

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

**CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO DOS
DINOSSAUROS DA SEQUÊNCIA CANDELÁRIA,
TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO BRASIL**

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

CO-ORIENTADOR – Prof. Dr. Max Cardoso Langer

Porto Alegre – 2017

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

**CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO DOS
DINOSSAUROS DA SEQUÊNCIA CANDELÁRIA,
TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO BRASIL**

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

CO-ORIENTADOR – Prof. Dr. Max Cardoso Langer

BANCA EXAMINADORA

Dra. Bianca Martins Mastrantonio – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dr. Felipe Lima Pinheiro – Universidade Federal do Pampa

Dr. Marco Brandalise de Andrade – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Tese de Doutorado apresentada como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre – 2017

CIP - Catalogação na Publicação

Pretto, Flávio Augusto

Contribuições ao conhecimento dos dinossauros da Sequência Candelária, Triássico Superior do sul do Brasil / Flávio Augusto Pretto. -- 2017.
256 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.
Coorientador: Max Cardoso Langer.

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

1. Dinosauria. 2. Triássico. 3. Sauropodomorpha.
4. Paleontologia de Vertebrados. I. Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Langer, Max Cardoso, coorient.
III. Título.

Agradecimentos

As páginas que compõem essa tese são o resultado de um crescimento pessoal que transcende os anos de doutorado. O que escrevi ao longo dessas páginas é fruto de um aprendizado que resultou do convívio com tantas pessoas, tantos profissionais, que imagino não coubessem todas em uma página de agradecimentos.

Tive o privilégio de estudar, ao longo de toda minha formação acadêmica, sob a orientação de um dos grandes mestres que nossa Universidade integra ao seu quadro docente, o professor Cesar Schultz. Agradeço pela paciência, marca registrada de meu orientador, mas também por compartilhar comigo uma visão extremamente integradora da Paleontologia, que inspirou discussões e críticas de extrema relevância. Durante os anos em que conduzi meu doutorado, pude contar com a co-orientação do professor Max Langer que, com sua experiência no estudo de dinossauros triássicos, foi fundamental para a realização desse trabalho. É tranquilizador ter conduzido meu estudo podendo contar com duas grandes mentes ao meu lado. Agradeço ainda à professora Marina Soares, que deu o pontapé inicial para que eu trocasse meu tema de pesquisa (que durante a Graduação e Mestrado se concentrava em faunas do Permiano), e me voltasse para o Triássico, e mais especificamente para o estudo de dinossauros.

Agradeço acima de tudo aos meus amigos. Em especial à Bianca, à Cristina e ao Téo. Vocês me ajudaram a dar meus primeiros passos na Paleontologia. Com vocês eu aprendi desde o mais básico da ciência paleontológica, o trabalho diário de preparação, descrição e análise; mas vocês também compartilharam comigo seus conhecimentos sobre Tafonomia, Anatomia e Morfologia Funcional, além de várias cucas de mate, copos de cerveja e momentos felizes. O que aprendi com vocês molda meu trabalho até hoje, e talvez eu não tivesse seguido em Paleontologia, não fosse o apoio de vocês. Vocês são pessoas fantásticas.

Aos muitos colegas das salas 114 e 118, agradeço por criarem um ambiente de trabalho fértil, interessante e maluco. Novamente, o espaço é pouco para tantos nomes, mas registro o nome do Voltaire e do Tomaz, colegas desde os tempos de graduação. Ao Voltaire, aliás, agradeço pela parceria não só de trabalhos científicos, mas também pelo longo (e quase infundável) trabalho na Oficina de Réplicas que,

apesar de desviar nosso foco de teses e dissertações, acredito ter deixado uma marca importante em nosso Laboratório.

