra temporal posterior (**pt.F**) é reduzida a uma pequena fissura dorso-ventralmente achatada à modelo do que é observável em *Prestosuchus chiniquensis* e *Batrachotomus*. Variações nesta morfologia também ocorrem, uma vez que em *Saurosuchus* e *Postosuchus* esta fenestra é muito desenvolvida em relação aos táxons supracitados, ao contrário de crocódilomorfos onde esta fenestra é ausente.

Em UFRGS-PV-0152-T, a superfície caudo-dorsal do processo paraoccipital (**pp**) é constituída em sua totalidade pelo opistótico, contudo a sua superfície rostro-ventral o opistótico é coberto pelo proótico, estando visível somente a sua extremidade distal. A ampla superfície distal do processo paraoccipital do opistótico é comprimida caudo-dorsalmente e rostro-ventralmente, tendo aspecto rugoso. Em um crânio articulado, a extremidade distal da face rostro-ventral do processo paraoccipital articula-se com a concavidade ventro-medial do processo caudal do esquamosal e rostralmente a esta articulação o opistótico também contribui com a superfície que recebe a extremidade dorsal do quadrado (“quadrate dorsal head” *sensu* GOWER, 1999), formando com o esquamosal a articulação ótica sinovial (“otic synovial articulation” *sensu* HOLLIDAY & WITMER, 2008 *apud* MASTRANTONIO *et al.*, 2013).

Ventralmente ao processo paraoccipital (**pp**) e lateralmente ao côndilo occipital (**oc**), o opistótico de UFRGS-PV-0152-T projeta-se rostro-ventralmente, tendo aspecto laminar, separando a fenestra metótica (mais caudal) da *fenestra ovalis* (**Fov**). Em vista occipital este ramo ventral do opistótico é mais lateralizado que a margem mais distal do exoccipital e esta morfologia é igualmente

observada em *Batrachotomus*, *Saurosuchus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus*, *Shuvosaurus* e *Prestosuchus chiniquensis* tendo este padrão morfológico inverso em *Postosuchus*.

Segundo Mastrantonio *et al.* (2013) o forame metótico (*mfo*) possivelmente seria um canal para a passagem dos nervos craniais **IX**, **X** e **XI** (nervos glossofaríngeal, vago, e acessório espinhal, respectivamente) e para o ramo caudal da veia jugular. Este forame é delimitado rostralmente pela lâmina ventral do opistótico e caudalmente pelo exoccipital (dorsalmente) e basioccipital (ventralmente). Já a *fenestra ovalis* (**Fov**) é melhor observada em norma lateral (ou látero-caudal), sendo delimitada caudo-ventralmente pela lâmina ventral do opistótico e rostro-dorsalmente pela lâmina ventral do proótico (= crista proótica) que dispõe-se de modo a formar uma “cobertura” sobre esta fenestra.

### **PROÓTICO (Pro)**

Em UFRGS-PV-0152-T o proótico é um osso que pode ser inteiramente visualizado em norma lateral. Este osso é quase idêntico ao dos espécimes UFRGS-PV-0473-T e UFRGS-PV-0629-T, figurados por Mastrantonio *et al.* (2013). O proótico é o elemento que possui a maior expressão da parede lateral da caixa craniana, tendo basicamente uma superfície caudal e outra rostral. A superfície caudal ocupa quase que integralmente a superfície rostro-ventral do processo paraoccipital (**pp**), exceto pela sua extremidade distal que é formada pelo opistótico. A superfície rostral, por sua vez, é mais ampla e estabelece duas projeções. A projeção dorsal contata o parietal (dorsalmente) e o lateroesfenóide (rostralmente), enquanto que a outra ventral contata o parabasiésfenóide (ventralmente) e exibe uma crista proótica (mais caudo-dorsalmente orientada) sobreposta ao ramo ventral do opistótico, de modo a delimitar a borda rostro-dorsal da *fenestra ovalis* (**Fov**).

Próximo a *fenestra ovalis* (**Fov**) e rostro-dorsalmente a esta estrutura existe outra abertura que serve para a passagem do nervo facial (nervo cranial **VII**). De acordo com Mastrantonio *et al.* (2013) tal abertura é verificada em *Prestosuchus chiniquensis* (sendo descrita para UFRGS-PV-0629-T e figurada para UFRGS-PV-0473-T por MASTRANTONIO *et al.* 2013), *Arizonasaurus babbitti* (*sensu* GOWER & NESBITT, 2006), *Batrachotomus kupferzellensis* (*sensu* GOWER 2002) e *Saurosuchus galilei* (DESOJO, obs.pess.). Contudo a presença desta abertura na face lateral do proótico é indeterminada em *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.* (2008), onde esta região mostra-se danificada no holótipo UNC 15575 .

Na superfície rostral do proótico, em sua projeção dorsal, existe uma fossa que apresenta uma abertura por onde sai o nervo trigêmeo (nervo **V**) e a veia cerebral medial. Contudo, no lado direito da caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T este forame é subdividido por uma lâmina óssea do lateroesfenóide que individualiza a saída do nervo e da veia (sendo esta última mais dorsal). Esta avaliação contraria a análise de Nesbitt (2011) que considerou a presença de uma única abertura da

saída do nervo V e da veia cerebral medial em UFRGS-PV-0152-T. Em análise pessoal, o espécime UFRGS-PV-0629-T descrito por Mastrantonio *et al.* (2013) exhibe esta abertura parcialmente dividida do lado esquerdo e individualizada do lado direito (*contra* MASTRANTONIO *et al.*, 2013), enquanto que o espécime UFRGS-PV-0473-T detém tal abertura parcialmente dividida do lado esquerdo, contudo a face direita desta região do prótico neste espécime não foi preservada. No espécime UFRGS-PV-0156-T, por sua vez, mostra-se no momento impossível determinar este padrão de subdivisão do referido forame, devido ao estado de preservação e preservação que impedem a determinação do estado deste caráter.

### PARABASIESFENÓIDE (Pbs)

O termo “parabasesfenóide” foi aqui empregado seguindo a proposta de Mastrantonio *et al.* (2013), Gower (2002) e Gower & Nesbitt (2006) para referir-se ao conjunto constituído pelo basesfenóide e paraesfenóide, já que não foi possível discernir no espécime UFRGS-PV-0152-T os limites suturais destes ossos. Segundo Alcober (2000), estes dois ossos talvez estejam fusionados, assim como observado em dinossauros e crocodilianos.

O parabasesfenóide em UFRGS-PV-0152-T é um osso morfológicamente complexo e forma o assoalho da caixa craniana, tendo uma orientação inclinada (subvertical) em que o processo basipterigoide (**bpt**) é posicionado ventralmente ao tubérculo basal do parabasesfenóide (**btpbs**), sendo este padrão modificado em arcossauromorfos basais como *Mesosuchus*, *Prolacerta* e *Proterosuchus*, nos quais o parabasesfenóide é horizontal.

Em vista occipital, a porção mais dorsal do parabasesfenóide é representada pelo tubérculo basal do parabasesfenóide (**btpbs**) que possui em cada lado da caixa craniana uma superfície bicôncava com o formato de um “m” invertido contatando-se dorsalmente com a face ventral do tubérculo basal do basioccipital (**btbo**). A concavidade mais lateral do tubérculo basal do parabasesfenóide é que delimita ventro-lateralmente o espaço não ossificado (**ug**) (“unossified gap” *sensu* GOWER, 2002). Assim como em *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* MASTRANTONIO *et al.*, 2013) a superfície deste tubérculo também é rugosa, tendo servido para a inserção do músculo *subvertebralis*.

Logo abaixo da depressão que uni os tubérculos basais na linha medial do crânio, ventrocranialmente o parabasesfenóide apresenta o recesso do parabasesfenóide que também é conhecido como recesso faringeal mediano (**mpr**) (“median pharyngeal recess” *sensu* WITMER, 1997; = “hemispherical sulcus” ou “hemispherical fontanelle” *sensu* NESBITT, 2011). Segundo Mastrantonio *et al.* (2013) este recesso foi considerado por alguns autores (PARRISH 1993; ALCOBER 2000) como meio de passagem para o Tubo de Eustáquio que conecta o ouvido interno a região da garganta.

Ainda em vista occipital, a superfície óssea entre os tubérculos basais e o processo basiapterigoide (**bpt**) projeta-se ventralmente e possui aproximadamente o mesmo comprimento dorso-ventral do que a sua largura médio-lateral, sendo um pouco mais alongada dorso-ventralmente. Um padrão onde esta superfície óssea detém as mesmas proporções de comprimento e largura é observada na maioria dos “rauissúquios” exceto por *Effigia* e *Shuvosaurus* onde esta área é pelo menos 1,5 vez mais alongada dorso-ventralmente do que sua largura (NESBITT, 2011). *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002) e *Tikisuchus* (ISI 305) também apresentam esta região mais comprida do que espessa látero-medialmente, contudo nestes táxons o recesso faringeal mediano (**mpr**) é modificado em forma de uma calha alongada que está disposta ao longo do comprimento dorso-ventral desta superfície. Cumpre ressaltar que em UFRGS-PV-0152-T, ao avaliarmos a caixa craniana em vista lateral, o tubérculo basal e o processo basiapterigoide possuem seus limites caudais posicionados em um mesmo nível e a superfície óssea entre estas estruturas é notavelmente mais projetada rostralmente em comparação ao verificado em *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0152-T e UFRGS-PV-0629-T), UFRGS-PV-0473-T e *Batrachotomus*; além disso, em vista occipital, esta mesma região exibe um perfil mais comprimido látero-medialmente do que os limites laterais do tubérculo basal e do processo basiapterigoide.

O processo basiapterigoide (**bpt**) é a estrutura óssea mais ventralizada do parabasipteroide estando presente na maioria dos arcossauriformes, exceto em *Lotosaurus* e crocodiliformes (e.g. *Orthosuchus*, *Alligator* e *Protosuchus*). As margens laterais do processo basiapterigoide (**bpt**) em UFRGS-PV-0152-T possuem, em vista occipital, similar expansão lateral do que a apresentada pelos seus tubérculos basais (**btpbs**), assim como ocorre em *Xilousuchus* e *Batrachotomus* (*sensu* GOWER, 2002), mas divergindo do padrão exibido por *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0629-T) onde o tubérculo basal é mais expandido lateralmente que o processo basiapterigoide. Além disso, em UFRGS-PV-0152-T o processo basiapterigoide é uma superfície mais horizontalizada e achatada dorso-ventralmente do que a de *Batrachotomus*, *Saurosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0629-T). Em vista lateral esquerda, o tubérculo basal em conjunto com o corpo do basiapterigoide, que é ventral aos tubérculos basais, ostenta o formato semelhante a um “L”, tendo sobre a face dorsal do processo basiapterigoide esquerdo um dente adpresso. Outra característica peculiar de UFRGS-PV-0152-T, melhor observada em vista occipital, é que o processo basiapterigoide permanece unido medialmente ao longo de toda a sua extensão, contrastando com o padrão apresentado pela maioria dos “rauissúquios” onde o processo basiapterigoide diverge lateralmente do plano medial. Sobre a superfície lateral do processo basiapterigoide de UFRGS-PV-0152-T pode-se observar uma superfície deprimida em forma de cunha, melhor observada na face lateral direita da caixa craniana que possivelmente serviria para a articulação com o pterigoide. Esta região exibe algumas ranhuras que sugerem um tipo de contato

não sutural entre estes ossos, mas possivelmente caracterizado por uma área articular móvel como a apresentada por *Batrachotomus* e *Prestosuchus chiniquensis*.

Na face lateral do caixa craniana, no nível do “espaço não ossificado” (**ug**) e contíguo à porção ventral do proótico, o parabasiesfenóide de UFRGS-PV-0152-T tem um pequeno forame para a entrada do ramo branquial da artéria carótida interna (**g.ic/fo.ic**), assim como em grande parte dos “rauissúquios”, exceto por *Arizonasaurus*, *Xilousuchus* e *Qianosuchus*, no quais o posicionamento deste forame é melhor observado caudalmente. Assim como em *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* MASTRANTONIO *et al.*, 2013) situa-se no limite rostro-dorsal de uma depressão óssea. Os limites suturais dorsais com o opistótico e o proótico não são claros, e rostralmente não se preservou em UFRGS-PV-0152-T o longo processo rostral cultriforme.

### **LATEROESFENÓIDE (Ls)**

Apenas a porção dorso-caudal do lateroesfenóide - que delimita a borda rostral da abertura por onde sai o nervo trigêmeo (nervo **V**) e a veia cerebral medial - está preservada em UFRGS-PV-0152-T. Este osso é dorso-ventralmente alongado formando a região rostro-dorsal da caixa craniana.

Como comentado por Mastrantonio *et al.* (2013) são poucos os “rauissúquios” que apresentam este elemento preservado ou possível de ser observado, com exceção de *Saurosuchus galilei* Alcober 2000, *Prestosuchus chiniquensis* (o espécime de MASTRANTONIO *et al.*, 2013; UFRGS-PV-0629-T) e *Shuvosaurus inexpectatus* Chatterjee 1993; estando este osso em parte exposto em *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norell 2006, e parcialmente preservado em *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee 1985 (LONG & MURRY 1995; WEINBAUM 2011).

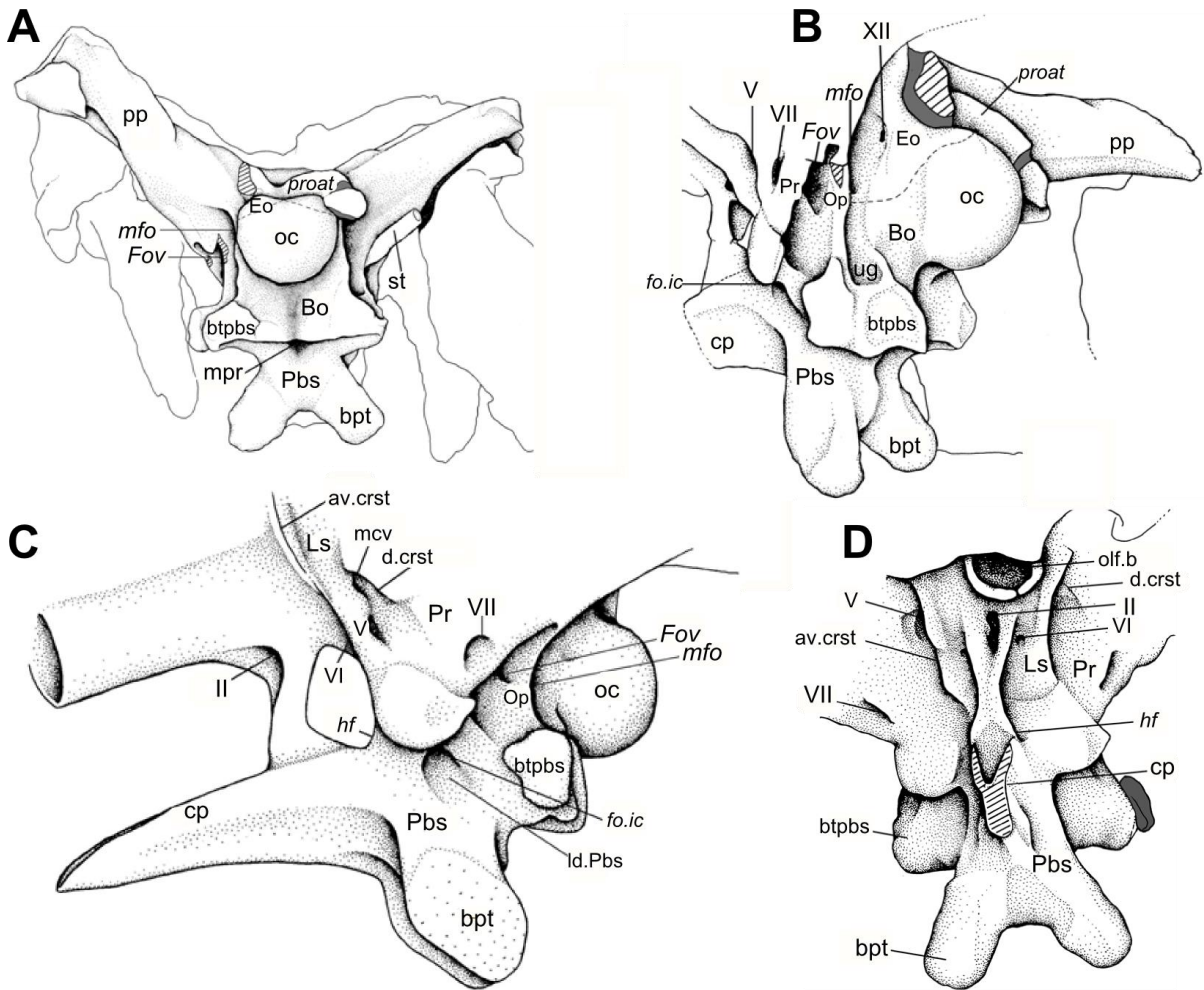


Figura 28 – (A-D) elementos da caixa craniana (“braincase”) de *Prestosuchus chiniquensis* (espécime UFRGS-PV-0629-T *sensu* MASTRANTONIO *et al.*, 2013) em vista occipital (A), látero-caudal (B), lateral (C) e rostral (D). Ilustrações retiradas de Mastrantonio *et al.*, 2013. Abreviaturas: **av.crst.**, crista ântero-ventral; **Bo.**, basioccipital; **bpt.**, processo basipterigoide; **btpbs.**, tuberosidade basal/tubérculo basal do parabasiésfenóide; **cp.**, processo cultriforme do parabasiésfenóide; **d.crst.**, crista dorsal; **Eo.**, exoccipital; **Fov.**, fenestra oval; **g.ic/fo.ic.**, sulco/forame para o ramo cerebral da artéria carótida interna; **hf.**, fossa hipofiseal; **ld.Pbs.**, depressão lateral do parabasiésfenóide; **Ls.**, lateroesfenóide; **mpr.**, recesso faríngeal medial “median pharyngeal recess”; **mfo.**, forame metótico; **oc.**, côndilo occipital; **olf.b.**, bulbo olfatório; **Op.**, opistótico; **Pbs.**, parabasiésfenóide; **pp.**, processo paraoccipital do opistótico; **Pr.**, prótico; **proat.**, pró-atlas; **So.**, supraoccipital; **st.**, estapes; **ug.**, espaço não ossificado; **II.**, nervo óptico; **V.**, forame para o nervo trigeminal; **VI.**, forame para nervo “abducens”; **VII.**, forame para nervo facial; **XI, XII.**, forame para nervo hipoglosso; **fo.vcm./mcv.**, forame para passagem da veia cerebral medial. Figuras sem escalas retiradas de Mastrantonio *et al.*, 2013.



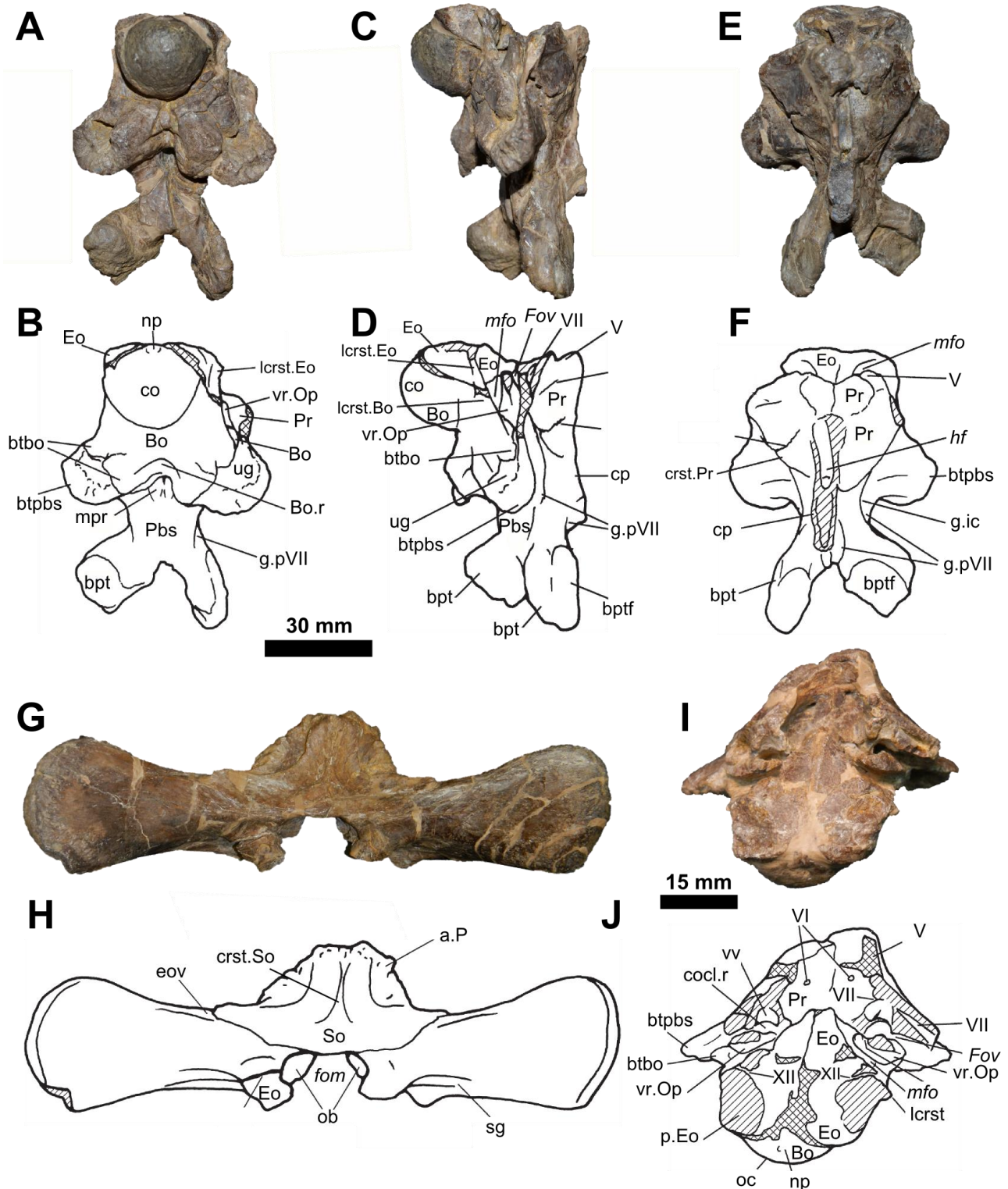


Figura 29 – (A-J) elementos da caixa craniana de *Batrachotomus kupferzellensis* (*sensu* GOWER, 2002 - SMNS 80260): porção ventral do “braincase” em vista occipital (A-B), lateral direita (C-D) e rostral (E-F). G-H, porção dorsal do neurocrânio em vistas posterior. I-J, Detalhe da porção ventral da caixa craniana em vista dorsal. Todas as ilustrações desta estampa foram retiradas de Gower (2002). Abreviaturas: **a.P**, área para articulação com o Parietal; **Bo.r**, recesso do basioccipital; **bptf**, faceta basipterigoide; **btbo**, tuberosidade basal/tubérculo basal do basioccipital; **cocl.r**, recesso coclear; **crst.Pr**, crista proótica; **crst.So**, crista supra-occipital; **eov**, possível trajeto da veia occipital externa; **fom**, forame magno; **fr**, “flocular recess”; **g.pVII**, sulco provavelmente para o ramo palatino do nervo facial + artéria palatina; **lcrst**, crista lateral; **lcrst.Bo**, crista lateral do basioccipital; **lcrst.Eo**, crista lateral do exoccipital; **np**, reentrância notocordal (“notochordal pit”); **ob**, bula ótica; **P**, parietal; **sg**, entalhe estapedial; **So**, supraoccipital; **vr.Op**, ramo ventral do opistótico; **vv**, porção ventral do vestíbulo. Escala de 30 mm para figuras (A-H) e de 15 mm para (I-J).



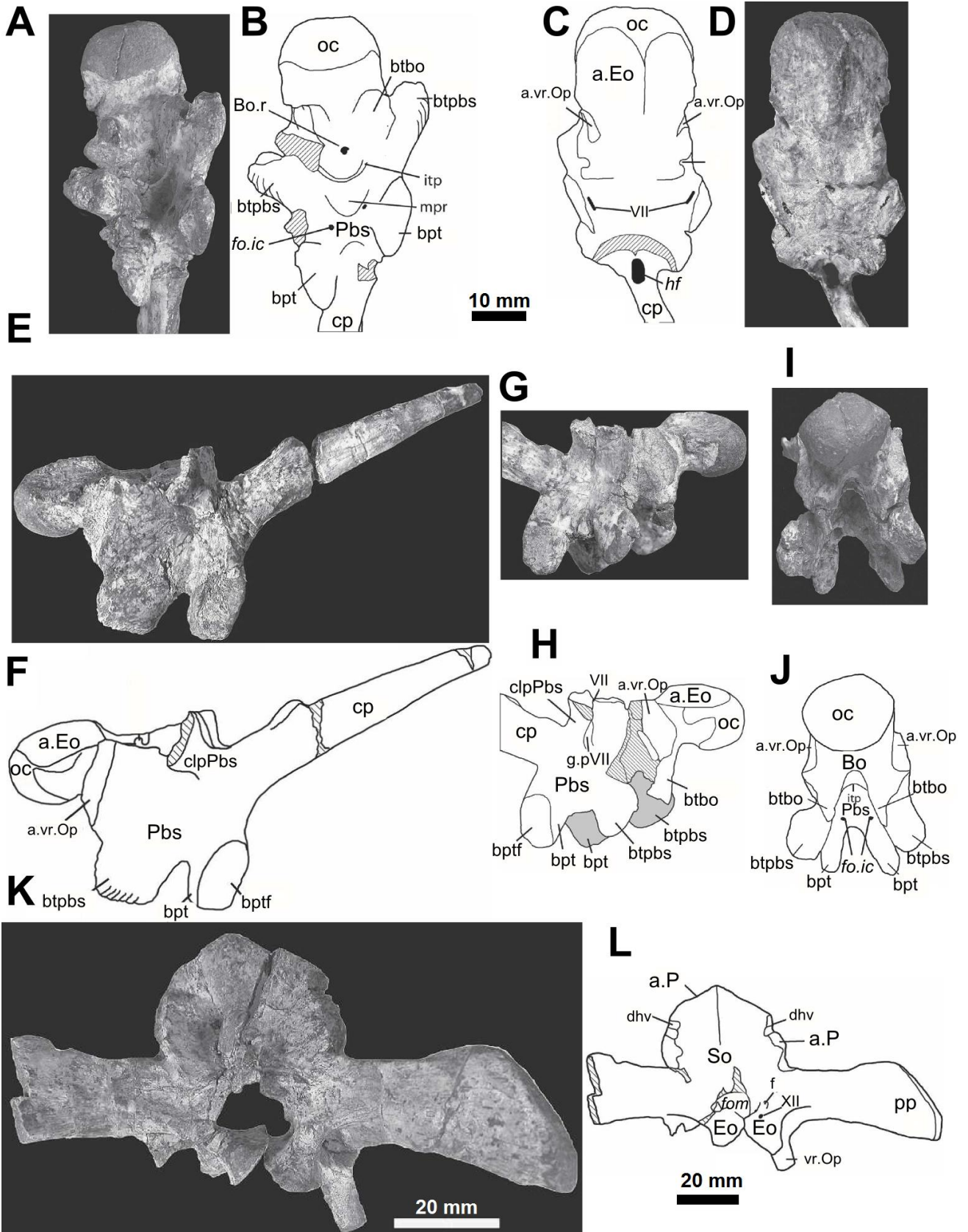


Figura 31 – (A-F) imagens da caixa craniana de *Arizonasaurus babbitti* Nesbitt (2005 - MSM P4590), em vista ventral (A-B), dorsal (C-D), lateral direita (E-F), lateral esquerda (G-H), occipital (I-J), e a vista occipital da porção dorsal da caixa craniana em (K-L). Imagens retiradas de Gower & Nesbitt 2006. Abreviaturas: **a.Eo**, área para articulação com o exoccipital; **a.vr.Op**, área para articulação com o ramo ventral do opistótico; **clpPbs**, processo clinóide do parabasisfenóide; **dhv**, foramen possibly for dorsal head vein (and position of associated sinus on internal surface of endocranial cavity) **f**, fossa; **itp**, placa intertuberal. Para demais abreviações consulte Figuras 29 e 30. Escalas de 10 mm (A-J) e de 20 mm (K-L).

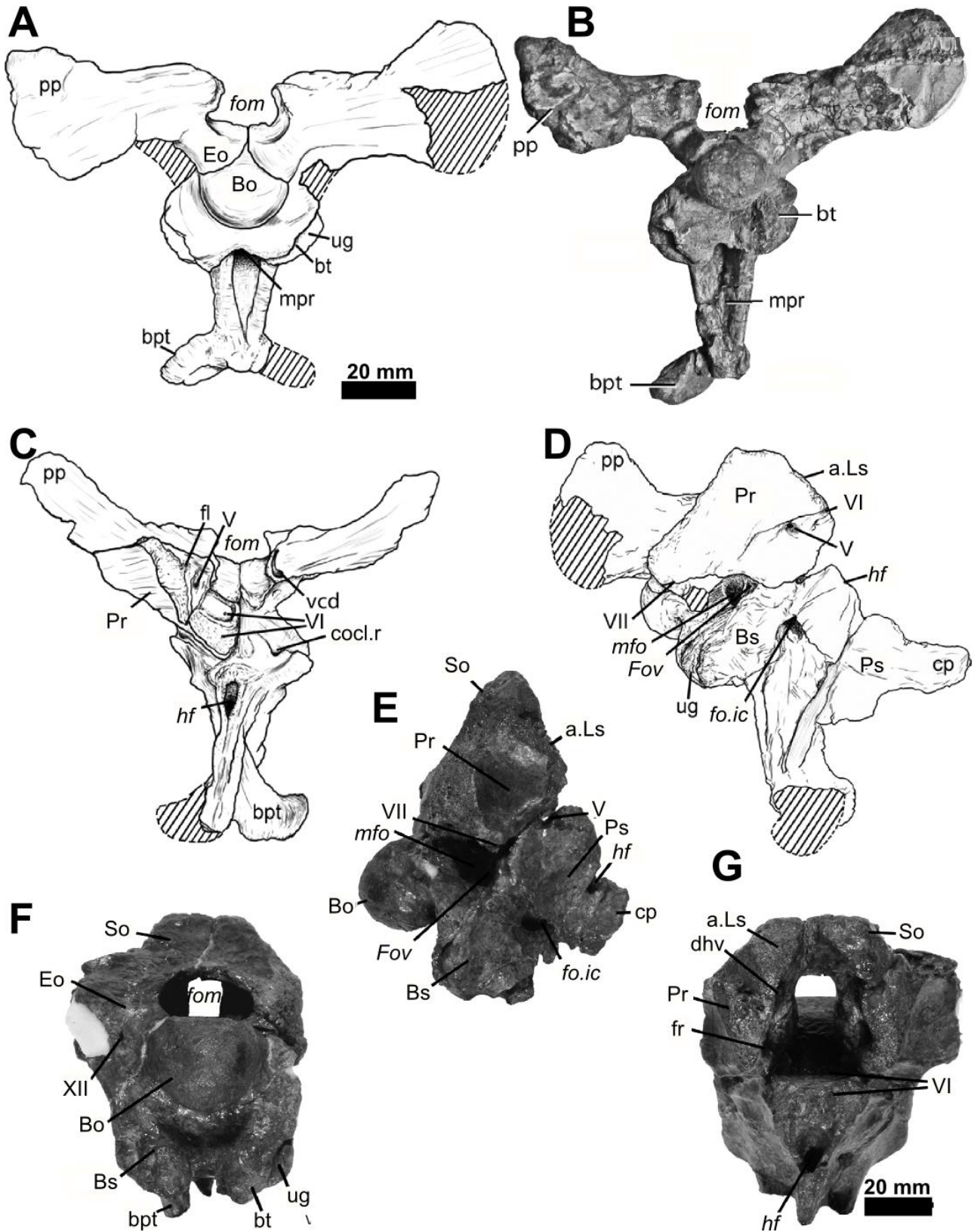


Figura 32 – (A-G) imagens de elementos da caixa craniana de *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee 1985. Espécime TTUP 9002 em vista occipital (A-B), rostral (C), e lateral (D). Espécime UMMP 7473 em vista lateral direita (E), occipital (F) e rostral (G). Imagens (A, C-G) retiradas de Weinbaum (2011) e (B) de Nesbitt (2011). Abreviaturas: Ps., Paraesfenóide; vcd., Para demais abreviações consulte Figuras 29 e 30. Escala de 20 mm para todas as imagens desta estampa.

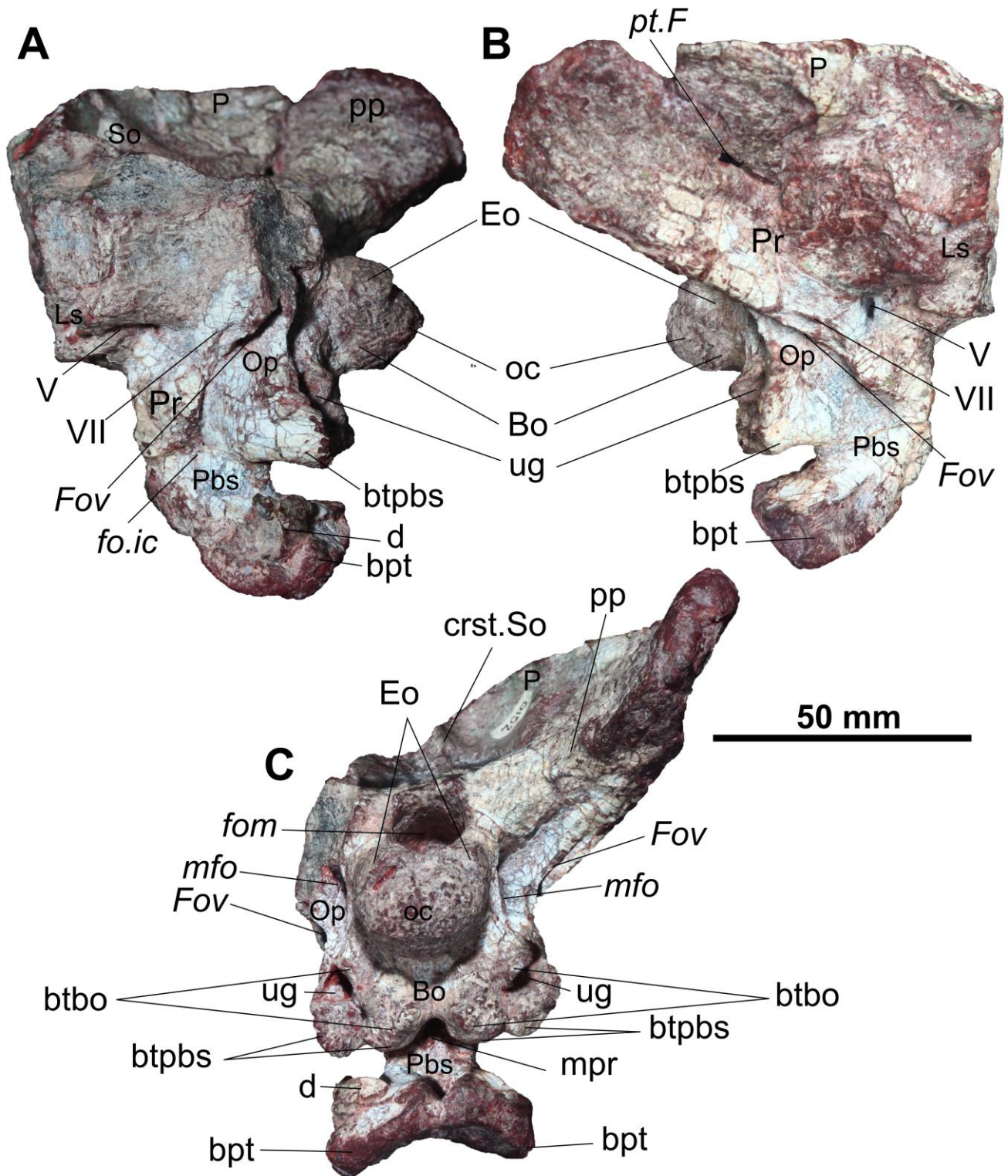


Figura 33 – Caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda (A), lateral direita (B) e occipital (C). Para as abreviaturas consulte as figuras 28-30. Escala de 50 mm para todas as imagens desta estampa.

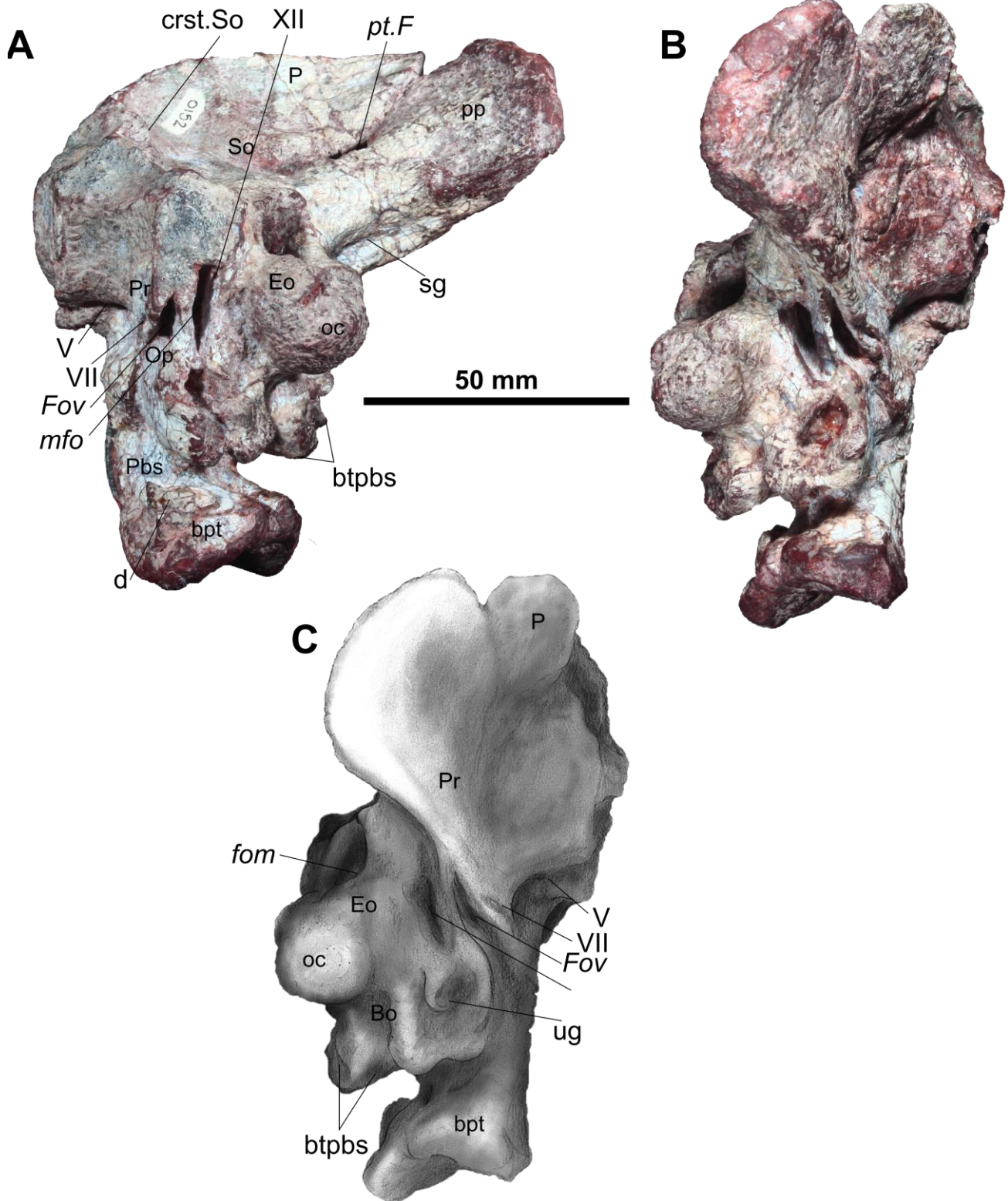


Figura 34 – Caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista látero-occipital esquerda (A), lateral-occipital direita (B) e desenho desta mesma vista em (C). Para as abreviaturas consulte as figuras 28-30. Escala de 50 mm para todas as imagens desta estampa.

### 5.3. PÓS-CRÂNIO

O exemplar UFRGS-PV-0152-T preserva um esqueleto pós-craniano quase completo, mas tendo a maior parte de seus elementos desarticulados (*vide* QUADRO 1 e FIGURA 7). A abordagem descritiva destes ossos segue o padrão proposto no item 5.

A apresentação do pós-crânio inicia-se pelo esqueleto axial de UFRGS-PV-0152-T (no qual se preservaram 10 vértebras truncais, 2 sacrais e 18 caudais), seguida pela descrição dos osteodermos, costelas, bem como da cintura escapular, dos membros peitorais, da cintura pélvica e dos membros pélvicos. Tabelas comparativas de ossos presentes tanto no espécime UFRGS-PV-0152-T como nos demais táxons de “rauissúquios” também foram utilizadas para fins de facilitação da compreensão textual, além de uma proposta de reconstituição do esqueleto deste exemplar (Fig. 35) seguindo o modelo já aplicado na descrição dos elementos sincranianos deste táxon.

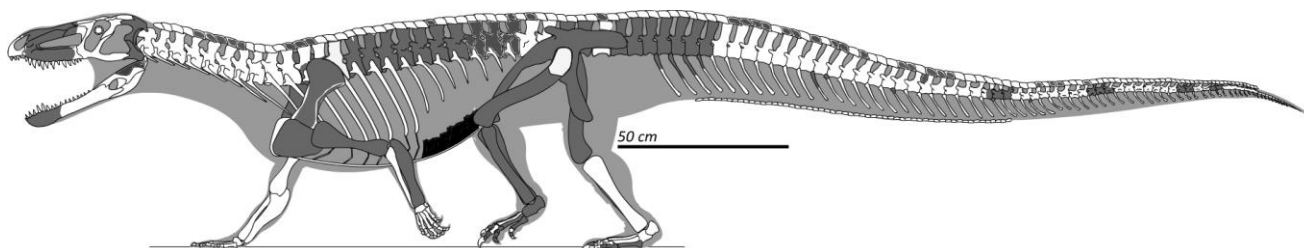


Figura 35 – Reconstituição do esqueleto de UFRGS-PV-0152-T mostrando os elementos preservados em cinza.

### ESQUELETO AXIAL

As vértebras de UFRGS-PV-0152-T foram encontradas de modo desarticulado entre si e do resto do esqueleto, logo a definição da série a qual cada conjunto de vértebra preservada pertence foi feita com base nas características anatômicas de cada uma delas.

Romer (1956) descreveu a presença de 21-26 vértebras pré-sacrais em pseudossúquios, todavia, existe uma variação significativa na quantidade de vértebras cervicais e truncais (que compõem a série pré-sacral) no grupo dos arcossauriformes. O próprio Romer (1956) relatou que “tecodôncios” possuem 7-8 vértebras cervicais (dentro dos quais os fitossaurios teriam de 8-9) e 13-18 dorsais. De modo geral, as cervicais anteriores exibem as apófises próximas entre si e posicionadas na face lateral do centro neural, sendo que a diapófise é mais dorsalmente orientada, mas estando por vezes sobre um processo transversal incipiente de orientação ventral (*e.g.* UFRGS-PV-0629-T *sensu* MASTRANTONIO, 2010). Contudo, ao longo da série vertebral, as apófises se afastam nas vértebras cervicais mais posteriores de modo que a diapófise migra dorsalmente até alojar-se na extremidade lateral do processo transversal (que por sua vez assume um posicionamento dorsal em relação ao centro neural), enquanto que a parapófise se mantém na margem ântero-ventral

do arco neural. Para Mastrantonio (2010) estas vértebras cervicais posteriores são já consideradas “vértebras transicionais”, pois apresentam tanto características de vértebras cervicais (com a parapófise ocupando a região ântero-ventral da face lateral do arco neural) como de truncais (com a diapófise posicionada na extremidade do processo transversal que exibe uma posição mais lateral e deslocada do centro neural). Já França (2011) considera as vértebras dotadas destas características já como truncais/dorsais anteriores.

Adotamos aqui a definição de vértebra truncal descrita em Romer (1956) onde tanto a diapófise como a parapófise ocupam a extremidade do processo transversal que é dorsal ao centro neural, resultado da transformação serial observada na maioria dos rauissúquios” (e.g. *Batrachotomus* e *Prestosuchus chiniquensis*). No entanto, é importante ressaltar que as vértebras truncais mais posteriores (já próximas da cintura pélvica) apresentam um fusionalamento da parapófise e diapófise no processo transversal.

As vértebras sacrais são aquelas que fazem ligação com a superfície medial da lâmina dorsal do ílio por meio de suas costelas que são alongadas de modo a exibir um amplo contato com esta superfície, sendo que o número de vértebras nesta região é variável nos integrantes do grupo dos “rauissúquios”, sendo de 2 a 4.

As vértebras caudais também ostentam uma gradação morfológica à medida que a série avança posteriormente. Romer (1956) descreve que as caudais anteriores não possuem arcos hemais (“chevrons”) devido à presença da saída pélvica (“pelvic outlet”) que abrange a cloaca e estruturas associadas. Estas vértebras caudais são semelhantes às truncais posteriores, contudo o processo transversal é mais ventralmente arqueado e direcionado posteriormente nesta série de vértebras, além de apresentarem (a partir da vértebra caudal 3-7 segundo ROMER, 1956) áreas articulares com os arcos hemais na região ventral do centro neural. Já as vértebras caudais posteriores (ou medianas) são menores morfológicamente que as demais vértebras axiais e com o centro mais alongado ântero-posteriormente que as vértebras caudais anteriores. Além disso, UFRGS-PV-0152-T apresenta um espinho neural acessório na região ântero-dorsal do arco neural desta série de vértebras caudais médio-posteriores que é característico das vértebras correspondentes de alguns “rauissúquios” como *Rauisuchus*, *Ticinosuchus*, *Batrachotomus* e *Decuriasuchus*.



Tabela 5. Relação das vértebras de cada região do eixo axial no exemplar UFRGS-PV-0152-T e em cada táxon. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	atlas	axis	cerv. (C)	trunc. (T)	pré- sacr.	sacr.	caud.
UFRGS PV-0152-T	-	-	-	10	-	2	18
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	-	X	6	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010)	X	X	6	13	25	2	3
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo 1995a, 1995b)	X	X	4	15	-	-	11
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a; Huene 1942	-	-	3*	6	-	1	8
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	X?	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	1*+2*?	2*+1*?	-	-	6
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	-	X	X?	X?	?	3	X
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum, 2011	-	X	6-7	X?	?	2	X?
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	-	X	6	1	-	-	7
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	X*	-	4	5	-	?	55 (PIZ T 2817) / 6 (PIZ T 2471)
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	?	?	?	?	25	2	12+
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	-	-	1*	-	-	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	-	X	5	6	-	-	8
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	X	X	6	7	15?	-	17
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	X*	X*	4	6	12?	2	3
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	X*	X	1	-	?	-	9
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	X*	X	6	17	25	2	11
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley <i>et al.</i> , 1979	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000; Nesbitt 2011	-	-	-	9 (PVL 2198) / 2 (PVL 2557)	-	2 (PVL 2557)	9 (PVL 2557)
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	X*	X	7-8	11-12	21-22	3	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	-	X	X*	X	3-10	X	2
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> (Chatterjee 1993) Long & Murry 1995	X	-	-	X	-	-	-
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X*	-	4	1 (AMNH 30587) / 3 (AMNH 30589)	-	4	29
<i>Decuriasuchus quartacolonía</i> França <i>et al.</i> , 2011, 2013	X	X	7	18	25	2	X
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X	X	9	15	-	3	23

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida; x\*?= possível peça que está incompleta. Os dados plotados na coluna das vértebras “pré-sacrais” foram retirados das estimativas do número total desta série nos trabalhos originais.

## VÉRTEBRAS TRUNCAIS MEDIAIS

Identificamos dez vértebras como sendo pertencentes da série trunca medial em UFRGS-PV-0152-T (FIGURA 38). Destas dez, há dois conjuntos articulados - sendo um deles com duas vértebras (Fig. 38A, 38H) e o outro com três (Fig. 38E, 38L) - e as cinco vértebras restantes estão isoladas.

Romer (1956) descreveu de 13-18 vértebras truncais em Thecodontia, sendo estas caracterizadas pela presença tanto da diapófise (**dia**) quanto da parapófise (**pp**) na extremidade do processo transversal, sendo que as mais anteriores poderiam estar em um padrão de transição. Segundo Mastrantonio (2010), tanto a parapófise quanto a diapófise tornam-se próximas à medida que a série caudal prossegue posteriormente até que fusionam-se. Isto ocorre segundo Mastrantonio (2010) em *Prestosuchus chiniquensis* (e.g. UFRGS-PV-0629-T) pela décima ou décima primeira (T10 ou T11) vértebra trunca. Por este critério estabelecemos que as dez vértebras de UFRGS-PV-0152-T aqui discutidas são truncais mediais, já que não se enquadram no padrão de vértebras truncais anteriores (ou transicionais – especificado no item ESQUELETO AXIAL) nem como truncais posteriores, pois as apófises encontram-se ainda separadas e inclusas no processo transversal.

Em UFRGS-PV-0152-T as vértebras truncais mediais possuem um centro quadrangular (com o comprimento semelhante à altura), tendo as facetas de articulação anterior e posterior anficélicas e subcirculares. Estas vértebras têm o formato geral de “carretel” sem quilha ou cristas em sua margem ventral. Em *Batrachotomus* há cristas nesta região ventral das vértebras truncais médio-anteriores, contudo desaparecem já nas truncais mediais. Em vista lateral, as vértebras representativas desta série contêm uma fossa lateral no centro neural, assim como ocorre nas vértebras correspondentes de *Prestosuchus chiniquensis*, *Batrachotomus* e *Postosuchus kirkpatricki*.

O processo transversal de UFRGS-PV-0152-T exibe uma expansão lateral moderada, a modelo do que se observa na grande maioria dos “rauissúquios”, exceto por *Effigia* (Fig. 36E) no qual a diapófise (**dia**) e parapófise (**pp**) projetam-se lateralmente de modo a atingir mais de duas vezes a largura do centro (FRANÇA, 2011). No processo transversal de UFRGS-PV-0152-T diversas lâminas ósseas unem as apófises entre si e ao corpo da vértebra. A diapófise (**dia**) é conectada anteriormente com a pré-zigapófise (**prz**) pela lâmina prezigodiapofiseal (**prdl**) que é tênue e horizontal, e posteriormente com a pós-zigapófise (**poz**) pela lâmina poszigodiapofiseal (**podl**). A lâmina centrodiafiseal posterior (**pcdl**) é uma superfície subvertical que conecta a porção ventral da diapófise com o limite dorsal da borda posterior do centro. A diapófise e a parapófise são interconectadas entre si pela lâmina paradiafiseal (**ppdl**), enquanto que a parapófise associa-se a margem lateral da pré-zigapófise pela lâmina prezigoparapofiseal (**prpl**). Do mesmo modo, superfícies laminares unem as zigapófises às bordas anterior e posterior do centro neural pelas lâminas centroprezigapofiseal (**cpri**) e centroposzigapofiseal (**cpol**), respectivamente. Com efeito, algumas fossas alojam-se entre estas superfícies ósseas, como a fossa infraprezigapofiseal (**ipfr**) que

é circundada pelas lâminas paradiapofiseal (**ppdl**), prezigodiapofiseal (**prdl**) e prezigoparapofiseal (**prpl**).

Adicionalmente, na superfície ventral entre as pós-zigapófises há uma lâmina óssea conhecida como hiposfeno (**hf**) que serve para articulação com o hipantro (**hy**, espaço entre as pré-zigapófises) da sua vértebra posteriormente correspondente. Segundo Nesbitt (2011), esta articulação intervertebral acessória hiposfeno-hipantro, está presente em muitos integrantes da linhagem dos dinossaúrios (*Herrerasaurus*, *Guaibasaurus*, alguns terópodes e sauropodomorfos) e pseudossúquios (“rauissúquios” e *Desmotosuchus*).

O espinho neural (**ns**) de UFRGS-PV-0152-T é alargado ântero-posteriormente como em *Prestosuchus chiniquensis*. A extremidade dorsal do espinho neural apresenta-se achatada em forma de uma tábua espinhal a modelo do que ocorre em *Ticinosuchus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, *Rauisuchus* (BSPHG AS 1933L-77) e *Decuriasuchus*, contudo esta estrutura é ausente em *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Poposaurus gracilis* (YPM VP 057100), *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Postosuchus*. Ademais, um espinho neural muito alongado dorsalmente é presente em *Arizonasaurus*, *Xilousuchus*, *Lotosaurus*, *Ctenosauriscus* (Fig. 36C), *Hypselorhachis*, *Bromsgroveia* e o táxon de Waldhaus.

Tiago Raugust

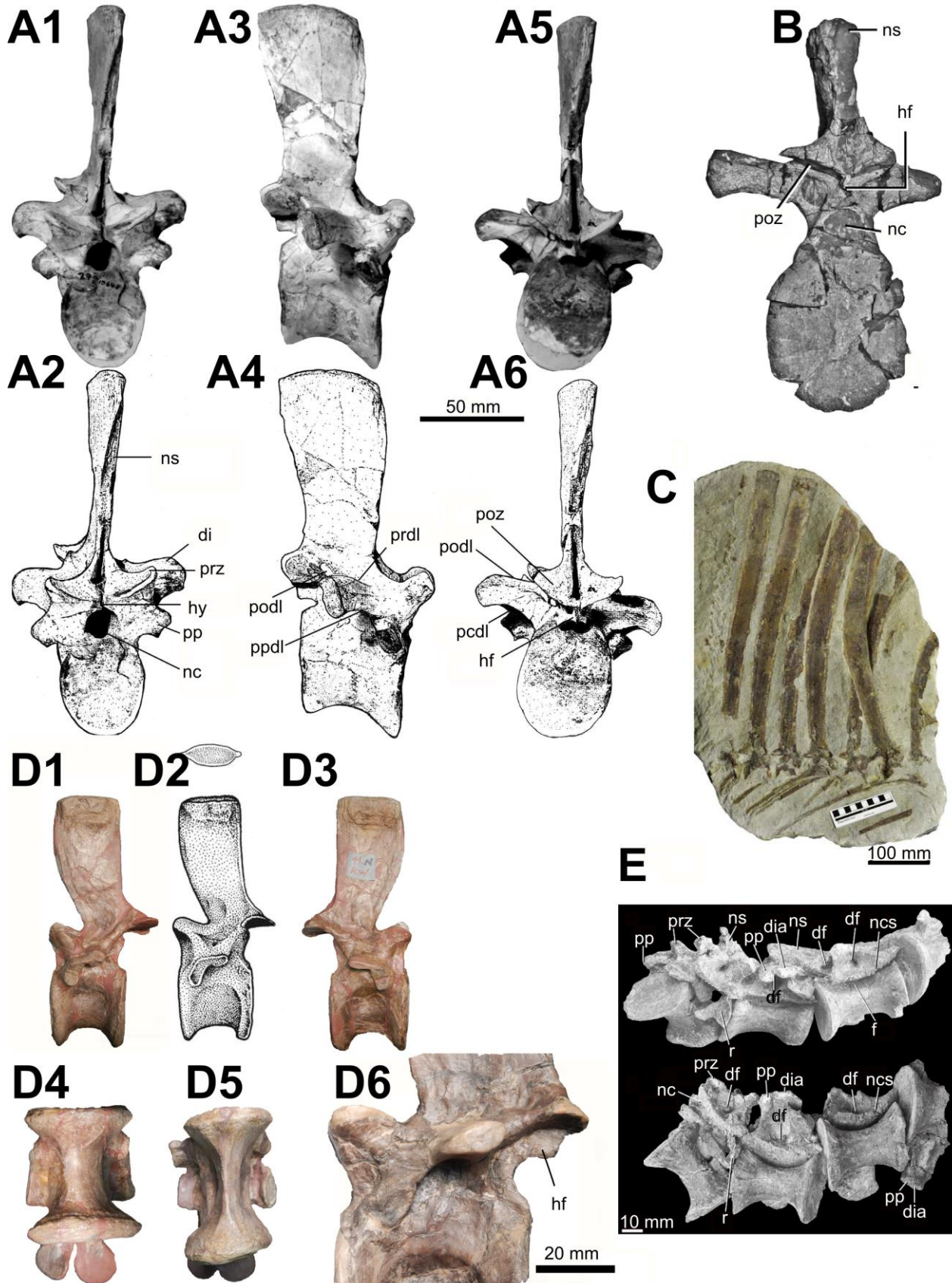


Figura 36 – Vértexes truncais de alguns “rauissúquios”. (A1-A6), imagens retiradas de Peyer *et al.*, 2008) vértebra trunca de *Postosuchus alisonae*, UNC 15575 (holótipo), em vista anterior (A1-A2), lateral direita (A3-A4) e posterior (A5-A6). B, vértebra dorsal de *Fasolasuchus tenax* (PVL 3850), sendo esta imagem retirada de Nesbitt (2011). C, série trunca de 4-11 de *Ctenosauriscus* (GZG.V.4191) em vista lateral direita, sendo imagem retirada de Butler *et al.* (2011). (D1-D6), vértebras truncais de *Batrachotomus*; (D1-D4 = SMNS 80321) vértebra trunca médio-anterior em vista lateral esquerda (D1-D2), lateral direita (D3) e ventral (D4); em (D5) vista ventral com detalhe da crista na vértebra trunca anterior de SMNS 80303. Em D6 detalhe a face lateral esquerda da região neurocentral de SMNS 80296. E, série de 4

vértebras trunciais de *Effigia* (AMNH FR 30587) em vista lateral (superior) e ventral (inferior), sendo esta imagem retirada de Nesbitt (2007). Abreviaturas: **df**, fossa profunda; **dia/di**, diapófise; **f**, fossa; **hf**, hiposfeno; **hy**, hipantro; **nc**, canal neural; **nsc**, sutura neurocentral; **ns**, espinho neural; **pcdl**, lâmina centrodiapofiseal posterior; **podl**, lâmina poszigodiapofiseal; **poz**, pós-zigapófise; **pp**, parapófise; **ppdl**, lâmina paradiapofiseal; **prdl**, lâmina prezigodiapofiseal; **prz**, pré-zigapófise. Escalas de 50 mm para (A-B,D1-D5), 100 mm para (C), de 20 mm para (D6) e de 10 mm para (E).

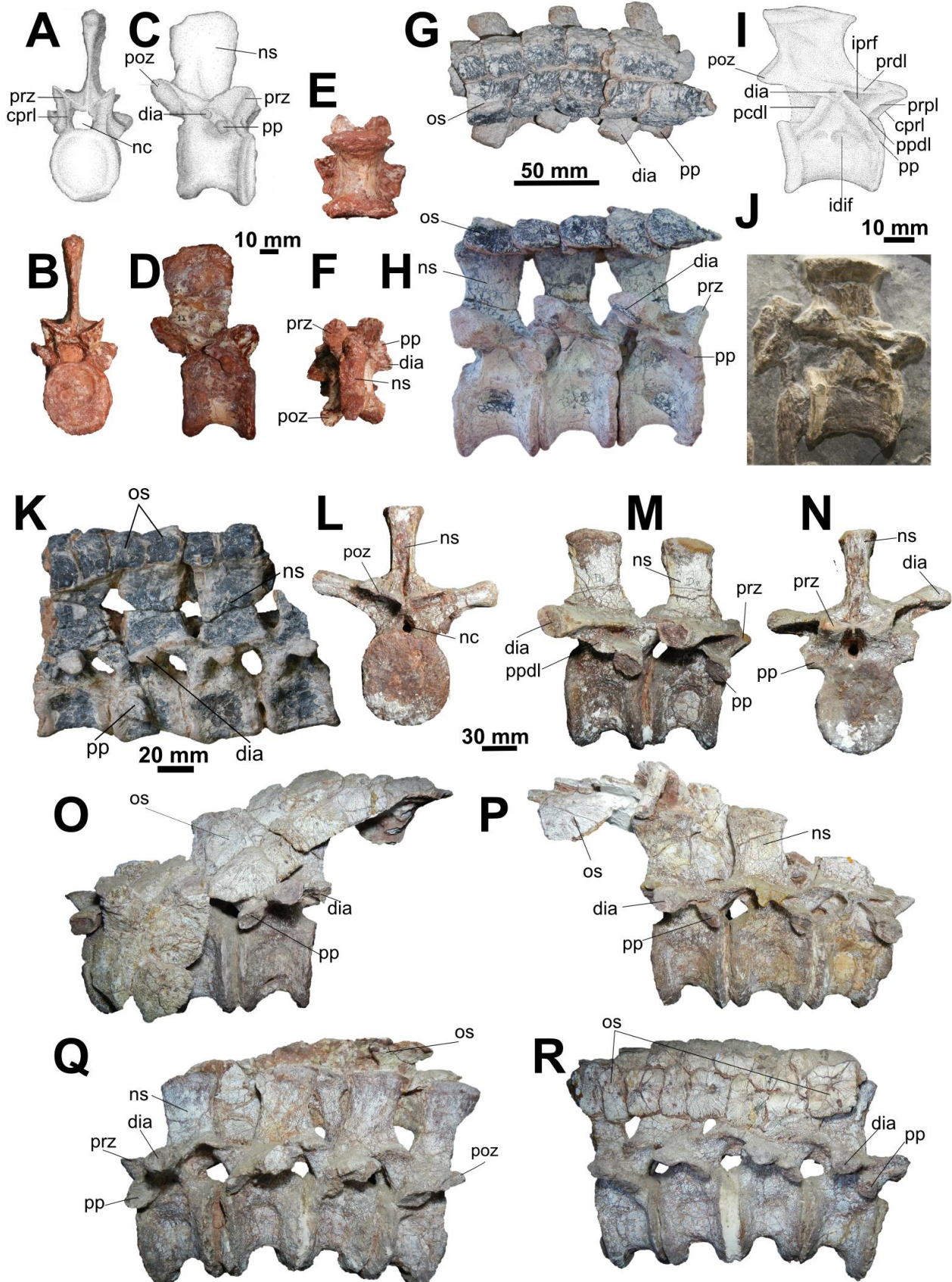


Figura 37 – Vértebras trunciais de alguns “rauisúquios”. (A-F) vértebra truncial de *Rausisuchus tiradentes* (BSPHG AS 1933L-77) em vista anterior (A-B), lateral direita (C-D), ventral (E) e dorsal (F). (G-H) três primeiras vértebras trunciais

Tiago Raugust

de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) em vista dorsal (**G**) e lateral direita (**H**). (**I-J**) vértebra dorsal “t12” de *Ticinosuchus* em vista lateral direita. (**K**) vértebras dorsais de *Decuriasuchus* (MCN-PV10.105-a) em vista lateral esquerda. (**L-R**) vértebras dorsais de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T); vértebra “t8” em vista posterior (**L**), vértebras “t7-t8” em vista lateral direita (**M**) e vértebra “t7” em vista anterior (**N**); vértebra “t9-t11” em vista lateral esquerda (**O**) e direita (**P**); vértebra “t12-t15” em vista lateral esquerda (**Q**) e direita (**R**). Estampas (A e C) retiradas de Lautenschlager (2008) e (I) de Lautenschlager & Desojo (2011). Escala de **10 mm** (A-F), de **50 mm** (G-H), de **10 mm** (I-J), de **20 mm** (K) e de **30 mm** (L-R). Abreviaturas: **os**, osteodermo; **cpri**, lâmina centroprezigapofiseal; **iprf**, fossa infraprezigapofiseal; **prpl**, lâmina prezigoparapofiseal *Para as demais abreviaturas consulte a figura 36.*

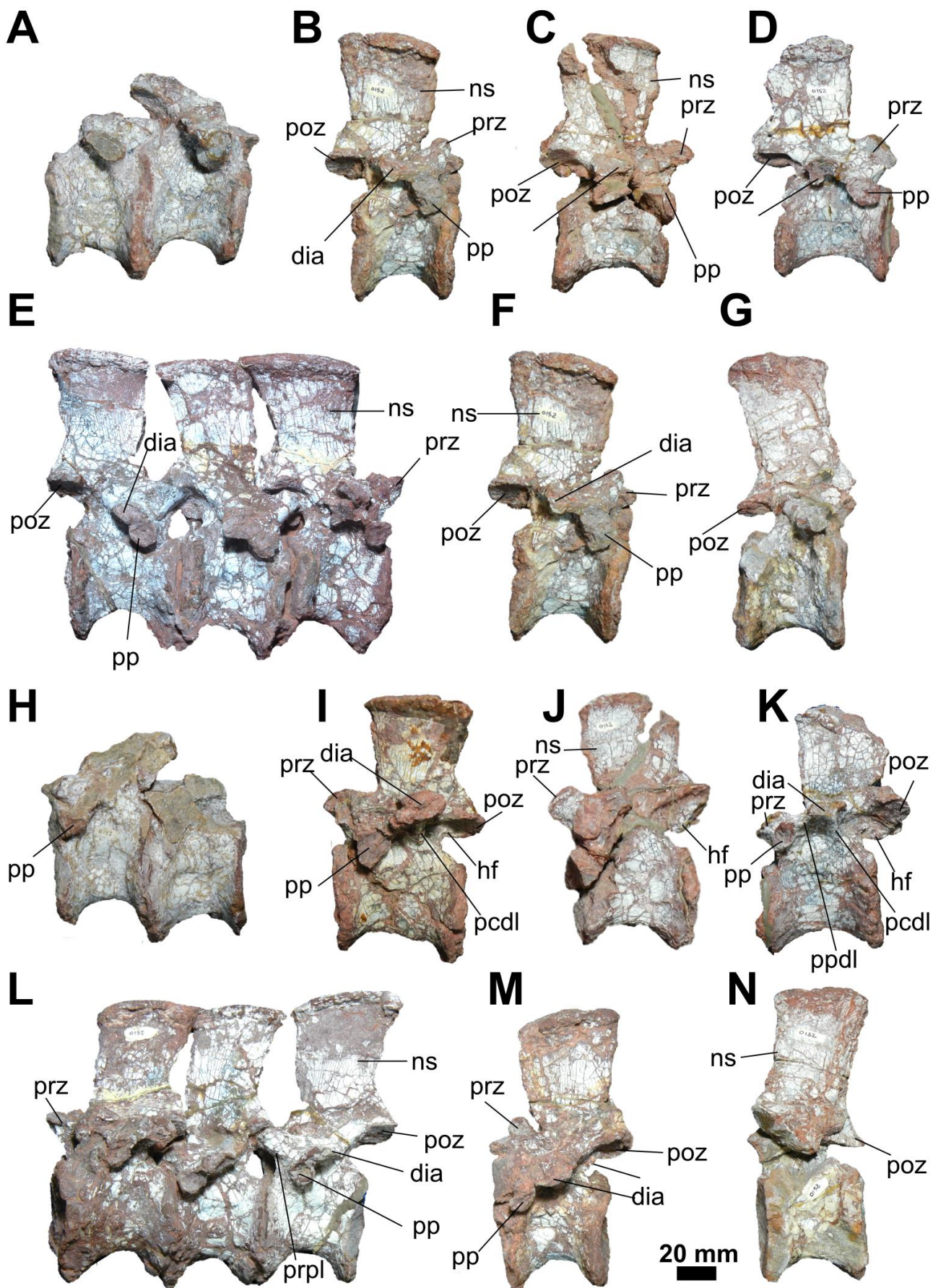


Figura 38 – Vértex truncais mediais de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral direita (A-G) e a mesma série em vista lateral esquerda (H-N). Escala única de 20 mm. Para as abreviaturas consulte as figuras 36 e 37.

## **COSTELAS TRUNCAIS**

Diversos fragmentos de costelas truncais estão presentes em UFRGS-PV-0152-T, dentre os quais podemos identificar, através da forma da região proximal, quatro como sendo do lado esquerdo e três do lado direito (FIGURA 39). Todas estas sete costelas contêm as duas cabeças para articulação com a vértebra, sendo uma delas mais desenvolvida e denominada *capitulum* (que serve para articulação com a parapófise) e a outra mais curta e portando uma área articular menor conhecida como *tuberculum* (que articula-se com a diapófise). Tanto o *tuberculum* como o *capitulum* estão parcialmente unidos em sua base por uma fina superfície óssea. Distalmente a esta superfície óssea (em sua base), existe na região dorsal um espessamento ósseo que acompanha o corpo da costela.



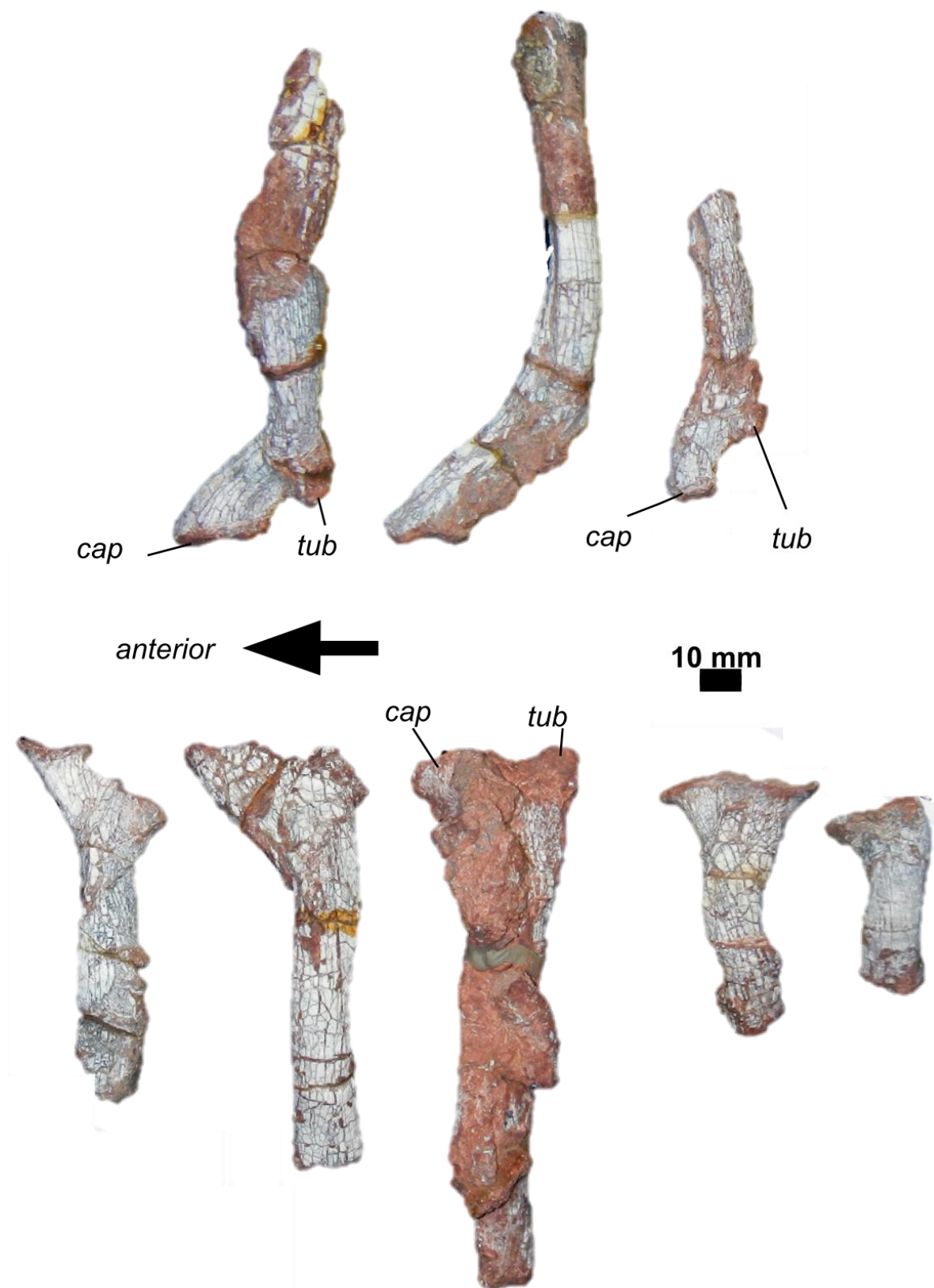


Figura 39 – Costelas truncas de UFRGS-PV-0152-T em vista dorsal. As três costelas da fileira acima pertencem ao lado direito do esqueleto, enquanto que as da fileira inferior são do lado esquerdo. Escala de **10 mm**.

## VÉRTEBRAS SACRAIS

Em UFRGS-PV-0152-T foram encontradas duas vértebras sacrais isoladas (Fig. 42), que estão em articulação com suas respectivas costelas. O número de vértebras sacrais em “rauissúquios” é variável, sendo que o padrão plesiomórfico é de duas vértebras sacrais como observado em *Decuriasuchus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Ticinosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Yarasuchus*, *Stagonosuchus*, *Qianosuchus* e *Postosuchus kirkpatricki*. Esta quantidade de vértebras contrasta com as 3 sacrais de *Arizonasaurus babbitti*, *Bromsgroveia*, *Lotosaurus* e *Batrachotomus*. Adicionalmente, observa-se um padrão onde quatro ou mais vértebras podem estar incorporadas ao sacro, como é o caso observado em *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Sillosuchus* e *Poposaurus*.

De modo geral, as duas vértebras sacrais de UFRGS-PV-0152-T são muito semelhantes à segunda e terceira vértebras sacrais de *Batrachotomus* (SMNS 80310) (FIGURA 40F-S). Contudo, tendo em vista que as vértebras sacrais do táxon brasileiro foram encontradas desarticuladas ao resto do esqueleto, não podemos afirmar se em vida este táxon teria apenas as duas vértebras sacrais aqui descritas ou três compondo toda esta serie. Em UFRGS-PV-0152-T parece haver espaço para a acomodação de mais uma vértebra sacral anterior semelhante à primeira sacral de *Batrachotomus*, o qual possui uma área de contato com o processo anterior da face medial do ílio ântero-posteriormente curta.

Preferimos também denominar estas duas vértebras de UFRGS-PV-0152-T como vertebra sacral anterior e vertebra sacral posterior, já que as propostas de homologia das vértebras da serie sacral são ambíguas e carecerem ainda de verificação. Langer & Benton (2006) sugerem que vértebras sacrais são adicionadas anteriormente ou posteriormente às vertebra sacrais primordiais 1 e 2 (que por sua vez são adjacentes entre si). Em contrapartida, Nesbitt (2011) defende que as vértebras adicionais não necessariamente estão posicionadas anteriormente ou posteriormente às vértebras primordiais, podendo estar entreposta a estas. Para isto, segundo Nesbitt (2011) torna-se necessário identificar as vértebras primordiais, que pode ser feito através da avaliação da morfologia das costelas sacrais e suas correspondentes cicatrizes articulares deixadas na face medial do ílio. Nesbitt (2011) relata que a vertebra sacral primordial 1 é aquela que articula-se com a porção anterior do ílio em sua face medial (= processo pré-acetabular), e a cicatriz articular deixada no ílio é comumente arredondada. Já a vertebra sacral primordial 2 detém uma costela muito mais desenvolvida do que a primeira, sendo póstero-lateralmente expandida, deixando uma cicatriz articular na porção póstero-medial do ílio afilada em forma de lágrima (“tear drop shaped”). Qualquer vértebra entreposta a estas vértebras primordiais são denominadas por Nesbitt (2011) como inserções (“insertion”), as sacrais anteriores a vertebra sacral primordial 1 são denominadas dorso-sacrais (“dorsosacral”) e as posteriores a sacral primordial 2 de caudo-sacral (“caudosacral”). Se seguirmos a metodologia proposta por Nesbitt (2011) para a identificação das vértebras de UFRGS-

PV-0152-T, a vértebra considerada aqui como sacral posterior – que apresenta sua estrutura anatômica integralmente preservada - condiz com o padrão proposto da vértebra sacral primordial 2, contudo a sacral anterior pode ser tanto uma inserção como uma vértebra sacral primordial 1, já que não se conhece a morfologia das cicatrizes articulares da porção ântero-medial do ílio de UFRGS-PV-0152-T, tampouco toda a morfologia integral desta vértebra que tem apenas o centro e parte da costela direita preservados.

Ambas as sacrais de UFRGS-PV-0152-T possuem seus centros vertebrais e zigapófises bem demarcados assim como *Prestosuchus chiniquensis*, *Saurosuchus*, *Stagonosuchus*, *Yarasuchus*, *Batrachotomus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Ticinosuchus* e *Decuriasuchus*. Diferentemente, o centro vertebral encontra-se fusionado em *Sillosuchus*, *Shuvosaurus*, *Effigia*, *Poposaurus*, *Bromsgroveia* e *Arizonasaurus*. Do mesmo modo, é possível observar na vértebra sacral posterior de UFRGS-PV-0152-T que o seu espinho neural (**ns**) é individualizado, assim como na maioria dos “rauissúquios”, exceto, segundo França (2011), em *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Sillosuchus*, nos quais os espinhos neurais da serie sacral são fusionados de modo a constituir uma lâmina óssea na margem dorsal das vértebras desta região.

A vertebra sacral anterior de UFRGS-PV-0152-T está pobremente preservada, tendo apenas o seu centro neural e a costela direita. Esta vertebra contém diversas semelhanças com a segunda vértebra sacral de *Batrachotomus* que serão discutidas no próximo item, contudo a porção ventral do centro neural desta vértebra em UFRGS-PV-0152-T contém uma crista afilada (que é ausente na segunda vertebra sacral de *Batrachotomus*). Já a vertebra sacral posterior de UFRGS-PV-0152-T está integralmente preservada exceto pela porção distal do espinho neural que está fragmentado e pela face ventral da costela direita que apresenta alguns fragmentos ósseos indeterminados adpressos. Esta vértebra assemelha-se à terceira vértebra sacral de *Batrachotomus* bem como a segunda vértebra sacral de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T).

## **COSTELAS SACRAIS**

As costelas sacrais de UFRGS-PV-0152-T são amplas ântero-posteriormente, tendo um aspecto, em vista dorsal ou ventral, em forma de um leque, com sua região proximal estreita, mas expandida distalmente, sendo esta característica também presente em *Decuriasuchus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Stagonosuchus*. Tampouco se observa o fusionamento entre as costelas sacrais de UFRGS-PV-0152-T, sendo esta característica igualmente verificada na maioria dos “rauissúquios” exceto em *Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus*.

A vertebra sacral anterior de UFRGS-PV-0152-T está pobremente preservada, tendo apenas o seu centro neural e a costela direita. Apenas costela direita da vértebra sacral anterior de UFRGS-PV-0152-T foi preservada. Esta se assemelha à segunda vértebra sacral de *Batrachotomus*, que é robusta,

e em vista dorsal tem a forma de um leque, com a porção distal mais expandida. Outra semelhança entre estes dois táxons, é que a costela da vertebra sacral anterior tem posteriormente, na porção distal da costela, uma faceta articular com a porção ântero-distal da vertebra sacral posterior, bem como uma escavação (“excavation”) que se estende dorso-medialmente acompanhando o raio do contorno do centro vertebral. Entretanto, a costela quando observada em vista anterior (ou posterior) possui uma orientação mais horizontalizada, sendo que na segunda vertebra sacral de *Batrachotomus*, esta orientação é um pouco mais verticalizada, sendo látero-ventralmente projetada.

A vertebra sacral posterior de UFRGS-PV-0152-T não ostenta uma bifurcação distal a modelo do que se observa na maioria dos arcossauriformes [exceto, segundo NESBITT (2011) em *Proterosuchus* (NMQR 1484)]. Esta vértebra contém uma costela mais afilada dorso-ventralmente do que a da vertebra sacral anterior; sendo que em vista lateral seu ápice anterior está posicionado ventralmente (no nível da região ventral do centro), mas tendo o seu ápice posterior dorsalizado (no nível da extremidade dorsal do centro). Em vista dorsal (ou ventral) esta costela se projeta além dos limites anteriores e posteriores da vértebra a que se articula, contudo a projeção caudal é mais desenvolvida já que esta porção se articula com a face medial do ílio por quase toda a sua extensão médio-posterior.

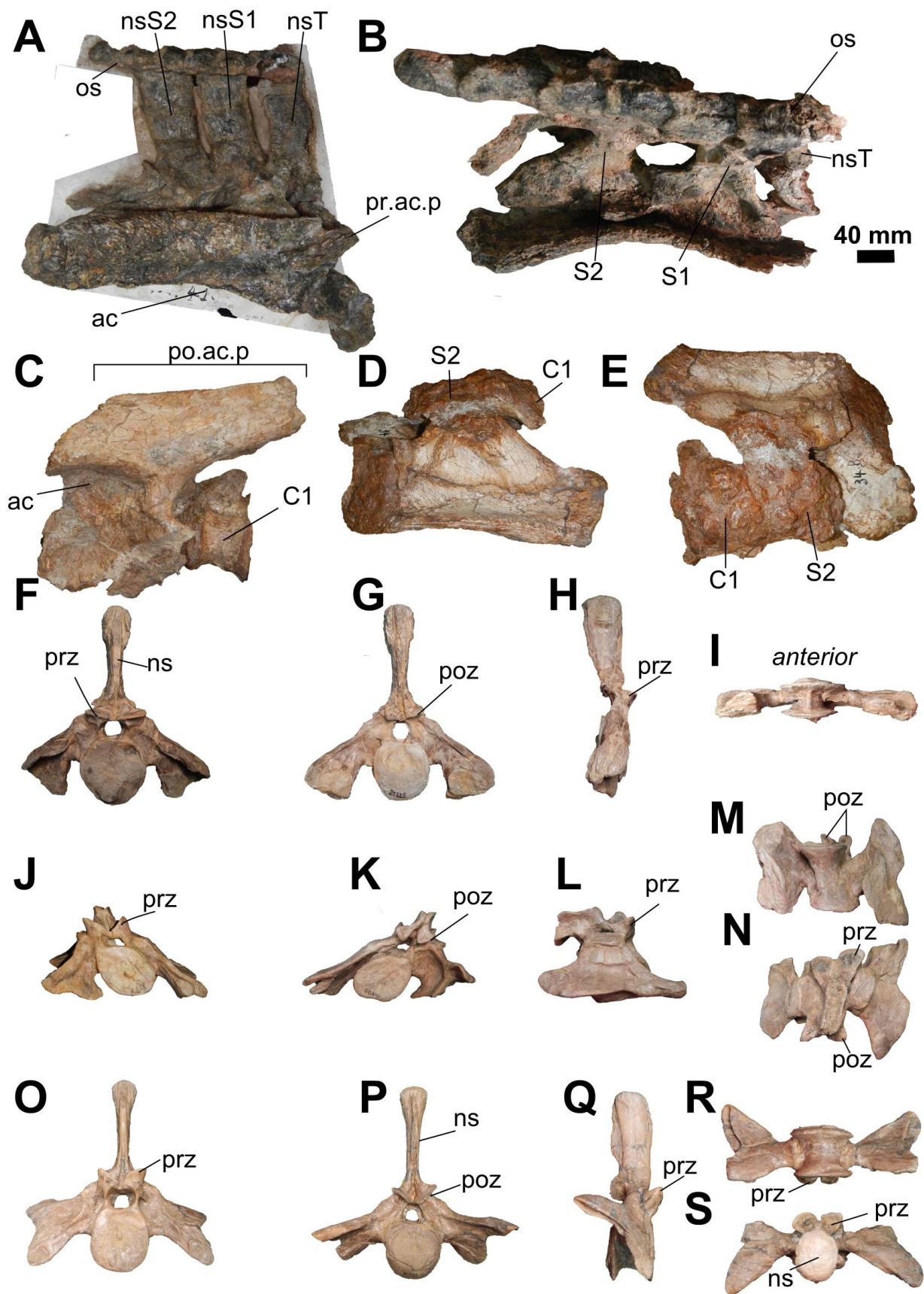


Figura 40 – Vértex sacrais e elementos associados de alguns “rauisúquios”. Parátipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L 7) que corresponde a um conjunto articulado constituído pela porção dorsal do ílio direito, as duas vértebras e costelas sacrais, espinho neural da última vértebra truncal e osteodermos sob a vista lateral direita (A) e dorsal (B). Holótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933 L 3a) em um conjunto composto pela parte posterior do ílio esquerdo, segunda vértebra sacral com sua costela esquerda articulada, e a primeira vértebra caudal em vista lateral esquerda (C), dorsal (D) e medial (E). Vértebras sacrais e constelas correspondentes de *Batrachotomus* (F-S). Primeira

vértebra sacral e costela associada (SMNS 80325) em vista anterior (F), posterior (G), lateral direita (H) e ventral (I). Segunda vértebra sacral com costela articulada (SMNS 80310) em vista anterior (J), posterior (K), lateral direita (L), ventral (M) e dorsal (N). Terceira vértebra sacral com costela articulada (SMNS 80310) em vista anterior (O), posterior (P), lateral direita (Q), ventral (R) e dorsal (S). Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **C1**, primeira vértebra caudal; **C2**, segunda vértebra caudal; **ns**, espinho neural; **nsS1**, espinho neural da primeira vértebra sacral; **nsS2**, espinho neural da segunda vértebra sacral, **nsT**, espinho neural da última vértebra truncal; **os**, osteodermos; **po.ac.p**, processo pós-acetabular; **poz**, pós-zigapófise; **pr.ac.p**, processo pré-acetabular; **prz**, pré-zigapófise. Escala única de 40 mm.

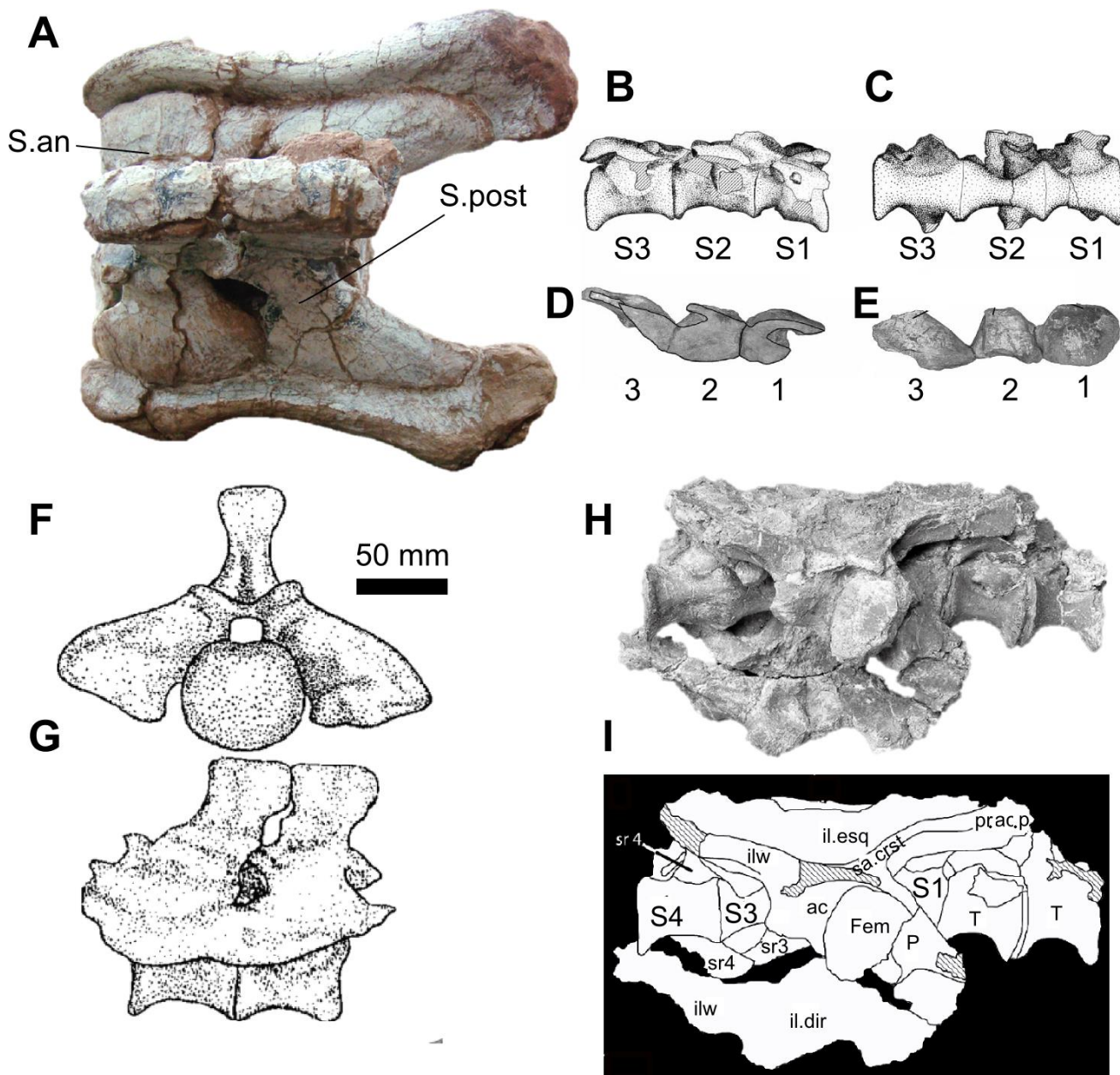


Figura 41 – Vértebras sacrais e elementos associados de alguns “rauisúquios”. Vista dorsal das sacrais articuladas à cintura pélvica de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010 / UFRGS-PV-0629-T) em vista dorsal (A). Vértebras sacrais de *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005-MSM 4590) em vistas lateral (B) e ventral (C), e costelas direitas das vértebras sacrais correspondentes de acordo com a numeração em vista lateral (D) e ventral (E). Vértebras sacrais de *Stagonosuchus nyassicus* Gebauer (2004) em vistas anterior (F) e lateral esquerda (G). Pélvis de *Effigia okeeffeae* Nesbitt, 2007 (AMNH FR 30587) em vista semi-lateral. Abreviaturas: **Fem**, fêmur; **il.dir**, ílio direito; **il.esq**, ílio esquerdo; **ilw**, lâmina ilíaca; **sa.crst**, crista supra-acetabular; **S.an**, sacral anterior; **S.post**, sacral posterior; **sr**, costela sacral; **T**, vértebra truncal. Para demais abreviaturas consulte a figura 39. Escala única de 50 mm.

Tiago Raugust

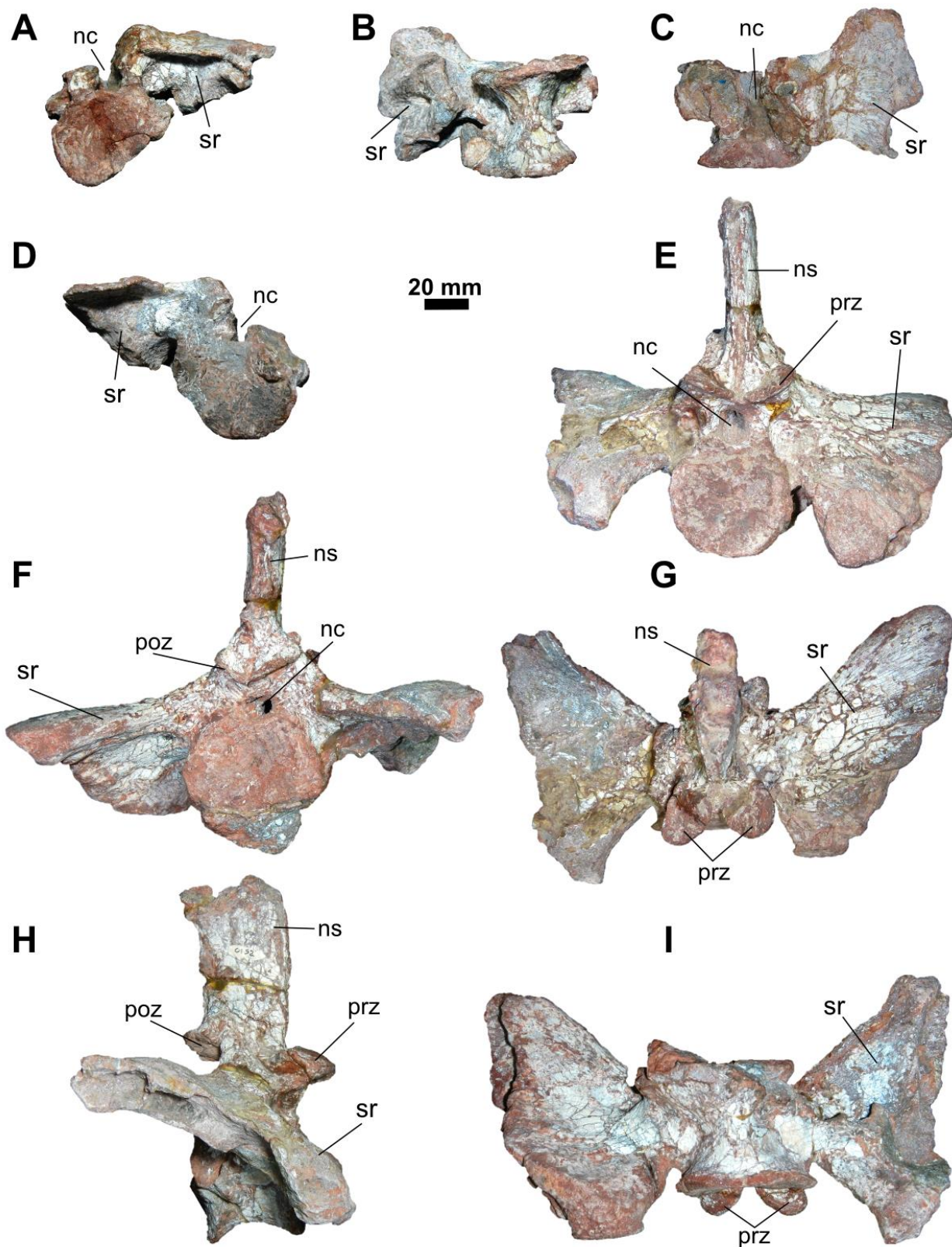


Figura 42 – Vértex e costelas sacrais de UFRGS-PV-0152-T. Vértex sacral anterior e costela sacral em vista posterior (A), ventral (B), dorsal (C) e anterior (D). Vértex sacral posterior em vista anterior (E), posterior (F), dorsal (G), lateral direita (H) e ventral (I). Abreviaturas: **nc**, canal neural; **ns**, espinho neural; **poz**, pós-zigapófise; **prz**, pré-zigapófise; **sr**, costela sacral. Escala única de **20 mm**.

## VÉRTEBRAS CAUDAIS

Em UFRGS-PV-0152-T foram encontradas 18 vértebras caudais que se dividem em 8 anteriores (Fig. 44 A-C; A1-C1), e 10 médio-posteriores (FIGURA 44 D-H; D1-H1; D2).

As oito vértebras caudais anteriores assemelham-se às truncais mediais de UFRGS-PV-0152-T, com a diferença de que nestas caudais as apófises estão fusionadas ao processo transversal. O processo transversal nesta série de vértebras caudais anteriores é laminar e arqueado posteriormente. Outra diferença em relação às truncais mediais encontra-se na região do centro, o qual detém duas cristas na sua margem ventral, e em sua borda pósterio-ventral uma superfície para articulação com os arcos hemais. Os espinhos neurais (**ns**) das vértebras sacrais anteriores de UFRGS-PV-0152-T também são mais alongados dorsalmente do que os de suas vértebras truncais mediais, ocupando um pouco mais de 50% da altura total destas vértebras, sendo esta relação também descrita para *Decuriasuchus* (FRANÇA, 2011).

Estas oito vértebras caudais anteriores estão dispostas em dois conjuntos formados por duas vértebras articuladas cada (Fig. 44 A, B, A1, B1) e um terceiro conjunto de quatro vértebras (FIGURA 44 C-C1). Possivelmente, esta série como um todo esteja próxima das vértebras caudais contíguas a série sacral, já que apenas na vértebra mais anterior de um dos conjuntos de vértebras caudais anteriores (Fig. 44 A-A1) não foi possível observar na região ventral da borda posterior do centro vertebral a superfície articular com os arcos hemais (**a. chevr**). Romer (1956) descreve que as áreas articulares com os arcos hemais estão presentes a partir da vértebra caudal 3-7 devido à saída pélvica (“pelvic outlet”). Logo, é possível que a primeira vértebra deste conjunto formado por duas vértebras comentadas acima seja uma das 3-7 caudais anteriores de Romer (1956), e as demais vértebras desta série anterior em UFRGS-PV-0152-T seriam mais posteriores, pois já se percebe as superfícies articulares com os arcos hemais (**a. chevr**). Ressaltamos que esta primeira vértebra caudal anterior de UFRGS-PV-0152-T (Fig. 44 A-A1) exibe um centro vertebral mais comprimido látero-medialmente (ou mais alto do que largo) em relação ao restante da série (Fig. 44 B-C, B1-C1), assim como nas 3 primeiras caudais de *Decuriasuchus* (MCN-PV10.105-c), e ventralmente não apresenta as duas cristas ventrais que ocorre nos outros dois conjuntos de vértebras desta série caudal anterior.