Expresso minha gratidão aos curadores das coleções científicas que visitei, pelo cuidado dispensado aos espécimes sob sua guarda, por assegurarem que eu pudesse estudá-los e publicar os dados coletados a partir destes materiais. Fica, nesse sentido, meu agradecimento ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do RS; o Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do RS; o Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia da Universidade Federal de Santa Maria; o Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues; o Museo de Ciencias Naturales y Universidad Nacional de San Juan (Argentina); a Universidad Nacional de La Rioja (Argentina); o Instituto 'Miguel Lillo' (Argentina); e o Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' (Argentina). Agradeço também às agências que destinaram os recursos que custearam minhas visitas às coleções e financiaram meus estudos: à Pró-Reitoria de Pesquisa da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PROPESQ), e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Por fim, agradeço especialmente à Dessa, que segurou comigo todas as barras dos últimos anos. Que aguentou minhas madrugadas em claro, meus picos de ansiedade, minha desatenção a quaisquer assuntos que não envolvessem dinossauros e que, por tantas vezes ouviu a frase "...*depois que eu acabar a tese...*" como justificativa para qualquer coisa. Acho que enfim eu a concluí, e sei que sem ti não o teria conseguido.

Resumo

O Período Triássico testemunhou um dos principais eventos na história da vida em nosso planeta, com o surgimento de Dinosauria, que viriam a dominar os ecossistemas do Mesozoico por mais de 150 milhões de anos. Embora o registro fóssil de dinossauros mesozoicos seja abundante de maneira geral, os primeiros momentos de sua evolução ainda são pobremente amostrados. Os mais antigos registros inequívocos para o grupo provêm de estratos gonduânicos, sobretudo de localidades sul-americanas. Nesse sentido, fósseis provenientes das camadas da base da Sequência Candelária (sul do Brasil) e da Formação Ischigualasto (noroeste da Argentina) têm um papel fundamental no estudo das origens de Dinosauria. Essas camadas situam-se cronologicamente em meados do Carniano (com o *datum* mais antigo correspondendo a 231,4 Ma), e historicamente têm brindado dezenas de fósseis atribuíveis ao grupo. Com base na paleofauna dessas duas unidades se reconhece, por exemplo, que dinossauros já eram um grupo relativamente diverso durante o Carniano (apesar de esse ser o registro mais antigo do grupo), e pelo menos onze táxons são formalmente aceitos. De maneira geral, contudo, essas formas são bastante similares entre si anatomicamente, e não se reconhece uma grande disparidade morfológica, como a que se estabeleceria a partir do Jurássico. Ainda que o registro destes primeiros dinossauros esteja em crescente expansão, dado o aumento no esforço de coleta, a maioria dos táxons ainda é representada por espécimes fragmentários, o que limita o conhecimento de sua anatomia. A lacuna gerada por essa falta de dados, além de desestabilizar propostas filogenéticas, dificulta o reconhecimento de padrões evolutivos, como a ordem de aquisição de características ao longo de linhagens específicas de Dinosauria. Esta tese se justifica a partir dessa necessidade de aporte de dados, e tem como objetivo relatar novas descobertas realizadas pela equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, em parceria com outras instituições. Entre os resultados diretos deste estudo, foi possível reconhecer um novo táxon referido a Sauropodomorpha, proveniente da base da Sequência Candelária, além de outros registros importantes. Em conjunto, os dados corroboram a ideia de que sauropodomorfos foram a linhagem mais diversa de Dinosauria durante o Carniano. Ainda, sugere-se que, num primeiro estágio da evolução do grupo, as principais modificações anatômicas se concentraram

na região do crânio e da dentição e é possível que algumas dessas características tivessem relação com o aprimoramento da herbivoria no grupo. As mudanças mais drásticas no esqueleto pós-craniano só ocorreriam a partir do Noriano, e provavelmente estariam em grande parte relacionadas ao significativo aumento no tamanho corporal apresentado pelos sauropodomorfos da época. Essa tendência, de fato, se seguiria durante o restante do Mesozoico.