Já as vértebras caudais médio-posteriores de UFRGS-PV-0152-T estão dispostas em dois conjuntos formados por três vértebras articuladas cada (sendo que em um destes conjuntos, a vértebra mais anterior preservou somente a porção posterior do centro; Fig. 44 D, E, D1, E1), um terceiro conjunto de duas vértebras (Fig. 44 H, H1), e duas vértebras isoladas (Fig. 44 F, G, F1, G1), num total de dez vértebras caudais médio-posteriores preservadas. Percebe-se uma gradação morfológica das vértebras representativas desta série em relação às caudais anteriores. As caudais médio-posteriores são menores morfológicamente que as demais vértebras axiais. Por exemplo, a altura da vértebra mais alta desta série (da base do centro até a extremidade dorsal do espinho neural) se



equivale à altura do centro de uma vértebra caudal anterior. Por conta desta diferença de tamanho, supomos que uma quantidade significativa da série caudal não foi preservada. Outra característica que está presente nas caudais médio-posteriores, mas ausente nas caudais anteriores de UFRGS-PV-0152-T é a presença de um espinho neural acessório (**ac.ns**) na região ântero-dorsal do arco neural desta série. Este espinho neural acessório – também conhecido como processo laminar acessório (“accessory laminar process” *sensu* WEINBAUM, 2013) - está completamente separado do espinho neural, sendo uma pequena projeção dorsalmente orientada e anterior ao espinho neural, à modelo do que constam nas vértebras caudais de *Ticinosuchus* (FIGURA 43 I-J). Lautenschlager & Desojo (2011) apontam que *Ticinosuchus* é o único “rauissúquio” até o momento que preserva a série caudal quase completa e articulada, o que possibilitou a estes autores observar uma gradação morfológica do espinho neural (**ns**) da sexta até a 35ª ou 40ª vértebra caudal. O espinho neural em *Ticinosuchus* é uma simples protrusão associada à face anterior do espinho neural nas caudais anteriores (Fig. 43 I), enquanto ele constitui um elemento mais destacado nas caudais médio-posteriores (Fig. 43 J), estando completamente separado do espinho neural nas caudais posteriores, e por fim, vindo a desaparecer nas caudais posteriores juntamente com o espinho neural. O espinho neural (**ns**) é presente também nas vértebras caudais medianas de outros “rauissúquios” como *Rauisuchus*, *Batrachotomus*, *Polonosuchus silesiacus*, *Prestosuchus loricatus* (BSPHG AS 1933L-16 e 13), *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002) e *Decuriasuchus*. Por sua vez, fora dos “rauissúquios”, de acordo ainda com Lautenschlager & Desojo (2011), esta estrutura está presente em ornitossúquios (KREBS, 1976), esfenossúquios (CRUSH, 1984) ou em Thalattosuchia [*Geosaurus* e *Metriorhynchus*, (KREBS, 1965)].

Em relação ao centro vertebral das caudais médio-posteriores de UFRGS-PV-0152-T, apresentam-se também mais alongados ântero-posteriormente, comprimidas látero-medialmente, e com uma escavação suboval em cada uma das faces laterais. As extensões anteriores das pré-zigapófises (**prz**) avançam sobre uma pequena parte da margem posterior do centro de sua vértebra adjacente, sendo este padrão compatível com a morfologia da maioria dos “rauissúquios” (*e.g.* *Rauisuchus*, *Decuriasuchus* e *Postosuchus alisonae* – Fig. 43), contudo diferindo da morfologia de *Effigia* e *Shuvosaurus*, nos quais a pré-zigapófise chega a ocupar mais de ¼ do comprimento da vértebra adjacente.

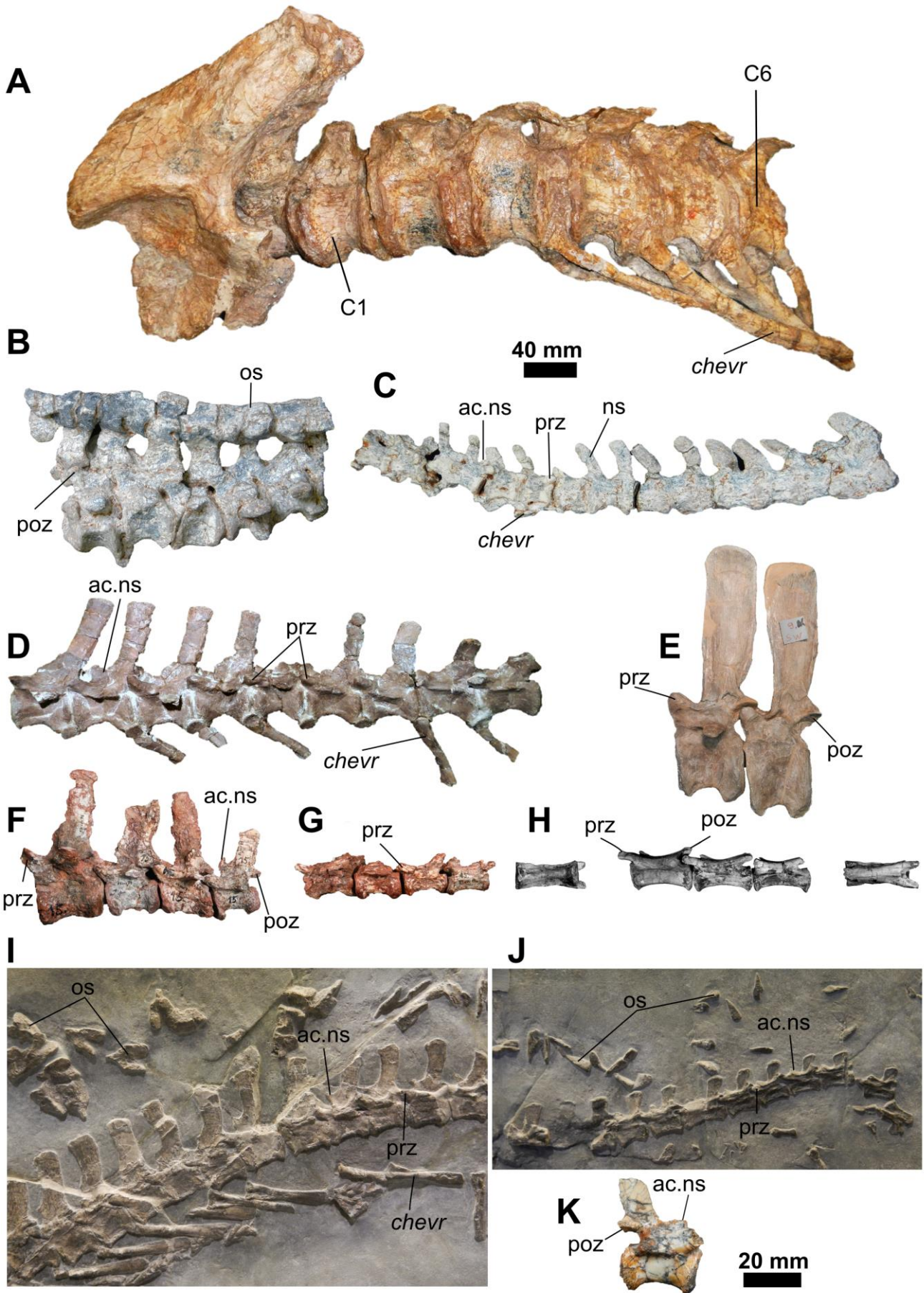


Figura 43 – Vértèbras caudais de alguns “rauissúquios”. (A) as seis vértèbras caudais anteriores com a porção pélvica e a segunda vértèbra sacral de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933 L 3b/3a) em vista lateral esquerda.. (B) conjunto articulado de vértèbras caudais anteriores com osteodermos em vista lateral direita de *Decuriasuchus*, e (C) porção das

vértebras caudais médio-posteriores em vista lateral direita (MCN-PV10.105-a). (D) vértebras caudais de *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL Ab III 563.) em vista lateral esquerda. (E) vértebras caudais anteriores de *Batrachotomus* (SMNS 80337) em vista lateral esquerda. (F) quatro vértebras caudais ântero-mediais de *Rauisuchus* (BSPHG 1933L 78-81) em vista lateral esquerda, e (G) quatro vértebras caudais posteriores (BSPHG 1933L 107-110) em vista lateral esquerda. (H) vértebras caudais de *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.*, 2008 (UNC 15575) em vista lateral. (I) vértebras caudais ântero-mediais de *Ticinosuchus* (PIZ T2817) e posteriores (J) em vista lateral esquerda. (K) vértebra caudal de *Prestosuchus loricatus* (BSPHG 1933L 16) em vista lateral direita. Abreviaturas: **ac.ns**, espinho neural acessório; **chevr**, chevrons; **os**, osteodermos; **poz**, pós-zigapófise; **prz**, pré-zigapófise. Escala de 40 mm (A-J) e de 20 mm (K).

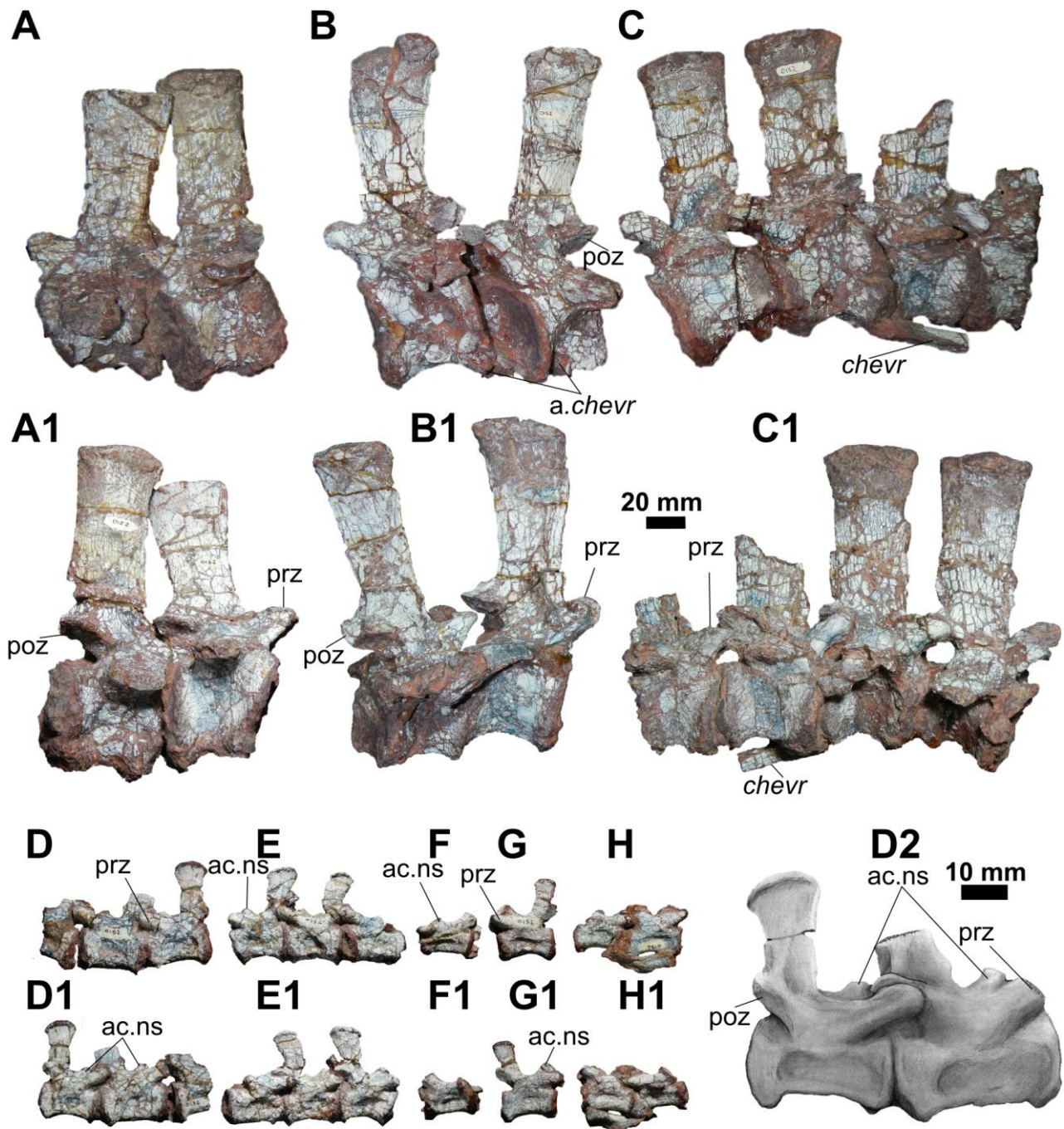


Figura 44 – Vértebras caudais de UFRGS-PV-0152-T. Vértebras caudais anteriores em vista lateral esquerda (A, B, C) e lateral direita (A1, B1, C1). Vértebras caudais médio-posteriores em vista lateral esquerda (D, E, F, G, H) e lateral direita (D1, E1, F1, G1, H1). Em D2 ilustração em detalhe das duas vértebras posteriores do conjunto D e D1. Abreviaturas: **a.chevr**, área de articulação com os chevrons; **ac.ns**, espinho neural acessório; **chevr**, chevrons; **poz**, pós-zigapófise; **prz**, pré-zigapófise. Escala única de 20 mm para (A-H1) e de 10 mm (D2).

### ARCOS HEMAIS (“CHEVRONS”)

Cerca de nove fragmentos proximais de arcos hemais são presentes em UFRGS-PV-0152-T, sendo grande a variação de tamanho apresentada por estas estruturas no espécime em questão (FIGURA 45). De modo geral, os arcos hemais exibem um formato de “Y” em vista anterior (ou posterior) onde a porção proximal (ou dorsal) é bifurcada e ostenta em seu ápice superfícies articulares, unidas entre si (formando, portanto, um canal hemal), que servem para a articulação com a porção ventral do centro neural das vértebras caudais. Ventralmente a estas superfícies articulares observa-se uma abertura que serviria em vida para a passagem de vasos sanguíneos. Ventralmente a esta abertura o osso alonga-se em forma de uma haste e em seu ápice distal forma uma superfície óssea espatular comprimida látero-medialmente, à modelo do que se observa em outros “rauissúquios” como *Rauisuchus* e *Batrachotomus*.

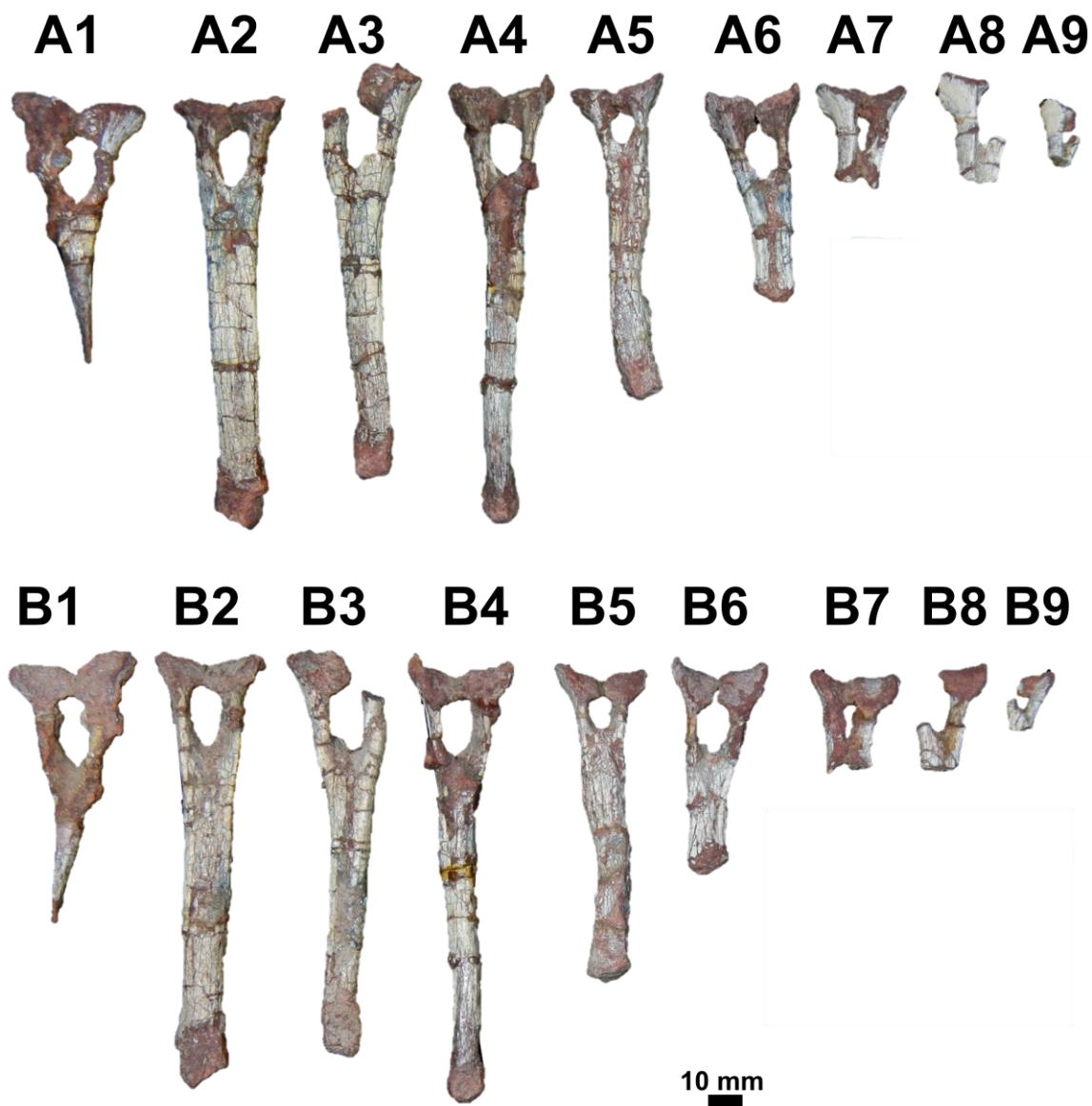


Figura 45- Arcos hemais de UFRGS-PV-0152-T em vista anterior (A) e posterior (B). Escala única de 10 mm.

## OSTEODERMOS

Foram encontrados 50 osteodermos no espécime UFRGS-PV-0152-T. Muitos destes elementos encontram-se em conjuntos articulados (FIGURA 46). Morfologicamente, estas estruturas não diferem das presentes em outros “rauissúquios”, sendo achatadas dorso-ventralmente, com a face ventral côncava, com uma crista medial em sua face dorsal que também exibe uma ornamentação radial. Além disso, é possível reconhecer em vista dorsal, nos osteodermos que não apresentam suas bordas danificadas, o formato de folha (“leaf-shaped” morphology *sensu* LAUTENSCHLAGER & DESOJO, 2011) desta estrutura com o ápice voltado anteriormente. Alguns destes osteodermos são tão longos quanto largos, contudo uma morfologia na qual o comprimento ântero-posterior é maior que a sua largura também é presente. Lautenschlager & Desojo (2011) comentam que seções de fileiras paramediais de osteodermos ocorrem associadas a vértebras cervicais e dorsais de vários “rauissúquios” (PEYER *et al.*, 2008; GOWER & SCHOCH, 2009; TROTTEYN *et al.*, 2011), enquanto uma fileira única podem ser observadas sobre as vértebras caudais (PEYER *et al.*, 2008). Tendo em vista que ao longo da coluna vertebral de um mesmo indivíduo o padrão de organização dos osteodermos pode variar, possivelmente UFRGS-PV-0152-T preservou escudos dérmicos de diferentes porções do eixo axial, já que neste espécime estas estruturas ocorrem tanto de modo isolado - sem sinais de superfícies articulares com outros osteodermos - como em conjuntos agregados de fileiras paramediais.

Tiago Raugust

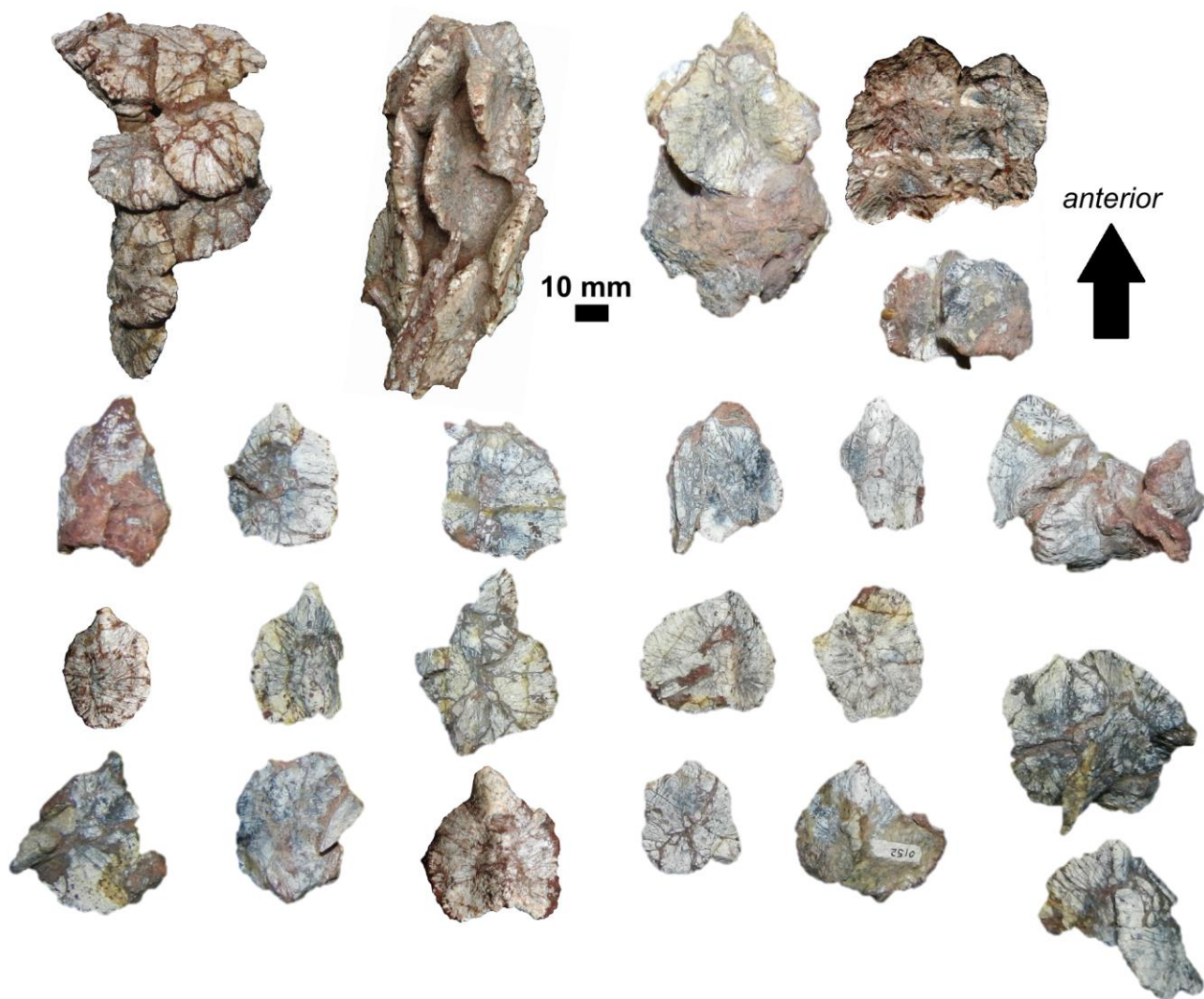


Figura 46 – Osteodermos de UFRGS-PV-0152-T em vista dorsal. Na fileira superior e na coluna da direita estão representados os conjuntos articulados em fileiras paramediais, já o restante são elementos isolados. Escala única de **10 mm**.

Tabela 6. Relação dos ossos da cintura escapular (peitoral) e membro anterior do exemplar UFRGS-PV-0152-T e de alguns integrantes “rauisúquios”. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	s	co	ic	cl	u	ul	ra	carpo	manus
UFRGS PV-0152-T	X	X	-	-	X	X	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	X*	X*	-	-	X	X*	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010)	X	X	X	-	X	X*	X*	X*	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo 1995a, 1995b)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a; Huene 1942	X	X	X	X	X	-	-	-	-
<i>Hoplitosuchus raui</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	-	X?	X	X	X	-	-
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum, 2011	X	X	X*	X?	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	X*	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	X	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arganasuchus dutuiti</i> Jalil & Peyer 2007	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	-	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	X	X	-	-	X	-	X*	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	X	X	-	-	X	X	-	-	-
<i>Heptasuchus clarki</i> Dawley <i>et al.</i> , 1979	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000; Nesbitt 2011	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	X	X	X*	X*	-	-	-	-	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X	X		X?	X	X	X	X	X
<i>Decuriasuchus quartacolonina</i> França 2011	-	-	-	-	X	X	X	X	X
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X	X	X	X	-	-	-	-	-

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida na identificação.

## CINTURA ESCAPULAR (PEITORAL) E MEMBRO ANTERIOR

Dentre os ossos que compõem a cintura escapular, UFRGS-PV-0152-T preserva o conjunto escápulo-coracóide esquerdo (desarticulados entre si), e a escápula direita, tendo estes elementos a maior parte de suas bordas danificadas. Em relação aos membros anteriores, este espécime possui ambos os úmeros (estando o esquerdo integralmente preservado e o esquerdo possuindo apenas a região proximal) e uma ulna esquerda completa.

### ESCÁPULA (s)

As escápulas de UFRGS-PV-0152-T possuem um estado regular de fossilização, já que suas bordas apresentam muitas fraturas de modo que algumas de suas partes não foram preservadas com detalhe (FIGURA 50). Este osso tem um aspecto planar, sendo látero-medialmente achatado com sua face lateral convexa e a face medial côncava. É alongado dorso-ventralmente (com 255 mm de comprimento medido a partir da escápula esquerda) tendo a sua porção posterior mais robusta que a anterior. Assim como na maior parte dos “rauissúquios”, a região central das escápulas de UFRGS-PV-0152-T é estreita, contendo sua maior expansão ântero-posterior na extremidade dorsal (com 124,6 mm de comprimento medido a partir da escápula esquerda). Um padrão inverso é observado em *Effigia*, no qual a extremidade distal é acuminada.

Na porção pósterio-ventral das escápulas de UFRGS-PV-0152-T é possível observar em vista posterior uma expansão óssea látero-medial que constitui a faceta articular da fossa glenóide. Acima desta faceta, nota-se principalmente na escápula direita em vista lateral, a presença de uma saliência óssea semelhante (**M.t**) à de *Rauisuchus* (BSPHG AS 1933L-91). Esta saliência óssea é desenvolvida na forma de um tubérculo (= “roughly pitted” *sensu* GOWER & SCHOCH, 2009; ou “teardrop-shaped tuber” *sensu* NESBITT, 2011) em *Batrachotomus* e *Prestosuchus chiniquensis* (melhor observado na escápula esquerda do lectótipo BSPHG AS 1933L-12, e em UFRGS-PV-0629-T) sendo um local de fixação (origem) da cabeça escapular do *M. triceps*/ **M.t** (GOWER, 2003; GOWER & SCHOCH, 2009). Todavia, *Qiaosuchus*, *Arizonasaurus*, *Poposaurus*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Postosuchus kirkpatricki* não contêm uma saliência bem desenvolvida nesta região, tendo no máximo uma cicatriz ou uma leve convexidade óssea.

Em vista lateral, apenas a escápula direita de UFRGS-PV-0152-T preservou a extremidade ântero-ventral, onde é há um processo acrômio (**ap**) semelhante ao preservado na escápula direita de *Batrachotomus* (SMNS-80271). Esta estrutura apresenta-se com um leve espessamento ósseo tendo aspecto chanfrado, e posicionado aproximadamente no mesmo nível e na margem oposta (anterior) do tubérculo para a fixação do *M. triceps*.



## CORACÓIDE (co)

Apenas o coracóide esquerdo de UFRGS-PV-0152-T foi preservado de modo desarticulado e tendo a maior parte de suas bordas danificadas (FIGURA 50). Este osso assemelha-se ao de *Prestosuchus chiniquensis* e *Batrachotomus*, possuindo um formato suboval, com o maior diâmetro no eixo ântero-posterior (166 mm), e aspecto laminar, sendo a sua face medial côncava e a lateral convexa. Tendo em vista a não preservação da porção ântero-ventral da escápula esquerda, não podemos determinar se existe um entalhe na porção anterior da articulação entre a escápula e o coracóide de UFRGS-PV-0152-T. Nos “rauissúquios” que preservam esta região, como *Prestosuchus chiniquensis*, *Procerosuchus*, *Lotosaurus*, *Qianosuchus* e *Postosuchus kirkpatricki*, existe um entalhe (**ent**) na porção anterior da articulação escápulo-coracóide, que é bem desenvolvido em *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002).

Já na região pósterodorsal do coracóide de UFRGS-PV-0152-T, existe uma protuberância óssea que constitui a superfície ventral da fossa glenóide. Esta superfície articular contribui com a maior parte da fossa glenóide (**gf**), avançando posteriormente em relação a porção escapular desta fossa, como também observado em *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Procerosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Yarasuchus*. Padrão este que difere do encontrado em *Arizonasaurus* e *Qianosuchus*, onde tanto a porção escapular como coracoidal da glenóide estão no mesmo nível.

De modo geral, ao se avaliar a maneira com que a escápula esquerda se articula com o coracóide de UFRGS-PV-0152-T, percebe-se que a fossa glenóide (**gf**) exhibe uma orientação pósterolateral como a de *Prestosuchus chiniquensis*, *Batrachotomus*, “*Mandasuchus*” e *Arizonasaurus*, contrastando com a orientação posterior da glenóide em *Rauisuchus*, *Procerosuchus*, *Postosuchus*, *Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus*. Ventralmente à glenóide existe um sulco que atribui um aspecto de lábio à borda ventral da glenóide; este sulco que está também é presente em *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Prestosuchus* e *Procerosuchus*, possivelmente se refere a marca articular do coracóide com a interclavícula.

Na porção póstero-ventral do coracóide de UFRGS-PV-0152-T, o processo pós-glenóide é tênue e arredondado, assim como nos demais “rauissúquios” avaliados. Em torno da região central do coracóide, anterior e próximo à glenóide coracoidal, está o forame coracóide (**cf**) que serve para a passagem do nervo supracoracóideo. Ventralmente a este forame, UFRGS-PV-0152-T apresenta uma superfície óssea elevada que ocupa a posição da crista coracoidea (**crst.co**), que é orientada ântero-posteriormente, tendo início na borda póstero-ventral do coracóide (ventral ao sulco que está abaixo da glenóide) e projeta-se ântero-dorsalmente até o nível abaixo do forame coracóide onde prossegue anteriormente até atingir a margem ântero-ventral do osso. Tal crista foi interpretada por Nesbitt (2011) como uma autapomorfia para o táxon *Prestosuchus chiniquensis* com base na preservação

desta característica no lectótipo BSPHG AS 1933L-12. Contudo, consideramos que o material UFRGS-PV-0629-T, interpretado por Mastrantonio (2010) como *Prestosuchus chiniquensis*, igualmente ostenta tal crista. Adicionalmente, em análise pessoal, tal crista também é perceptível em *Procerosuchus celer* (BSPHG AS 1933L-34) sendo pouco desenvolvida possivelmente pelo diminuto tamanho deste táxon. Outro táxon em que esta crista é considerada aqui como presente é *Batrachotomus*, e apesar de não ser tão conspícua como a do lectótipo (BSPHG AS 1933L-12) de *Prestosuchus chiniquensis*, em *Batrachotomus* esta estrutura é tão ressaltada quanto a de ULBRA PVT 281 (possivelmente um *Prestosuchus*) que está sob preparação do paleontólogo Sérgio Furtado Cabreira.

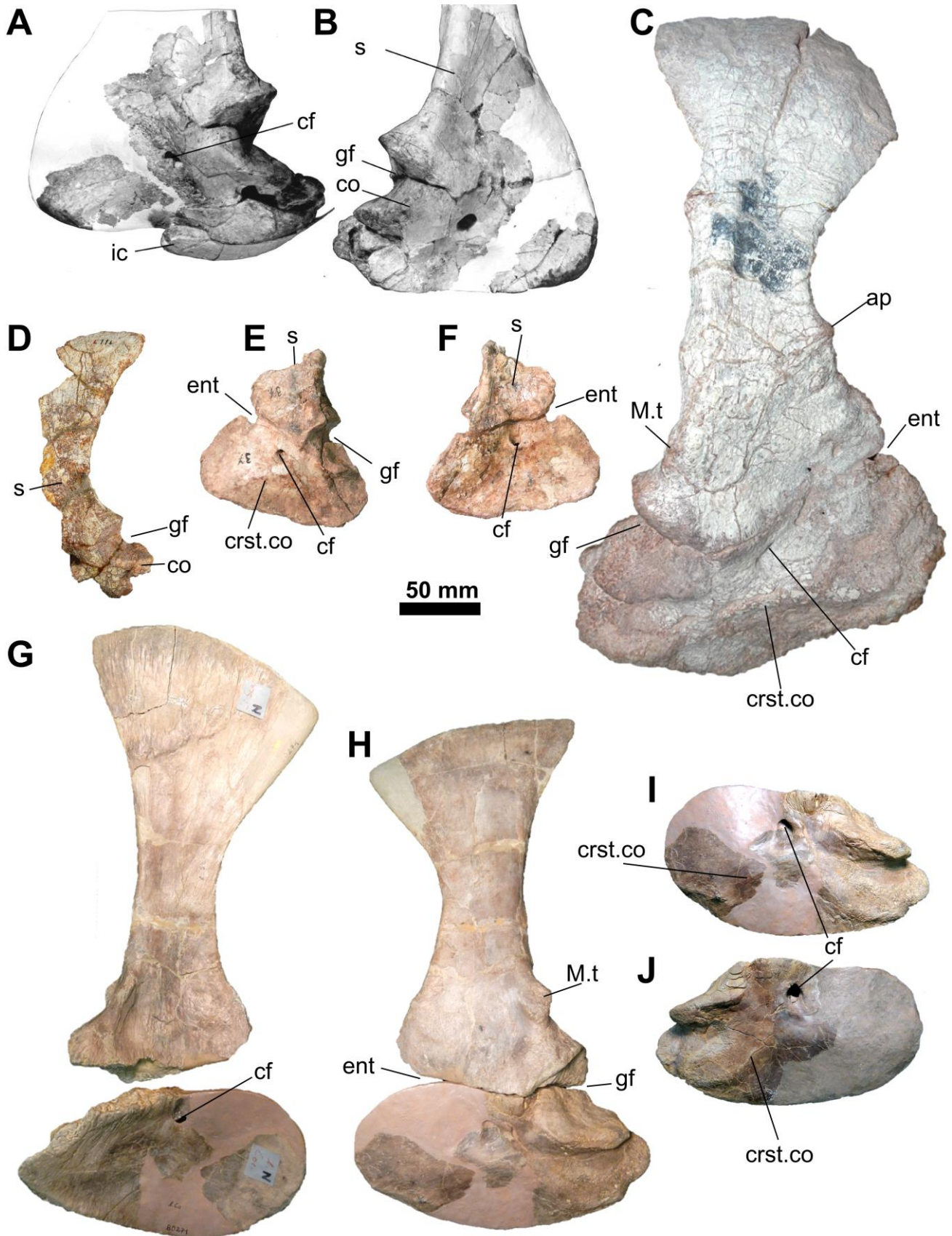


Figura 47 – Elementos das cinturas escapulares de alguns “rauissúquios”. Conjunto escapulo-coracóide esquerdo com interclavícula de *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.* (2008) em vista lateral (A) e medial (B). Conjunto escapulo-coracóide direito de *Prestosuchus chiniquensis* (espécime UFRGS-PV-0629-T *sensu* MASTRANTONIO, 2010) em vista lateral (C). Conjunto escapulo-coracóide esquerdo de “*Mandasuchus*” em vista lateral (D). Porção ventral da escápula articulado com o coracóide esquerdo de *Procerosuchus celer* (BSPHG AS 1933L-34) em vista lateral (E) e medial (F). Escápula e coracóide esquerdos de *Batrachotomus* (SMNS 80271) em vista medial (G) e lateral (H), e detalhe do coracóide esquerdo (SMNS 80271) (I) e direito (SMNS 80271) (J) em vista lateral. Abreviaturas: **ap**, processo acrómio; **cf**, forame

coracóide; **co**, coracóide; **crst.co**, crista coracoidea; **ent**, entalhe entre a escápula e o coracóide; **gf**, fossa glenóide; **ic**, interclavícula; **M.t**, superfície para origem do músculo tríceps; **s**, escápula. Escala única de **50 mm**.

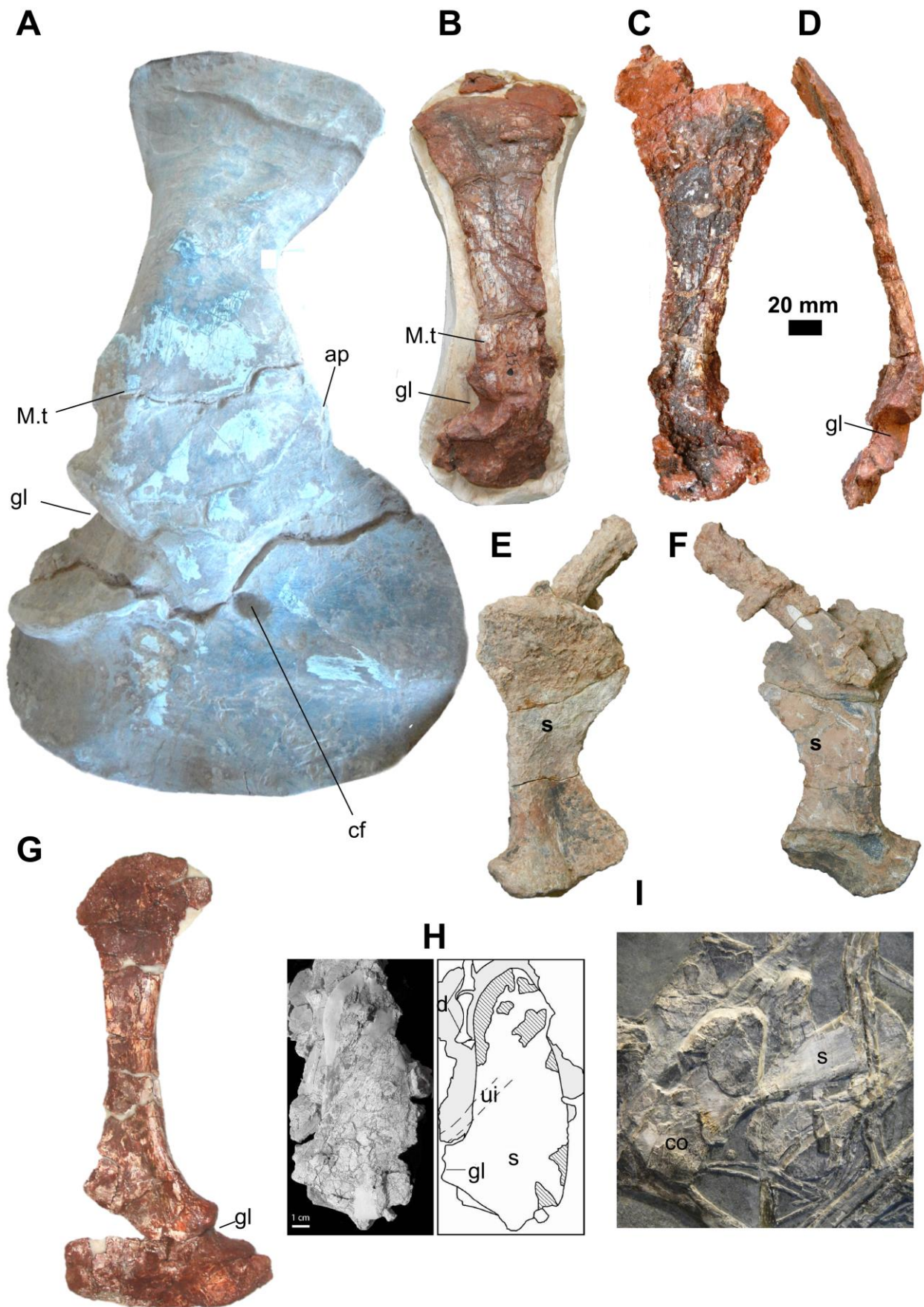


Figura 48 – Elementos das cinturas escapulares de alguns “rauisúquios”. Conjunto escapulo-coracóide direito de ULBRA PVT 281 (um “Rauisuchia” indet.) em vista lateral. Conjunto escapulo-coracóide direito de *Rauisuchus* (BSPHG

AS 1933L-91 em vista lateral (B), medial (C) e posterior (D). Escápula direita de *Decuriasuchus* em vista lateral (E) e medial (F). Conjunto escapulo-coracóide esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002 *sensu* WEINBAUM 2011) em vista lateral (G). Escápula direita de *Effigia* (AMNH FR 30587 *sensu* NESBITT, 2007) em vista lateral com a ilustração da foto (H). Conjunto escapulo-coracóide direito de *Ticinosuchus* (PIZ T2817) em vista medial (I). Para as abreviaturas *vide* FIGURA 47. Escala de 20 mm para A-G e I, e de 10 mm para H.

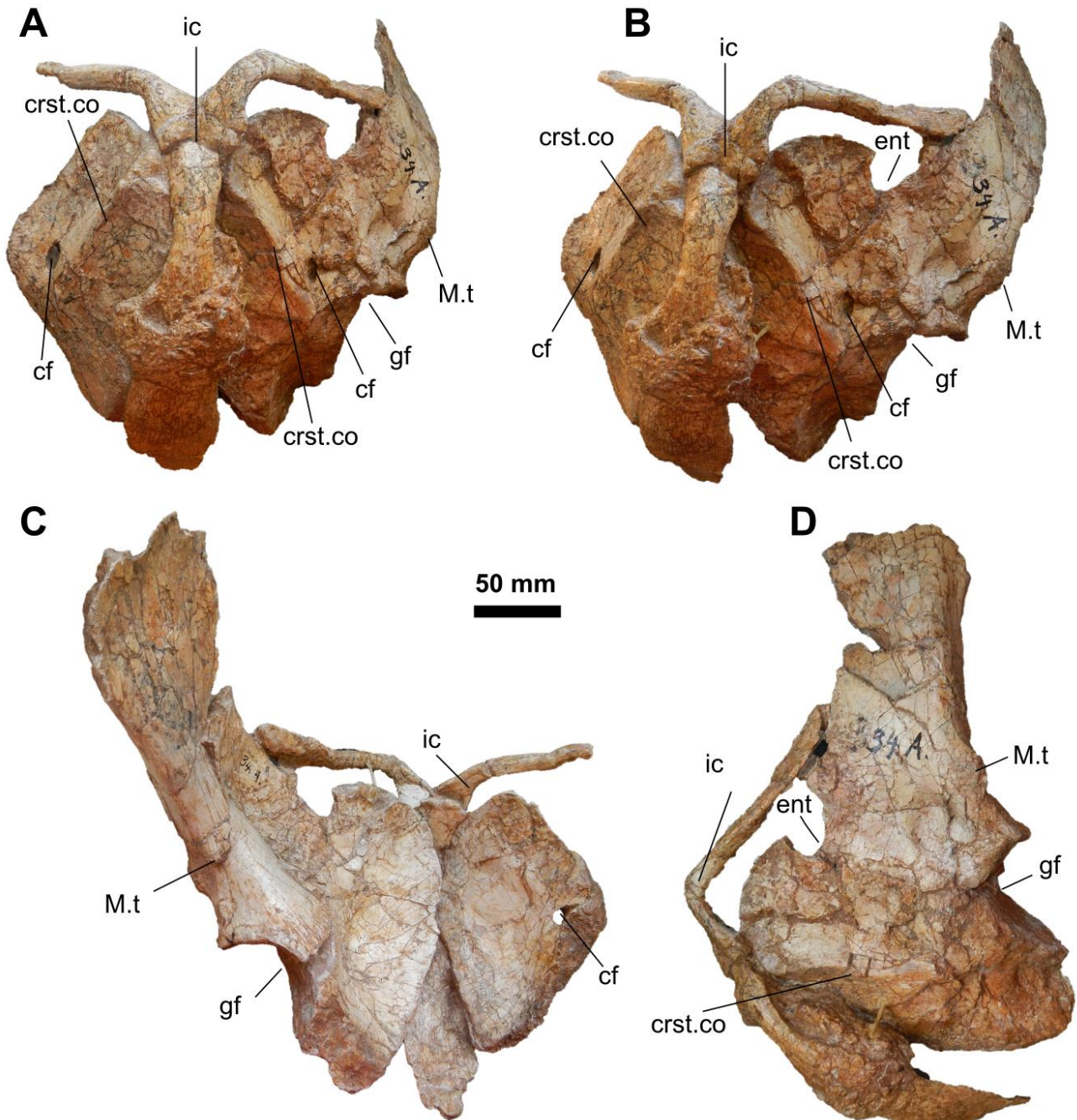


Figura 49 – Cintura escapular do lectótipo (BSPHG AS 1933L-12) de *Prestosuchus chiniquensis* em vista anterior (A), ântero-lateral (B), posterior (C) e lateral (D). Para as abreviaturas *vide* FIGURA 47. Escala de 50 mm para toda esta estampa.

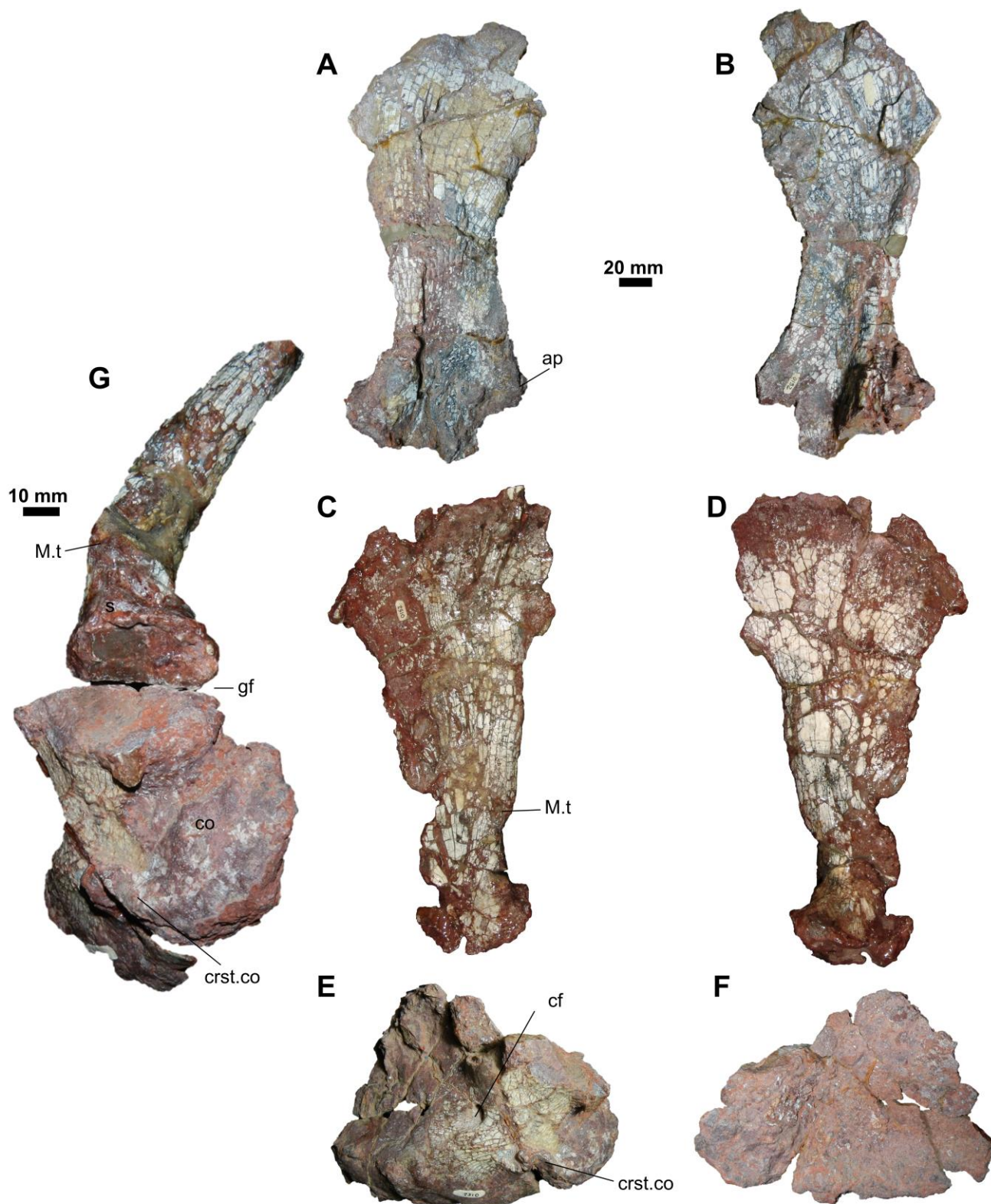


Figura 50 – Cintura escapular de UFRGS-PV-0152-T. Escápula direita em vista lateral (A) e medial (B). Escápula esquerda em vista lateral (C) e medial (D). Coracóide esquerdo em vista lateral (E) e medial (F). Detalhe da articulação escápulocoracóide esquerda em vista posterior (G). Abreviaturas: **ap**, processo acrómio; **cf**, forame coracóide; **co**, coracóide; **crst.co**, crista coracoidea; **gf**, fossa glenóide; **M.t**, superfície para origem do músculo tríceps; **s**, escápula. Escala de 10 mm (G) e de 20 mm (A-F).