Abstract

The Triassic period witnessed one of the major evolutionary events in life history, with the origins of Dinosauria, a group that would dominate Mesozoic ecosystems for more than 150 million years. Although the fossil record of Mesozoic dinosaurs is generally abundant, the earliest moments of their evolution are still poorly sampled. The oldest unequivocal records for the group come from Gondwanic strata, mostly from South American localities. In that sense, fossils collected from the base of the Candelária Sequence (southern Brazil) and from the Ischigualasto Formation (northwestern Argentina) are fundamental to understand the origins of Dinosauria. These units are chronologically situated in the mid-Carnian (with the oldest *datum* corresponding to 231.4 My), and historically yielded a large sample of fossils attributable to the group. Based on the paleofauna of these two units it is possible to recognize, for example, that Dinosauria were already a relatively diverse group during Carnian times (even though this represents the oldest record for the group), with at least eleven taxa formally accepted. In general, however, those forms are much similar among each other, anatomically speaking, and it is not possible to recognize a great morphological disparity, as would occur starting from the Jurassic. Despite the significant expansion in the known record of early dinosaurs, resultant of an increase in collection efforts, most taxa are still represented by fragmentary specimens, limiting the knowledge of their anatomy. The anatomical gap left by this lack of data not only makes phylogenetic assumptions unstable, but also hampers the recognition of evolutionary patterns, such as the order of character acquisition along specific lineages of Dinosauria. This thesis is justified by the necessity of reporting new data, and has as one of its objectives to communicate new discoveries made by the team of the Laboratory of Vertebrate Paleontology at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), in partnership with other institutions. Among the direct results achieved by this study, it was possible to recognize a new taxon referred to Sauropodomorpha, collected from the base of the Candelária Sequence, among other important records. As a whole, the new data reinforce the idea that sauropodomorphs were the most diverse dinosaur lineage during the Carnian. Additionally, it is suggested that, in a first stage of sauropodomorph evolution, the main anatomical transformations were concentrated in the region of the skull and dentition, and it is possible that these acquired features were related with the establishment of herbivorous habits among

members of the group. Drastic changes in the post-cranial anatomy would only occur starting from the Norian, and most of them were probably related to the significant increase in body size shown by sauropodomorphs during that time, and along the entire Mesozoic.

Lista de Figuras

Figura 1: Relações entre táxons de Dinosauria.....	10
Figura 2: Cladograma ilustrando as relações de Dinosauromorpha.....	12
Figura 3: Reconstrução do paleoambiente ZA de <i>Hyperodapedon</i>	14
Figura 4: Principais localidades do Neotriássico contendo dinossauros	16
Figura 5: Perfil esquemático das unidades do Meso e Neotriássico do RS	18
Figura 6: Supostos dinossauros primitivos descritos por Huene (1910, 1942).....	24
Figura 7: Propostas de uma origem polifilética para Dinosauria	30
Figura 8: Dinossauromorfos não-dinossaurianos.	33
Figura 9: Reconstrução da silhueta de <i>Silesaurus opolensis</i>	34
Figura 10: Distribuição geográfica de dinossauromorfos não-dinossaurianos	35
Figura 11: Fauna de dinossauromorfos do Noriano dos Estados Unidos	36
Figura 12: Vista dorsal do crânio de <i>Herrerasaurus</i>	39
Figura 13: Vértébras cervicais de <i>Herrerasaurus</i>	41
Figura 14: Condição primitiva do sacro em Archosauria.	44
Figura 15: Exemplos da estrutura do sacro em Dinosauria.....	44
Figura 16: Estrutura do sacro em <i>Hypsilophodon</i>	46
Figura 17: Comparação entre os úmeros de <i>Silesaurus</i> , <i>Nyasasaurus</i> e <i>Eoraptor</i> ...48	
Figura 18: Morfologia da margem ventral do ílio em Dinosauromorpha	51
Figura 19: Estrutura da cintura pélvica em Dinosauromorpha.....	52
Figura 20: Porção proximal do fêmur em dinossauromorfos	53
Figura 21: Comparação entre a pelve de Herrerasauridae e <i>Allosaurus</i>	62
Figura 22: Cintura pélvica de <i>Herrerasaurus</i>	64
Figura 23: Reconstrução do esqueleto e da silhueta de <i>Herrerasaurus</i>	64
Figura 24: Caracteres selecionados de <i>Herrerasaurus</i>	66
Figura 25: Concepção artística de um grupo de <i>Herrerasaurus</i>	67

Figura 26: Fragmentos do maxilar e mandíbula de <i>Pisanosaurus</i>	69
Figura 27: Crânio e mandíbula do ornitísquio <i>Heterodontosaurus</i>	70
Figura 28: Concepção artística de um grupo de <i>Pisanosaurus</i>	72
Figura 29: Diagrama ilustrativo do holótipo de <i>Eoraptor</i>	74
Figura 30: Concepção artística de <i>Eoraptor</i> , atuando como um predador	76
Figura 31: Reconstrução do crânio de <i>Eoraptor</i>	78
Figura 32: Reconstrução do esqueleto e da silhueta de <i>Panphagia</i>	79
Figura 33: Mandíbula e dentição de <i>Panphagia</i>	80
Figura 34: Elementos selecionados do pós-crânio de <i>Panphagia</i>	81
Figura 35: Comparação entre a escápula de <i>Panphagia</i> , <i>Saturnalia</i> e <i>Eoraptor</i>	83
Figura 36: Silhueta inferida para <i>Chromogisaurus</i>	84
Figura 37: Vértébras caudais de <i>Chromogisaurus</i>	85
Figura 38: Ílio de <i>Chromogisaurus</i> , <i>Saturnalia</i> e <i>Panphagia</i>	86
Figura 39: Holótipo de <i>Sanjuansaurus</i>	88
Figura 40: Detalhe do esqueleto axial cervical de herrerassaurídeos	89
Figura 41: Escapulocoracoide de herrerassaurídeos	91
Figura 42: Reconstrução do esqueleto e da silhueta de <i>Eodromaeus</i>	93
Figura 43: Reconstrução do crânio de <i>Eodromaeus</i>	94
Figura 44: Reconstrução da silhueta de <i>Staurikosaurus</i>	96
Figura 45: Vértébras dorsais de posição caudal em Dinosauria	98
Figura 46: Terceira vértebra sacral de <i>Staurikosaurus</i>	99
Figura 47: Reconstrução do esqueleto de <i>Saturnalia</i>	103
Figura 48: Concepção artística de <i>Saturnalia</i>	106
Figura 49: Reconstrução da silhueta de <i>Pampadromaeus</i>	109
Figura 50: Reconstrução do crânio de <i>Pampadromaeus</i>	110
Figura 51: Contexto filogenético de <i>Pampadromaeus</i>	112
Figura 52: Reconstrução da silhueta de <i>Buriolestes</i>	113

Figura 53: Comparação entre filogenias envolvendo dinossauros basais.....	116
Figura 54: Cladograma temporalmente calibrado de dinossauros basais.....	118
Figura 55: Homoplasias entre dinossauromorfos Triássicos	119
Figura 56: Espécime UFRGS-PV-1099-T, silhueta e contexto estratigráfico	214
Figura 57: Comparação do tamanho corporal em táxons do Ischigualastense.....	217
Figura 58: Variação do tamanho corporal em sauropodomorfos triássicos.....	218
Figura 59: Tamanho corporal de sauropodomorfos da Sequência Candelária	220