## ÚMERO (u)

Em UFRGS-PV-0152-T foram preservados ambos os úmeros, de modo desarticulado ao resto do esqueleto (FIGURA 53). O úmero esquerdo está integralmente preservado (apesar de apresentar sua porção distal fraturada e deslocada ventralmente da posição anatômica), sendo que do úmero direito, apenas a porção proximal foi encontrada.

O padrão morfológico do úmero de UFRGS-PV-0152-T assemelha-se ao de alguns “rauissúquios”, que é constituído basicamente por duas superfícies (uma dorsal/proximal e outra ventral/distal) alongadas médio-lateralmente e achatadas ântero-posteriormente. Estas duas superfícies estão interligadas em seu eixo por uma porção óssea alongada verticalmente em forma haste (que é aproximadamente oval em secção proximal). Em relação às proporções apresentadas pelas superfícies ósseas do úmero esquerdo de UFRGS-PV-0152-T, este possui um comprimento total (=dorso-ventral) de 236 mm, tendo, portanto, uma medida de 67% do comprimento total do seu fêmur (que mede 352 mm). Uma relação onde o comprimento do úmero é igual ou superior a 60% do fêmur também está estabelecida em *Ticinosuchus*, *Batrachotomus*, *Decuriasuchus*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) e possivelmente em *Postosuchus kirkpatricki*, no qual esta razão é menor do que 67% (ou menor do que 2/3 o comprimento femoral). Já em relação à escápula, o úmero de UFRGS-PV-0152-T também é menor, ao contrário de *Ticinosuchus* que possui o comprimento do úmero um pouco maior que o da escápula.

Em relação às proporções avaliadas entre diferentes regiões do próprio úmero, UFRGS-PV-0152-T tem o comprimento médio-lateral da extremidade proximal deste osso (que é de 89,2 mm) maior do que duas vezes a largura da sua haste (32 mm), relação esta que confere com o apresentado por *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), *Batrachotomus*, *Qianosuchus*, *Ticinosuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, “*Mandasuchus*”, *Procerosuchus* e *Xilousuchus*, diferindo da relação exibida por *Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus*, nos quais a extremidade proximal é pouco desenvolvida, sendo menor do que duas vezes a largura da sua haste. Já o comprimento médio-lateral da extremidade distal do úmero (que é de 76 mm) tem mais do que 1,5 vezes a largura do eixo (32 mm), sendo este padrão similar ao de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), *Batrachotomus*, “*Mandasuchus*”, *Procerosuchus* e *Stagonosuchus*, que por sua vez difere da proporção de *Postosuchus* e *Effigia*, nos quais a extremidade distal é mais expandida em relação a haste do úmero (FRANÇA, 2011). Outra relação que se estabelece (LANGER & BENTON, 2006) é a de que o comprimento médio-lateral da extremidade distal do úmero possui menos do que 30% do comprimento total do osso (= altura de 236 mm), sendo esta proporção verificada nos demais “rauissúquios” que preservam esta região - e.g. *Ticinosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Procerosuchus*,

*Qianosuchus*, *Poposaurus gracilis* Yale<sup>2</sup>, *Lotosaurus*, *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), *Batrachotomus* e *Postosuchus* - contrastando com um valor maior do que 30% para esta mesma razão em dinossaúrios sauropodomorfos (*Efraasia*, *Saturnalia* e *Plateosaurus engelhardti*) e no arcossauriforme não-arcossauriano *Erythrosuchus*.

A superfície proximal do úmero de UFRGS-PV-0152-T é côncava em sua face anterior, tendo uma maior expansão látero-medial do que a porção distal, sendo também mais achatada ântero-posteriormente. Na face anterior da superfície proximal do úmero, perto da borda lateral, existe uma área bem desenvolvida, elevada e acuminada (ou projetada anteriormente) que constitui a crista deltopeitoral (**dpc**). Já na face posterior da região proximal do úmero, existe próximo a sua face lateral, mas acima do nível da crista deltopeitoral, uma região rugosa que caracteriza a superfície para origem do músculo tríceps (**M.t**). Já a borda medial da porção proximal do úmero, quando observada em vista anterior ou posterior, diverge do seu eixo medialmente, dando ao osso, de modo geral, o aspecto de que o perfil da borda medial é mais côncavo do que o lateral. Em seu ápice, esta região medial é constituída pelo tuberosidade medial (**mt**), que assim como em *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T) é separada da cabeça umeral por um entalhe que é melhor observado em vista posterior. A cabeça umeral, por sua vez, é restrita à superfície proximal do úmero em UFRGS-PV-0152-T, sendo este padrão semelhante ao verificado na maioria dos “rauissúquios”, exceto em *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P90 02) e *P. alisonae* (UNC 15575), nos quais esta estrutura é projetada posteriormente, tendo o formato de um gancho (“hooked” *sensu* NESBITT, 2011).

Apenas a porção distal do úmero esquerdo de UFRGS-PV-0152-T foi preservada, e ela é construída por dois côndilos, o entepicôndilo (**ent**) ou côndilo ulnar (medial), e o ectepicôndilo (**ect**) ou côndilo radial (lateral). Em *Batrachotomus* e *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T) o entepicôndilo é mais desenvolvido que o ectepicôndilo, ao contrário do descrito para *Postosuchus kirkpatricki* (*sensu* WEINBAUM, 2013), o qual ostenta um côndilo radial maior. Todavia, a visualização desta relação em UFRGS-PV-0152-T esta prejudicada, já que a região distal do úmero como um todo está com muitas fraturas. De qualquer forma, além da presença de ambos os côndilos, é possível discernir um sulco troclear que separa ambos os côndilos, bem como um flange ectepicôndilar (processo supinatório/**sup.proc**), melhor observada em vista lateral, que encobre dorsalmente um entalhe que serve para a passagem do nervo radial e vasos associados. Tanto este flange como o entalhe ectepicôndilar estão presentes na maioria dos “rauissúquios”, exceto em *Effigia* e *Shuvosaurus*.

<sup>2</sup> O exemplar referido como *Poposaurus gracilis* Yale, reporta-se ao material depositado em Yale Peabody Museum (EUA) e catalogado como YPM VP 057100, mas que foi coletado na base da Formação Chinle (Membro Monitor Butte – Neotriássico, Utah – EUA. O mesmo foi descrito por Gauthier *et al.*, 2011.



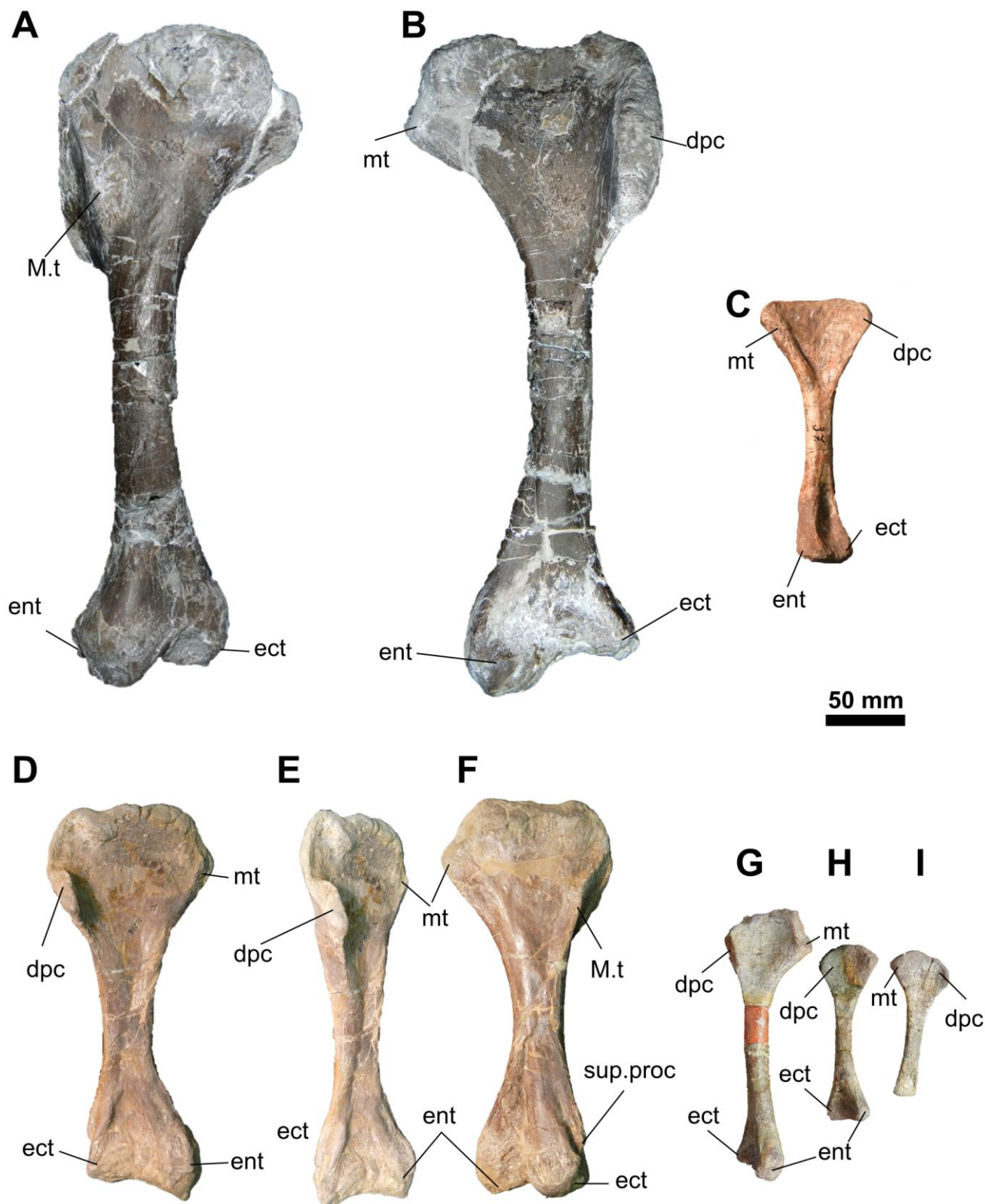


Figura 51 – Umeros de alguns arcossaurios Umero esquerdo de *Smok wawelski* ZPAL V.33 em vista posterior (A) e anterior (B). Umero esquerdo de *Procerosuchus celer* (BSPHG AS 1933L 135) em vista anterior (C). Umero direito de *Batrachotomus* (SMNS 80275) em vista anterior (D) ântero-lateral (E) e posterior (F). Umeros direito (G-H) e esquerdo (I) em vista anterior de “*Mandasuchus*”. Abreviaturas: **dpc**, crista deltopeitoral; **ect**, ectepicôndilo; **ent**, entepicôndilo; **mt**, tuberosidade medial; **M.t**, superfície para origem do músculo tríceps; **sup.proc**, processo supinatório Escala de **50 mm** para toda esta estampa.

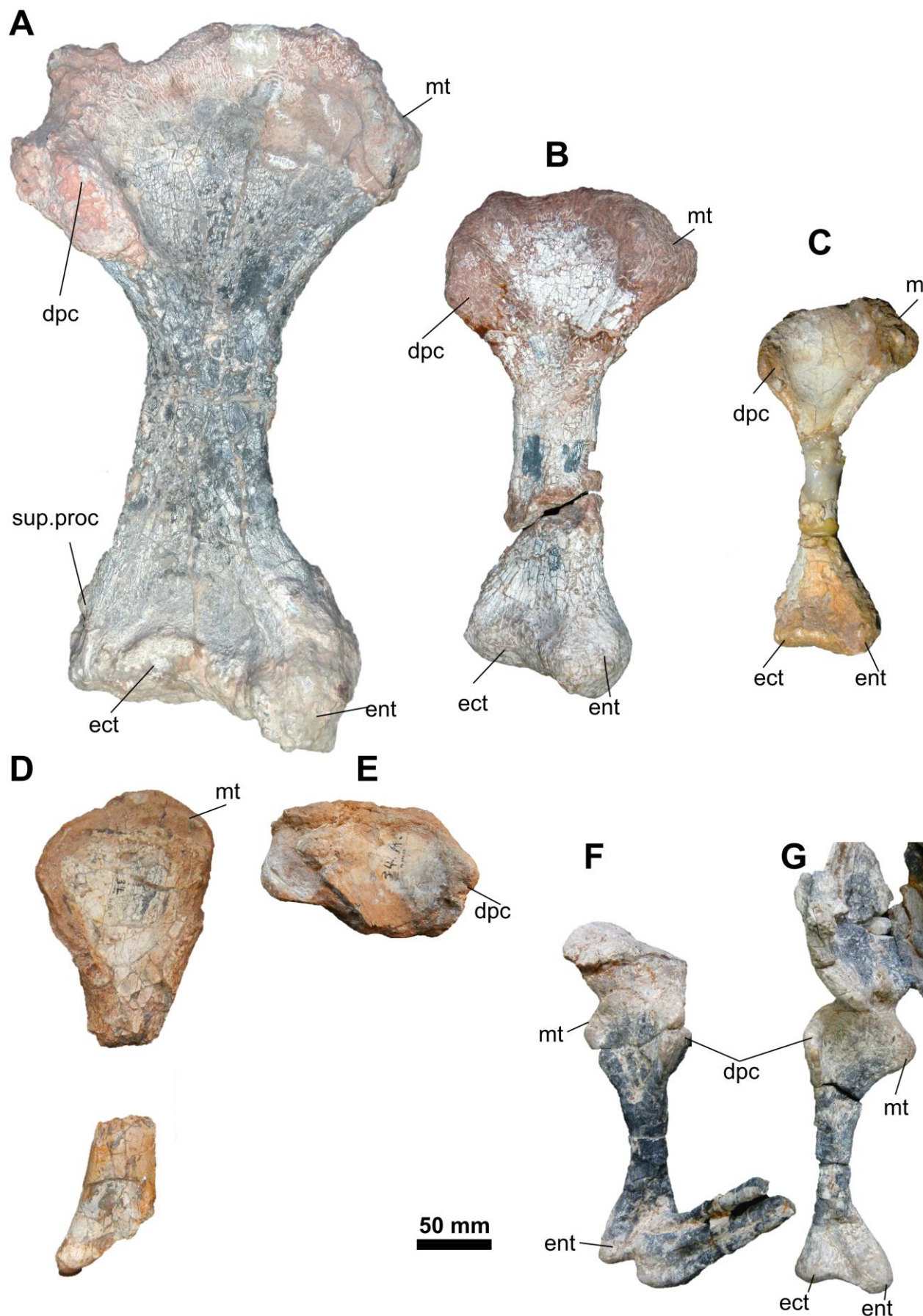


Figura 52 – Umeros de alguns “rauissúquios”. Umero direito de um *Rauisuchia* indet. (UFRGS-PV-0846-T) em vista anterior (A). Umero direito de *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* MASTRANTONIO 2010 UFRGS-PV-0629-T) em vista anterior. Umero direito de *Prestosuchus chiniquensis* (*sensu* LACERDA 2011, CPEZ-239b) em vista anterior (C). Porção proximal (BSPHG AS 1933 L 34) e medial (BSPHG AS 1933 L 35) do úmero direito de *Prestosuchus chiniquensis* em

Tiago Raugust

vista anterior (**D**), e vista anterior da porção proximal do úmero esquerdo (BSPHG AS 1933 L 35) (**E**). Umero esquerdo (**F**) e direito (**G**) de *Decuriasuchus* em vista anterior. Abreviaturas: **dpc**, crista deltopeitoral; **ect**, ectepicôndilo; **ent**, entepicôndilo; **mt**, tuberosidade medial; **sup.proc**, processo supinatório Escala de **50 mm** para toda esta estampa.

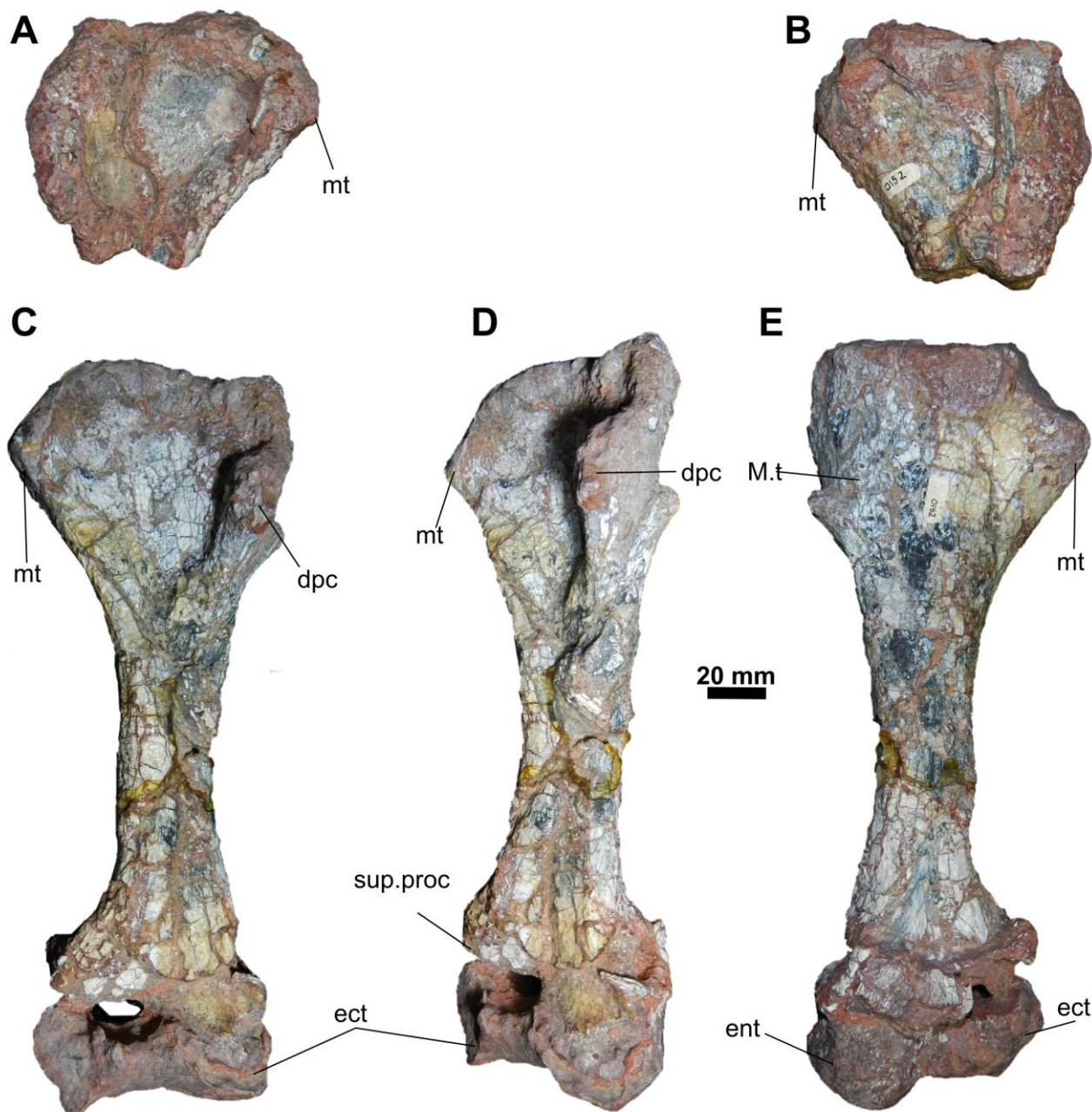


Figura 53 – Umeros de UFRGS-PV-0152-T. Região proximal do úmero direito em vista anterior (**A**) e posterior (**B**). Umero esquerdo em vista anterior (**C**), ântero-lateral (**D**) e posterior (**E**). Abreviaturas: **dpc**, crista deltopeitoral; **ect**, ectepicôndilo; **ent**, entepicôndilo; **mt**, tuberosidade medial; **M.t**, superfície para origem do músculo tríceps; **sup.proc**, processo supinatório Escala de **20 mm** para toda esta estampa.

## ULNA (ul)

Em UFRGS-PV-0152-T apenas a ulna esquerda está preservada, contudo apresentando um tênue grau de achatamento látero-medial (FIGURA 55). Este osso está com sua face medial fragmentada, sendo que a face lateral do seu eixo ostenta uma projeção nodular elevada que possivelmente foi resultado de um agregado de partículas ósseas e sedimento circundante.

A porção proximal possui um formato subtriangular em secção transversal com o ângulo mais agudo direcionado anteriormente. O processo olecrano (**ol**) de UFRGS-PV-0152-T é pouco desenvolvido e constitui-se de uma projeção óssea acuminada dorsalmente, semelhante ao verificado em *Batrachotomus*, *Ticinosuchus* e *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), contrastando com o processo bem desenvolvido de *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.* (2008), *Fasolasuchus tenax* Bonaparte (1981), *Smok wawelski* (obs. pess.) e *Postosuchus kirkpatricki* Weinbaum (2002). Contudo, esta diferença no grau de desenvolvimento do processo olecrano, segundo Mastrantonio (2010), pode ser resultado da diferença no grau de ossificação nestes espécimes. A região ântero-ventral ao processo olecrano é projetada anteriormente e constitui com o citado processo, em vista lateral ou medial, uma superfície côncava que serve para articulação com o sulco troclear do úmero. Já a face posterior do processo olecrano é convexa em perfil, tendo uma superfície rugosa (**M.tr**) onde ocorre a fixação do *M. triceps*. Devido ao mal estado preservacional, não se pôde determinar a presença de um “tubérculo lateral” (**lat.tub**) na face lateral da extremidade proximal da ulna, como verificado em *Postosuchus alisonae*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Fasolasuchus*, *Smok*, *Batrachotomus*, *Ticinosuchus* e *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T).

Na face medial da ulna de UFRGS-PV-0152-T, existe um sulco vertical que parte da porção ventral do processo olecrano e se desvanece no terço proximal do osso, sendo que na porção medial do eixo do osso este sulco reaparece. Este sulco possivelmente indica a articulação com o rádio e é verificado também em *Postosuchus alisonae*, *Smok*, *Batrachotomus* e *Ticinosuchus*. O comprimento total da ulna de UFRGS-PV-0152-T é de 255 mm sendo, portanto, maior que o comprimento total do úmero, proporção essa que até o momento só é verificada em *Ticinosuchus*, já que em *Batrachotomus*, *Effigia* e *Postosuchus kirkpatricki* ambos os ossos possuem tamanhos equivalentes, mas em *Postosuchus alisonae* a ulna perfaz 92% do tamanho do úmero.

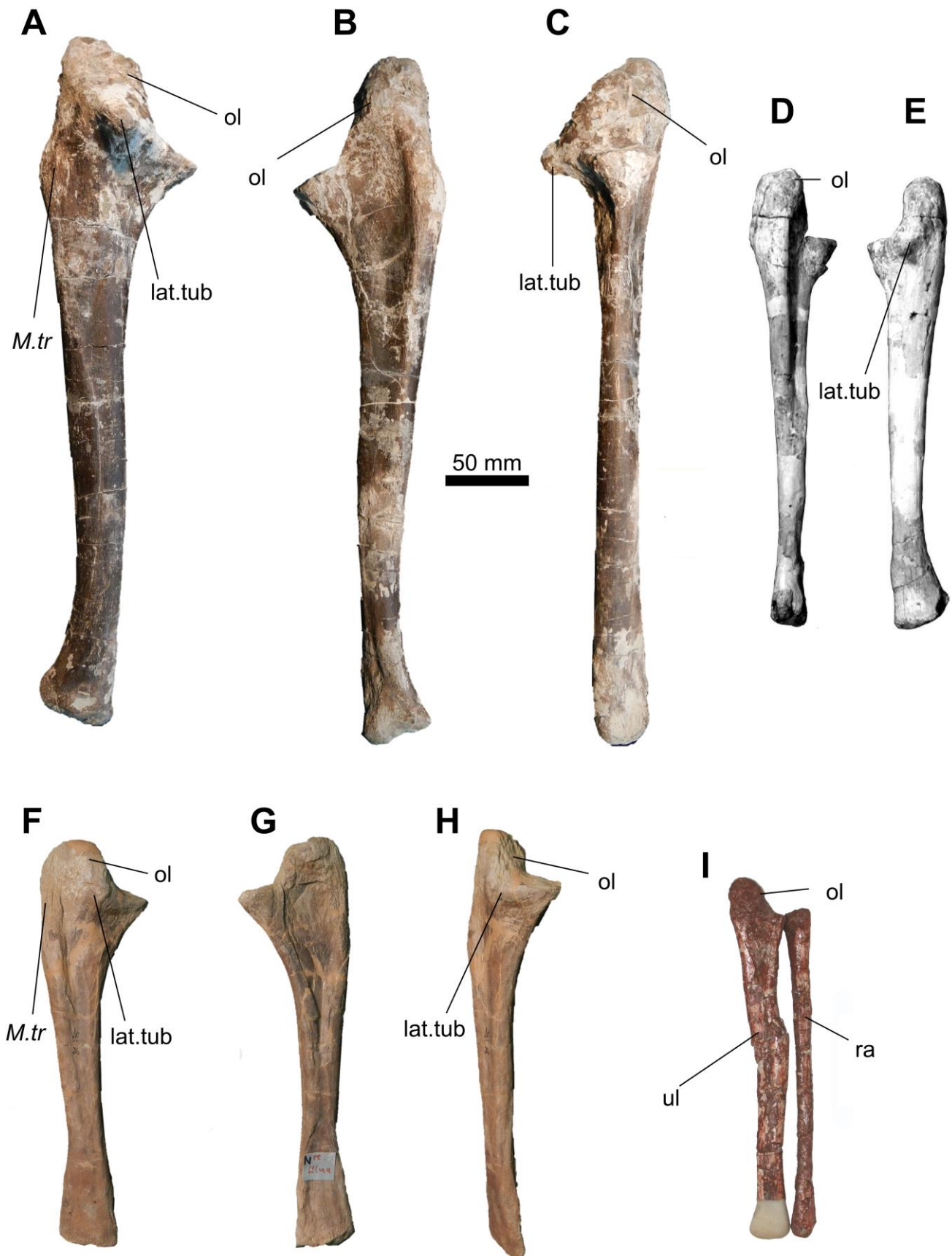


Figura 54 – Ulna direita de *Smok* em vista lateral (A), medial (B) e anterior (C). Ulna esquerda de *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.* (2008) em vista medial (D) e lateral (E). Ulna direita de *Batrachotomus* (SMNS 80275) em vista lateral (F), medial (G) e anterior (H). Ulna e radio esquerdos de *Postosuchus kirkpatricki* (*sensu* Weinbaum 2002) em vista pósterolateral. Abreviaturas: **lat.tub**, tubérculo lateral; **M.tr.** área de fixação do *M. triceps*; **ol**, processo olecrano; **ra**, radio; **ul**, ulna. Escala única de 50 mm.

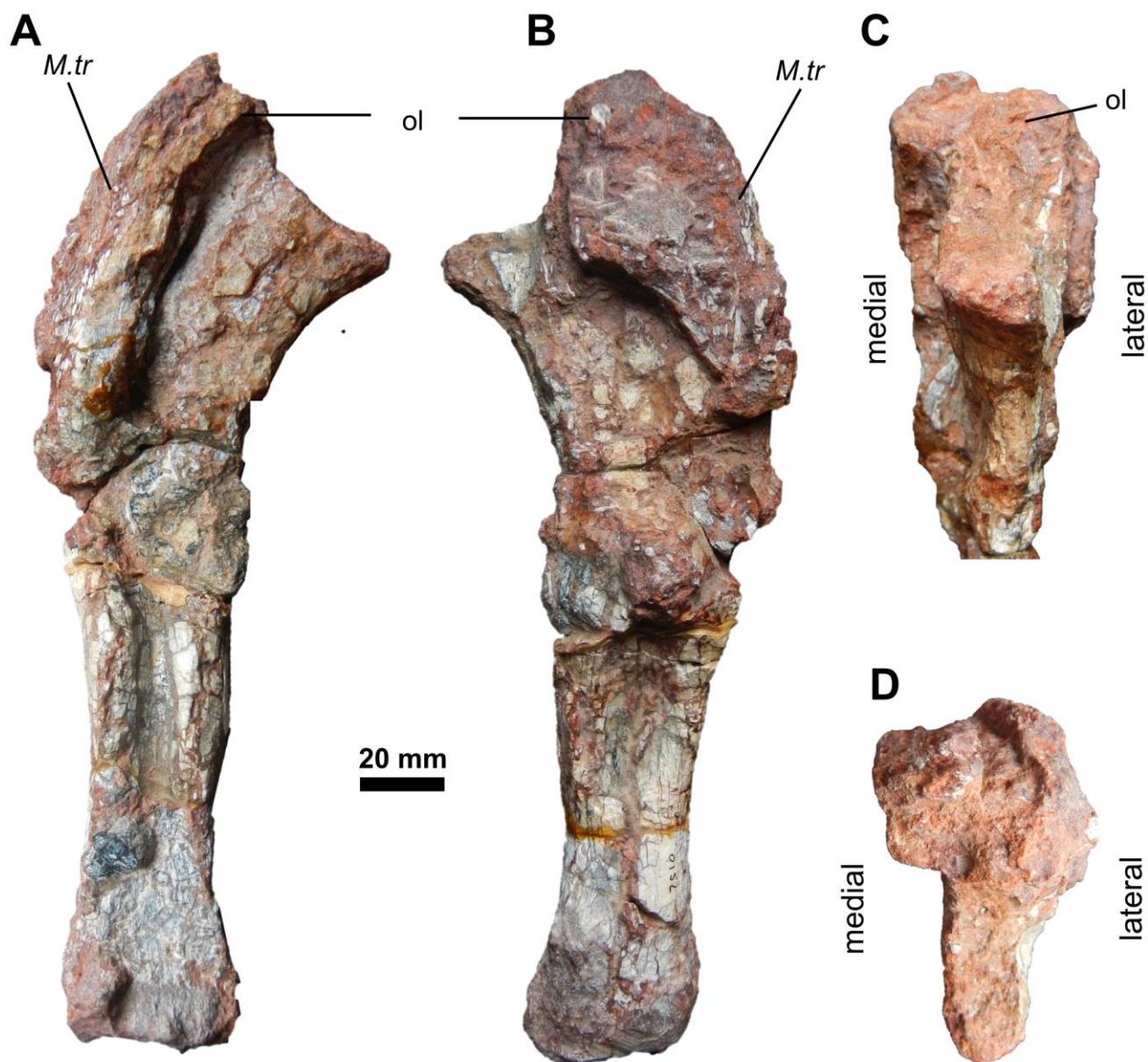


Figura 55- Ulna esquerda de UFRGS-PV-0152-T em vista medial (A), lateral (B), e detalhe da porção proximal em vista anterior (C) e dorsal (D). Abreviaturas: *M.tr.* área de fixação do *M. triceps*; *ol*, processo olecrano. Escala única de 20 mm.

Tabela 7. Relação dos ossos da cintura pélvica e membro posterior do exemplar UFRGS-PV-0152-T e de alguns integrantes “rauisúquios”. Adaptado de Mastrantonio (2010).

TAXONS	Il	isq	Pub	Fêm	Tib	Fib	Tar	dig
UFRGS PV-0152-T	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (CPEZ-239b <i>sensu</i> Lacerda 2012)	X*	X*	-	X	X	-	-	X*
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS-PV-0629-T <i>sensu</i> Mastrantonio 2010)	X	X	X	X	X	X	-	X*
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> (UFRGS PV-0156-T <i>sensu</i> Barberena 1978; Azevedo 1995a, 1995b)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prestosuchus chiniquensis</i> Huene 1938a; Huene 1942	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hoplitosuchus rauli</i> Huene 1938a	X	X	-	X	X	-	X*	-
<i>Prestosuchus loricatus</i> Huene 1938a	-	X	-	-	-	-	X*	X*
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> Gower 1999	X	X	X	X	X	X	X*	X*
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; Weinbaum, 2011	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Postosuchus alisonae</i> Peyer <i>et al.</i> , 2008	-	-	X*	-	X	X	X	X
<i>Ticinosuchus ferox</i> Krebs 1965; Lautenschlager & Desojo 2011.	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tikisuchus romeri</i> Chatterjee & Majumdar 1987	-	-	X	-	-	-	X*	-
<i>Arganasuchus dutuitti</i> Jalil & Peyer 2007	-	-	X*	X	X*	X	-	-
<i>Fasolasuchus tenax</i> Bonaparte 1981	-	X*	X*	X	-	X	X	-
<i>Rauisuchus tiradentes</i> Huene 1938a; Lautenschlager 2008	X	-	X	-	X	X	X*	X*
<i>Stagonosuchus nyassicus</i> Huene 1938b (Gebauer 2004)	X	X	X	-	X	-	-	-
<i>Polonosuchus silesiacus</i> Sulej 2005								
<i>Teratosaurus suevicus</i> Galton 1985	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yarasuchus deccanensis</i> Sen 2005	X	-	X	X	X	-	-	-
<i>Procerosuchus celer</i> Huene 1938a	-	-	-	X*	X	X	-	X*
<i>Saurosuchus galilei</i> Alcober 2000; Nesbitt 2011	X	X	X*	X*	X	X	X	X
<i>Arizonasaurus babbitti</i> Nesbitt 2005	X	X	X	X*	-	-	-	-
<i>Xilousuchus sapingensis</i> Wu 1981	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Effigia okeeffeae</i> Nesbitt & Norell 2006	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Decuriasuchus quartacolonia</i> França 2011	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Qianosuchus mixtus</i> Li <i>et al.</i> , 2006	X	X	X	X	X	X	X	X

Legenda: x, presença; -, ausência; x\*= incompleto; x?= dúvida na identificação.

## CINTURA PÉLVICA E MEMBROS POSTERIORES

A cintura pélvica de UFRGS-PV-0152-T é uma das estruturas melhores preservadas neste espécime (FIGUA 60). O ílio compõe a porção dorsal desta cintura e nele devem se articular em sua face medial as costelas das vértebras sacrais, já na sua face lateral existe também uma superfície que serve para articulação com a região proximal do fêmur, denominada acetábulo. No limite ântero-ventral do acetábulo o ílio de UFRGS-PV-0152-T encontra-se em articulação a porção dorsal (ou proximal) do púbis, enquanto que o limite pósterio-ventral do acetábulo está articulado à porção proximal do ísquio. Juntos com seus antímero articulados medialmente entre si, o ílio, ísquio e púbis compõem a estrutura pélvica de UFRGS-PV-0152-T. Adicionalmente temos os membros posteriores, todos desarticulados, como o par femoral (do qual o fêmur esquerdo apresenta a porção proximal reconstituída), a tíbia esquerda, ambas as fíbulas (sendo ausente a porção proximal da fíbula direita), um possível astrágalo esquerdo, um calcâneo esquerdo, além de 9 falanges (dentre as quais, encontra-se uma ungueal).

### ÍLIO (II)

O ílio de UFRGS-PV-0152-T (Fig. 60) assemelha-se ao de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) sendo construído dorsalmente por uma lâmina ilíaca (que ostenta dois processos: um anterior/pré-acetabular e outro posterior que é mais desenvolvido), no qual a face medial desta lâmina ilíaca serve para articulação com as costelas sacrais. Outra região anatômica que compõe o ílio está situada ventralmente e configura-se como uma área circular para articulação com a porção proximal do fêmur. Esta escavação constrói junto com seu limite articular pósterio-ventral com o ísquio e ântero-ventral com o púbis, o acetábulo (ac) que tem cerca de 95,5 mm de largura no lado direito e 101,6 mm no esquerdo.

O ílio de UFRGS-PV-0152-T resguarda a mesma proporção da maioria dos “rauissúquios” nos quais a medida dorso-ventral (altura) do acetábulo e da lâmina ilíaca são semelhantes, padrão este que contrasta com o dos táxons *Lotosaurus*, *Shuvosaurus*, *Effigia*, *Smok* e possivelmente de *Sillosuchus*, nos quais a lâmina ilíaca é mais alta que a medida entre o limite dorsal do acetábulo e a articulação púbico-isquiática.

Por sua vez, a lâmina ilíaca de UFRGS-PV-0152-T exhibe um comprimento ântero-posterior de 228 mm (medida do ílio esquerdo), tendo aproximadamente 4,5 vezes a sua altura (medida da porção dorsal do acetábulo até o limite dorsal da referida lâmina= 50,7 mm), sendo este padrão similarmente verificado em *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Qianosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Sillosuchus*, *Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus*, “*Mandasuchus*”, *Stagonosuchus* e *Yarasuchus*. Contudo, uma lâmina menos alongada posteriormente esta presente em *Smok*, *Lotosaurus*, *Shuvosaurus* e *Decuriasuchus*.



A margem dorsal da lâmina do ílio assemelha-se a de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), *Postosuchus alisonae*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Decuriasuchus* e *Rauisuchus*, sendo ligeiramente côncava ao ser observada em perfil lateral. Existem ainda formas “rauissuquianas” onde este perfil é retilíneo, como em *Batrachotomus*, *Stagonosuchus*, *Arizonasaurus* e “*Mandasuchus*”, ou podendo também ser escavado “em formato de sela” (=saddle-shaped *sensu* BRUSATTE *et al.*, 2010) como no caso de *Bromsgroveia*, *Teratosaurus*, e possivelmente em *Effigia* e *Poposaurus*. De modo geral, esta margem da lâmina ilíaca exibe em vista lateral uma rugosidade em toda a sua extensão ântero-posterior com formato em “~”. Esta margem se presta ao longo de sua porção média (sobre o acetábulo) e posterior (ao longo da face lateral do processo pós-acetabular) à fixação (origem) do **ILTB** (*M. iliotibialis*) que se insere na crista cnemial. Sendo que sob a porção medial desta rugosidade (dorsal ao acetábulo) seria a área de origem de **ILFM** (*M. iliofemoralis*) que se projeta sobre a porção proximal do fêmur. Posteriormente a área de origem do **ILFM**, que é posterior ao acetábulo, esta rugosidade possivelmente serviria para a fixação (origem) de outros três músculos na seguinte ordem ântero-posterior, o **ILFB** (*M. iliofibularis*), **CRFL-lat** (porção lateral do *M. cruroflexorius*) e o **TBFL-drs** (ramo dorsal do *M. tibioflexorius*).

O processo pré-acetabular (**pr.ac.p**) da lâmina ilíaca - que está ausente em alguns arcossauriformes não-arcossaurios como *Van clevea* e *Proterosuchus* - é curto em UFRGS-PV-0152-T a modelo do observado na maioria dos “rauissúquios”, onde não ultrapassa o limite anterior do processo púbico. Todavia, um processo pré-acetabular desenvolvido além do limite anterior do processo púbico (**pp**) está presente em *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Poposaurus gracilis* (WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007) e *Smok*, sendo que nos dois primeiros táxons o processo posterior é mais alongado ântero-posteriormente que o pré-acetabular, e nos dois últimos táxons a proporção destes elementos é equivalente. O formato do processo pré-acetabular de UFRGS-PV-0152-T é robusto, assemelhando-se ao da maioria dos “rauissúquios”, exceto pela morfologia exibida por *Bromsgroveia*, *Teratosaurus*, *Smok*, *Arizonasaurus* e *Poposaurus gracilis* (WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007), nos quais este processo em sua *Spina cranialis* (=ápice anterior do processo pré-acetabular, **sp.cr**) é afilado em forma de dedo (“finger-like” *sensu* BRUSATTE *et al.*, 2010).

Existe ainda na lâmina ilíaca de UFRGS-PV-0152-T uma crista supra-acetabular (**sa.crst**) que é tênue e orientada subverticalmente subdividindo o processo pré e pós-acetabular (**po.ac.p**). Apesar da sutil inclinação ântero-dorsal desta crista, ela não chega a participar do processo pré-acetabular como ocorre em *Bromsgroveia* e *Poposaurus*.

A crista acetabular (**ac.crst**) de UFRGS-PV-0152-T é uma estrutura que delimita dorsalmente o acetábulo, estando projetada lateralmente, padrão este que contrasta com uma projeção mais ventral desta crista em *Postosuchus*, *Poposaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Smok*. Em vista lateral a dita crista ostenta um formato semicircular no qual a concavidade posiciona-se ventralmente ao

arco. Esta morfologia destoa do contorno sinuoso da dita crista em *Postosuchus*, *Poposaurus* e *Smok*. Esta crista, segundo Weinbaum (2013) poderia ter a função de fixação do *M. iliofemoralis* de modo a reforçar o ponto de força onde fêmur gira dentro do acetábulo.

Na face medial da lâmina ilíaca, apesar de apresentar esta superfície deteriorada é possível visualizar uma cicatriz alongada dorso-lateralmente que condiz com o formato da superfície articular da costela da segunda vértebra sacral de UFRGS-PV-0152-T. Esta cicatriz estende-se a partir do nível mais dorsal da crista acetabular por quase toda a margem ventral do processo pós-acetabular.

A margem ventral do processo pós-acetabular de UFRGS-PV-0152-T não contém ao longo de sua superfície ântero-posterior uma escavação profunda (*fossa brevis/ bf*) como a de *Batrachotomus*, *Poposaurus*, *Bromsgroveia*, *Teratosaurus*, “*Mandasuchus*” e *Effigia*. Nesta região possivelmente se origina o músculo **CDFM-pvl** (*M. caudofemoralis pelvicus*), o qual deve se inserir na face pósterolateral da porção proximal do fêmur (sobre parte da superfície dorsal do quarto trocânter) tendo a função auxiliar de retração femoral.

Em relação ao acetábulo de UFRGS-PV-0152-T, comparativamente se assemelha ao da maioria dos “rauissúquios” por possuir sua margem ventral - que se articula anteriormente com o púbis e posteriormente com o ísquio - convexa, indicando um acetábulo aberto, contrastando com uma margem ventral côncava (acetábulo fechado) desta estrutura em *Poposaurus*, *Smok*, *Bromsgroveia*, *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Teratosaurus*.

## ÍSKUIO (isq)

O ísquio de UFRGS-PV-0152-T (Fig. 60) é um osso em forma de haste (=“rod-like” *sensu* WEINBAUM, 2013) que parte da região de articulação com o acetábulo e projeta-se pósteroventralmente ao nível do ápice posterior do processo pós-acetabular da lâmina ilíaca, tendo um comprimento equivalente ao púbis (FIGURA 60). Este osso não demonstra um achatamento látero-medial tão evidente em seu eixo quanto o de *Batrachotomus*, *Saurosuchus*, *Decuriasuchus* e *Smok*.

O comprimento total do ísquio de UFRGS-PV-0152-T é de 243 mm, sendo maior do que o comprimento ântero-posterior da lâmina ilíaca (que é de 228 mm), proporção esta que é compartilhada por *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Qianosuchus*, *Bromsgroveia*, *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-22 e UFRGS-PV-0629-T) e *Ticinosuchus*.

O ísquio articula-se com seu antímero medialmente apenas na sua porção distal, uma vez que existe um sulco longitudinal entre estes ossos que se estende da porção proximal até próximo da porção distal do seu eixo. Diversos “rauissúquios” resguardam morfologia semelhante no qual o contato do par ílio não ocorre na porção proximal como em *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Poposaurus*, *Fasolasuchus*, *Saurosuchus* e *Prestosuchus* (*chiniquensis* e *loricatus*), sendo que nestes

táxons a articulação entre os ísquios é mais extensiva do que em UFRGS-PV-0152-T. Por outro lado, um padrão no qual a área sinfiseal do par ísquio é contínua em toda a sua extensão, inclusive na margem dorsal, é presente em *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus*. Apesar de Nesbitt (2011) considerar este caráter em *Ticinosuchus* como tendo um sulco longitudinal na porção proximal entre o par ílio, em nossa avaliação não é possível determinar se este entalhe é presente, já que a visualização de tal característica só é possível em vista posterior (ou dorsal), e a preservação do conjunto articulado do ílio neste táxon só é observada em norma anterior. Além disso, em vista posterior, também é possível perceber em UFRGS-PV-0152-T a presença de uma crista (**crst.po.isq**) que parte da porção proximal e acompanha lateralmente a sínfise até seu eixo onde desaparece. Tal crista é presente em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-22 e UFRGS-PV-0629-T).

A margem anterior (ou ventral) do ísquio de UFRGS-PV-0152-T, em sua porção proximal, apresenta uma lâmina óssea que gera uma superfície articular contínua com o púbis. Dentre os “rauissúquios”, segundo Nesbitt (2011) apenas *Shuvosaurus*, *Sillosuchus*, *Arizonasaurus*, *Effigia* e *Poposaurus gracilis* Yale não apresentam um contato ísquio-púbis. Esta lâmina óssea da porção ântero proximal do ísquio é convexa em perfil, e no nível do eixo contém um entalhe onde tal crista reduz abruptamente (= com menor projeção anterior) e começa a desvanecer até o terço distal do osso onde desaparece. Este entalhe (**n.isq**) também é presente em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-22 e UFRGS-PV-0629-T), *Stagonosuchus* (GPIT/RE/3832) e *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9000; *contra* NESBITT, 2011). Na maioria dos outros táxons como *Batrachotomus*, *Prestosuchus loricatus*, *Smok*, *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Poposaurus*, *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Saurosuchus* e *Fasolasuchus*, a mudança de uma lâmina óssea mais desenvolvida na porção proximal do que na distal é sutil. A visualização deste caráter em *Ticinosuchus* é indeterminada, pois esta lâmina óssea consta-se fraturada, discordando com a codificação de Nesbitt (2011) que considerou a presença para este táxon de uma margem anterior do ísquio contínua.

Já a porção distal de ambos os ísquios de UFRGS-PV-0152-T exibe uma sínfise articular que se estende até a sua extremidade distal, sendo esta característica igualmente verificada nos demais “rauissúquios”. Além disso, existe em UFRGS-PV-0152-T, nesta mesma extremidade distal uma expansão evidente que caracteriza um pé-isquiático (= “ischial boot” *sensu* NESBITT, 2011), assim como o de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-22 e UFRGS-PV-0629-T), *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, *Poposaurus*, *Arizonasaurus*, *Qianosuchus*, “*Mandasuchus*” e *Postosuchus kirkpatricki*, contrastando com uma extremidade distal do ísquio não expandida em *Lotosaurus*, *Effigia*, *Shuvosaurus*. Cumpre ressaltar que consideramos este “pé-púbico” como pouco desenvolvido em *Ticinosuchus* e *Prestosuchus loricatus*.

## PÚBIS (Pub)

O púbis de UFRGS-PV-0152-T é um osso delgado e alongado que se projeta ântero-ventralmente a partir da sua superfície proximal onde compõe parte do acetábulo (FIGURA 60). No entanto esta projeção ântero ventral do púbis é curvilínea, sendo que este osso possui uma sutil concavidade posterior em perfil. O eixo do púbis consiste de duas porções, uma superfície laminar (**pub.apr**) (= *pubic apron*) que é medial e outra lateral que é mais espessa e circular em seção transversal. Este eixo termina distalmente em uma expansão distal denominada pé-púbico (**pb**) (= “pubic boot” *sensu* GOWER & SCHOCH, 2009).

Proporcionalmente, o púbis de UFRGS-PV-0152-T - que tem um comprimento total de 255 mm – apresenta um comprimento maior do que 70% do comprimento total do fêmur (que é de 352 mm). Além disso, o comprimento total do púbis é maior do que o comprimento do ísquio. Estas duas relações de tamanho contrastam com as de *Qianosuchus* e *Ticinosuchus*, nos quais o comprimento total do púbis não alcança 70% do comprimento do fêmur, e o púbis e ísquio resguardam proporções similares.

Na porção proximal o púbis exibe uma superfície óssea projetada medialmente de modo a contatar o seu antímero medialmente. O contato do púbis com o ílio (que ocorre em sua margem ântero-ventral) é amplo, enquanto apenas uma pequena superfície medial a esta articulação contata com a extremidade ântero-dorsal do ísquio. Na projeção medial desta porção, é possível visualizar um pequeno forame obturador (**obfo**) como na maioria dos “rauissúquios”, contrastando com a morfologia de *Fasolasuchus* que de acordo com Nesbitt (2011) deve ser mais desenvolvido. Ainda na porção proximal, logo anteriormente a articulação com o acetábulo, a superfície dorso-lateral do púbis é áspera como a de *Batrachotomus* e *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T), e deveria servir para a fixação (origem) do **AMBN** (*M. ambiens/M.a*).