Sumário

Resumo	1
Abstract	3
Lista de Figuras	5
Sumário	8
1. Introdução	9
1.1. Justificativa e objetivos da Tese	15
1.2. Sobre a nomenclatura anatômica empregada	16
1.3. Contexto geológico	17
2. Estado da Arte	20
2.1 Histórico do estudo de dinossauros primitivos	22
2.2 Dinosauromorpha e a origem de Dinosauria	30
2.3 Caracteres-chave e sinapomorfias de Dinosauria	37
Caracteres cranianos	38
Caracteres do esqueleto axial	40
Caracteres da cintura e membro peitoral	47
Caracteres da cintura e membro pélvico	50
Hipóteses de sinapomorfias e a definição filogenética de Dinosauria	55
2.4 Os primeiros dinossauros	57
Dinossauros de idade Ischigualastense da Argentina	60
Dinossauros de idade Ischigualastense do Brasil	95
2.5 O panorama atual do estudo de dinossauros basais	115
3. Sobre a Estrutura desta Tese:	121
4. Novos materiais de dinossauros da Sequência Candelária	122
5. Dinossauros da Sequência Candelária: visão integrada	212
6. Considerações Finais	221
7. Referências Bibliográficas	223

1. Introdução

O Período Triássico, que corresponde ao período de tempo compreendido entre 252,2 e 201,3 M.a. (Cohen et al. 2013), testemunhou o surgimento da maioria dos grupos de amniotas (além de muitos tetrápodes não-amniotas) hoje viventes. Por exemplo, crocodilomorfos, lepidossauros, tartarugas e esfenodontes têm, entre seus representantes mais antigos, táxons preservados em rochas do período Triássico (Fraser & Sues 1995, 2010; Benton 2005; Sues & Fraser 2010). Além disso, mamíferos e aves, dois grupos de tetrápodes com extrema importância em ecossistemas atuais, de certa forma podem traçar os bastidores de sua evolução até linhagens do Neotriássico. Os primeiros têm uma estreita relação com um grupo de pequenos cinodontes, muito abundantes em estratos do Neotriássico do Rio Grande do Sul (Bonaparte et al. 2003, 2010; Soares et al. 2011), sobretudo provenientes da Cenozona de *Riograndia* (Abdala & Ribeiro 2010; Soares et al. 2011), que ocorre no topo da Sequência Candelária (Zerfass et al. 2003; Horn et al. 2014). As aves, por sua vez, ainda que provavelmente tenham seus primeiros representantes verdadeiros registrados apenas a partir do Jurássico (Benton 2005; Zhang et al. 2008; Lee & Worthy 2011), remontam sua história evolutiva a um grupo que deu seus primeiros passos no Período Triássico: os dinossauros¹.

Os dinossauros foram um grupo particularmente diverso ao longo do Mesozoico, com 500 a 700 gêneros descritos formalmente (Wang & Dodson 2006). Esta diversidade, contudo, é muito mais expressiva em estratos do Jurássico e especialmente do Cretáceo. Dinossauros triássicos correspondem a cerca de 5% da quantidade de táxons do grupo, apenas (Langer et al. 2010). Esse dado toma especial significado frente à estimativa de Wang & Dodson (2006) de que, no Mesozoico, os estratos de idade Neotriássica são o intervalo cuja amostragem (no que tange à diversidade dinossauriana) mais se aproximaria da diversidade real à época.

Dinossauros são, sem dúvida, um dos grupos paleontológicos mais aclamados pelo público leigo. Além disso, representam um tema de estudo enigmático e

¹ Seguindo a nomenclatura cladística, o termo “dinossauro” deve agregar todos os descendentes do ancestral comum mais recente entre *Aves* e *Triceratops* (Padian & May 1993), ou seja, inclui as aves atuais. Contudo, em diversos casos ao longo do texto, o termo “dinossauro” poderá ser informalmente utilizado para fazer referência apenas aos dinossauros não-avianos, restritos ao Mesozoico.

intrigante, que gera um volume significativo de dados científicos a cada ano. Isso se deve, em boa parte, à grande diversidade de formas que o grupo compreende (Figura 1). Dinossauros dominaram os ecossistemas terrestres do planeta por mais de 100 milhões de anos, adotando uma grande variedade de estratégias evolutivas, e preenchendo boa parte dos nichos ecológicos existentes em seu hábitat. Existiram dinossauros de porte titânico, como os grandes saurópodes de longos pescoços (Sander & Clauss 2008; Sander et al. 2011; Klein et al. 2011; Sander 2013), mas também havia dinossauros pequenos, com pouco mais de meio metro de comprimento – a exemplo de pequenos terópodes como *Microraptor* (Xu et al. 2000).