O púbis articula-se medialmente com seu antímero por meio de uma lâmina óssea medial (= “pubic apron” *sensu* NESBITT, 2011) que possui espessura similar ao longo de toda a sua extensão. Todavia, alguns “rauissúquios” como *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Poposaurus gracilis* Yale, *Effigia* e *Shuvosaurus*, onde tal lâmina óssea é mais espessa na região proximal. Além disso, em relação a porção mais espessa e lateral do eixo púbico, não foi possível observar em UFRGS-PV-0152-T a presença de uma crista ao longo de seu comprimento, como ocorre na face lateral do púbis de *Effigia* e *Shuvosaurus*.

A porção distal do púbis de UFRGS-PV-0152-T demonstra uma expansão em forma de um pé-púbico (**pb**) (= “pubic boot”) que não ocorre em *Ticinosuchus* (LAUTENSCHLAGER & DESOJO, 2011). Este pé púbico em UFRGS-PV-0152-T não ultrapassa 33% do comprimento do eixo púbico, contrastando com o padrão preservado em *Effigia* e *Shuvosaurus*, onde tal pé púbico é muito

desenvolvido, com uma projeção posterior, fazendo com que tal proporção desta estrutura em relação ao eixo do osso seja superior aos 33%.

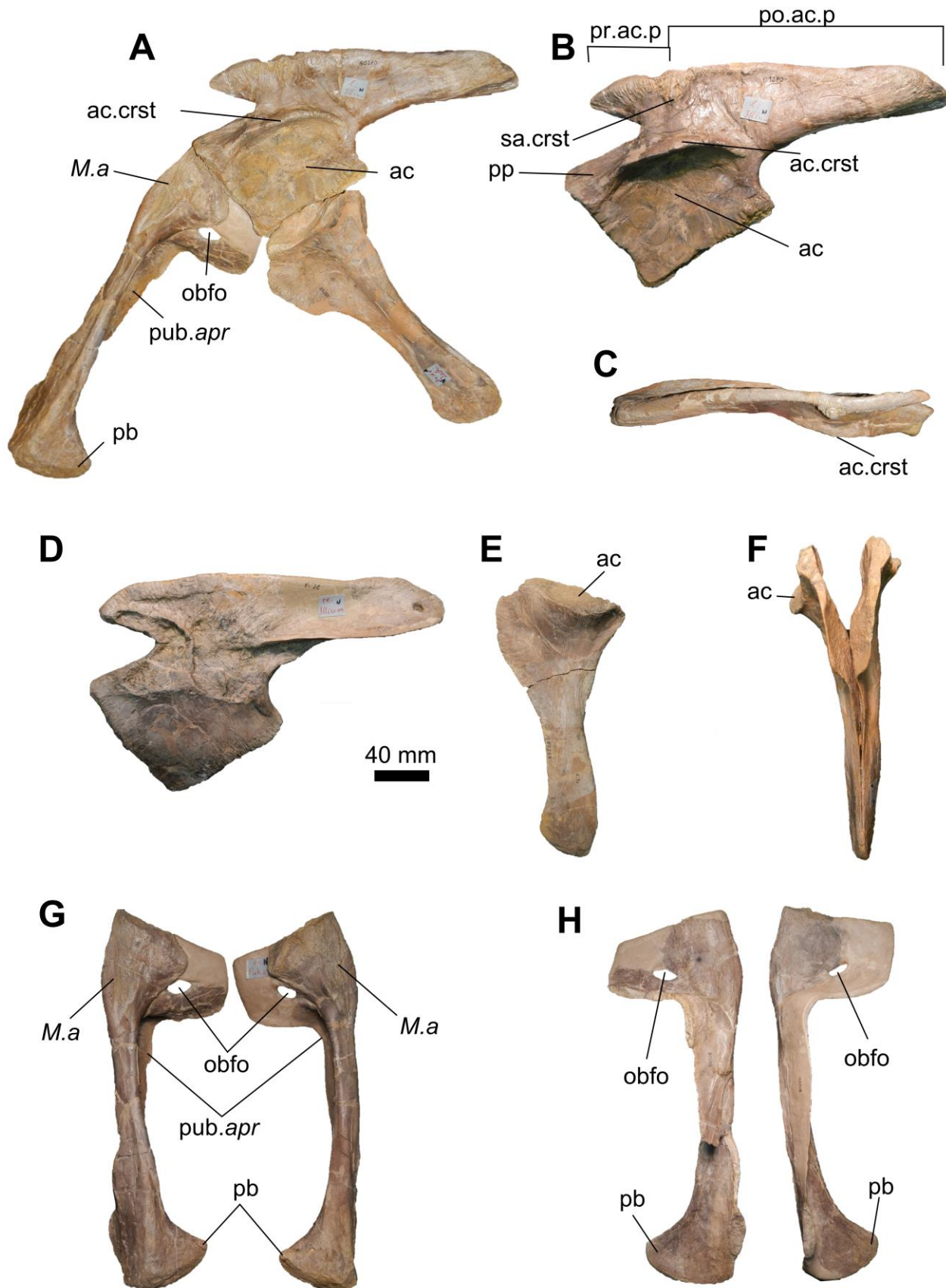


Figura 56 – Elementos da cintura pélvica de *Batrachotomus*. Em (A) vista lateral esquerda do ílio (SMNS 80270) púbis (SMNS 80270) e ísqiio (SMNS 80280). ílio esquerdo (SMNS 80270) em vista lateral (B). ílio direito (SMNS 80269) em vista dosal (C). ílio direito (SMNS 80270) em vista medial (D). Púbis esquerdo (SMNS 80268) em vista lateral (E). Par ísqiio (SMNS 80270) em vista posterior (F). ílio esquerdo e direito (SMNS 80270) em vista lateral (G) e medial (H) ,

respectivamente. Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **ac.crst**, crista acetabular; **AMBN**, área de origem do *M. ambiens*; **n.isq**, entalhe isquiático; **obfo**, forame obturatório; **pb**, pé-púbico; **po.ac.p**, processo pós-acetabular; **pp**, processo púbico; **pr.ac.p**, processo pré-acetabular; **pub.apr**, lâmina púbica; **sa.crst**, crista supracetabular. Escala única de 40 mm.

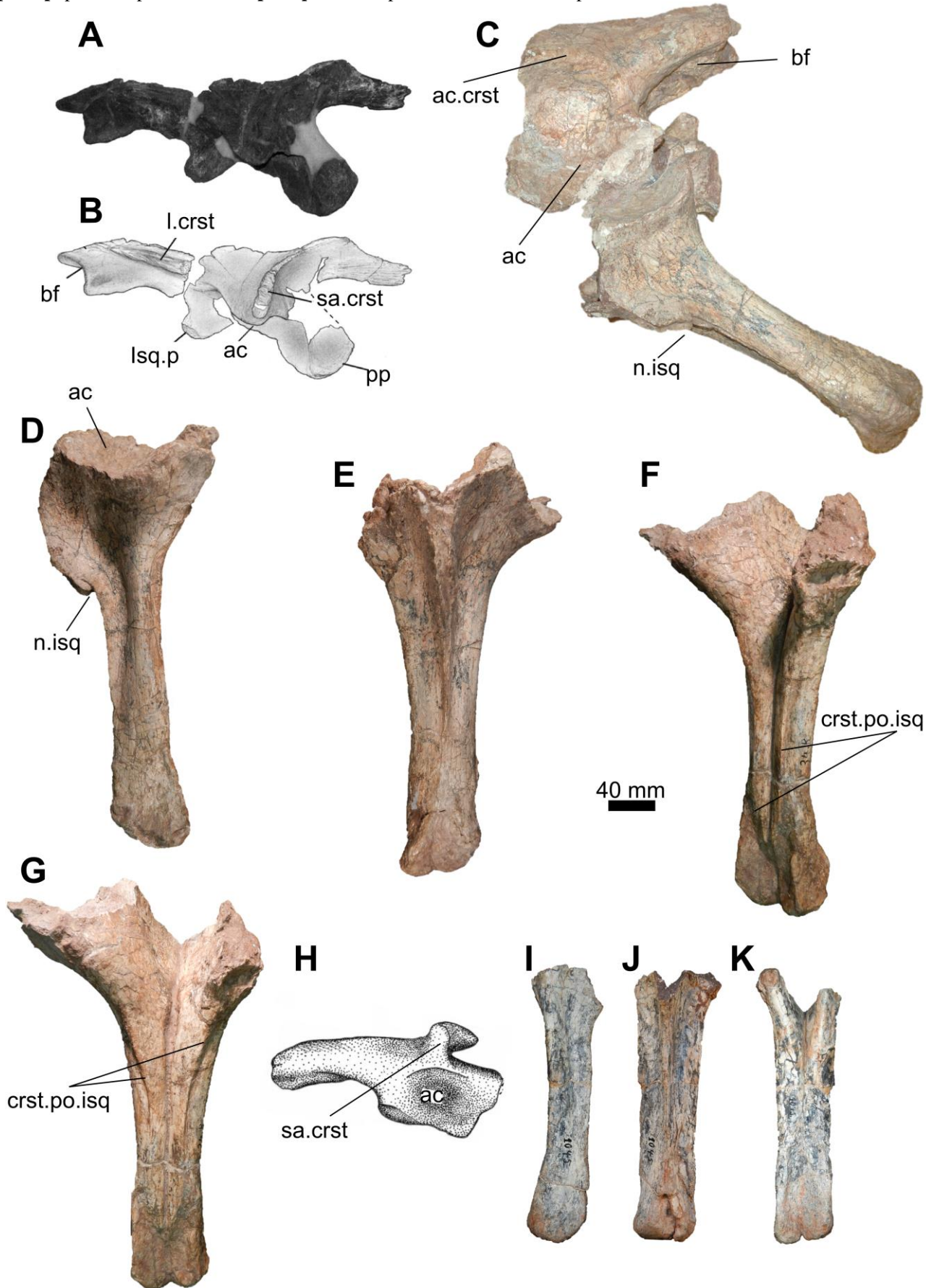


Figura 57 – Ílio direito de *Poposaurus gracilis* (TTUP-10419 WEINBAUN & HUNGERBOHLER, 2007) em vista lateral (A) e desenho representativo desta imagem em (B). Ílio (BSPHG AS 1933L 3a) e ísquio (BSPHG AS 1933L 22) direitos de

*Prestosuchus chiniquensis* em vista lateral (C). Par ísquio (BSPHG AS 1933L 22) em vista lateral direita (D), anterior (E), póstero-lateral (F) e posterior (G). Ilustração do ílio de *Arizonasaurus* (MSM 4590, NESBITT, 2005) em vista lateral direita (H). Par ísquio (BSPHG AS 1933L 22) de *Prestosuchus loricatus* em vista lateral direita (I), anterior (J) e posterior (K). Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **ac.crst**, crista acetabular; **bf**, *fossa brevis*; **crst.po.isq**, crista posterior do ísquio; **isq.p**, processo isquiático; **l.crst**, crista lateral; **n.isq**, entalhe isquiático; **obfo**, forame obturatório; **pb**, pé-púbico; **pp**, processo púbico; **sa.crst**, crista supracetabular. Escala única de 40 mm.

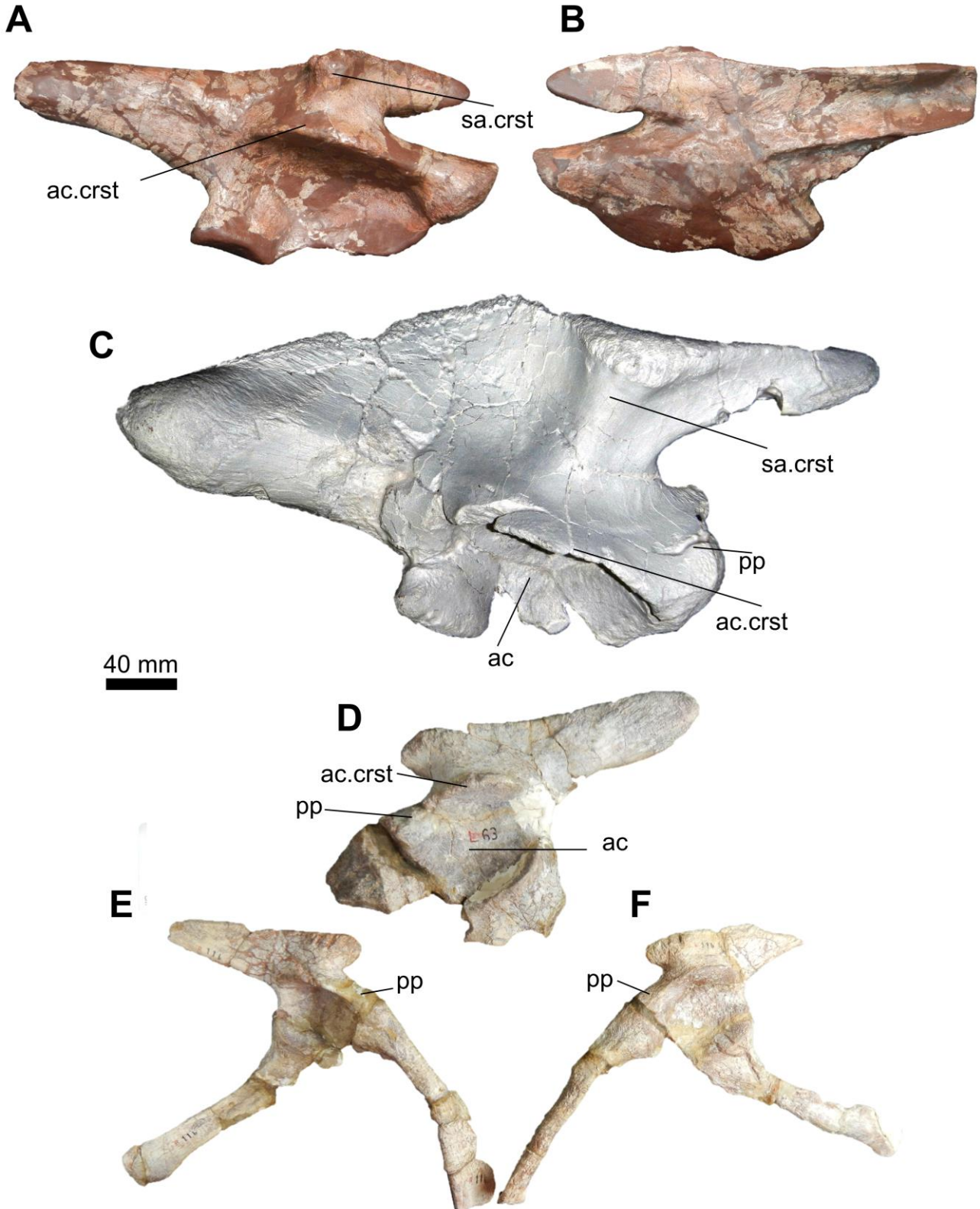


Figura 58 – Ilio direito de *Teratosaurus* (SMNS 52972) em vista lateral (A) e medial (B). Ílio direito de *Smok* (ZPAL V.33/) em vista lateral (C). Cintura pélvica de “*Mandasuchus*” sendo figurado a porção dorsal de L63 em vista lateral esquerda (D), e a pélvis de L11b em vista lateral direita (E) e esquerda (F). Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **ac.crst**, crista acetabular; **crst.po.isq**, crista posterior do ísquio; **pp**, processo púbico; **sa.crst**, crista supracetabular. Escala única de 40 mm.

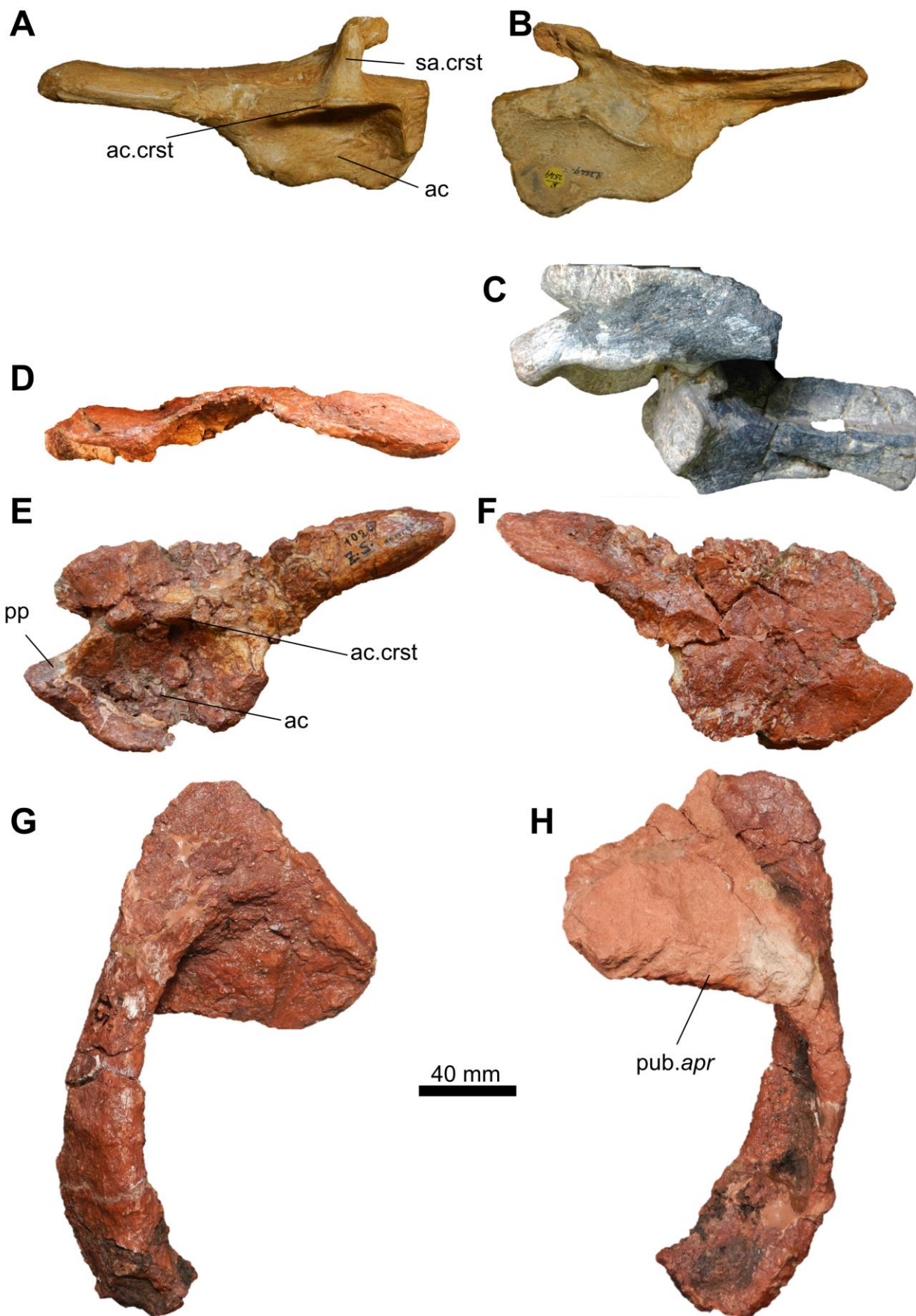


Figura 59 – Ílio direito de *Bromsgroveia* (WM G3) em vista lateral (A) e medial (B). Ílio e ísquio de *Decuriasuchus* (MCN-PV10.105-a) em vista lateral esquerda (C) sendo esta imagem digitalmente isolada das demais vértebras a que encontra-se articulado. Ílio esquerdo de *Rauisuchus* (BSPHG AS 1933L 88) em vista dorsal (D), lateral (E) e medial (F). Púbis esquerdo de *Rauisuchus* (BSPHG AS 1933L 89) em vista lateral (G) e medial (H). Abreviaturas: **ac**, acetábulo;



**ac.crst**, crista acetabular; **pp**, processo púbico; ; **pub.apr**, lâmina púbica; **sa.crst**, crista supracetabular. Escala única de 40 mm.

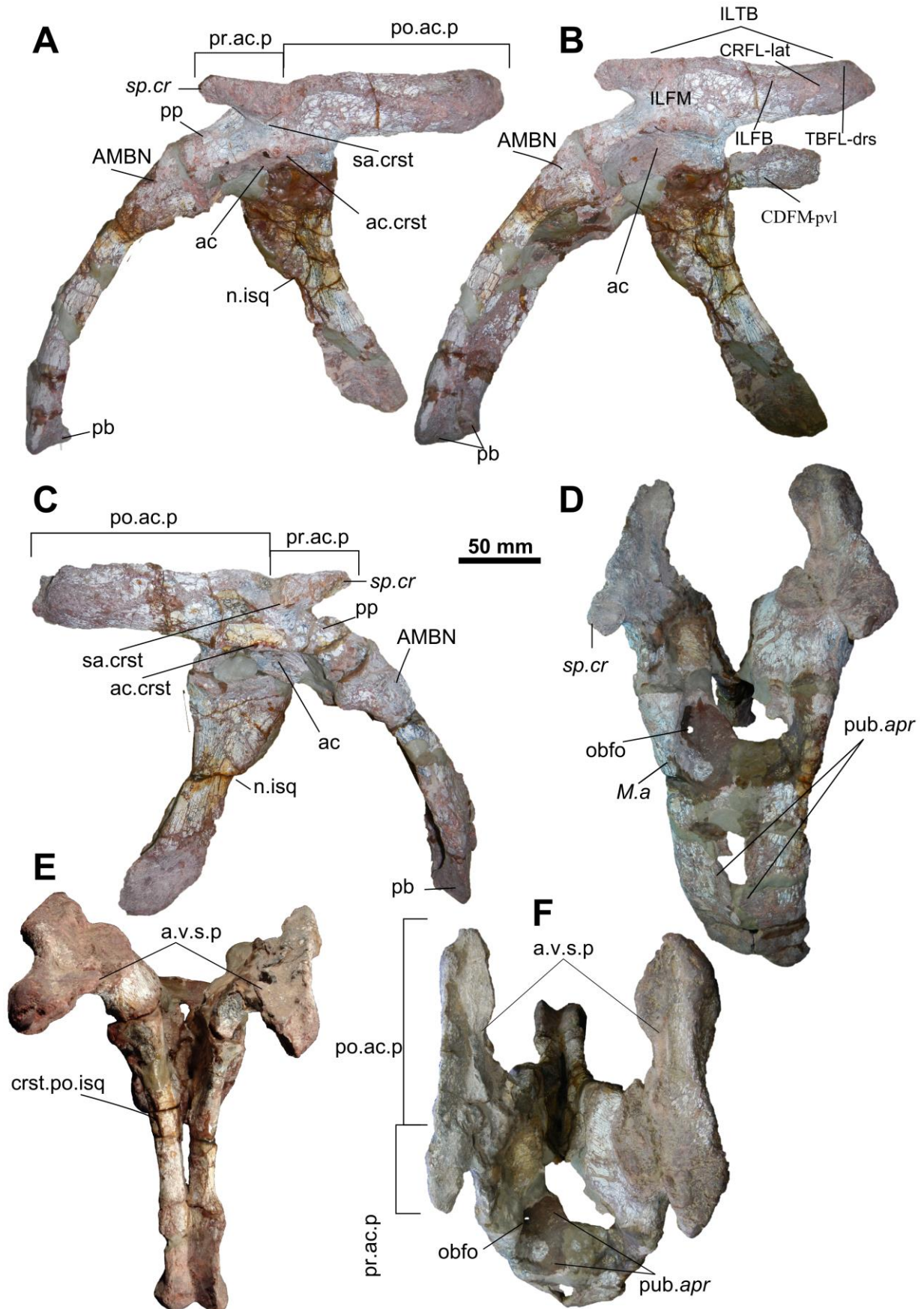


Figura 60 – Cintura pélvica de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda (A), látero-dorsal esquerda com a legenda das fixações musculares (B), lateral direita (C), ântero-dorsal (D), posterior (E) e dorsal (F). Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **ac.crst**, crista acetabular; **AMBN**, área de origem do *M. ambiens*; **a.v.s.p**, área para articulação com a costela da segunda vértebra sacral; **CDFM-pvl**, área de origem do *M. caudofemoralis pelvici*; **CRFL-lat**, área de origem da porção lateral

do *M. cruroflexorius*; **crst.po.isq**, crista posterior do ísquio; **ILFB**, área de origem do *M. iliofibularis*; **ILFM**, área de origem do *M. iliofemoralis*; **ILTB**, área de origem do *M. iliotibialis*; **n.isq**, entalhe isquiático; **obfo**, forame obturatório; **pb**, pé-púbico; **po.ac.p**, processo pós-acetabular; **pp**, processo púbico; **pr.ac.p**, processo pré-acetabular; **pub.apr**, lâmina púbica; **sa.crst**, crista supracetabular; **sp.cr**, *Spina cranialis*, o **TBFL-drs**, área de origem do ramo dorsal do *M. tibioflexorius*. Escala única de **50 mm**.

## FÊMUR (fêm)

Ambos os fêmures de UFRGS-PV-0152-T estão desarticulados do resto do esqueleto (FIGURA 63). Exibem um bom estado de preservação, contudo com um sutil achatamento ântero-posterior, principalmente localizado em sua “diáfise” e porção proximal, de modo que estas regiões, em secção transversal, exibam um formato oval. Somente o fêmur direito está integralmente preservado, e o fêmur apresenta sua porção proximal (acima do quarto trocânter; **4tr**) reconstituída com gesso. Desse modo, optamos por basear nossa descrição anatômica deste osso no fêmur direito.

O fêmur de UFRGS-PV-0152-T assemelha-se ao de alguns “rauissúquios” como, por exemplo, *Batrachotomus*, *Prestosuchus* (BSPHG AS 1933L-10, UFRGS-PV-0629-T, CPEZ 239b), ULBRA PVT 281 e UFRGS-PV-0472-T (ambos possíveis *Rauisuchia* indet.). É um osso robusto e alongado dorso-ventralmente, tendo um contorno sigmoide - melhor observado sob norma anterior (ou posterior) - que faz com que a cabeça femoral seja curvada medialmente e os côndilos distais direcionados posteriormente.

O fêmur de UFRGS-PV-0152-T contém um comprimento total de 352 mm, perfazendo cerca de 143% da dimensão da tíbia (247 mm), proporção esta que é inferior as dos espécimes de *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T = 163%; CPEZ 239b = 148%; BSPHG AS 1933L-10/L-11A = 146%). Já o eixo da diáfise de UFRGS-PV-0152-T possui uma circunferência de aproximadamente 141 mm.

A porção proximal do fêmur de UFRGS-PV-0152-T, em vista proximal, apresenta um tubérculo medial em sua face posterior (=“anteromedial tuber” *sensu* NESBITT, 2011) que é arredondado como na maioria dos “rauissúquios”, exceto por *Effigia* e *Shuvosaurus*, nos quais este tubérculo, quando observamos a porção proximal em vista dorsal, exhibe o formato de gancho (“hooked”) com seu ápice voltado póstero-lateralmente. Sob a mesma vista, nota-se a presença de outro tubérculo na face posterior que é lateral (**pl tub**=“posteromedial tuber” *sensu* NESBITT, 2011) e pequeno em UFRGS-PV-0152-T (*contra* NESBITT, 2011) assim como o de *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, *Shuvosaurus*, *Effigia*, *Sillosuchus*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Poposaurus* e *Arizonasaurus*, morfologia esta que discorda com a presença de um tubérculo amplo e proporcionalmente maior que os demais tubérculos proximais de *Ticinosuchus*, *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933 L-10 e UFRGS-PV-0629-T), ULBRA PVT 281 e UFRGS-PV-0472-

T. É necessário, assim como discutido por França (2011), considerar a possibilidade de que o fêmur de *Fasolasuchus* talvez não pertença a este taxon.

Ainda em vista dorsal (ou proximal), a cabeça do fêmur de UFRGS-PV-0152-T exhibe uma orientação em relação ao eixo transversal dos côndilos distais entre 20°-60° assim como os demais “rauissúquios”, estando a cabeça femoral orientada ântero-medialmente. Contudo, ressaltamos que a variabilidade dentro destes limites para os integrantes “rauissuquiano” é ampla. Por exemplo, Nesbitt (2011) atribuiu uma angulação de 45° da cabeça femoral em relação ao eixo transcondilar para *Saurosuchus*, *Fasolasuchus* e *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2013). No entanto, dentro dos espécimes de *Prestosuchus chiniquensis*, o holótipo (BSPHG AS 1933L-10) ostenta uma torção em torno dos 60°, contrastando com a angulação dos demais espécimes (UFRGS-PV-0629-T e CPEZ 239b), inclusive com os possíveis materiais afins como ULBRA PVT 281 e UFRGS-PV-0472-T, os quais detêm uma orientação próxima dos 45°. Por sua vez, o táxon *Decuriasuchus* (MCN-PV10.105x) exhibe um ângulo de torção da cabeça femoral em relação aos côndilos distais intermediário aos 45° e 60° de *Prestosuchus*. Todavia, esta discrepância na torção da cabeça femoral do holótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-10) possivelmente seja decorrência de causas tafonômicas, já que, no caso de uma reconstituição de vida, este espécime teria uma postura na qual os joelhos ficariam voltados medialmente, o que seria biomecanicamente instável para o animal.

Percebe-se no fêmur de UFRGS-PV-0152-T um sulco (**tr.gr**) estendido transversalmente ao longo da superfície proximal. Este sulco é presente na maioria dos “rauissúquios”, em alguns arcossaurios basais (e.g. *Chanaresuchus* e *Erythrosuchus*), *Ornithosuchus* e em grande parte dos dinossauriformes. Contudo, dentro dos “rauissúquios”, o único táxon que não contém tal sulco, mas uma área plana neste mesmo local é *Fasolasuchus*, *Arganasuchus* (FRANÇA, 2011), o material atribuído a *Prestosuchus chiniquensis* (CPEZ 239b *sensu* LACERDA, 2012) e possivelmente *Hoplitosuchus*.

Em vista posterior, o fêmur de UFRGS-PV-0152-T, em sua região látero-dorsal, sobre o quarto trocânter (**4tr**), exhibe uma superfície achatada e semi-plana no qual se inseriria o **OBTR** (*M. obturatorius*), e logo ventralmente a esta superfície, mas ainda dorsal ao quarto trocânter, existe uma pequena superfície que exhibe estrias onde possivelmente se inseriria o **ISFM** (*M. ischiofemoralis*).

O quarto trocânter (**4tr**), de UFRGS-PV-0152-T é uma superfície nodular alongada dorso-ventralmente que está locada no terço proximal da diáfise, característica esta que está amplamente distribuída nos “rauissúquios”, exceto por *Shuvosaurus*, o qual não comporta um quarto trocânter (NESBITT, 2011). No quarto trocânter (**4tr**) se inserem ambos os ramos do *M. caudofemoralis* (**CDFM-pvl** e **CDFM-cdl**). Medialmente ao quarto trocânter o fêmur demonstra um perfil medial côncavo no qual se insere o **CUPD** (*M. cuppedicus*). Ventral ao quarto trocânter, a borda lateral da

diáfise até o côndilo medial (= tibial, **tc**), tem um contorno côncavo, e no interim destas duas regiões consta-se a área de inserção do **FMAD** (*M. femoroadductorius*).

A porção distal do fêmur é subdividida em dois côndilos bem definidos: um lateral (fibular, **fc**) e outro medial (tibial, **tc**), os quais estão separados por uma fossa popliteal (**pf**) (= entalhe intercondilar longitudinal *sensu* MASTRANTONIO, 2010) onde se fixa o tendão do músculo *quadriceps femoralis*. Ainda em vista posterior, a extensão látero-medial dos côndilos distais de UFRGS-PV-0152-T representa cerca de 25% (1/4) do comprimento total do fêmur assim como na maioria dos arcossauriformes.

Em vista distal o contorno látero-anterior do fêmur de UFRGS-PV-0152-T, entre o côndilo fibular (**fc**) e a crista tíbio-fibular é praticamente contínuo, característica esta que é observada em alguns “rauissúquios” como *Smok*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, diferenciando-se da morfologia mais côncava deste contorno apresentado por *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Fasolasuchus* e *Postosuchus kirkpatricki*, onde a superfície é escavada formando um ângulo quase reto entre o côndilo fibular (**fc**) e a crista tíbio-fibular. Não somente o contorno látero-anterior entre o referenciado côndilo e crista é quase contínuo, como a própria superfície distal entre estas estruturas não comporta uma escavação como a apresentada por *Effigia* e *Shuvosaurus*.

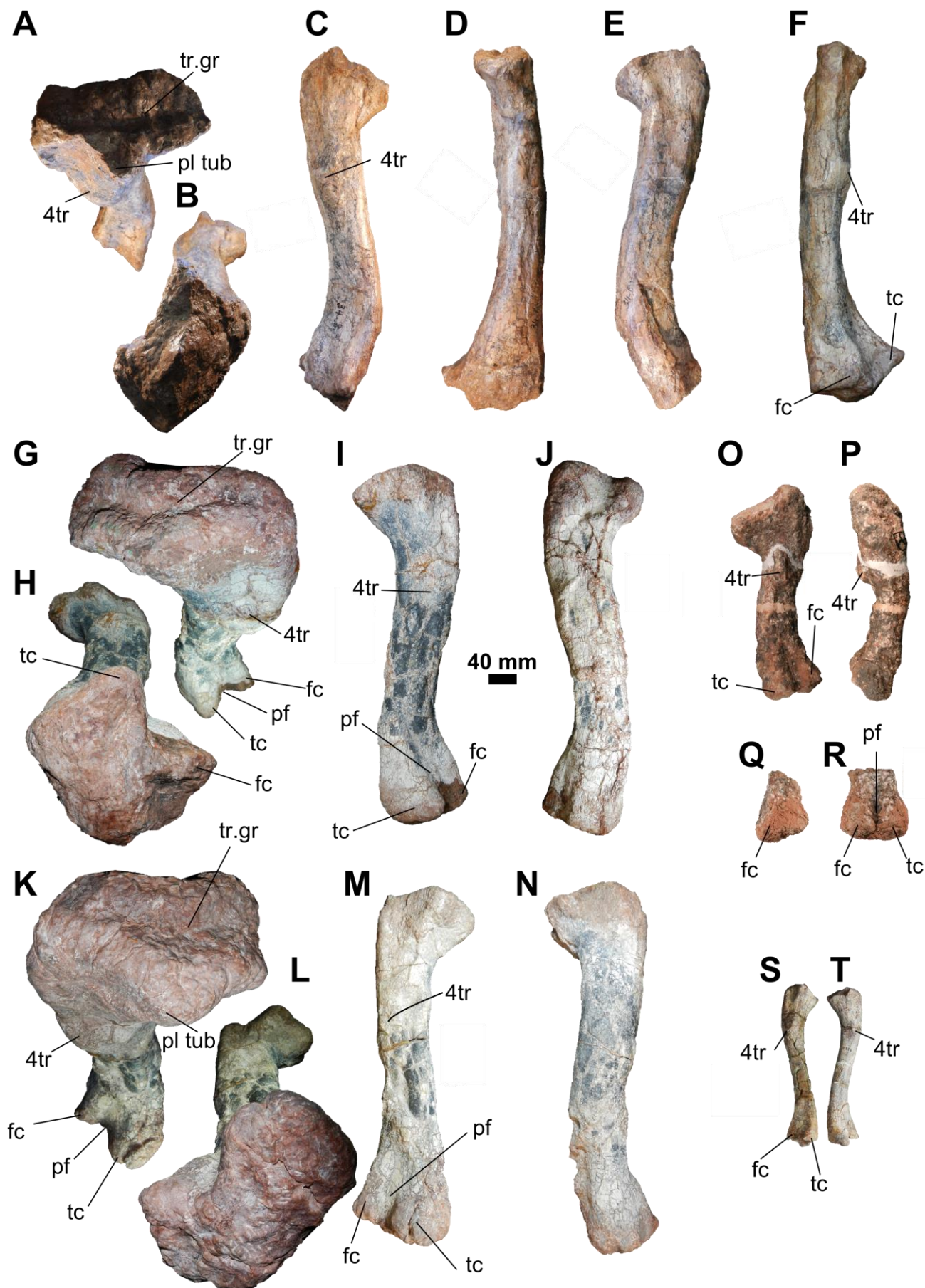


Figura 61 – Fêmur esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933 L-10) em vista pótero-dorsal (A), pótero-ventral (B), posterior (C), medial (D), anterior (E), e lateral (F). Fêmur direito de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) em vista pótero-dorsal (G), pótero-ventra (H), posterior (I), e anterior (J). Fêmur esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) em vista pótero-dorsal (K), pótero-ventra (L), posterior (M), e

anterior (N). Fêmur direito de *Hoplitosuchus raii* (BSPHG AS 1933 L 53) em vista posterior (O), lateral (P), e porção distal do fêmur esquerdo em vista lateral (Q) e pótero-lateral (R). Fêmur esquerdo (S) e direito (T) de “*Mandasuchus*”, respectivamente, em vista posterior. Abreviaturas: **fc**, côndilo fibular; **pl tub**, tubérculo pótero-lateral; **pf**, fossa popliteal; **tc**, côndilo tibial; **tr.gr**, sulco transversal na face proximal do fêmur; **4tr**, quarto trocânter. Escala única de 40 mm.

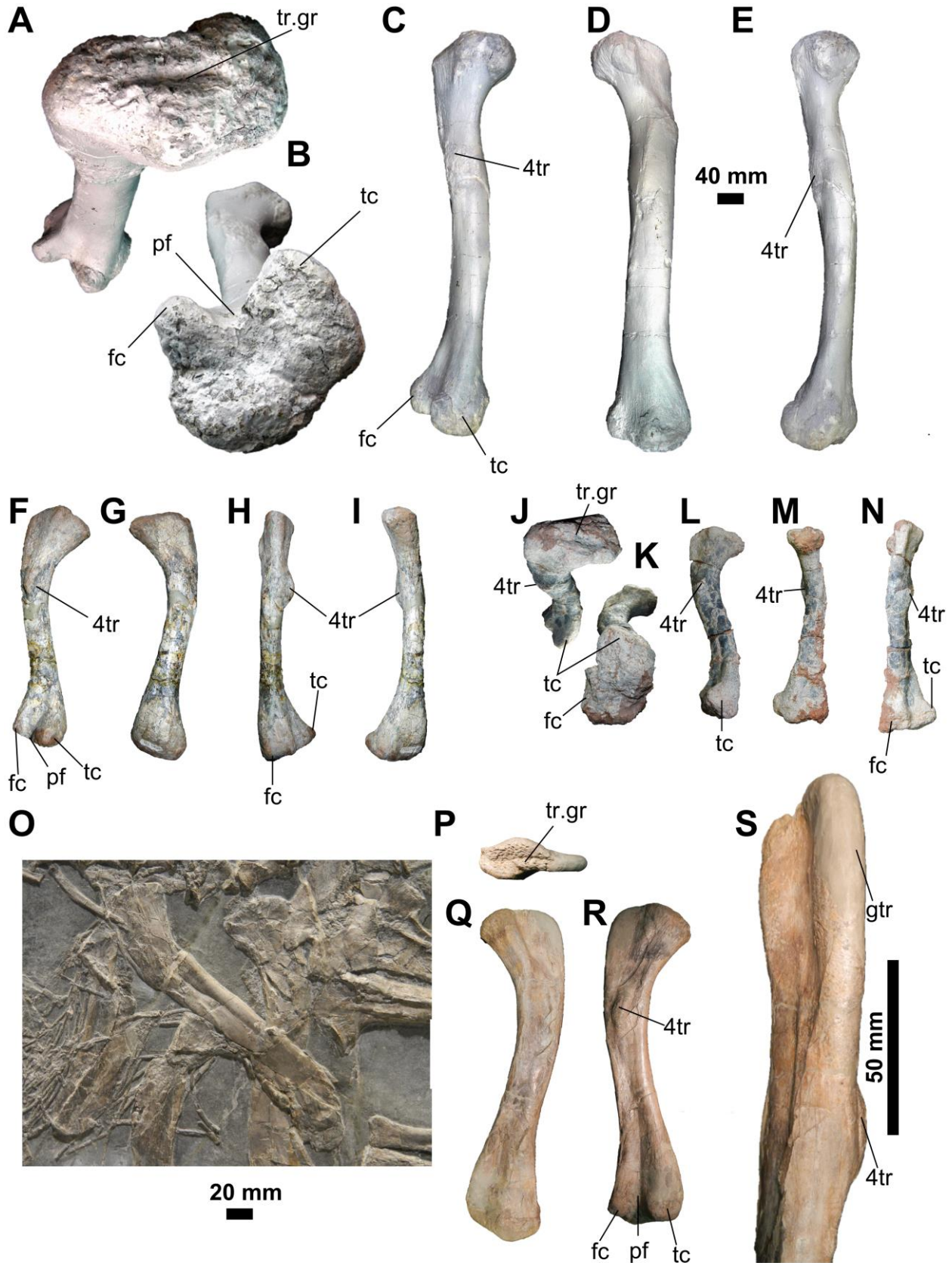


Figura 62 – Fêmur esquerdo de *Smok* (ZPAL V.33/45) em vista pótero-dorsal (A), pótero-ventral (B), posterior (C), anterior (D) e medial (E). Fêmur esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (CPEZ 239) em vista posterior (F), anterior (G),

lateral (H) e medial (I). Fêmur esquerdo de *Decuriasuchus* (MCN-PV10.105x) em vista póstero-dorsal (J), póstero-ventral (K), posterior (L), medial (M) e lateral (N). Fêmur esquerdo de *Ticinosuchus* (PIZ T2817) em vista posterior (O). Fêmur esquerdo de *Batrachotomus* (SMNS 52970) em vista dorsal (P), anterior (Q), posterior (R) e detalhe da região proximal em vista lateral (S). Abreviaturas: **fc**, côndilo fibular; **pf**, fossa popliteal; **tc**, côndilo tibial; **tr.gr**, sulco transversal na face proximal do fêmur; **4tr**, quarto trocânter. Escala de 40 mm (A-N, P-R), de 20 mm (O) e 50 mm (S).

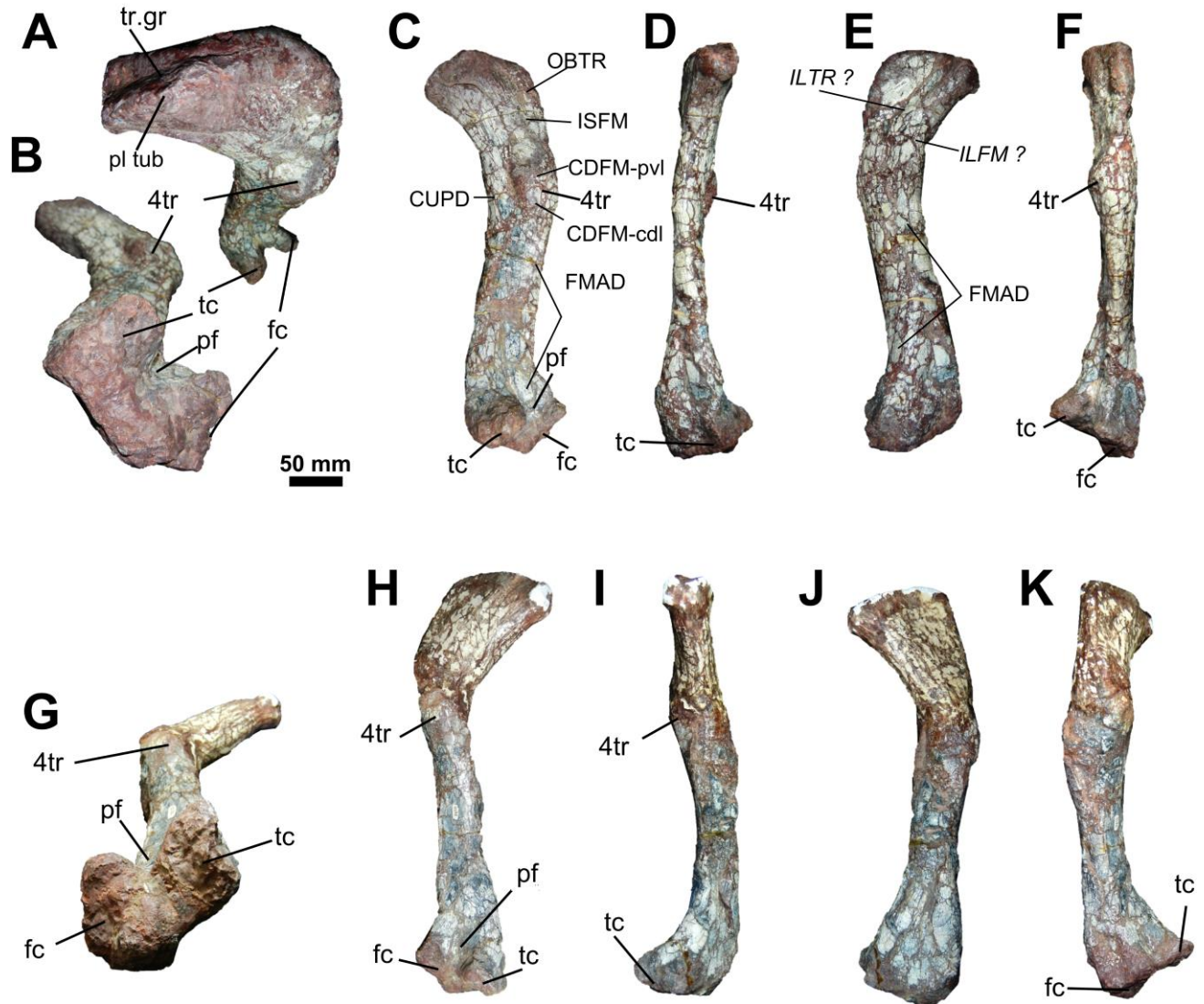


Figura 63 – Fêmures de UFRGS-PV-0152-T. Fêmur direito em vista póstero-dorsal (A), póstero-ventral (B), posterior (C), medial (D), anterior (E) e lateral (F). Fêmur esquerdo em vista póstero-ventral (G), posterior (H), medial (I), anterior (J) e lateral (K). Abreviaturas: **CDFM-cdl**, local de inserção do *M. caudofemoralis caudalis*; **CDFM-pvl**, local de inserção do *M. caudofemoralis pars pelvica*; **CUPD**, local de inserção do *M. cuppedicus*; **FMAD**, área de inserção do *M. femoroadductorius*; **ILFM?**, possível local de inserção do *M. iliofemoralis*; **ILTR ?**, possível local de inserção do *M. iliofemoralis*; **ISFM**, área de inserção do *M. ischiofemoralis*; **OBTR**, superfície de inserção do *M. obturatorius*; **fc**, côndilo fibular; **pl tub**, tubérculo póstero-lateral; **pf**, fossa popliteal; **tc**, côndilo tibial; **tr.gr**, sulco transversal na face proximal do fêmur; **4tr**, quarto trocânter. Escala única de 50 mm.

## TÍBIA (Tib)

Somente a tíbia esquerda de UFRGS-PV-0152-T está preservada, desarticulada dos demais elementos ósseos (FIGURA 66). Este osso exibe um leve achatamento ântero-dorsal e não preservou a superfície anterior do seu terço proximal, onde deveria estar uma fossa (**pit**) – situada próximo da borda medial, que possivelmente serviria para fixação (inserção) do tendão dos músculos *tibioflexorius* (**TBFL**) e *puboischiotibialis* (**PITB**) (LIPARINI, 2011) - e a crista cnemial. Esta tíbia tem um comprimento total de 247 mm, perfazendo cerca de 70% do comprimento do fêmur (352 mm), medida esta que é compatível com demais “rauissúquios” como *P. kirkpatricki* (75% *sensu* WEINBAUM, 2013), *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T = 62%; CPEZ 239b = 67,6%; BSPHG AS 1933L-11A = 68,7%) e *Batrachotomus* (60% *sensu* GOWER & SCHOCH, 2009).

A tíbia de UFRGS-PV-0152-T assemelha-se a de alguns “rauissúquios” como *Prestosuchus chiniquensis*, *Decuriasuchus*, *Batrachotomus*, *Mandasuchus* e à tíbia isolada esquerda UFRGS-PV-0137-T. É alongada próximo-distalmente, com seu eixo estreito (34,2 mm de largura e 98 mm de circunferência) e as extremidades proximais e distais alongadas látero-medialmente expandidas. A porção proximal de UFRGS-PV-0152-T é mais ampla látero-medialmente (80,7 mm) do que a extremidade distal (49 mm).

A superfície proximal que é margeada pelo côndilo tibial apresenta-se côncava como uma fossa (**f**) assim como na maior parte dos pseudossuquios. A borda que delimita o referido côndilo lateral é arredondada, diferenciando-se de uma margem mais quadriculada presente em alguns terópodes (NESBITT, 2011).

Já a porção distal da tíbia UFRGS-PV-0152-T contém um entalhe dorso-ventralmente orientado entre a superfície de articulação com o astrágalo (**a.as**) e a extremidade ventro-medial da tíbia, sendo esta característica presente na maior parte dos integrantes da linhagem pró-crocodiliana e ornitossuquídeos, mas ausente em táxons da linhagem pró-aviária, nos quais tal superfície é lisa.



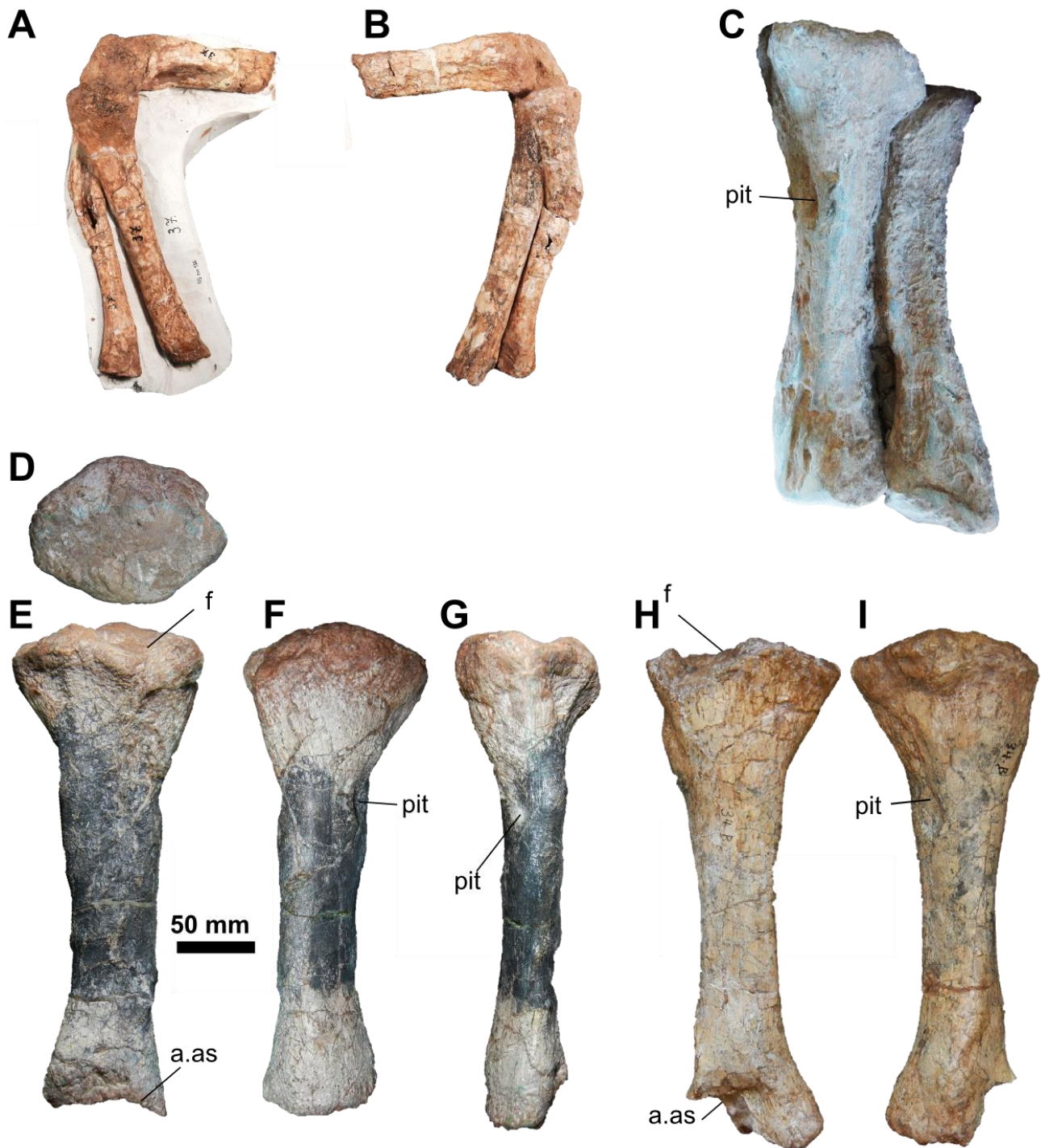


Figura 64 – Tibias e elementos associados de alguns “rauissúquios”. Posição distal do fêmur direito e tibia e fíbula direito de *Procerosuchus celer* (BSPHG AS 1933L 136) em vista medial (A) e lateral (B). Tibia e fíbula direitos em vista posterior (C) de um *Rauisuchia* indet.(ULBRA PVT 281). Tibia esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) em vista proximal (D), posterior (E), anterior (F) e medial (G). Tibia direita de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L 11 a) em vista posterior (H) e anterior (I). Abreviaturas: **a.as**, área para articulação com o astrágalo; **f**, fossa; **pit**, fossa para fixação do tendão TBFL e PITB. Escala única de 50 mm.

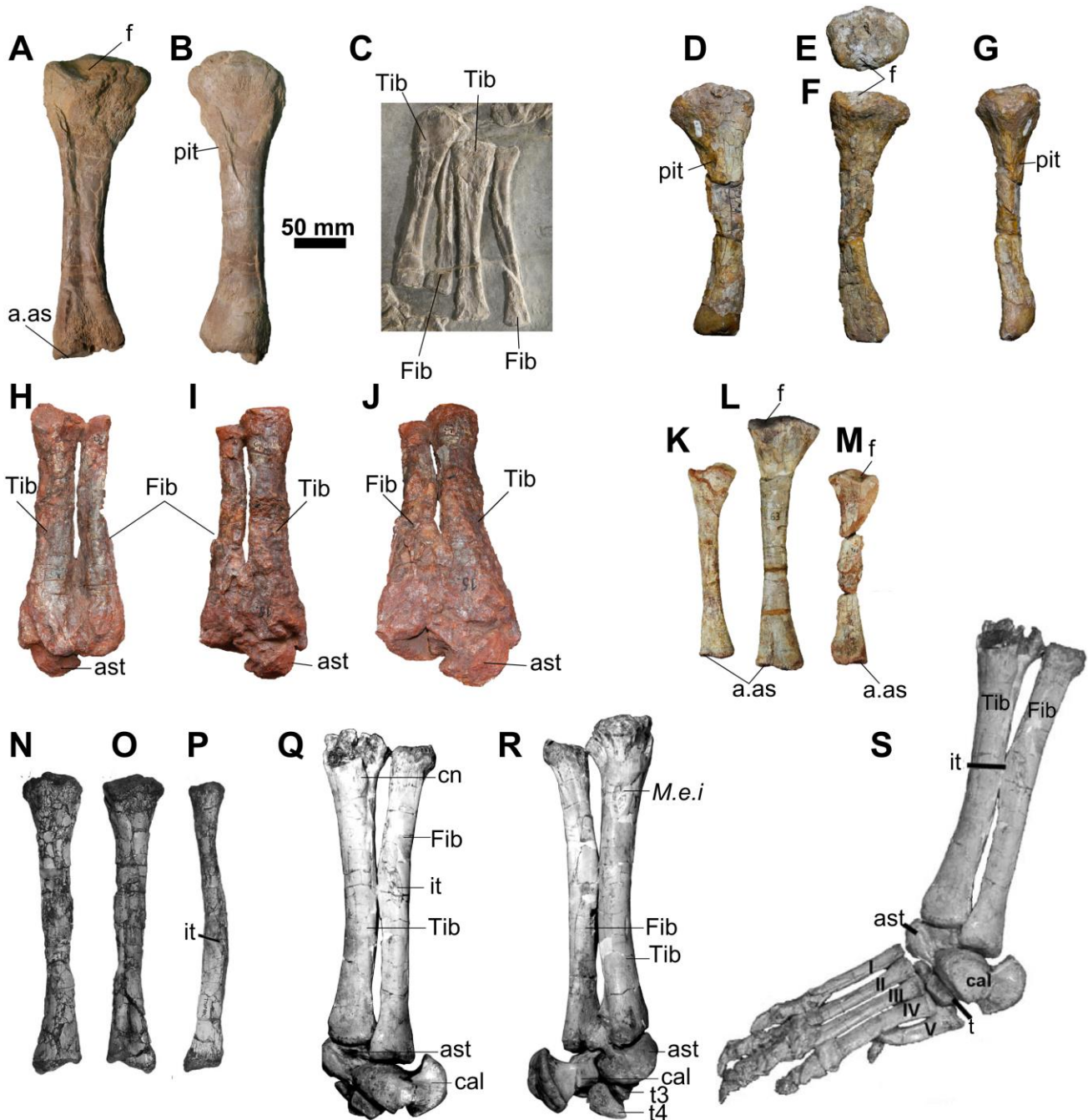


Figura 65 – Tibias e elementos associados de alguns “rauissúquios”. *Batrachotomus* (SMNS 52970 – tibia direita) em vista posterior (A) e anterior (B). *Ticinosuchus* com sua tibia e fíbula direito e esquerdo (C). *Prestosuchus chiniquensis* (CPEZ 239b), tibia direita em vista anterior (D), proximal (E), posterior (F) e medial (G). *Rauisuchus* (BSPHG AS 1933L-90), tibia, fíbula e astrágalo esquerdos em vista anterior (H), posterior (I) e ventro-posterior (J). “*Mandasuchus*”, tibias esquerdas (11b e L63) em vista posterior (K-L), e tibia direita (11b) em vista posterior (M). *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002), tibia esquerda em vista anterior (N) e posterior (O), e fíbula esquerda em vista anterior (P). *Postosuchus alisonae* (PEYER *et al.*,2008), tibia e fíbula esquerdas de em vistas antero-lateral (Q) e póstero-medial (R). *Postosuchus kirkpatricki* (UNC-15575) distal da perna em vista dorso-lateral (S). Abreviaturas: **a.as**, área para articulação com o astrágalo; **as.**, astrágalo; **cal**, calcâneo; **cn**, crista cnemial; **f**, fossa; **Fib**; fíbula; **it**, trocanter para o músculo *iliofibularis*; **M.e.i.**, músculo extensor *iliotibialis*; **pit**, fossa para fixação do tendão TBFL e PITB; **Tib**, tibia. Escala única de 50 mm.

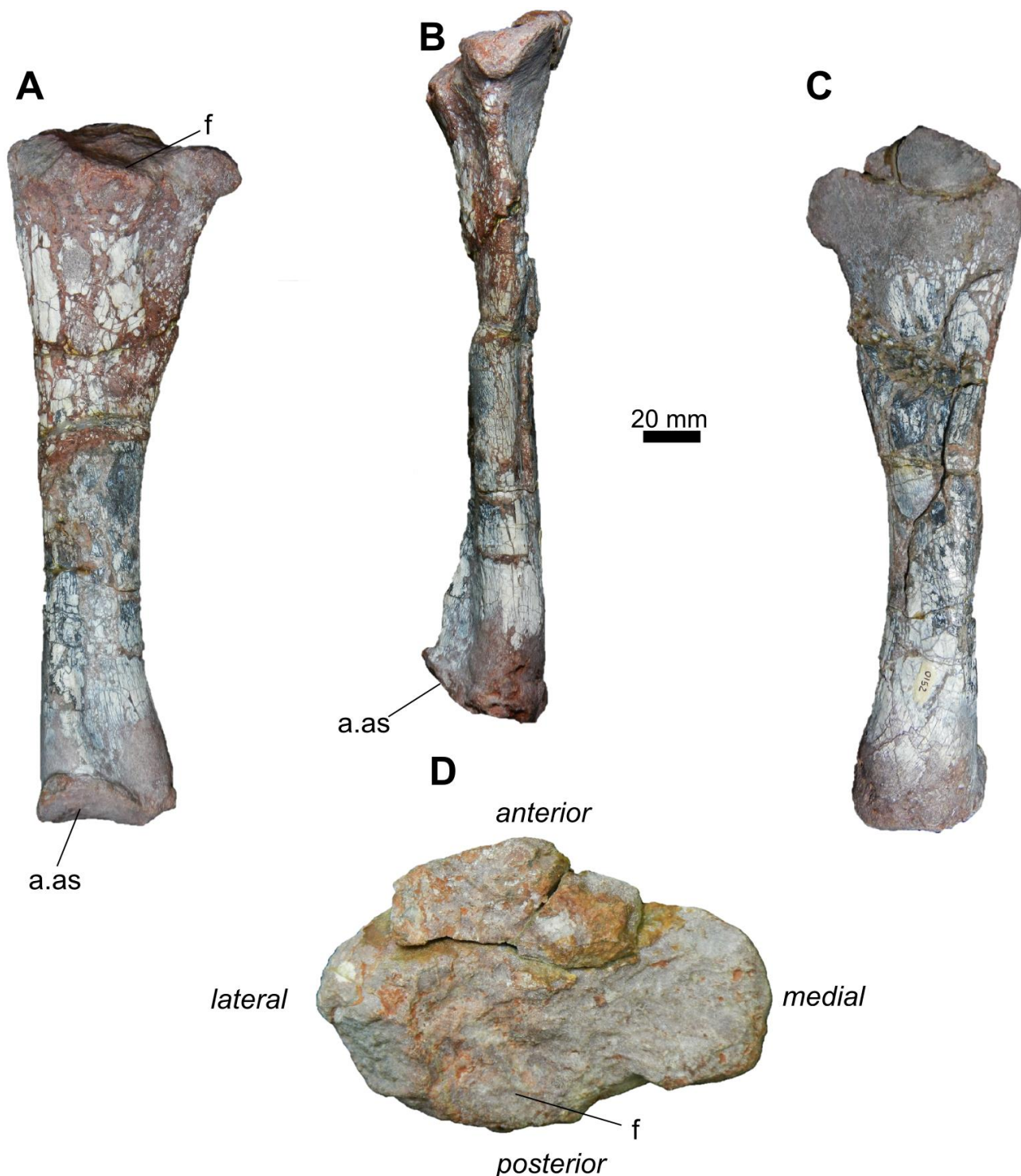


Figura 66 – Tíbia esquerda de UFRGS-PV-0152-T em vista posterior (A), medial (B), anterior (C) e detalhe da porção proximal (D). Abreviaturas: **a.as**, área para articulação com o astrágalo; **f**, fossa. Escala de 20 mm para figuras A,B e C. Escala única de **20 mm**.

### FÍBULA (Fib)

Ambas as fíbulas estão preservadas de modo desarticulado em UFRGS-PV-0152-T (FIGURA 68). Contudo, tendo em vista que a fíbula direita está ântero-posteriormente comprimida, incrustada e não possui a porção proximal, tomou-se como base para fins descritivos o antúmero esquerdo que se encontra integralmente preservado e sem o especificado achatamento e incrustações.

Este osso é alongado dorso-ventralmente tendo um comprimento total de 253 mm, sendo mais grácil e um pouco mais alongado que a sua tíbia (247 mm).

A porção proximal da fíbula de UFRGS-PV-0152-T tem uma largura proporcional a da extremidade distal, divergindo de um padrão onde a extremidade distal é mais estreita que a proximal como cita França (2011) para *Effigia*, *Arizonasaurus* e *Poposaurus*. Ademais, é visível na porção proximal deste osso uma expansão dorsal-medial [posterior *sensu* NESBITT 2011, caráter 343(1)] a modelo do que se documenta na maioria dos “rauissúquios”, exceto por *Qianosuchus*.

Em vista anterior, o trocânter fibular anterior (**ilt**; que serve para a inserção do *M. iliofibularis*) é extenso tendo seu terço proximal mais desenvolvido em forma de uma superfície rugosa e robusta (“knob shaped” *sensu* NESBITT, 2011) que se projeta látero-ventralmente, no nível do eixo fibular, onde se desvanece. Alguns “rauissúquios”, todavia, exibem um trocânter com o formato de uma crista afilada ao longo de toda a sua, como no caso de *Ticinosuchus*, *Poposaurus gracilis* Yale, *Lotosaurus*, *Effigia*, *Shuvosaurus* e *Postosuchus*. Concordamos com França (2011) na avaliação de que uma crista robusta está também presente em *Fasolasuchus* e *Batrachotomus*, contudo consideramos que em *Rauisuchus* a avaliação da robustez deste trocânter é indeterminada.

Avaliações contrastantes sobre o posicionamento de tal trocânter (**ilt**) no eixo fibular (se locado na porção proximal, ou no ponto médio do eixo fibular) tem sido feitas (*e.g.* FRANÇA, 2011; NESBITT, 2011). Para tanto, consideramos aqui somente o posicionamento da porção trocantérica de maior robustez e desenvolvimento, e não toda a sua extensão. Desse modo, UFRGS-PV-0152-T exhibe um trocânter para a inserção do *M. iliofibularis* locado no terço proximal do eixo da fíbula, a modelo do observado em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-11B, contra NESBITT, 2011 e FRANÇA, 2011) e na maior parte dos “rauissúquios”, exceto por *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Saurosuchus* e *Fasolasuchus* nos quais a porção mais desenvolvida do referido trocânter posiciona-se sobre o eixo fibular.

Em vista posterior, diametralmente ao trocânter do *M. iliofibularis* a superfície óssea é côncava (**dp**), assim como documentado para *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T *sensu* MASTRANTONIO, 2010; HUENE, 1938a), *Postosuchus kirkpatricki* (LONG & MURRY, 1995; WEINBAUM, 2002), *Effigia* (*sensu* NESBITT, 2007) e *Arganasuchus dutuiti* (JALIL & PEYER, 2007).

A porção distal do fêmur esquerdo de UFRGS-PV-0152-T possui uma morfologia na qual a extremidade lateral é mais projetada ventralmente do que a medial, sendo inclinada látero-ventralmente assim como em *Batrachotomus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Ticinosuchus*, *Saurosuchus*, *Fasolasuchus* e *Postosuchus*, diferenciando-se de um formato na qual a superfície distal é simétrica, com suas extremidades medial e lateral no mesmo nível, como em *Effigia*, *Shuvosaurus*, *Lotosaurus* e *Qianosuchus*.

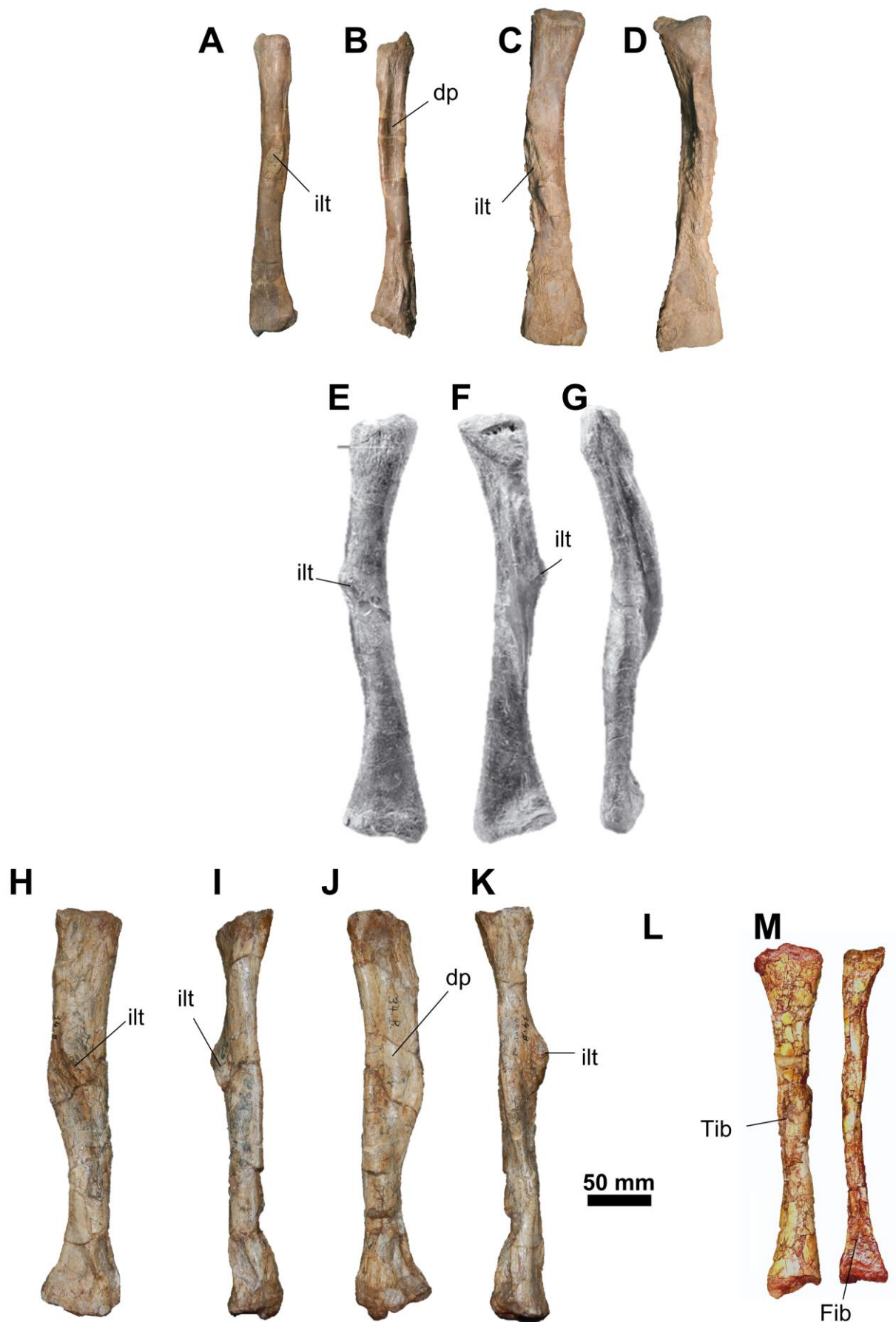


Figura 67 – Fíbulas de alguns “rauisúquios”. (A-B) fíbula direita (SMNS 80277) e (C-D) esquerda (SMNS 52970) de *Batrachotomus* em vista anterior (dorsal) e posterior (ventral). Fíbula direita de *Arganasuchus* em vista lateral (E), medial (F), e posterior (G). Fíbula esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L-11 B) em vista anterior (H), lateral (I), posterior (J) e medial (K). Tíbia e fíbula esquerdos de *Postosuchus kirkpatricki* (TTUP 9002) em vista

Tiago Raugust

anterior. Escala única de 50 mm para todas as figuras. Abreviaturas: **dp**, depressão na superfície posterior do eixo fibular; **ilt**, trocânter para inserção do *M. iliofibularis*; **Fib**, fíbula; **Tib**, tibia. Escala única de **50 mm**.

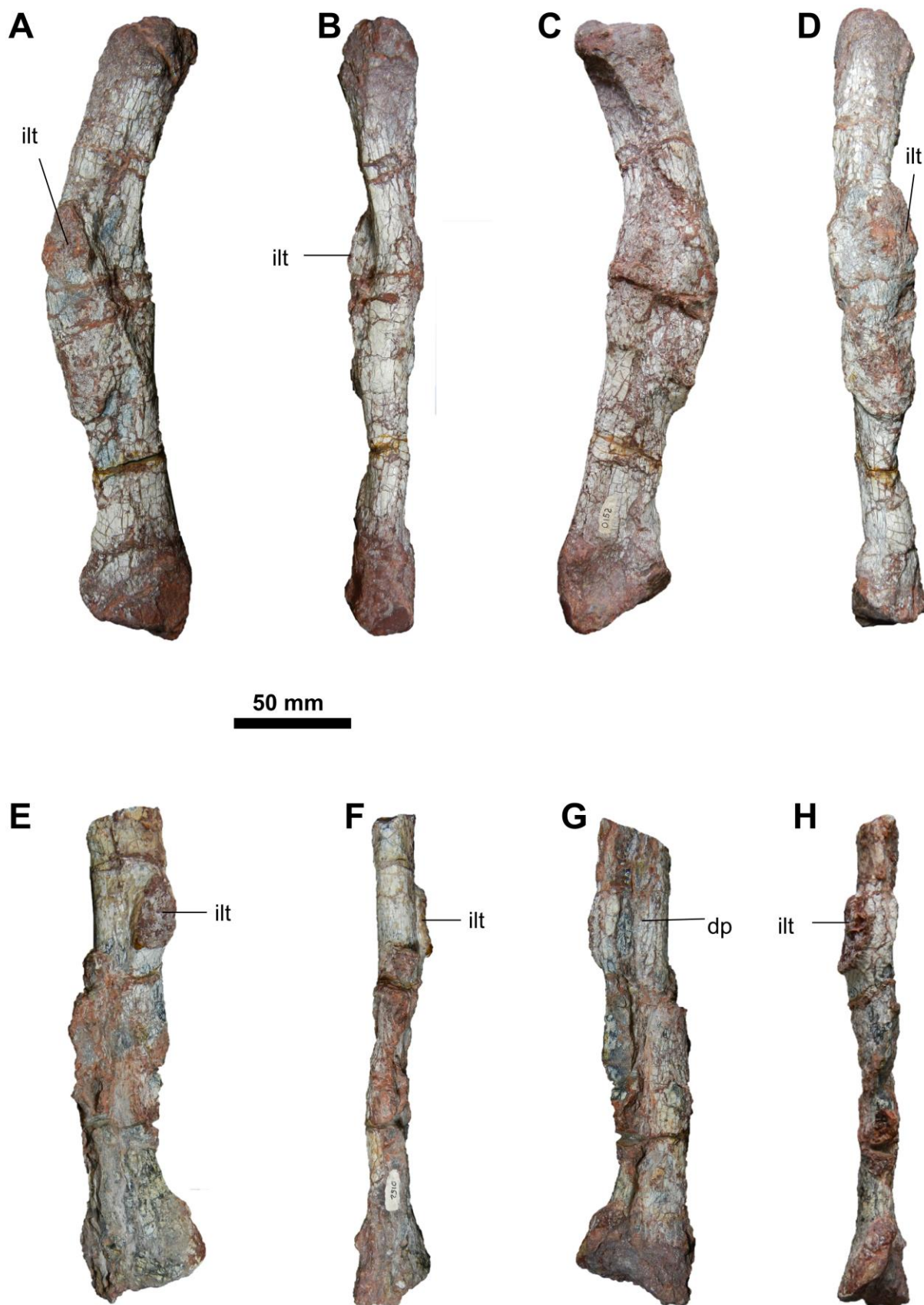


Figura 68 – Fíbula esquerda (A-D) e direita (E-H) de UFRGS-PV-0152-T em vista anterior (A, E), lateral (B, F), posterior (C, G) e medial (D, H). . Escala única de 50 mm para todas as figuras. Abreviaturas: **dp**, depressão na superfície posterior do eixo fibular; **ilt**, trocânter para inserção do *M. iliofibularis*. Escala única de **50 mm**.

## TARSAIS

Segundo Weinbaum (2013) o tarso dos “rauissúquios” é constituído basicamente por 4 elementos. Destes, apenas os dois maiores, que são os tarsais proximais esquerdos (um destes tentativamente classificado como astrágalo e o outro indubitavelmente como calcâneo) foram encontrados em UFRGS-PV-0152-T.

O padrão apresentado pela morfologia dos tarsais proximais esquerdos deste espécime assemelha-se ao dos fitossaurios e súquios (*sensu* NESBITT 2011, que inclui “rauissúquios”, *Turfanosuchus*, *Revueltosaurus*, *Gracilisuchus*, aetossaurios, e crocodiomorfos), sendo do tipo “crocodilo-normal” (CN), o qual se caracteriza pela presença de um pino (“peg”) no astrágalo que se articula dentro de uma concavidade (“socket”) do calcâneo.

## ASTRÁGALO (As)

O astrágalo esquerdo de UFRGS-PV-0152-T (Fig. 71) apresenta semelhanças com os de outros representantes “rauissúquios” (*e.g.* *Fasolasuchus*, *Effigia* e *Postosuchus*). Em vista anterior, é composto de um corpo central do qual partem três projeções: uma látero-ventral conhecida como pino (“**peg**”), o qual serve de articulação com a concavidade do calcâneo; uma mais robusta, que é dorsal ao pino e contém em sua extremidade uma ampla superfície de articulação com a fíbula (**a.Fi**); e por último, uma projeção dorso-medial, que é diametral ao referido pino, havendo uma superfície escavada contígua e medial à mesma. Possivelmente esta projeção dorso-medial não seja uma feição anatômica, mas decorrência de perda de parte da superfície medial que é convexa nos demais “rauissúquios” - como em *Postosuchus kirkpatricki* que teria a superfície medial do astrágalo com o aspecto de uma superfície circular (“ball-shaped” *sensu* WEINBAUM, 2013) - haja visto que não é conhecida tal projeção dorso-medial, nem a superfície escavada medial, em astrágalos de outros arcossaurios.

O corpo central do astrágalo, em vista anterior, ostenta uma superfície lisa e convexa (**ro**; “roller” *sensu* NESBITT, 2011), que segundo Bonaparte (1981), no caso de *Fasolasuchus*, serviria como uma superfície articular com os metatarsais I e II.

## CALCÂNEO (Ca)

O calcâneo esquerdo de UFRGS-PV-0152-T (Fig. 71) exhibe uma morfologia típica de crurotársios (*e.g.* *Postosuchus*, *Fasolasuchus*, *Effigia*, *Batrachotomus* e *Prestosuchus*) na qual a superfície medial da sua porção anterior é profunda e escavada (“socket”) servindo para articulação com a projeção látero-ventral (“peg”) do astrágalo, além de ter um desenvolvido tubérculo calcaneal posterior.

Em sua superfície dorsal, a metade anterior do calcâneo é constituída por uma área convexa e lisa (“roller” *sensu* WEINBAUM, 2013), formando um côndilo calcaneal hemecilíndrico (**Calc.c**) no qual tanto a extremidade distal da fíbula como a porção ventral da projeção látero-dorsal do astrágalo (**a.Fi**) se articulam. Esta morfologia hemecilíndrica do côndilo calcaneal é amplamente distribuída em fitossaurios e súquios (NESBITT, 2011).

A modelo do que foi descrito para *Postosuchus kirkpatricki* (*sensu* WEINBAUM, 2013) a superfície lateral do calcâneo de UFRGS-PV-0152-T é suavemente côncava em sua porção anterior, mas, na medida em que delimita a face lateral do tubérculo calcaneal, torna-se convexa.

Ventralmente, o calcâneo de UFRGS-PV-0152-T possui em sua porção média uma escavação (**f.Cal**) entre a superfície articular com o tarsal distal 4 e o tubérculo calcaneal. Esta escavação, segundo Nesbitt (2011) está presente apenas nos seguintes arcossaurios: *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P 9002), CM 73372, *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933 L-11C), *Hesperosuchus “agilis”* (YPM 41198), *Dromicosuchus* (UNC 15574), *Terrestriusuchus* (BMNH P47/21a), *Orthosuchus*, *Saurosuchus*, *Fasolasuchus* e *Protosuchus richardsoni* (AMNH FR 3024). Adicionalmente, Roberto-da-Silva *et al.* (2014) avaliam esta escavação também nos aetossaurios *Polesinesuchus* e *Typhothorax*, e consideramos por observação pessoal que esta escavação é igualmente presente na superfície ventral do calcâneo de *Prestosuchus loricatus* (BSPHG 1933 L-24 e 25).

O tubérculo calcaneal de UFRGS-PV-0152-T tem a superfície medial côncava e a lateral suavemente convexa a modelo do que ocorre em *Ticinosuchus*, *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Poposaurus*, *Hoplitosuchus*, *Prestosuchus*, *Decuriasuchus* e *Shuvosaurus* (=“*Chatterjeea*” *sensu* LONG & MURRY, 1995:fig. 170A–C), diferenciando-se de um tubérculo calcaneal que é côncavo tanto lateralmente como medialmente em *Poposaurus* (LONG & MURRY, 1995:fig. 156A–F) e *Fasolasuchus* (BONAPARTE, 1981:fig. 18). A base (eixo) do tubérculo calcaneal de UFRGS-PV-0152-T é mais larga (látero-medialmente/ 31,5 mm) do que alta (dorso-ventralmente/24,8 mm) assim como, segundo França (2011), nos demais “rauissúquios”, exceto em *Shuvosaurus* no qual tal relação é inversa. Outra proporção observada no tubérculo calcaneal de UFRGS-PV-0152-T é que este possui um comprimento (ântero-posterior/ 37 mm) um pouco maior do que a largura/espessura de sua base (látero-medial), assim como em *Saurosuchus*, *Hoplitosuchus*, *Poposaurus*, *Postosuchus*, contrastando com um tubérculo mais largo observado em *Prestosuchus*, *Batrachotomus*, *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus* e *Decuriasuchus*. Comparando-se a largura do côndilo hemecilíndrico (28,8 mm) com a largura do eixo do tubérculo calcaneal (31,5 mm), UFRGS-PV-0152-T exhibe um tubérculo calcaneal um pouco mais largo, a modelo do que ocorre em *Shuvosaurus* e *Fasolasuchus*, contrastando com a morfologia de *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Ticinosuchus* nos quais a largura do eixo do tubérculo calcaneal é maior do que 1,5 vez a largura do côndilo hemecilíndrico. Ademais,



a superfície posterior do tubérculo calcaneal de UFRGS-PV-0152-T é semi-convexa, e não contém um sulco dorso-ventral como o de *Poposaurus gracilis* Yale, *Fasolasuchus* e *Postosuchus*. Esta superfície posterior do tubérculo calcaneal, possivelmente serviria para a inserção do *M. gastrocnemius*, a modelo do que foi sugerido por Weinbaum (2013) para a mesma região em *Postosuchus kirkpatricki*.

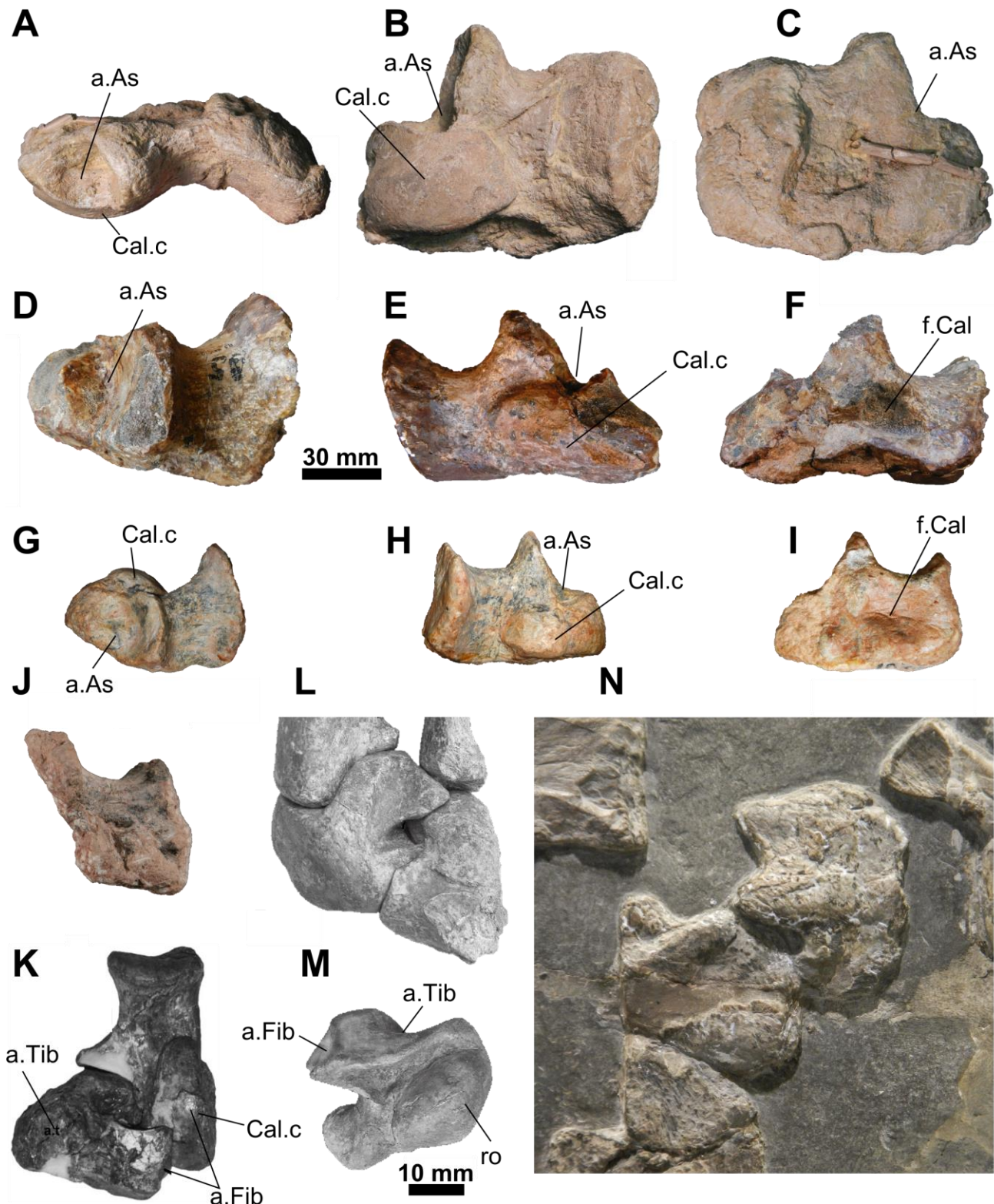


Figura 69 – Calcâneo esquerdo de *Batrachotomus* (SMNS 90001) em vista medial (A), dorsal (B) e ventral (C). Calcâneo direito de *Prestosuchus loricatus* (BSPHG AS 1933L 25) em vista medial (D), dorsal (E) e ventral (F). Calcâneo direito de *Prestosuchus loricatus* (BSPHG AS 1933L 24) em vista medial (G), dorsal (H) e ventral (I). Tubérculo calcaneal

esquerdo de *Hoplitosuchus raii* (BSPHG AS 1933L 52) em vista dorsal (J). Astrágalo e calcâneo esquerdos de *Postosuchus kirkpatricki* (TTUP-9002 *sensu* WEINBAUM, 2013) em vista dorsal (K). Tornozelo direito de *Effigia okeeffeae* (AMNH FR 30587 *sensu* Nesbitt, 2007) articulados com a tíbia e fíbula em vista posterior (L). Astrágalo direito de *Effigia okeeffeae* (AMNH FR 30587) em vista anterior (M). Astrágalo e calcâneos direitos de *Ticinosuchus ferox* (PIZ T2817) em vista ventral (M). Abreviaturas: **a.As**, área para articulação com o astrágalo; **a.Fib**, área de articulação com a fíbula; **a.Tib**, área de articulação com a tíbia; **Calc.c**, côndilo calcaneal; **f.Cal**, sulco na face ventral do calcâneo; **ro**, superfície articular com os metatarsais I e II. Escalas de 30 mm (A-K) e de 10 mm.

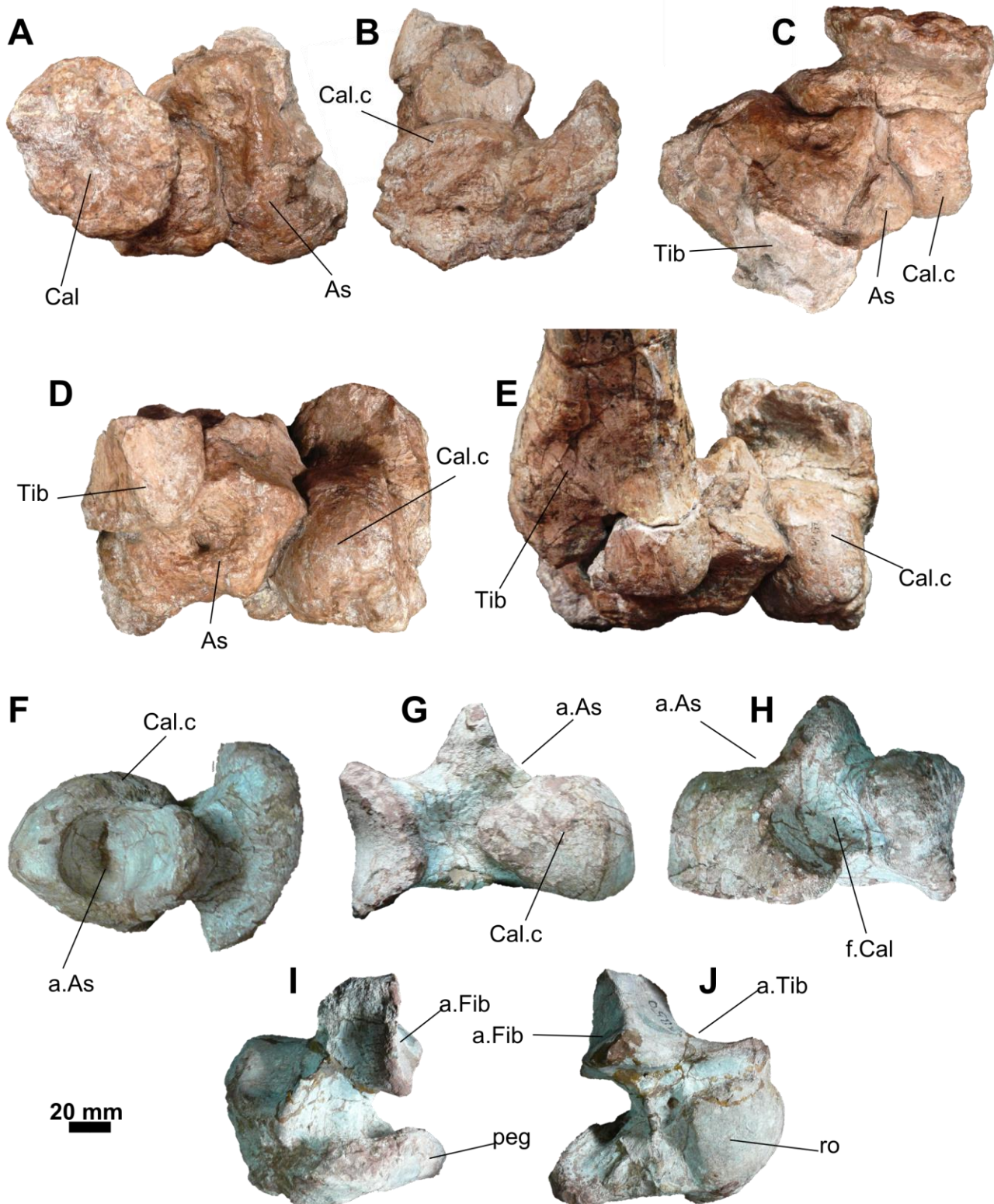


Figura 70 – Tornozelo esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933 L-11C) em vista posterior (A), lateral (B), dorsal (C), anterior (D) e ântero-dorsal articulado à tíbia esquerda (E). Calcâneo direito de *Fasolasuchus tenax* (PVL 3850) em vista medial (F), dorsal (G) e ventral (H). Astrágalo direito (PVL 3850) em vista posterior (I) e anterior (J).

Abreviaturas: **a.As**, área para articulação com o astrágalo; **a.Fib**, área de articulação com a fíbula; **a.Tib**, área de articulação com a tíbia; **Calc.c**, côndilo calcaneal; **f.Cal**, sulco na face ventral do calcâneo; **peg**, projeção látero-ventral do astrágalo; **ro**, superfície articular com os metatarsais I e II. Escala de **20 mm**.

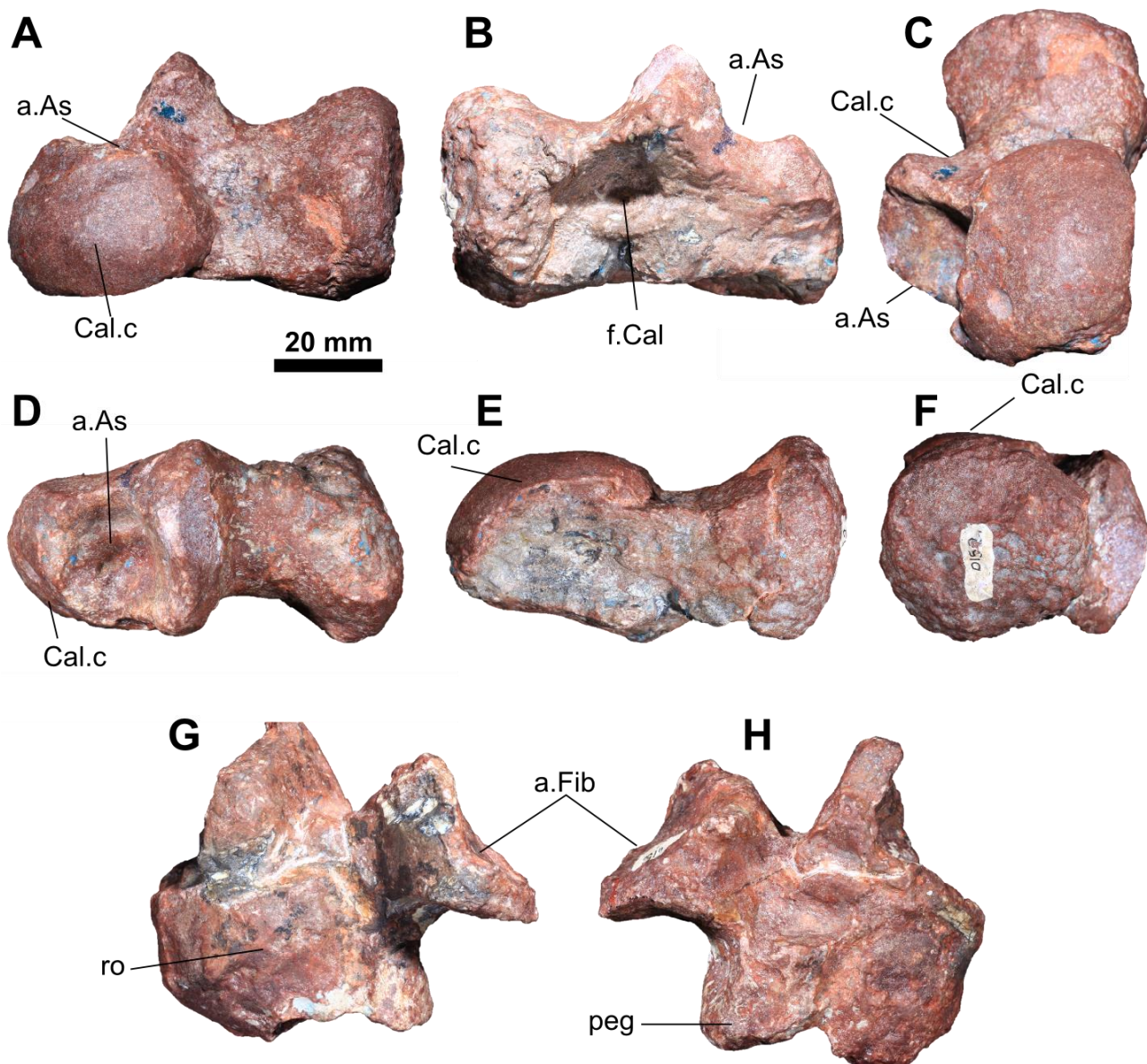


Figura 71 – Tornozelo de UFRGS-PV-0152-T. Calcâneo esquerdo em vista dorsal/proximal (A), ventral/distal (B), ântero-dorsal (C), medial (D), lateral (E) e posterior (F). Possível astrágalo esquerdo em vista anterior (G) e posterior (H). Abreviaturas: **a.As**, área para articulação com o astrágalo; **a.Fib**, área de articulação com a fíbula; **a.Tib**, área de articulação com a tíbia; **Calc.c**, côndilo calcaneal; **f.Cal**, sulco na face ventral do calcâneo; **peg**, projeção látero-ventral do astrágalo; **ro**, superfície articular com os metatarsais I e II. Escala de **20 mm**.