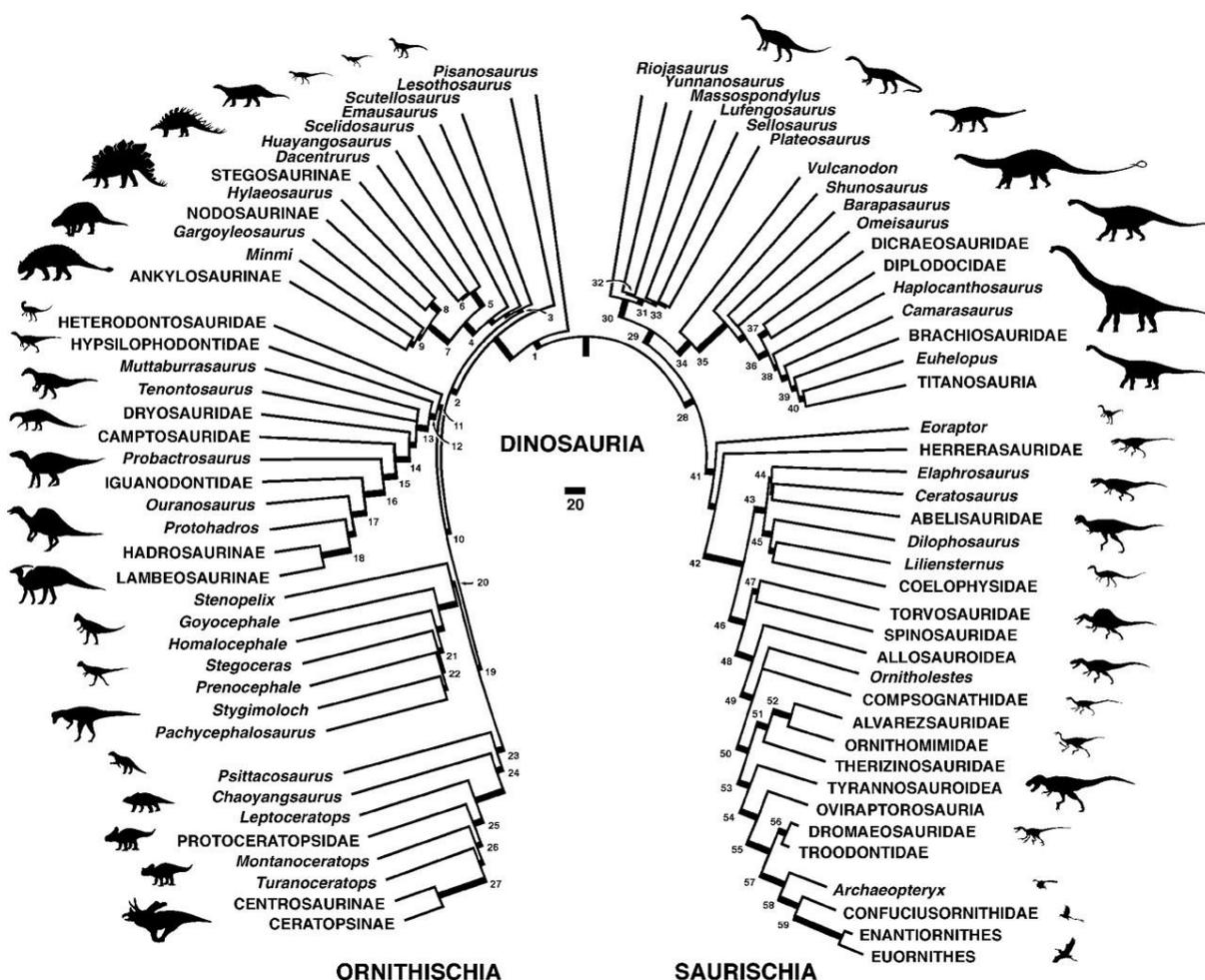


Figura 1: Relações entre táxons de Dinosauria. As silhuetas representam alguns membros dos principais grupos de dinossauros, e ilustram a diversidade de formas compreendidas pelo clado. Retirado de Sereno (1999).