## DIGITOS

Os dígitos são integrados pelos metatarsais (proximais) e pelas falanges (distais). Em UFRGS-PV-0152-T foram preservados 5 metatarsais e 9 elementos falangeais. Dentre os 5 metatarsais encontram-se o V direito (67,5 mm; Fig. 73 E1-E2) e esquerdo (64,4 mm; Fig. 73 D1-D2). Os outros 3 metatarsais foram tentativamente classificados como elementos da série I-IV da seguinte forma: o mais robusto possivelmente representa o metatarsal I (84,9 mm; Fig. 73 C), e os outros dois elementos (104,2 mm; Fig. 73 A e 105 mm; Fig. 73 B) podendo ser algum dos metatarsais II a IV ou ainda antímeros de um destes mesmos metatarsais. O metatarsal V é o osso mais robusto da série preservada em UFRGS-PV-0152-T, padrão este que diverge de *Effigia* e *Shuvosaurus*, nos quais os demais metatarsais (I-IV) apresentam diâmetros iguais ou superiores ao V. Todavia, assim como nos demais “rauissúquios” o metatarsal V de UFRGS-PV-0152-T exibe um formato de gancho (“hook-shaped” *sensu* PEYER *et al.*, 2008) com a região proximal curvada medialmente para articular-se com o metatarsal IV. Os metatarsais representantes da série (I-IV) preservados em UFRGS-PV-0152-T não são equivalentes em tamanho, mas como não se pôde definir a quais metatarsais da série cada um dos 3 elementos preservados pertencem, não houve modo de traçar relações de proporcionalidade entre eles em UFRGS-PV-0152-T. Na maior parte dos “rauissúquios” o metatarsal III é o elemento mais alongado da série, contudo em *Shuvosaurus*, *Effigia*, *Postosuchus alisonae*, e *Saurosuchus* tanto o metatarsal II como o III possuem aproximadamente do mesmo tamanho (NESBITT, 2011), enquanto que em *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L11a-e) o metatarsal IV junto ao III compõem os maiores elementos da série tendo dimensões similares entre si (Fig. 72 A) (PEYER *et al.*, 2008 *contra* NESBITT, 2011 caráter 393; FRANÇA, 2011 caráter 320).

Dois ungueos também foram encontrados em UFRGS-PV -0152-T, sendo um deles curvado “em forma de gancho” (Fig. 73 F1-F2) e o outro mais cônico (Fig.73 G1-G2), contudo, assim como as demais falanges (Fig. 73 H-N), não foi possível especificar a qual elemento da série pertencem, podendo ainda ser componentes de *manus*.

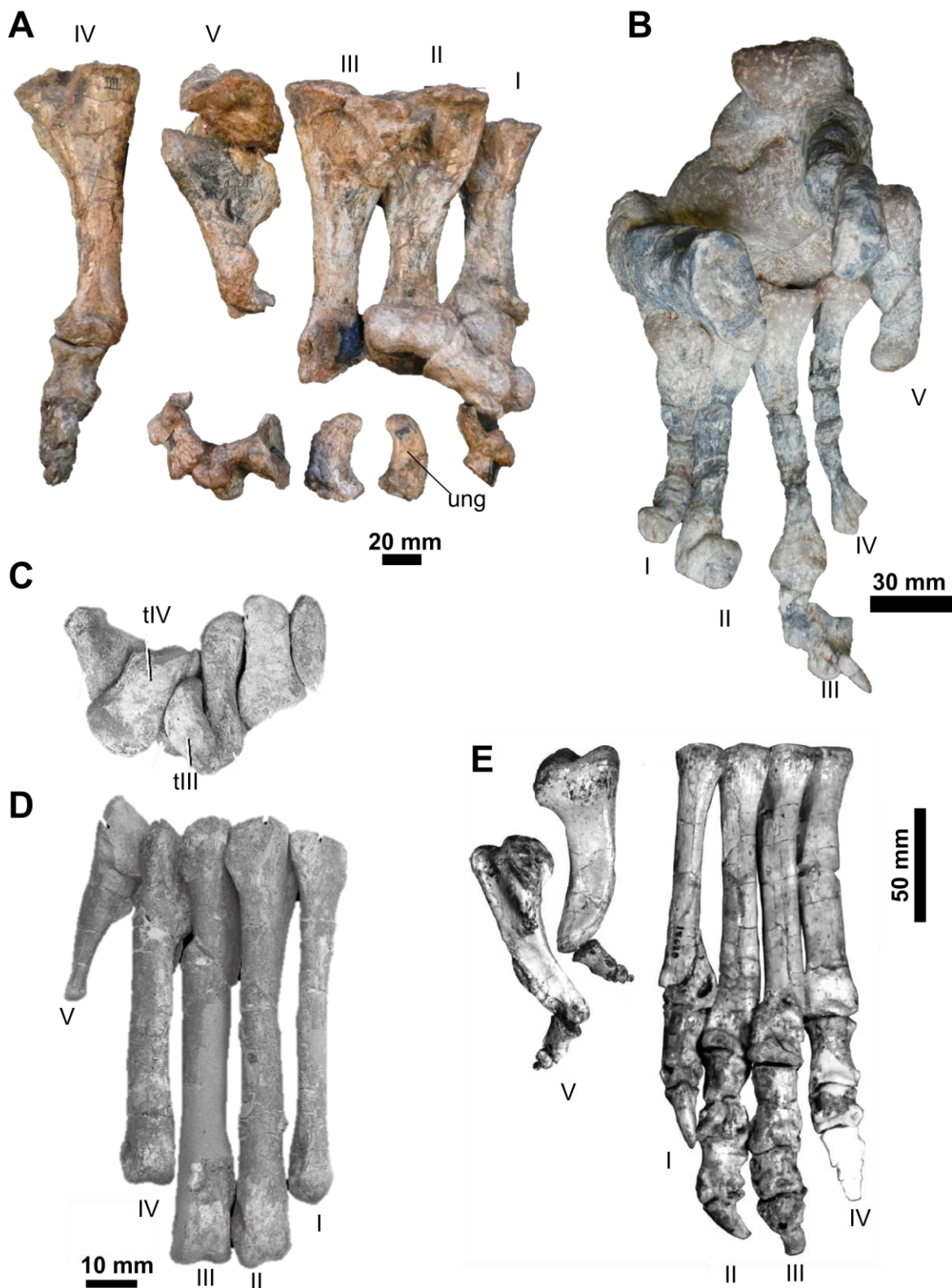


Figura 72 – *Pes* de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L 11) em (A). *Pes* esquerdo de *Decuriasuchus* (MCN-PV-10.105-a) em vista dorsal (B). *Pes* direito de *Effigia okeeffeae* (AMNH FR 30587 *sensu* Nesbitt, 2007) em vista proximal com os tarsais (C) e dorsal sem os tarsais (D). *Pes* esquerdo de *Postosuchus alisonae* Peyer *et al.* (2008 - UNC 15575) em vista dorsal, sendo figurado também o metatarsal V direito e esquerdo. Abreviaturas: I, metatarsal I; II, metatarsal II; III, metatarsal III; IV, metatarsal IV; V, metatarsal V; tIII, tarsal III; tIV, tarsal IV; ung, falang ungueal. Escala de 20 mm (A), 30 mm (B), 10 mm (C-D) e 50 mm (E).

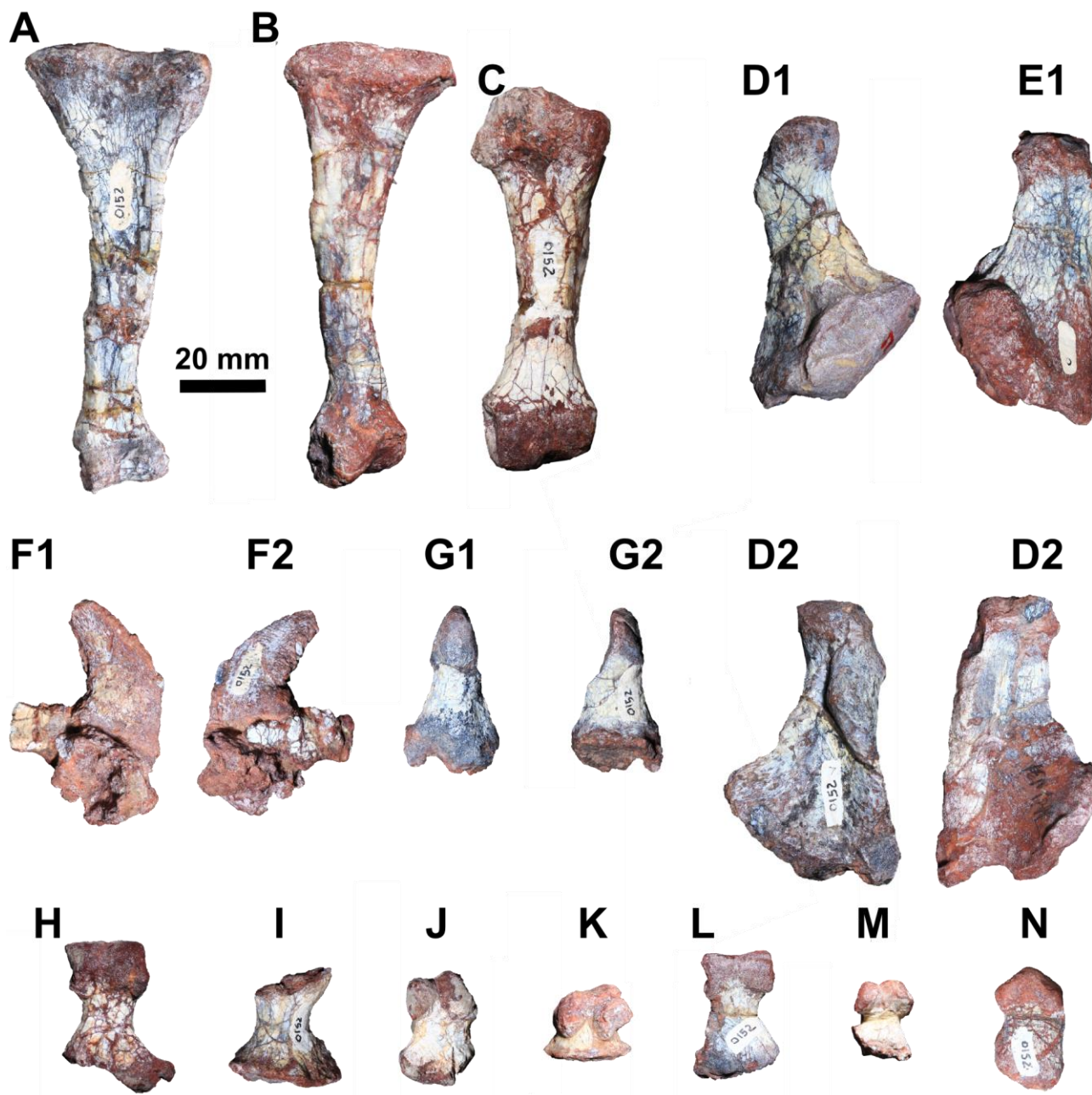


Figura 73 – Metatarsais, falanges e ungueos de UFRGS-PV-0152-T. Dois metatarsais que possivelmente pertencema série (I-IV) em (A) e (B). Possível metatarsal I em (C). Metatarsal V direito (D1-D2) e esquerdo (E1-E2) em vista dorsal (D1 e E1) e ventral (D2 e E2). Dois ungueos em (F1-F2) e (G1-G2). Falanges (H-N). Escala única de 20 mm.

## 6. RESULTADOS DA ANÁLISE FILOGENÉTICA

Tendo o intuito de testar as relações filogenéticas de UFRGS-PV-0152-T com os demais “rauisúquios” optamos por incluir seus dados morfológicos na matriz de dados de Butler *et al.* (2011) (Fig. 74), que é uma versão modificada da mais completa análise filogenética de Archosauriformes conhecida até o momento, proposta por Nesbitt (2011).

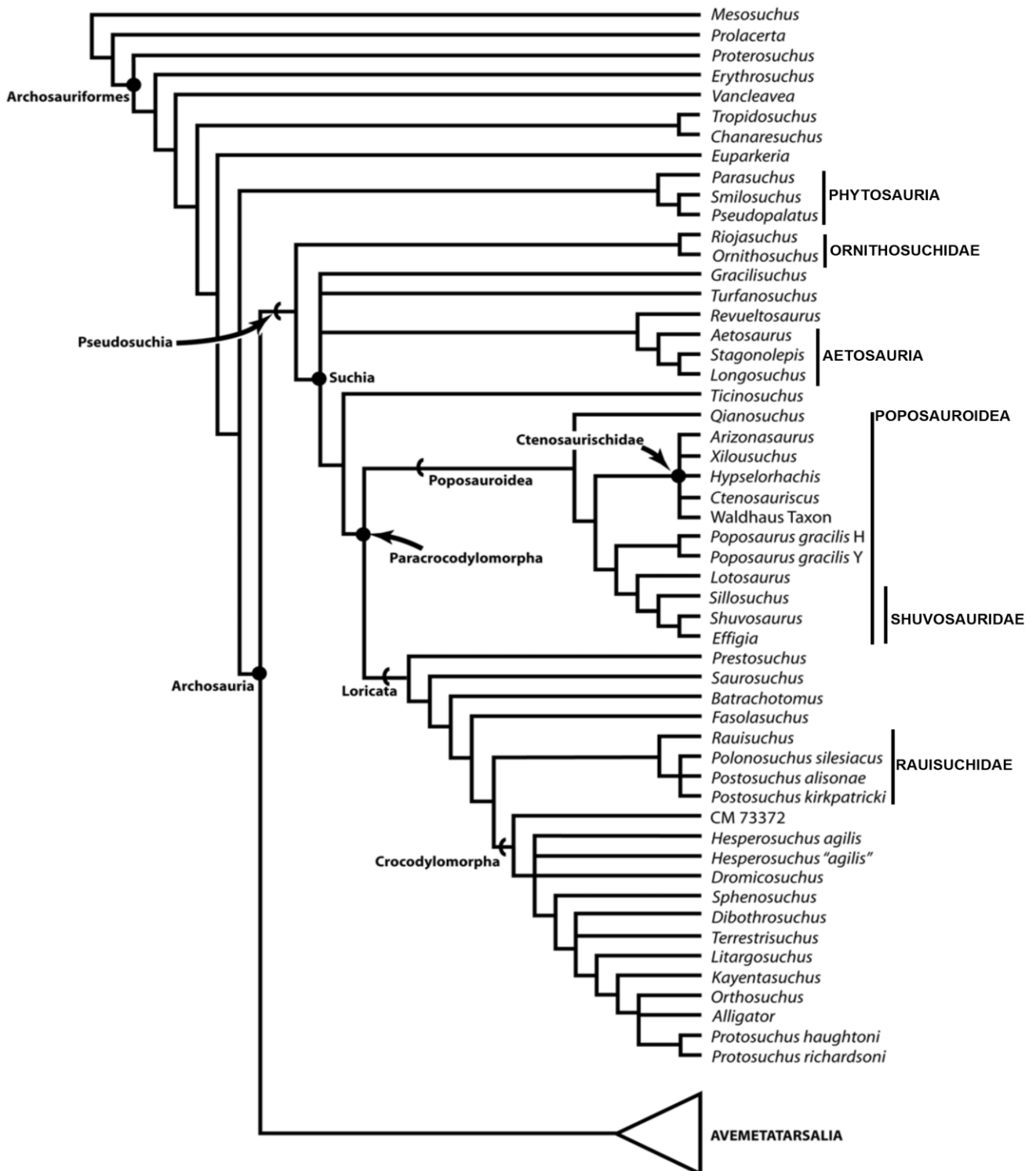


Figura 74 – Árvore filogenética de Butler *et al.* (2011) feita a partir de modificações da filogenia de Nesbitt (2011). Nesta análise de Butler *et al.* (2011) a UTO *Prestosuchus* abrange os espécimes UFRGS-PV-0152-T, UFRGS-PV-0156-T e BSPHG AS 1933 L). Imagem modificada de Butler *et al.* (2011).

A matriz original de Nesbitt (2011) é constituída por 84 táxons e 412 caracteres. Foram basicamente 3 as modificações que Butler *et al.* (2011) efetuaram sobre tal matriz. A primeira delas consiste na adição de três caracteres referentes à morfologia dos espinhos neurais no final da lista de caracteres original (caracteres 413, 414 e 415). A segunda relaciona-se à adição do estado (2) - “O espinho neural das vértebras dorsais é quatro vezes mais alto que o espinho neural das vértebras cervicais posteriores”- ao caráter 198, bem como sua ordenação. E por último, a inclusão de três OTU’s - “Operational Taxonomical Unit” - (*Ctenosauriscus koeneni*, *Hypselorhachis mirabilis* e *Waldhaus* taxon), e retirada de seis OTU’s sem nenhuma explicação, sendo eles: *Archosaurus rossicus*, *Prestosuchus chiniquensis* (material depositado na Alemanha BSPHG AS 1933L), UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0152-T, *Lewisuchus admixtus* e *Pseudolagosuchus majori*.

Os motivos para a remoção destes táxons não foram esclarecido por Butler *et al.* (2011), mas no caso de *Archosaurus rossicus* o elevado número de codificações indeterminadas (?) feitas por Nesbitt (2011) para este espécime deve ter sido um fator determinante para tal decisão. Em relação aos táxons *Lewisuchus admixtus* e *Pseudolagosuchus majori*, ambos foram retirados por Butler *et al.* (2011) possivelmente porque os autores consideraram como válida a discussão antevista no texto de Nesbitt (2011) que indicava uma possível sinonimização entre estas espécies, tanto que neste mesmo trabalho, Nesbitt já havia polarizado ambos em um táxon combinado (“*Lewisuchus/Pseudolagosuchus*”), sendo esta combinação mantida em Butler *et al.* (2011). Atitude semelhante foi tomada por Butler *et al.* (2011) sobre a retirada de *Prestosuchus chiniquensis* (material depositado na Alemanha BSPHG AS 1933L), UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0152-T, mantendo apenas um táxon combinado com base nestes três espécimes (“*Prestosuchus*”).

## 6.1 ANÁLISE DE DADOS

A presente análise de dados consiste em uma sequencia de etapas iniciada por uma revisão dos estados de caracteres dos táxons presentes na filogenia de Butler *et al.* (2011) e dos táxons por eles retirados a partir da matriz de Nesbitt (2011). Um total de 32 táxons tiveram 149 estados de caracteres recodificados. Abaixo, segue a lista dos táxons junto aos seus respectivos caracteres recodificados (os números dos caracteres referem-se à numeração da listagem de caracteres, e as suas descrições podem ser acessadas diretamente do trabalho de NESBITT, 2011): O programa computacional utilizado para a análise de dados foi o TNT (GOLOBOFF *et al.*, 2003) versão “v. 1.1”, e cada uma das árvores filogenéticas de consenso estrito apresentadas a seguir (Figura 75-78)



foram obtidas através dos seguintes parâmetros: busca heurística, TBR branch swapping, 1000 (mil) replicações, hold de 10, colapso de ramos de tamanho zero.

<i>Proterosuchus fergusi</i>	14(1)
<i>Archosaurus rossicus</i>	413(?) 414(?) 415(?)
<i>Erythrosuchus africanus</i>	20(1) 157(1) 221(1)
<i>Chanaresuchus</i>	49(1) 115(1) 157(1)
<i>Euparkeria capensis</i>	157(1) 221(1)
<i>Ornithosuchus longidens</i>	25(1) 144(1)
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	25(1) 144(1) 157(1) 219(1) 354(1) 398(0)
<i>Stagonolepis robertsoni</i>	27(1) 49(1) 115(1) 157(1)
<i>Aetosaurus ferratus</i>	27(1) 115(1) 367(1)
<i>Longosuchus meadei</i>	27(1)
<i>Ticinosuchus</i>	20(1) 22(1) 26(1) 29(1) 291(?) 296(?) 367(1)
<i>Xilousuchus</i>	96(1)
<i>Arizonasaurus</i>	83(1) 96(1)
<i>Poposaurus gracilis</i> holotipe	265(2) 274(1) 276(1)
<i>Poposaurus gracilis</i> Yale	227(?) 265(2) 276(1)
<i>Lotosaurus adentus</i>	200(0)
<i>Effigia okeeffeae</i>	141(1) 160(1) 367(1)
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i>	141(1) 160(1) 367(1)
<i>Prest. chiniquensis</i> BSPHG AS 1933L 415(0)	224(1) 266(1) 340(0) 364(1) 367(1) 413(0) 414(?) 415(0)
<i>UFRGS-PV-0156-T</i>	26(1) 42(0) 43(1) 75(2) 126(1) 141(1) 153(?) 413(?) 414(?) 415(0)
<i>UFRGS-PV-0152-T</i>	3(?) 20(1) 22(0) 26(1) 42(?) 43(1) 75(?) 122(?) 126(1) 130(?) 131(1) 141(1) 153(1) 194(?) 198(?) 202(?) 219(1) 220(1) 224(1) 229(1) 265(1) 266(1) 301(0) 340(0) 354(1) 364(1) 367(1) 385(?) 386(?) 387(?) 390(?) 399(?) 403(1) 413(?) 414(?) 415(0)
<i>Saurosuchus</i>	22(1) 29(1) 43(1) 44(0) 126(0) 191(1) 201(0) 202(1) 288(?) 367(1)

<i>Batrachotomus</i> 229(1) 339(1)	20(1) 22(1) 26(1) 27(1) 83(1) 114(2) 153(1) 224(1)
<i>Fasolasuchus</i>	14(0) 20(1) 26(1) 339(1)
<i>Rauisuchus</i>	26(1) 197(1) 224(1) 339(?)
<i>Postosuchus kirkpatricki</i> 314(1) 322(1)	102 (1) 103(1) 122(1) 123(1) 221(0) 224(1) 296(1)
<i>Postosuchus alisonae</i>	221(?)
<i>Dibothrosuchus elaphros</i>	102(1) 221(0)
<i>Sphenosuchus acutus</i>	102(1) 103(1)
<i>Protosuchus richardsoni</i>	126(1)
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i>	332(1)
<i>Staurikosaurus pricei</i>	332(1)

Sequencialmente, incluímos na filogenia de Butler *et al.* (2011) as alterações dos estados de caráter da maioria das OTU's acima, exceto aquelas subtraídas da matriz de Nesbitt (2011) (*Archosaurus rossicus*, *Prestosuchus chiniquensis* BSPHG AS 1933L, UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0152-T, *Lewisuchus admixtus* e *Pseudolagosuchus majori*). Ressaltamos que mantivemos a OTU “*Lewisuchus/Pseudolagosuchus*” já proposta por Butler *et al.* (2011). Além disso, utilizamos a OTU “*Combined Prestosuchus*” incluindo apenas os espécimes BSPHG AS 1933L + UFRGS-PV-0156-T, ou seja, não utilizando UFRGS-PV-0152-T que era originalmente incluído nesta UTO combinada no trabalho de Nesbitt (2011) e Butler *et al.*, (2011). Tal prática teve o intuito de identificar quais as alterações a inclusão da repolarização de dados pode gerar na configuração da árvore filogenética de Butler *et al.* (2011).

Como resultado, percebeu-se uma alteração significativa na linhagem “*Pseudosuchia*” onde *Ticinosuchus* que, segundo Butler *et al.* (2011), se mantinha como grupo-irmão de *Paracrocodylomorpha* (=Puposauroidea + Loricata), mudou para a base de Loricata (FIGURA 75). Desse modo Loricata passou a ser suportado por 3 sinapomorfias: 22(1), presença de fusonamento nas placas interdentais da região rostral do maxilar (homoplasia em *Tawa*, *Heterodontosaurus*, *Dilophosaurus* e *Allosaurus*); 26(1) presença de um entalhe para a articulação com a pré-maxila na superfície rostro-lateral do maxilar maxilar (homoplásico com *Eoraptor*, *Coelophysus*, *Revueltosaurus*, *Stagonolepsis*, *Lotosaurus* e *Effigia*); 30(1) margem rostral da fenestra ântero-orbital é estreita (homoplásico com *Riojasuchus*). Por sua vez, “*Combined Prestosuchus*” manteve-se unido aos demais Loricata com base em três sinapomorfias: 224(1) presença de um sulco na margem

ântero-ventral do coracóide (homoplasia em *Riojasuchus*); 339(1) presença de uma crista robusta na fíbula para a inserção do *M. iliofibularis* (homoplasia em Phytosauria, Ornithosuchidae, *Turfanosuchus*, *Longosuchus* e *Stagonolepis*); 371(2) No calcâneo, em sua face ventral, a superfície para articulação com o tarsal distal IV e a extremidade distal do tubérculo calcaneal são separadas e com uma fossa ventral (homoplasia em *Longosuchus*). Já “Combined *Prestosuchus*” (=BSPHG AS 1933L + UFRGS-PV-0156-T) apresentou uma autapomorfia: 265(1) presença de uma crista supra-acetabular no ílio que é ântero-dorsalmente inclinada (homoplasia com *Lotosaurus*, *Poposaurus*, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*).

Uma segunda alteração foi constatada na mudança de um posicionamento mais basal de *Lotosaurus*, que acabou ficando grupo-irmão de *Poposaurus* + Shuvosauridae, já que na árvore de Butler *et al.* (2011) este gênero era grupo irmão apenas de Shuvosauridae. Além disso, a politomia previamente obtida por Butler *et al.* (2011) entre *Gracilisuchus* + *Turfanosuchus* + (*Revueltosaurus* + Aetosauria) foi desfeita.

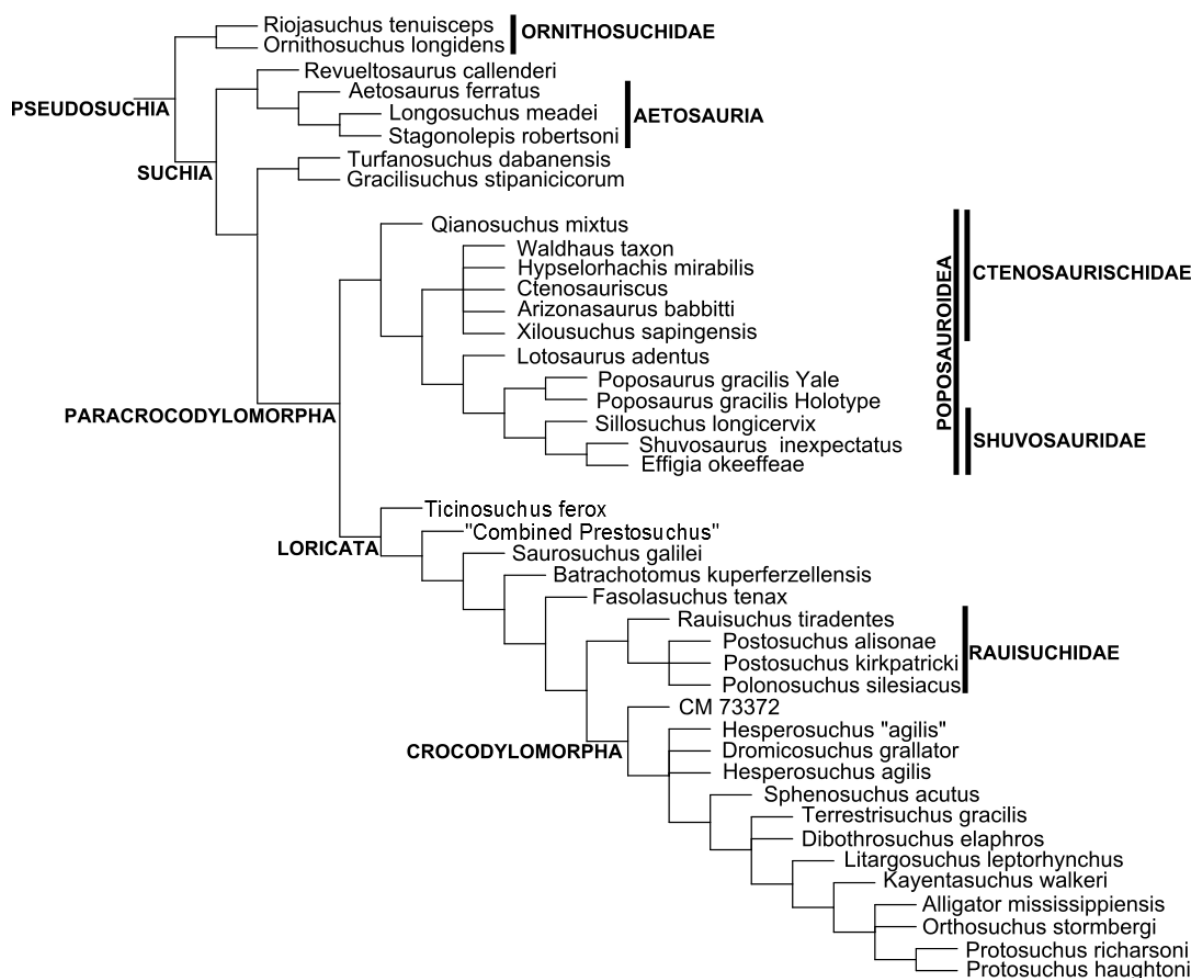


Figura 75 – Filogenia modificada a partir de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Um total de 32 OTU's tiveram 149 estados de caracteres recodificados, e a OTU “Combined *Prestosuchus*“ foi nesta árvore integrada apenas por UFRGS-PV-0156-T + BSPHG AS 1933L.

Uma segunda árvore filogenética foi gerada após a inclusão de *Archosaurus rossicus* e UFRGS-PV-0152-T (FIGURA 76). Ou seja, mantivemos “Combined *Prestosuchus*” (=BSPHG AS 1933L + UFRGS-PV-0156-T) codificado separadamente de UFRGS-PV-0152-T. Como resultado, o táxon *Ticinosuchus* voltou a ocupar a mesma posição basal obtida por Butler *et al.* (2011) onde era grupo-irmão de Paracrocodylomorpha. Já UFRGS-PV-0152-T caiu em uma politomia com “Combined *Prestosuchus*” e o restante da linhagem de Loricata. Esta politomia manteve-se suportada por 14 caracteres: 2(1), 6(1), 43(1), 51(1), 52(1), 108(1), 142(1), 224(1), 229(1), 270(1), 339(1), 364(1) 371(2), 397(1). Já o exemplar UFRGS-PV-0152-T apresentou 3 autapomorfias - 289(1), 296(2) e 354(1) – das quais apenas a 296(2), que refere-se à margem ventral do ísquio e mudança abrupta de angulação entre sua margem proximal e seu eixo, não apresentou homoplasia. No caso de “Combined *Prestosuchus*” (= *Prestosuchus* BSPHG AS 1933L + UFRGS-PV-0156-T) a única autapomorfia apresentada, o caráter 301(1) – “o tubérculo póstero-lateral (= “posteromedial tuber” *sensu* NESBITT, 2011) na região proximal do fêmur é amplo e proporcionalmente maior que os demais tubérculos proximais” – apresentou-se como homoplasia em diversos integrantes Archosauriformes.

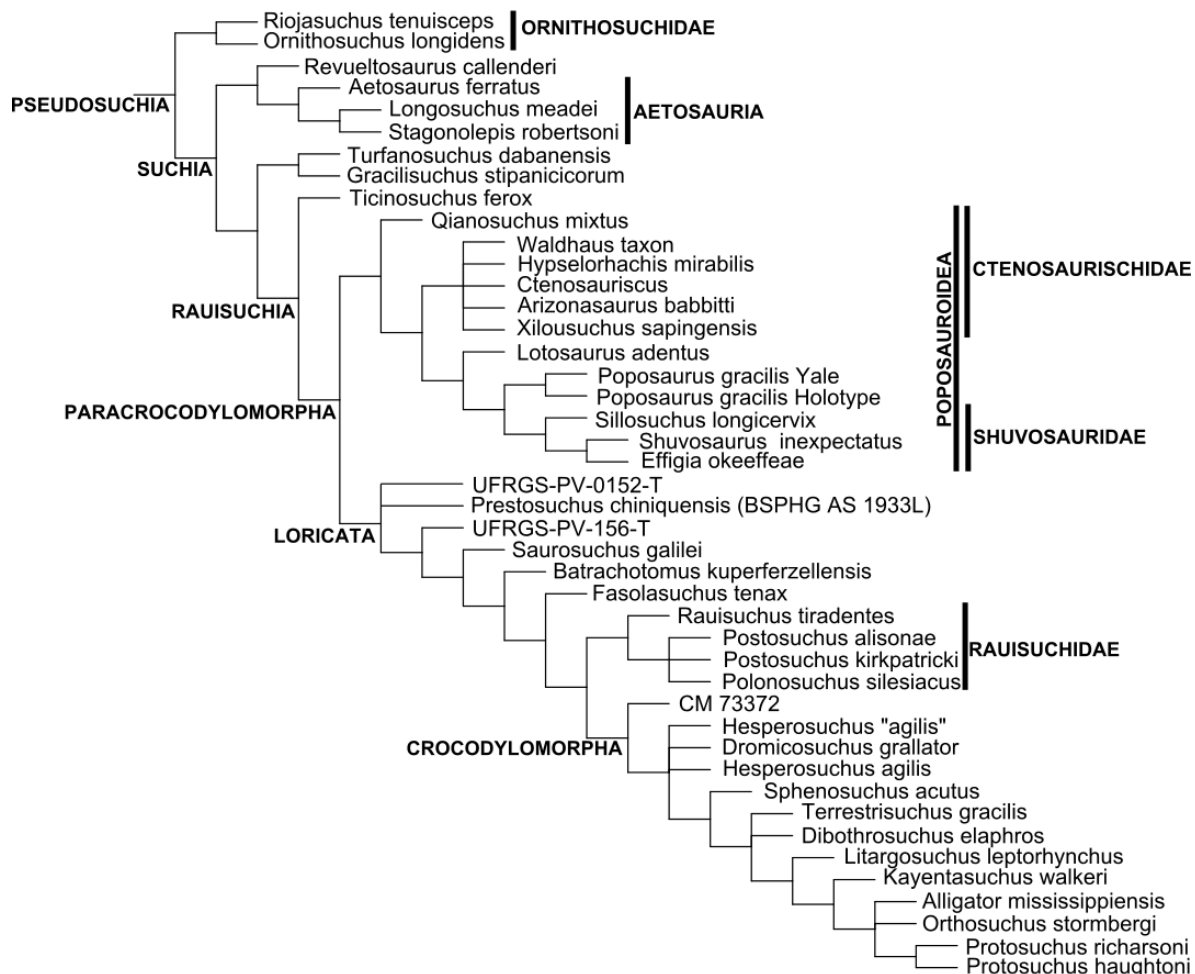


Figura 76 – Filogenia modificada a partir de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada as modificações da árvore da figura 75, adicionamos como OTU's *Archosaurus rossicus* e UFRGS-PV-0152-T.

A terceira árvore foi gerada com base na exclusão de “Combined *Prestosuchus*” (= BSPHG AS 1933L + UFRGS-PV-0156-T), para analisarmos as OTU’s desta combinação em separado (FIGURA 77). Assim, foi possível avaliar as inter-relações entre BSPHG AS 1933L, UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0152-T. A árvore obtida não mostrou mudanças na topologia em relação à árvore da figura 76, no entanto, a politomia de UFRGS-PV-0152-T com “Combined *Prestosuchus*” e o restante da linhagem de Loricata foi desfeita. O exemplar UFRGS-PV-0152-T formou um grupo monofilético com o espécime BSPHG AS 1933L, posicionado na base de Loricata. O clado Loricata manteve-se suportado por 8 sinapomorfias - 43(1), 51(1), 108(1), 224(1), 270(1), 339(1), 371(2), 397(1) - que em sua maioria constituem homoplasias com diversos integrantes Archosauriformes - exceto pelo caráter 51(1): “presença de uma crista na face lateral do processo ventral do esquamosal”. O clado constituído por UFRGS-PV-0152-T e BSPHG AS 1933L é suportado por uma única sinapomorfia - 266(1) “crista supra-acetabular do ílio é ântero-dorsalmente inclinada” – que ocorre como uma homoplasia em *Lotosaurus*, *Poposaurus* e Shuvosauridae. Já o clado UFRGS-PV-0156-T manteve-se como grupo-irmão dos demais Loricata com base na sinapomorfia 20(0) que refere-se à “presença de uma superfície ântero-lateral do maxilar plana” Contudo tal estado de caráter é uma homoplasia em grande parte da linhagem dos arcossauromorfos. O espécime UFRGS-PV-0156-T não possui autapomorfias, o exemplar UFRGS-PV-0152-T manteve-se com a autapomorfia 354(1) – “no astrágalo há uma lâmina óssea separando a faceta tibial da margem posterior” – enquanto que *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L) revelou-se com a autapomorfia 301(1). Contudo, ambas as autapomorfias de UFRGS-PV-0152-T e BSPHG AS 1933L, respectivamente, são homoplásicas com diversos Archosauriformes.

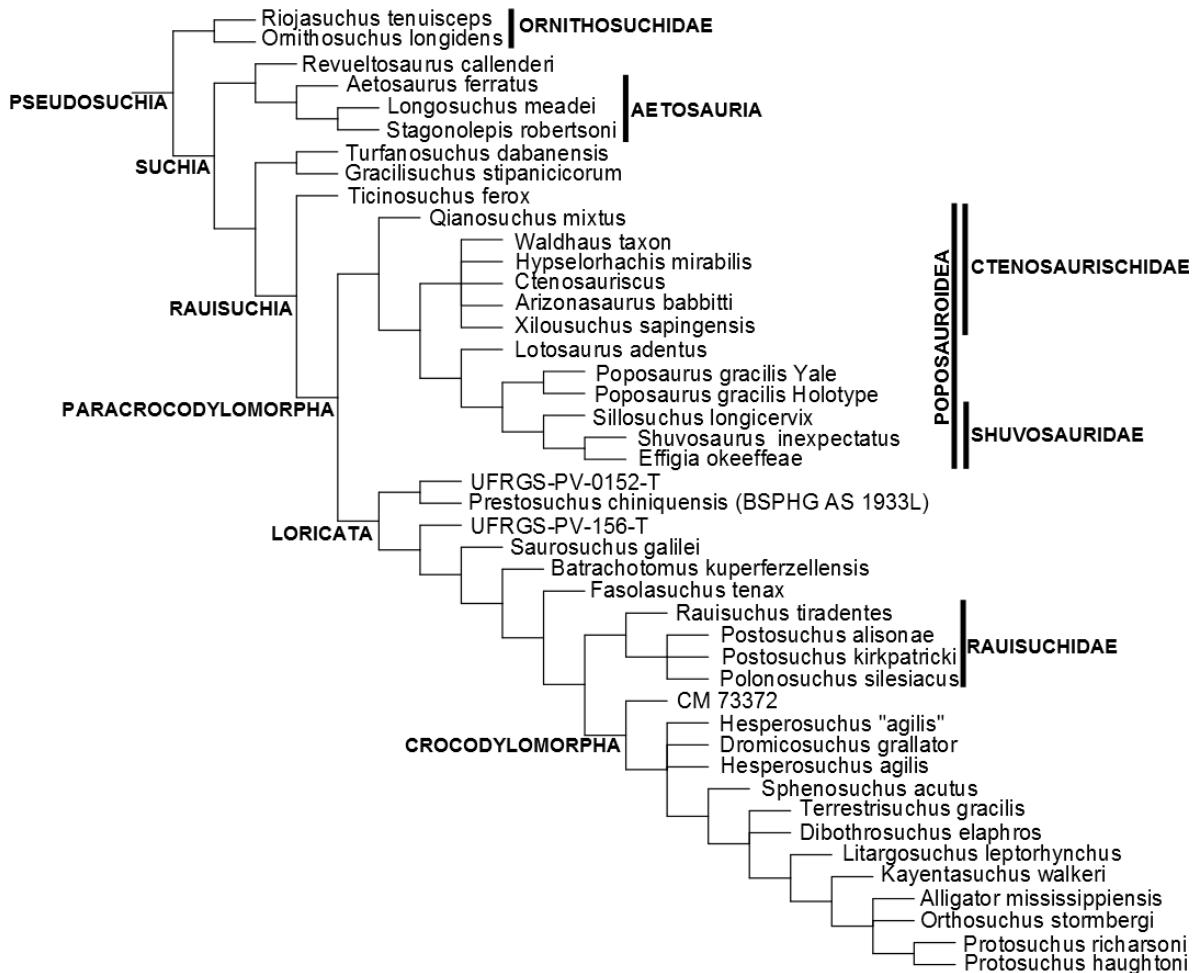


Figura 77 – Filogenia modificada a partir de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada as modificações da árvore da figura 76, retiramos o táxon combinado (UFRGS-PV-0152-T + BSPHG AS 1933L) para codificar os dois espécimes separadamente.

A última alteração feita foi a transformação do caráter 20 em multi-estado, passando a ter a seguinte definição.

20: Maxilar, a superfície rostro-lateral é plana (0); apresenta um entalhe para articulação com o processo pósterodorsal do pré-maxilar (1); possui uma superfície tubercular sobressaliente, com aspecto de carretel, que serve para articulação com o processo pósterodorsal do pré-maxilar (2).

Nas árvores anteriormente testadas (*vide* figuras 75-77) o exemplar UFRGS-PV-0152-T foi polarizado como (1), mas, no caso desta análise, decidimos por polarizá-lo como (2) e ordenar o caráter 20. Tanto a superfície tubercular (estado 2) como o entalhe (estado 1) possivelmente sejam homólogos, já que ocupam a mesma posição anatômica e se prestam à mesma função articular com o processo pósterodorsal do pré-maxilar. A ordenação deste caráter assume que (0) é o estado primitivo, (1) é derivado de (0) e (2) o estado derivado a partir de (1). Tal ordenação deve-se à distribuição destes estados de caráter em todas as árvores geradas (*vide* figuras 74-77) onde *Mesosuchus* e *Prolacerta* (táxons basais) apresentam o estado primitivo (0) e *Erythrosuchus* e *Ticinosuchus* (ambos os táxons basais ao exemplar UFRGS-PV-0152-T) possuem o estado de caráter (1).

Como resultado, a árvore obtida (Fig. 78) exibiu a mesma topologia da árvore da figura 77. O táxon *Rauisuchia*, assim como em Nesbitt (2011) e Butler *et al.*(2011), mostrou-se parafilético nesta análise, já que inclui a linhagem *Crocodylomorpha*. *Rauisuchia* é suportado por 8 sinapomorfias, que porém ocorrem também como homoplasias em diferentes integrantes arcossauriformes: 20(1) Maxilar, a superfície rostro-lateral apresenta um entalhe para articulação com o processo pósterodorsal do pré-maxilar; 195(1) vértebras cervicais posteriores e dorsais com articulação inter-vertebral hiposfeno-hipantro; 210(1) vértebras caudais com mediais com espinho neural acessório; 293(1) eixo isquiático, em seção transversal, possui formato circular em sua porção distal; 294(1) ísquio com uma expansão distal em forma de um pé-isquiático; 298(1) ísquio com maior comprimento que o da lâmina ilíaca; 367(1) astrágalo apresenta uma superfície articular com o calcâneo restrita a superfície ventral da faceta fibular, sendo separada da margem ventral; 411(1) osteodermos dorsais das vértebras pré-sacrais são alinhados um-a-um, sem sobreposição.

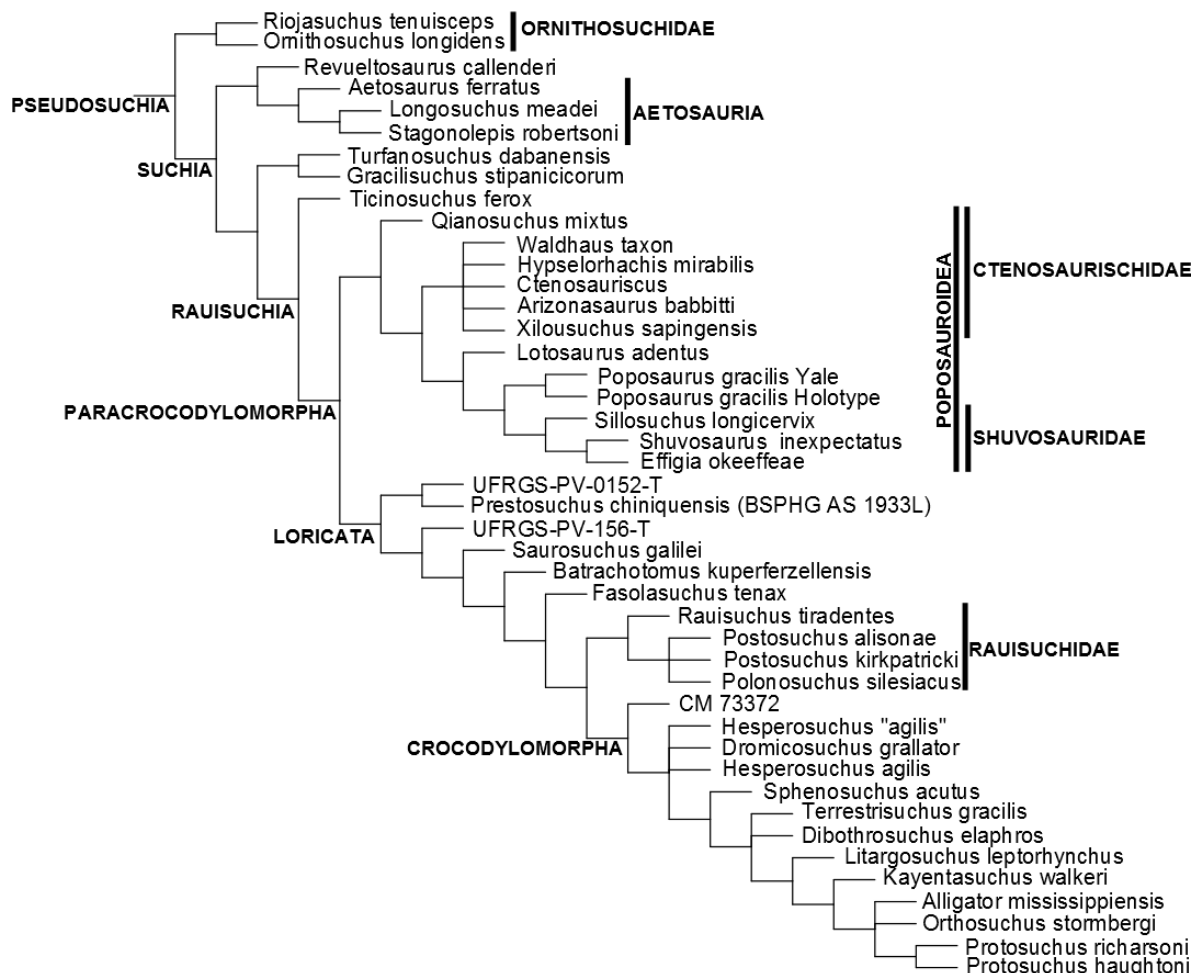


Figura 78 – Árvore de consenso estrito, baseada nas 45 árvores de maior parcimônia, obtida a partir de modificações sobre a filogenia de Butler *et al.* (2011), mostrando em detalhe o clado Pseudosuchia. Nesta etapa, somada às modificações da árvore da figura 77, transformamos o caráter 20 em multi-estado de modo ordenado. CI = 0,36; RI = 0,78.

## 7. CONCLUSÕES

A descrição osteológica de UFRGS-PV-0152-T, composto por elementos cranianos, mandibulares, dentários e pós-cranianos, possibilitou sua comparação com outros integrantes de *Rauisuchia*. A inclusão de tal material na análise filogenética de Butler *et al.* (2011), bem como em versões modificadas desta matriz, mostrou que UFRGS-PV-0152-T possui uma relação de grupo-irmão com o espécime BSPHG AS 1933L (holótipo de *Prestosuchus chiniquensis*) com base na presença de uma crista supra-acetabular do ílio que é ântero-dorsalmente inclinada. Entretanto, tal sinapomorfia apresenta-se como uma homoplasia em *Lotosaurus*, *Poposaurus* e *Shuvosauridae*.

A análise da matriz de Butler *et al.* (2011) revelou também uma única autapomorfia para UFRGS-PV-0152-T - o astrágalo exibe uma lâmina óssea separando a faceta tibial da margem posterior – sendo este caráter homoplásico com diversos integrantes do clado *Pseudosuchia*. Todavia, ao avaliarmos a distribuição dos caracteres e seus estados ao longo da árvore de consenso estrito obtida a partir de modificações sobre a filogenia de Butler *et al.* (2011), encontramos como característica única e exclusiva do exemplar em questão, a presença, na porção rostro-lateral do maxilar, de uma superfície tubercular sobressaliente, com aspecto de carretel, que serve para articulação com o processo póstero-dorsal do pré-maxilar.

Em relação aos demais espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T), o exemplar UFRGS-PV-0152-T diferencia-se por apresentar as seguintes características na região da caixa craniana: 1) orientação posterior, e não lateral, do “espaço não ossificado” que fica entre o tubérculo basal do basioccipital e o tubérculo basal do parabasiésfenóide; 2) a região entre o tubérculo basal e o processo basipterigoide é notavelmente mais projetada rostralmente; 3) a região entre o tubérculo basal e o processo basipterigoide é mais comprimida látero-medialmente; 4) as margens laterais do processo basipterigoide possuem, em vista occipital, similar expansão lateral (e não menos expandidas) do que a apresentada pelos seus tubérculos basais do parabasiésfenóide; 5) o processo basipterigoide é uma superfície mais horizontalizada e achatada dorso-ventralmente; 6) o processo basipterigoide permanece unido medialmente ao longo de toda a sua extensão.