Os Theropoda, contudo, também podiam atingir tamanhos colossais – os terópodes *Tyrannosaurus*, da América do Norte e *Giganotosaurus*, da Argentina, passavam dos 12 metros de comprimento (Therrien & Henderson 2007). Os ornitíscios, um dos grandes grupos de dinossauros herbívoros, por sua vez, ostentaram uma diversidade morfológica estupefante, reflexo tanto de adaptações para

explorar o ambiente quanto de estratégias de defesa e interação social. Muitos Hadrosauridae, por exemplo, exibiam cristas no crânio, algumas com formas no mínimo peculiares (Horner et al. 2004). Os Ceratopsidae são reconhecidos pelos seus crânios, adornados por colares ósseos e cornos, que variavam em número, posição e tamanho, de táxon para táxon (Dodson et al. 2004). Algumas formas estendiam as estruturas morfológicas de defesa para outras partes do corpo, como no caso dos Stegosauria, que possuíam espinhos e placas ao longo do dorso e da cauda (Galton & Upchurch 2004b). Os anquilossauros chegavam ao caso extremo de possuírem o corpo completamente coberto por uma carapaça de osteodermos e espinhos, e muitos ainda possuíam verdadeiras clavas ósseas na extremidade distal da cauda (Vickaryous et al. 2004).

Contrastando com essa miríade de formas, os dinossauros do Triássico apresentavam uma disparidade morfológica muito mais modesta. A maioria dos dinossauros triássicos era composta por táxons provavelmente onívoros de tamanho reduzido, medindo entre um metro e meio a dois metros de comprimento (Ezcurra 2010; Sereno et al. 2013). Houve exceções, contudo: *Herrerasaurus*, da Formação Ischigualasto da Argentina (Stipanovic & Marsicano 2002; Currie et al. 2009) era um predador de médio a grande porte, com comprimento estimado variando entre três e seis metros, dos menores para os maiores espécimes (Sereno & Novas 1992). Ainda na Argentina, o sauropodomorfo *Riojasaurus*, do Noriano, foi um dos primeiros grandes herbívoros, com estimativas de massa que ultrapassam a marca de três toneladas (Seebacher 2006). Ainda que os poucos ornitíscios triássicos conhecidos não exibissem marcos anatômicos tão chamativos como seus parentes mais avançados, eles já possuíam características fora do comum: os heterodontossaurídeos, presentes no Triássico da África (Butler et al. 2007; Sereno 2012) possuíam uma dentição marcadamente heterodonte e bastante característica, atributo que rendeu o nome ao táxon-tipo do grupo, *Heterodontosaurus* (Crompton & Charig 1962; Norman et al. 2011).

A maioria dos dinossauros triássicos é compreendida em uma das três grandes linhagens de Dinosauria (Ornithischia, Theropoda e Sauropodomorpha – as duas últimas compondo o clado Saurischia), ainda que algumas formas suscitem grandes controvérsias quanto a suas relações filogenéticas. Os Herrerasauridae, por exemplo, são classificados de forma diferente de autor para autor (Figura 2): ora são posicionados basais à dicotomia Saurischia-Ornithischia (Gauthier 1986; Brinkman &

taxonômicas de difícil estabelecimento devido ao desconhecimento de estruturas anatômicas diagnósticas (o crânio e os apêndices escapulares de dinossauros primitivos são particularmente pouco amostrados). Estranhamente, os esqueletos de *Herrerasaurus* e de *Eoraptor* são muito bem conhecidos, com base em diversos espécimes. Não obstante, as propostas de relações para estes táxons são controversas, como descrito anteriormente.

Tem-se por base que os mais antigos registros de dinossauros, seguramente definidos como tal, provêm dos estratos da Formação Ischigualasto (Stipanovic & Marsicano 2002; Currie et al. 2009), na Argentina, e da Zona de Associação de *Hyperodapedon*⁴ (Lucas 1998), da base da Sequência Candelária (Zerfass et al. 2003; Horn et al. 2014), no sul do Brasil. Datações absolutas (Rogers et al. 1993; Martinez et al. 2011), posicionam os estratos da Formação Ischigualasto na base do Neotriássico (Carniano), entre 231,4 e 225,9 M.a. (Martinez et al. 2011). Embora ainda não haja datações absolutas disponíveis para a base da Sequência Candelária, correlações bioestratigráficas (Barberena et al. 1985; Schultz et al. 2000; Abdala et al. 2001; Langer 2005; Martinez et al. 2011) com os níveis fossilíferos da Formação Ischigualasto permitem atribuir uma idade similar aos estratos brasileiros, como também sugerido por Zerfass et al. (2003). A fauna desses níveis estratigráficos, tanto na Argentina como no Brasil, era fortemente caracterizada pela presença de rincossauros hiperodapedontídeos, mas também pela presença de cinodontes e dos primeiros dinossauros, entre outros táxons (Figura 3). Coletivamente, essa fauna (ou o período de tempo em que ela se registra) pode ser referida como Ischigualastense⁵, no sentido proposto por Langer (2005) para a definição de Bonaparte (1982a).

afinidades filogenéticas controversas (como *Guaibasaurus*). Ressalta-se que o termo “primitivo”, nesse caso, não faz necessariamente menção à presença de um ou mais caracteres em estado primitivo nos táxons pré-norianos, ainda que normalmente esses dinossauros possuam uma série de caracteres plesiomórficos, se comparados a formas menos antigas.

⁴ A Zona de Associação de *Hyperodapedon* é equivalente à Cenozona de Rhynchocephalia (Barberena 1977), à Cenozona de *Scaphonyx* (Barberena et al. 1985) e à Cenozona de Rhynchosauria (Schultz et al. 2000), possuindo uma fauna que inclui, além de rincossauros, proterocâmpsios, rauissuquídeos, cinodontes e dinossauros basais (Schultz et al. 2000; Schultz & Langer 2007).

⁵ Ao longo do texto, emprega-se o termo Ischigualastense em referência às faunas, estratos ou ao período de tempo compreendido pelos estratos da Formação Ischigualasto (e localidades correlatas, como a Cenozona de *Hyperodapedon* da Sequência Candelária), onde são coletados os mais antigos registros inequívocos de dinossauros. Quando possível, é evitado referir-se conjuntamente à idade de tais camadas como “Carniano”, uma vez que nem todas (a exemplo dos níveis brasileiros) possuem datação absoluta.

Apesar de modesta, a diversidade de dinossauros triássicos tem crescido consideravelmente na última década. Mais que isso, diversos achados, especialmente da Argentina e do sul do Brasil, têm ampliado a diversidade de dinossauros coletados em estratos de idade Ischigualastense (*vide* seção 2.4). De fato, considera-se que o Carniano marcou o primeiro grande pulso de diversificação do grupo, e esse intervalo de tempo é frequentemente tratado como a idade em que os dinossauros se originaram (Langer et al. 2010; Brusatte et al. 2010a). Ainda assim, uma série de evidências, desde pegadas (King & Benton 1996; Brusatte et al. 2011), descobertas de representantes de linhagens próximas em estratos mais antigos (Nesbitt et al. 2010; Peacock et al. 2013) e inclusive supostos dinossauros que em muito precedem o Carniano (Nesbitt et al. 2013) sugerem que a linhagem de Dinosauria seria mais antiga, estendendo-se até o Mesotriássico (Nesbitt et al. 2010; Brusatte et al. 2010a).