O exemplar UFRGS-PV-0152-T também diferencia-se de UFRGS-PV-0156-T e UFRGS-PV-0629-T por apresentar as seguintes características em seu maxilar (osso que também não é preservado no holótipo de *Prestosuchus chiniquensis*): 1) presença de uma fenestra pré-orbital longa e de altura proporcionalmente mais reduzida; 2) presença de uma nítida crista afilada no corpo do maxilar, que continua sobre a sua projeção caudal; 3) tanto o corpo como a projeção caudal do maxilar de UFRGS-PV-0152-T são proporcionalmente mais baixos dorso-ventralmente.



Duas características – “presença de um ísquio que articula-se com seu antímero medialmente apenas na sua porção distal” e “presença de um tubérculo póstero-lateral na região proximal do fêmur amplo e proporcionalmente maior que os demais tubérculos proximais” - diferenciam UFRGS-PV-0152-T de todos os espécimes (publicados) já atribuídos a *Prestosuchus chiniquensis*. De outra parte, a característica “possuir um tubérculo calcaneal com um comprimento (ântero-posterior) um pouco maior do que a largura/espessura de sua base” diferencia o exemplar em estudo do holótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (os outros espécimes não possuem o calcâneo para fins de comparação).

Estas diferenças parecem não ter um significado tafonômico – devido ao excelente estado preservacional - ou ontogenético, pois apesar do menor tamanho de UFRGS-PV-0152-T, este não exhibe suturas soltas em seu esqueleto. Deste modo, tendo em vista que tais diferenças tenham um significado taxonômico, seria possível a criação de uma denominação taxonômica distinta para UFRGS-PV-0152-T. Além disso, o estudo comparativo do exemplar em questão com demais exemplares atribuídos a *Prestosuchus* revela uma grande diversidade de formas anatômicas reunidas sob esta denominação.

Ressaltamos que os resultados da presente análise são inconclusivos e devem ser aprimorados à medida que novas descrições (sejam de novos exemplares, redescrições de materiais publicados ou de materiais adicionais) e análises filogenéticas sejam divulgadas. Neste contexto, UFRGS-PV-0152-T aumenta o conhecimento sobre a diversidade anatômica dos rauissúquios, podendo contribuir para uma melhor resolução das inter-relações deste táxon.

## 8. Referências bibliográficas

- ALCOBER, O., 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Raurisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:302-316.
- ALCOBER, O. & PARRISH, J. M., 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(3): 548-556.
- AZEVEDO, S. A. K. de, 1995a. Paleocologia de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. Interrelações paleoecológicas entre as faunas reptilianas do Triássico sul-brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **67**(1):55-59.
- AZEVEDO, S. A. K. de, 1995b. Estudo morfofuncional do aparelho maxilomandibular de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. *Ibidem*, **67**(1):62-65.
- BARBERENA, M. C., 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas, Porto Alegre*, 9:062-075, 1 fig., 1 tab., 1 pl.
- BENNETT, S. C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**, 261–308.
- BENTON, M. J., 1986a. The Late Triassic reptile *Teratosaurus* - a raurisuchian, not a dinosaur. *Palaeontology*, 29:293-301.
- BENTON, M.J. & CLARK, J., 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. pp. 289-332, 11 figs. *In*: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. I. Amphibians, reptiles, birds. Systematic Association Special Volume 35A.* Clarendon Press, Oxford.x+377 pp.
- BENTON, M. J., 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, London, **354**:1423-1446.
- BENTON, M. J., 2004. Origin and relationships of Dinosauria. *In* Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*, second edition. University of California Press, Berkeley. pp. 19
- BONAPARTE, J. F. 1981. Descripción de “*Fasolasuchus tenax*” y su significado em La sistemática y evolution de los Thecodontia. *Revista Del Museo Argentino de Ciências Naturales “Bernardino Rivadavia”*, **3**:55–101.
- BRUSATTE, S.L., BENTON, M.J., RUTA, M. & LLOYD, G.T., 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science* 321, 1485–1488. (doi:10.1126/science.1161833)
- BRUSATTE, S.L., BUTLER, R. J., SULEJ, T. & NIEDZWIEDZKI, G., 2009. The taxonomy and anatomy of raurisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**(2):221–230.

- BRUSATTE, S. L., BENTON, M. J., DESOJO, J. B. & LANGER, M. C., 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, **8**(1):3-47.
- BUTLER, R. J., BRUSATTE, S. L., REICH, M., NESBITT, S. J., SCHOCH, R. R. & HORNUNG, J. J., 2011. The sailbacked reptile *Ctenosauriscus* from the latest Early Triassic of Germany and the timing and biogeography of the early archosaur radiation. *PLoS ONE*, **6**, 1–28.
- CHATTERJEE, S. & MAJUMDAR, P. K., 1987. *Tikisuchus romeri*, a new rauisuchid reptile from the Late Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **61**(4):787-793.
- DAWLEY, R.M., ZAWISKIE, J.M. & COSGRIFF, J.W., 1979. A rauisuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. *Journal of Paleontology*, **53**:1428-1431.
- DESOJO, J. & ARCUCCI, A.B., 2009. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the middle Triassic of Argentina: The earliest known South American “rauisuchian”. *J.V.P. Short communication*. **29**(4):1311-1315.
- EBEL K, FALKENSTEIN F, HADERER F-O, WILD, R., 1998. *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) und der Rauisuchier von Waldshut - Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* Kaup. *Stuttgart Beiträge Natur B (Geol Palaontol)* **261**: 1–18.
- EZCURRA, M. D., 2006a. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas*, **28**, 649–684.
- FRANÇA, M.A.G., 2011. Descrição osteológica de *Decuriasuchus quartacolonia* (Archosauria, Pseudosuchia) e a evolução dos Rauissúquios. Tese de doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 434p.
- FRANÇA, M.A.G.; FERIGOLO, J, & LANGER, M.C, 2011. Associated skeletons of a new middle Triassic “Rauisuchia” from Brazil. *Naturwissenschaften* **98**:389–395.
- FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C, & FERIGOLO, J., 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonia* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. *In. Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, **379**
- GALTON, P. M., 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B: Geologie und Palaontologie*, **116**:1-29.
- .GAUTHIER, J., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Sciences* **8**: 1–56.
- GEBAUER, E. V. I. 2004. Neubeschreibung von *Stagonosuchus nyassicus* v. Huene, 1938 (Thecodontia, Rauisuchia) aus der Manda-Formation (Mittlere Trias) von Südwest-Tansania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **231**:1–35.

- GOLLOBOF, P., J. FARRIS & K. NIXON. 2003. TNT: Tree analyses using new technology. Program and Documentation, disponíveis pelos autores em [www.zmuck.dk/public/phylogeny](http://www.zmuck.dk/public/phylogeny).
- GOWER, D. J., 1999. Cranial osteology of a new raiusuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, **280**:1-49
- GOWER, D. J., 2002. Braincase evolution in suchian archosaurs: evidence from the raiusuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**:49-76.
- GOWER, D. J. & SCHOCH, R. R., 2009. Postcranial anatomy of the raiusuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(1):103-122.
- HENNIG, W., 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- HUENE, F. von., 1902. Übersicht über die Reptilien der Trias. Geologische und Palaeontologische Abhandlungen (Neue Folge) 6:1-84.
- HUENE, F. von., 1938a. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1938:142-151.
- HUENE, F. von., 1938b. Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beitrag-Band (B), 80:264-278.
- IRMIS, R. B., NESBITT, S. J., PADIAN, K., SMITH, N. D., TURNER, A. H., WOODY, D. & DOWNS, A., 2007. A Late Triassic dinosauriform assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science* 317, 358-361. (doi:10.1126/science.1143325)
- JALIL, N. -E. & PEYER, K. 2007. A new raiusuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. *Palaeontology*, 50:417-430.
- JUUL, L., 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, 31:1-38, 1 fig., 2 app.
- KELLNER, A. W. A.; Schwanke, C. & Campos, D. de A, 1999. *O Brasil no tempo dos dinossauros*. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 60p.
- KISCHLAT, E-E., 1996. O estado atual da taxonomia dos arcossauriformes (Reptilia, Diapsida) triássicos do Brasil. Perspectivas sistemáticas e nomenclaturais na classificação dos tecodontes. *Exame de qualificação para obtenção do título de doutor em ciências*. PPGEU-UFRGS. 167 p.
- KISCHLAT, E-E., 2003. Padrão muscular da coxa de arcossauriformes fósseis. Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. *TESE para obtenção do título de Doutor em ciências*. PPGEU (UFRGS). 3v., xii+451p., 90fig., 28tab.

- KREBS, B., 1965. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 81:1-140.
- KREBS, B., 1976. Pseudosuchia. In: Kuhn, O (ed.). Handbuch der Palaeoherpetologie, Teil 13: Thecondontia. Gustav Fischer-Verlag, p. 40-98.
- LACERDA, M.B., 2012. Descrição e estudo de novos espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rausiuchia) do afloramento “Sanga da árvore”, Município de São Pedro do Sul, região de Chiniquá, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 157p.
- LANGER, M.C., RIBEIRO, A.M., SCHULTZ, C.L. & FERIGOLO, J., 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. In: LUCAS & SPIELMANN (eds.). *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41:201-218.
- LAUTENSCHLAGER, S. 2008. Revision of *Rauisuchus tiradentes* (Archosauria: Rausiuchia) from the late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implications for rausiuchian phylogeny. Department für Geo und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, Diplomarbeit, 77p.
- LAUTENSCHLAGER, S. & DESOJO, J.B., 2011. Reassessment of the Middle Triassic rausiuchian archosaurs *Ticinosuchus ferox* and *Stagonosuchus nyassicus*. *Paläontologische Zeitschrift* **85** (4): 357-381.
- LIPARINI, A., 2010. Evolução da estrutura locomotora em arcossauros, com enfoque em rauissúquios: aspectos biomecânicos e morfofuncionais. Monografia apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências. IGEO/UFRGS, 82f.
- LONG, L. A. & MURRY, P. A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the Southwestern United States. *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*, **4**:1-254.
- MARTÍNEZ, P. N. & SERENO, P. C., ALCOBER, O.A., COLOMBI, C.E., RENNE, P.R., MONTAÑEZ, I.P. & CURRIE, B.S., 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331, 206–210.
- MASTRANTONIO, B. M., 2010. Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rausiuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rauissúquios. *Tese (Doutorado)*. - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. 244p.
- MASTRANTONIO, B. M., SCHULTZ, C. L., & DESOJO, J. B., 2013. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). In: Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, 379. <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.10>
- MEYER, H. von., 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. *Palaeontographica*, 7(5):253-346.

- NESBITT, S. J. 2003. *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergence. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**:S234–S237.
- NESBITT, S. J. 2005. The osteology of the pseudosuchian *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology*, **17**:19–47.
- NESBITT, S. J. 2011. The early evolution of Archosauria: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **352**, 1–292.
- NIEDŹWIEDZKI, G., SULEJ, T & DZIK, J., 2012 - A large predatory archosaur from the Late Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **57** (2): 267–276.
- NOVAS, F. E. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Paleontology*, **35**(1):51–62.
- NOVAS, F. E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(4):400–423.
- NOVAS, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 723–741.
- PARRISH, J.M., 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, **13**(3):287–308, 9 figs., 2 tabs., 1 app.
- PEYER, K., CARTER, J. G., SUES, H. -D., NOVAK, S. E. & OLSEN, P. E. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**:363–381.
- REIG, O. A., 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios Del Triásico de Ischigualasto. *Revista de la Asociacion Geológica Argentina*, **13**:257–270.
- REIG, O.A., 1961. The proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **139**(5), abril, pp. 229–292.
- ROBERTO-DA-SILVA, L., DESOJO, J.B., CABREIRA, S.F., AIRES, A.S.S., MÜLLER, R.T., PACHECO, C.P, & DIAS-DA-SILVA, S., 2014. A new aetosaur from the Upper Triassic of the Santa Maria Formation, southern Brazil. *Zootaxa*, **3764** (3): 240–278.
- ROMER, A.S., 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p.
- ROMER, A. S., 1971a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. *Breviora*, **73**:1–8.
- SAMPSON, S.D & WITMER, L.M., 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. **27**, (2): 32–102.
- SEN, K., 2005. A new rautisuchian archosaur from the Middle Triassic of Índia. *Palaeontology*, **48**(1): 185–196.
- SERENO, P.C., 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, **2**:1–53, 28 figs., 3 tabs., 1 app.

- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B., 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 180(1):21-52.
- SILL, W. D., 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the raiisuchid thecodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146(7):317-362.
- SULEJ, T., 2005. A new raiisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**: 78–86.
- TURNER, A. H. & NESBITT, S. J., 2013. Body size evolution during the Triassic archosauriform radiation. In: Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. *Geological Society, London, Special Publications*, 379; Eds. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. doi 10.1144/SP379.15
- WALKER, J.D. & GEISSMAN, J.W., 2009. GSA Geologic Time Scale. *GSA Today* **19**(4): 60-61.
- WEINBAUM, J. C. 2002. Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi). *Texas Tech University, Lubbock, Texas*, M. S. thesis, 78p.
- WEINBAUM, J. C. & HUNGERBÜHLER, A. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southwestern U.S.A. *Palaöntologische Zeitschrift*, **81**(2):131–145.
- ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.J.V., FACCINI, U.F. & JR. CHEMALE, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata on Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, 1-21p.

## 9. ANEXO I

### Listagem de medidas referentes aos elementos sincranianos de UFRGS-PV-0152-T

<b>A1) Medidas do conjunto de ossos articulados do crânio de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral direita.</b>	
Mx1a	40,2 mm
Mx2a	82,5mm
Mx3a	111,28mm
Mx5a	29,6mm
Mx6a	33,5mm
Mx7a	40,7mm

<b>A2) Medidas do conjunto de ossos articulados do crânio de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral esquerda.</b>	
Mx1b	40,7mm
Mx2b	88,2mm
Mx3b	114,3mm
Mx4	176,3mm
Mx5b	29,42mm
Mx6b	30,2mm
Mx7b	44,1mm
N1	167,2mm
N2	26,2mm
N3	17mm
N4	31,7mm

<b>B1) Medidas da caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral direita</b>	
a6	9mm
a8	15 mm
a9	22,9mm
a10	10,5mm
a11	24,2mm
a12	70,37mm
a13	37,35mm
a14	36,75mm

<b>B2) Medidas da caixa craniana de UFRGS-PV-0152-T em vista posterior.</b>	
a1	25,89mm
a2	42,33mm
a3	48,82mm
a4	23,5mm
a5	16,9mm
a6	9mm
a7	40,5mm

<b>C) Medidas do articular e supra-angular esquerdo de UFRGS-PV-0152-T em vista dorsal</b>	
Ar1	27,10mm
Ar2	21,9mm
Ar3	20,83mm
Ar4	28,61mm
Ar5	20,6mm

<b>E1) Medidas do quadrado e quadrado-jugal esquerdos parciais de UFRGS-PV-0152-T em vista posterior</b>	
Q1	41,75mm
Q2	41,41mm

<b>D) Medidas do pré-articular direito de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral</b>	
Pra1	32,10mm
Pra2	12.21mm

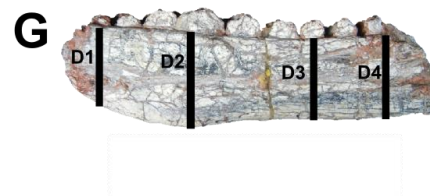
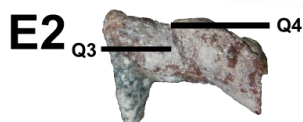
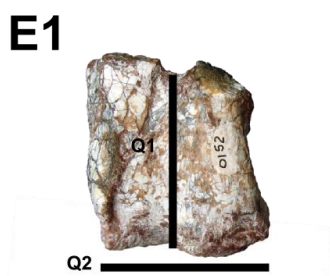
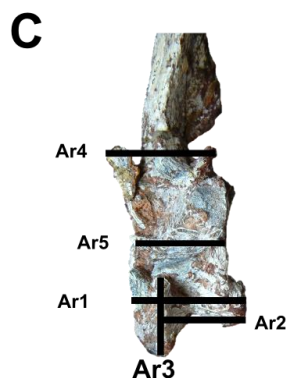
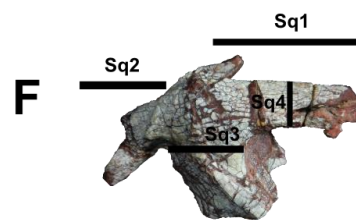
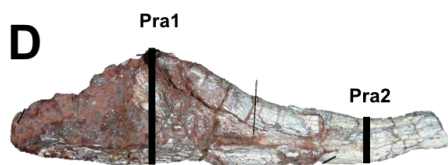
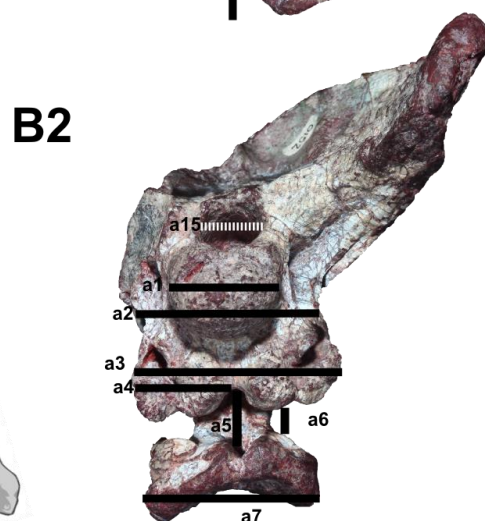
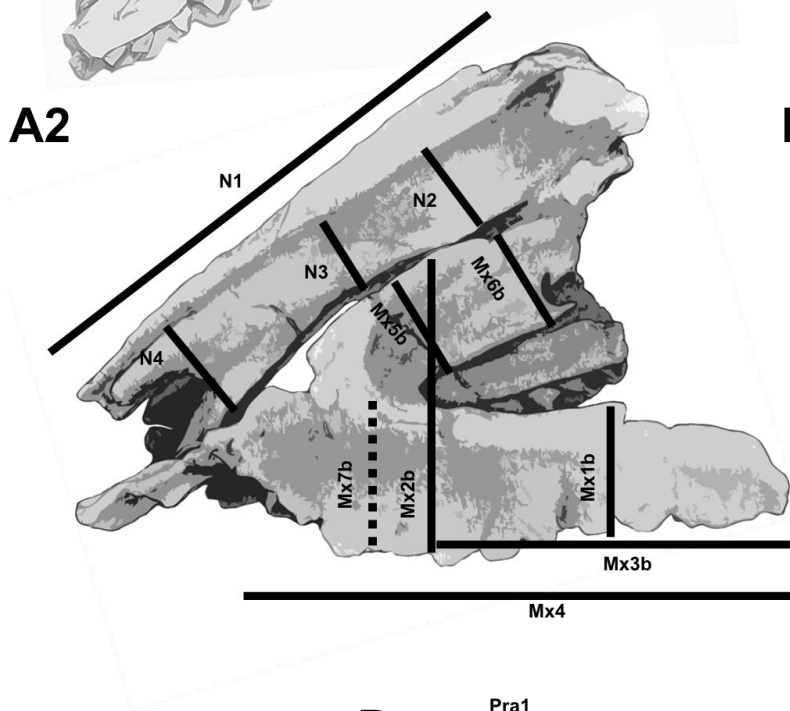
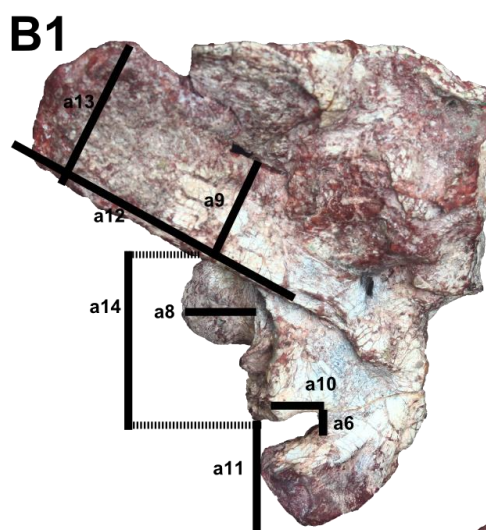
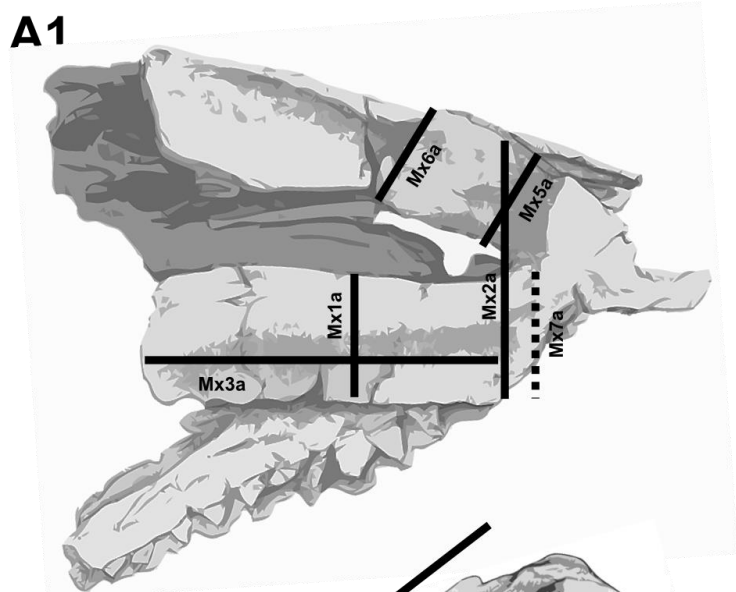
<b>E2) Medidas do quadrado e quadrado-jugal esquerdos parciais de UFRGS-PV-0152-T em vista ventral</b>	
Q3	18,77mm
Q4	22,46mm

<b>F) Medidas do esquamosal direito de UFRGS-PV-0152-T em vista lateral</b>	
Sq1	49,2mm
Sq2	27,5 mm
Sq3	22,15mm
Sq4	13,3mm

<b>G) Medidas do dentário de UFRGS-PV-0152-T em vista medial</b>	
D1	21,57mm
D2	26,08mm
D3	23,23mm
D4	24,36mm

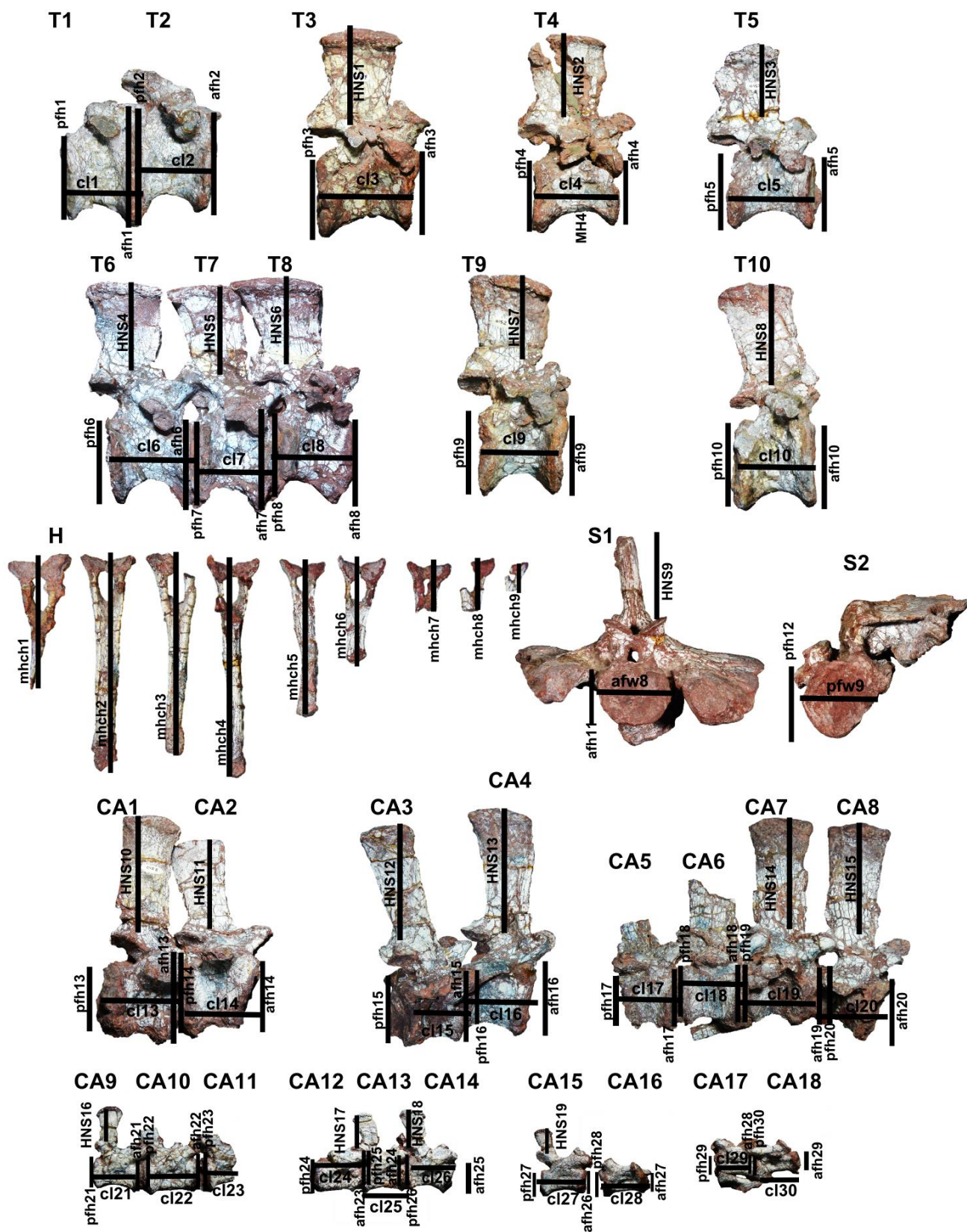


ESTAMPA DO ANEXO I





ESTAMPA DO ANEXO II



## 11. ANEXO III

### Listagem de medidas referentes aos ossos da cintura escapular e membros anteriores de UFRGS-PV-0152-T.

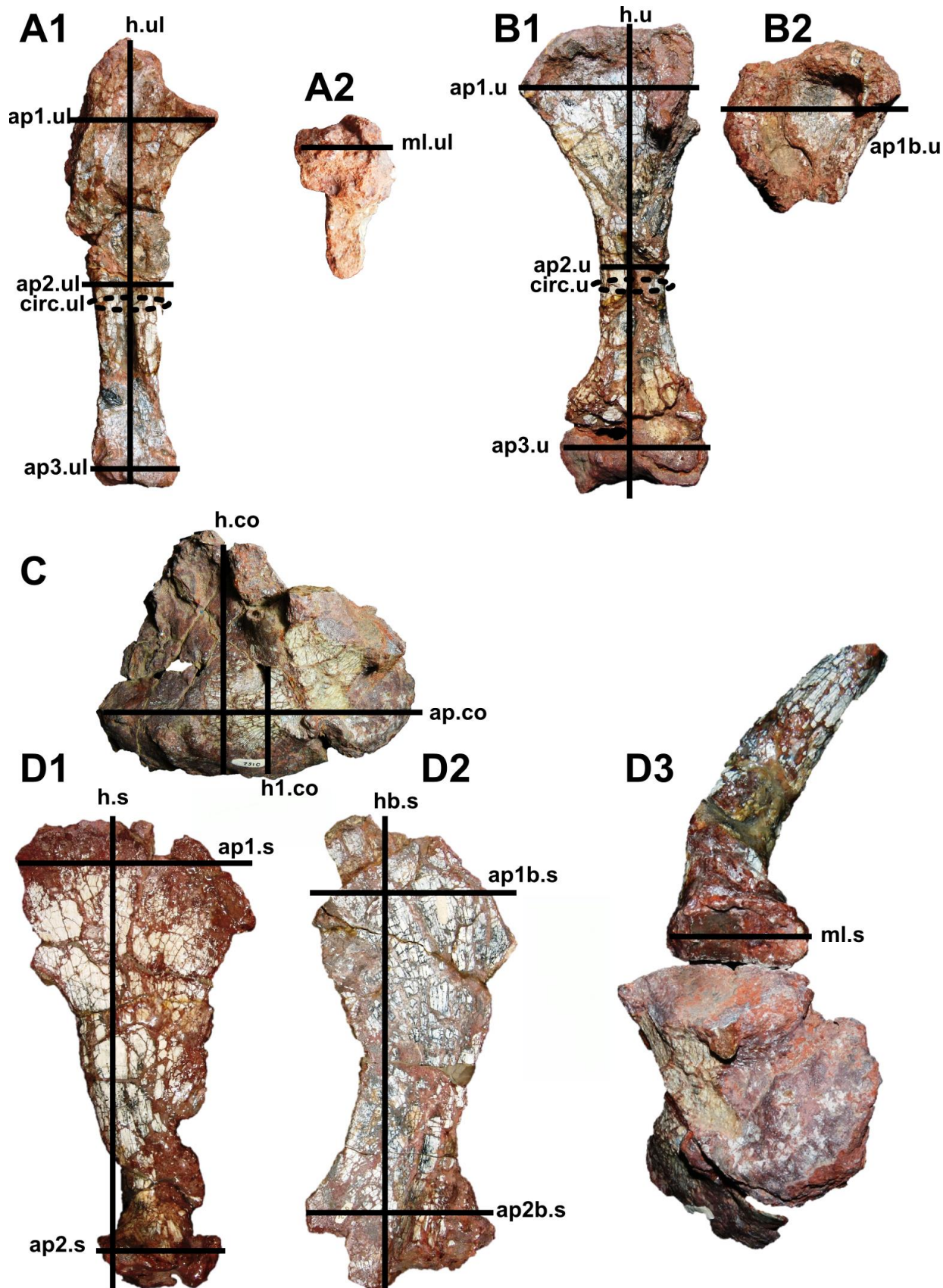
<b>A1-A2) Medidas da ulna esquerda em vista medial (A1) em proximal (A2).</b>	
h.ul	215mm
ap1.ul	70,4mm
ap2.ul	34,8mm
ap3.ul	33,17mm
circ.ul	91,7mm
ml.ul	38,8mm

<b>B1-B2) Medidas do úmero esquerdo (B1) e direito (B2) em vista anterior.</b>	
h.u	236mm
ap1.u	89,2mm
ap2.u	32mm
ap3.u	76mm
circ.u	92,3mm
ap1b.u	92mm

<b>C) Medidas do coracóide esquerdo em vista lateral.</b>	
h.co	125mm
h1.co	51,72mm
ap.co	166mm

<b>D1-D3) Medidas da escápula esquerda (D1) e direita (D2) em vista medial. Em (D3) detalhe da articulação escápulocoracóide esquerda em vista posterior</b>	
h.s	255mm
ap1.s	124,6mm
ap2.s	64mm
hb.s	248mm
ap1b.s	106mm
ap2b.s	98mm
ml.s	46,3mm

ESTAMPA DO ANEXO III



## 12. ANEXO IV

### Listagem de medidas referentes aos ossos da cintura pélvica e membros posteriores (exceto ossos do *pes*) de UFRGS-PV-0152-T.

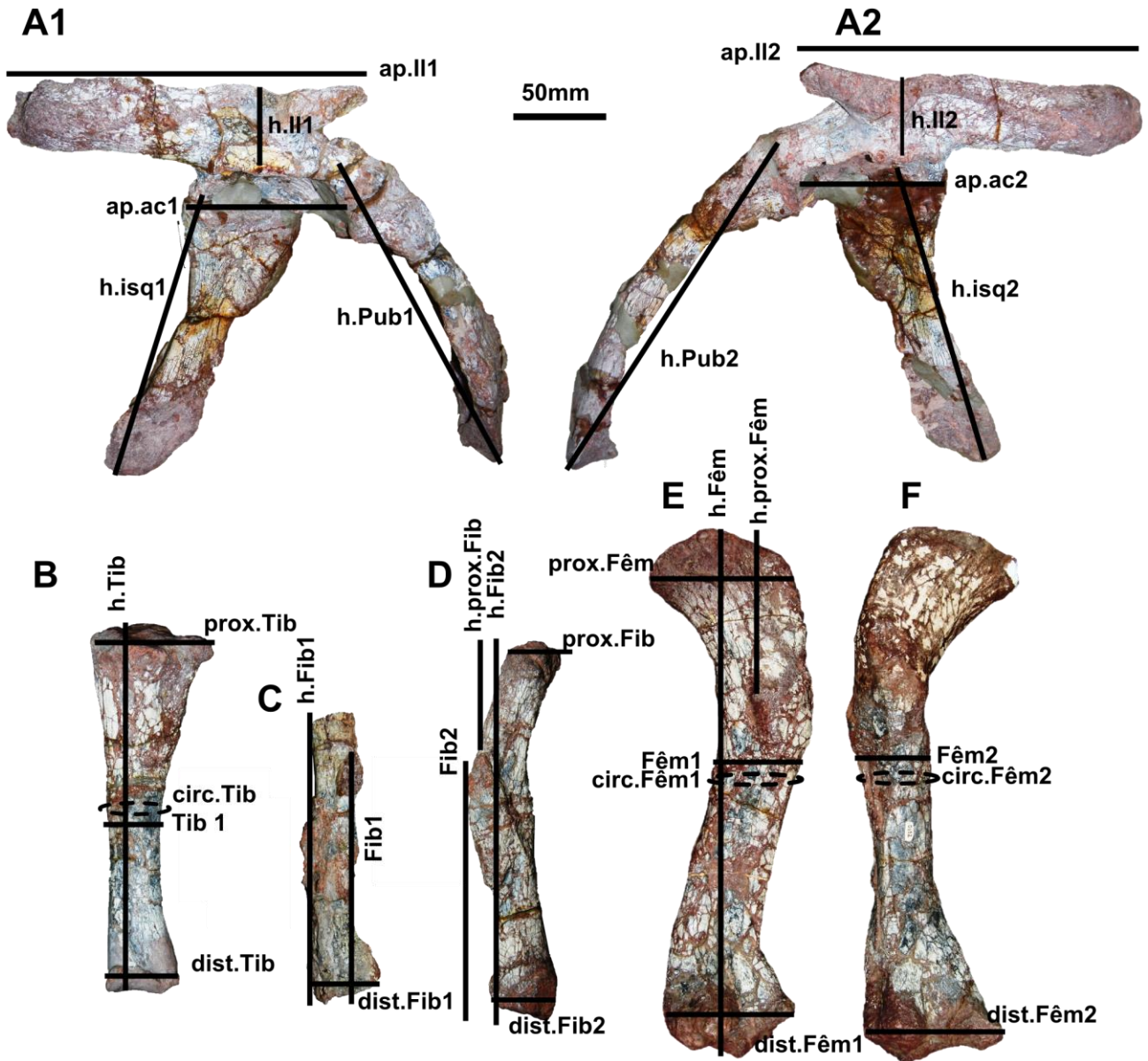
A1-A2) Medidas dos elementos pélvicos de UFRGS-PV-0152-T	
ap.II1	216mm
ap.II2	228mm
h.II1	51,72mm
h.II2	50,7mm
ap.ac1	95,5mm
ap.ac2	101,6mm
h.isq1	243mm
h.isq2	239mm
h.Pub1	252mm
h.Pub2	255mm

B) Medidas da tíbia esquerda de UFRGS-PV-0152-T	
h.Tib	247mm
prox.Tib	80,7mm
circ.Tib	98mm
Tib1	34,2mm
dist.Tib	49mm

C-D) Medidas da fíbula direita (C) e esquerda (D) de UFRGS-PV-0152-T	
h.Fib1	200mm
h.Fib2	253mm
Fib1	169,5mm
Fib2	184mm
dist.Fib1	48,1mm
dist.Fib2	46,7mm
h.prox.Fib	74,1mm
prox.Fib	38,6mm

E-F) Medidas do fêmur direito (E) e esquerdo (F) de UFRGS-PV-0152-T	
Fêm1	58,88mm
Fêm2	48mm
circ.Fêm1	141mm
circ.Fêm2	125mm
dist.Fêm1	85mm
dist.Fêm2	88,45mm
prox.Fêm	98,4mm
h.prox.Fêm	112mm
h.Fêm	352mm

ESTAMPA DO ANEXO IV



## ANEXO V

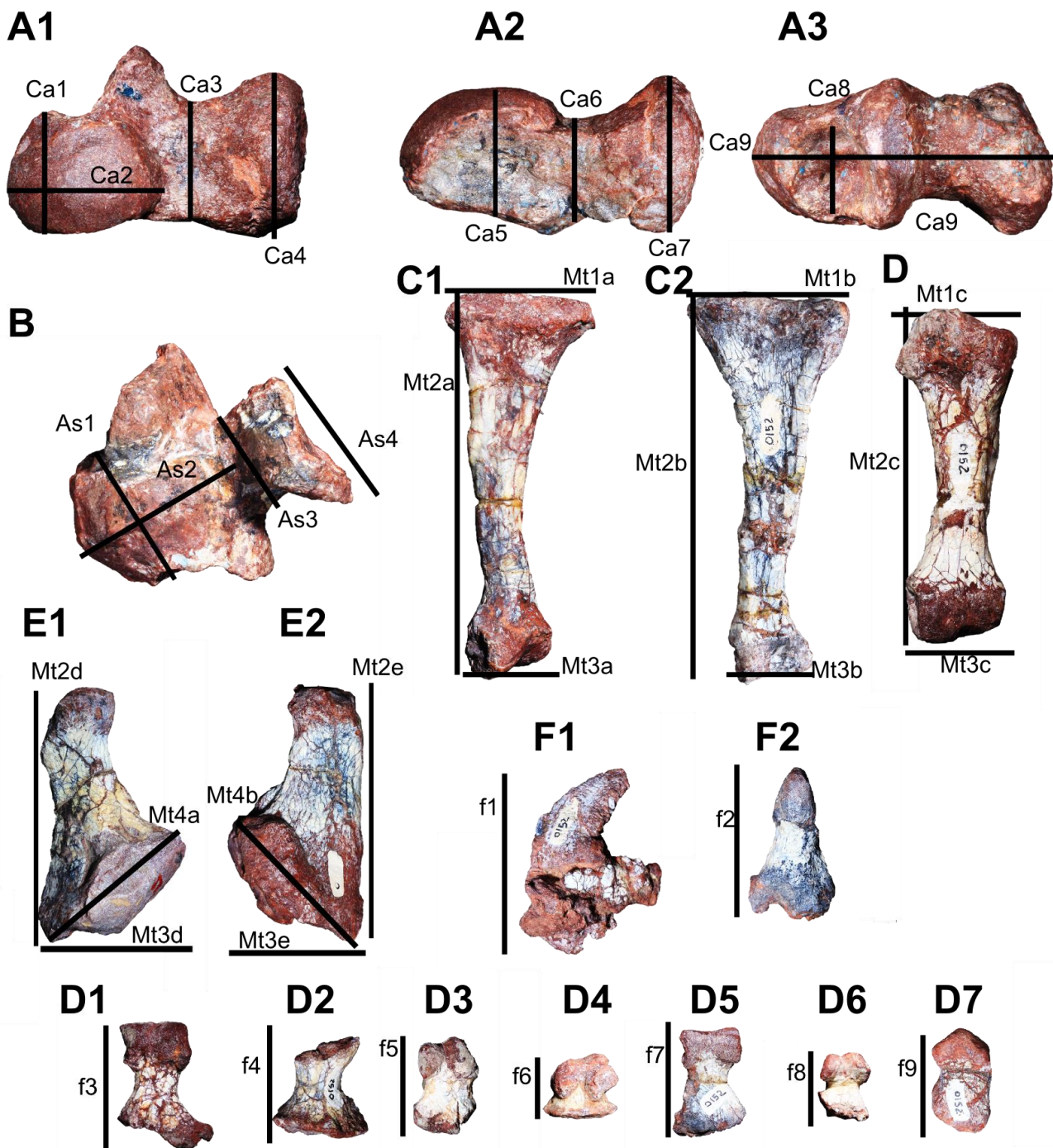
### Listagem de medidas referentes aos ossos do *pes* de UFRGS-PV-0152-T.

<b>A1-B)</b> Medidas dos elementos do tornozelo de UFRGS-PV-0152-T. Sendo o calcâneo esquerdo em vista dorsal/proximal ( <b>A1</b> ), lateral ( <b>A2</b> ) e medial ( <b>A3</b> ). Possível astrágalo esquerdo em vista anterior ( <b>B</b> )		<b>C1-E2)</b> Medidas de metatarsais de UFRGS-PV-0152-T. Dois metatarsais que possivelmente pertencem a série (I-IV) em ( <b>C1</b> ) e ( <b>C2</b> ). Possível metatarsal I em ( <b>D</b> ). Metatarsal V direito ( <b>E1</b> ) e esquerdo ( <b>E2</b> ) em vista dorsal.	
Ca1	28,8mm	Mt1a	40,2mm
Ca2	40,8mm	Mt1b	43,1mm
Ca3	31,5mm	Mt1c	28,1mm
Ca4	39,8mm	Mt2a	105mm
Ca5	31,6mm	Mt2b	104,2mm
Ca6	24,5mm	Mt2c	84,9mm
Ca7	24,8mm	Mt2d	64,4mm
Ca8	21,3mm	Mt2e	67,5mm
Ca9	76,25mm	Mt3a	22,9mm
As1	32mm	Mt3b	21,2mm
As2	40,1mm	Mt3c	25,6mm
As3	25,1mm	Mt3d	39,3mm
As4	35,4mm	Mt3e	41,1mm
		Mt4a	44,2mm
		Mt4b	46,9mm

<b>F1-D7)</b> Medidas dos ungueos (F1 e F2) e das falanges (D1-D7) de UFRGS-PV-0152-T.	
f1	51,5mm
f2	39,9mm
f3	37,1mm
f4	36,6mm
f5	26,4mm
f6	19mm
f7	30,8mm
f8	19,5mm
f9	29,6mm



ESTAMPA DO ANEXO V



ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

“DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO MATERIAL DE RAUISUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO SANTA MARIA, TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIOGRANDENSE, BRASIL”

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: TIAGO RAUGUST

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Examinador: Profa. Dra. Bianca Martins Mastrantonio

Data: 22/04/2013

Conceito: EXCELENTE (A)

PARECER:

TRATASE DA ANÁLISE DO TEXTO APRESENTADO PELO DOCTORANDO TIAGO RAUGUST, COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM CIÊNCIAS PELO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS DA UFRGS.

O PRIMEIRO VOLUME DA TESE APRESENTA UMA EXCELENTE REVISÃO DOS TRABALHOS REALIZADOS COM O GRUPO. PEQUENAS OBSERVAÇÕES QUE NÃO COMPROMETEM O CONTEÚDO DO TRABALHO FORAM FEITAS NO CORPO DA TESE E FORAM DISPONIBILIZADAS AO AUTOR.

A DESCRIÇÃO REALIZADA NO SEGUNDO VOLUME FOI EXAUSTIVA, NO ENTANTO FALTA COMPARAR COM ALGUNS TAXONS E DEIXAR A DESCRIÇÃO DE ALGUMAS ESTRUTURAS. A ANÁLISE FILOGENÉTICA MERECE MAIOR ATENÇÃO, DESCRIVENDO MELHOR OS CARACTERES E INCLUINDO ALGUNS MATERIAIS.

DE UMA FORMA GERAL, A TESE CONTRIBUI PARA O CONHECIMENTO DO GRUPO E MERECE SER PUBLICADA COM AS SUGESTÕES PROPOSTAS.



ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

“DESCRIBÇÃO OSTEOLÓGICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DE UM NOVO MATERIAL DE RAUISUCHIA (ARCHOSAURIA, CRUROTARSI) DA FORMAÇÃO SANTA MARIA, TRIÁSSICO MÉDIO SUL-RIOGRANDENSE, BRASIL”

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: TIAGO RAUGUST

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Examinador: Profa. Dra. Julia Brenda Desojo

Data: 22-04-2014

Conceito: Excelente A

PARECER:

El trabajo realizado es consistente con una Tesis Doctoral. El título es acorde al trabajo de investigación realizado por el autor el tema es pertinente y se ha desarrollado de forma profunda con una descripción detallada bien justificada con buen manejo científico y todas las medidas de rigor científico se presentaron con el detalle de los detalles claros y organizados. La bibliografía es actualizada. Se han de seguir con actualizaciones y conexiones, el trabajo es muy bueno y merece la máxima calificación.



**ANEXO I**

**“Descrição osteológica e análise filogenética de um novo material de Rausuchia (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio sul-rio-grandense, Brasil”**

Área de concentração: **Paleontologia**

Autor: **TIAGO RAUGUST**

Orientador: **CÉSAR LEANDRO SCHULTZ**

Examinador: **SERGIO ALEX KUGLAND DE AZEVEDO**

Data: **22 de abril de 2014**

Conceito: **EXCELENTE (A)**

**PARECER**

Trata-se da análise de texto apresentado pelo doutorando **TIAGO RAUGUST**, sob orientação do Dr. César Leandro Schultz, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Geociências no Programa de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS.

O doutorando optou por apresentar a dissertação na forma tradicional de texto como lhe faculta as normas do Programa.

As páginas pré-textuais não apresentam normatização em diversos aspectos e possuem um número expressivo de erros de digitação parecendo indicar terem sido feitas sem o mesmo cuidado do texto principal. Ver anexo com os principais problemas.

O texto principal está apresentado de forma clara e ordenada com os requisitos pertinentes a um trabalho de tese de doutorado com as habituais falhas desse tipo de trabalho. Ver anexo com os principais problemas.

Cabe destaque positivo ao histórico que é vasto e abrangente (ocupando todo o volume 1) permitindo clara compreensão pelo leitor da evolução dos conceitos ao longo do tempo envolvendo o grupo de estudo.

Cabe destaque negativo a utilização de citações, principalmente na relação entre o epíteto específico e a autoria/ano de publicação dos taxa apresentados, estando estas citações completamente em desacordo com as orientações do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

A inclusão de um Glossário pode ser bastante útil para leitores não acostumados com a linguagem geopaleontológica.

Os anexos também são importantes para sintetizar as diversas idéias apresentadas ao longo da contextualização.

Em relação ao material analisado, o doutorando teve a oportunidade de trabalhar com material bastante completo e bem preservado, fato nem sempre comum em estudos de paleontologia de vertebrados, essa escolha permitiu realizar

uma abrangente e detalhada descrição osteológica incluindo materiais pós-cranianos – trabalho de base para o desenvolvimento de qualquer outra pesquisa complementar - assim como obter caracteres que foram úteis para a inclusão do material nas matrizes filogenéticas existentes.

A realização da análise filogenética procurou trazer alguma luz ao complexo universo das distintas interpretações de relações filogenéticas dos rauissúquios apresentadas por pesquisadores em diferentes tempos. Os resultados constituem avanço na compreensão do tema.

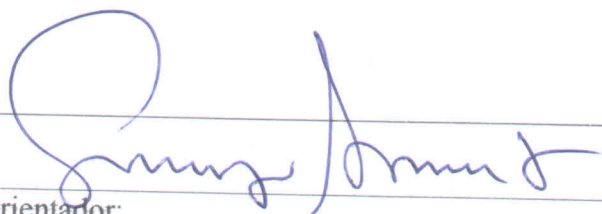
Destaque para as ilustrações apresentadas, todas de excelente qualidade e elucidativas em relação ao apresentado e discutido no texto.

A bibliografia utilizada é abrangente e atualizada porém as “Referências Bibliográficas” necessitam ampla e profunda revisão quanto aos padrões de apresentação pois não seguem qualquer padrão (ou seguem vários simultaneamente) – Deve ser verificada a existência de norma específica do programa, na falta dessa, pode ser utilizada a norma da ABNT ou mesmo a da biblioteca do Programa. O que não pode ser feito é utilizar todas ao mesmo tempo de forma totalmente aleatória. Também foram constatadas abreviações incorretas e omissões de volume, cidade, ano, número de páginas, etc.

A análise de correlação entre obras citadas no texto e constantes da relação bibliográfica foi realizada por amostragem e, embora a maioria das citações do texto constem da bibliografia, algumas omissões foram constatadas, tais como: Azevedo (1991), Barberena *et al.* (1987), Bonaparte e Barberena (2001), Grzegorz *et al.* (2012), Keidel (1917), Machado (2008) e Papavero *et al.* (2003), por exemplo, indicando que uma revisão cuidadosa necessita ser efetuada.

Finalmente, levando em consideração principalmente a abrangência do levantamento histórico e os resultados obtidos, considero os objetivos atingidos sendo o resultado final contribuição bastante relevante ao conhecimento do grupo e atribuo o conceito **EXCELENTE**.

Assinatura:



Data: 22 de abril de 2014

Ciente do orientador:

Ciente do aluno: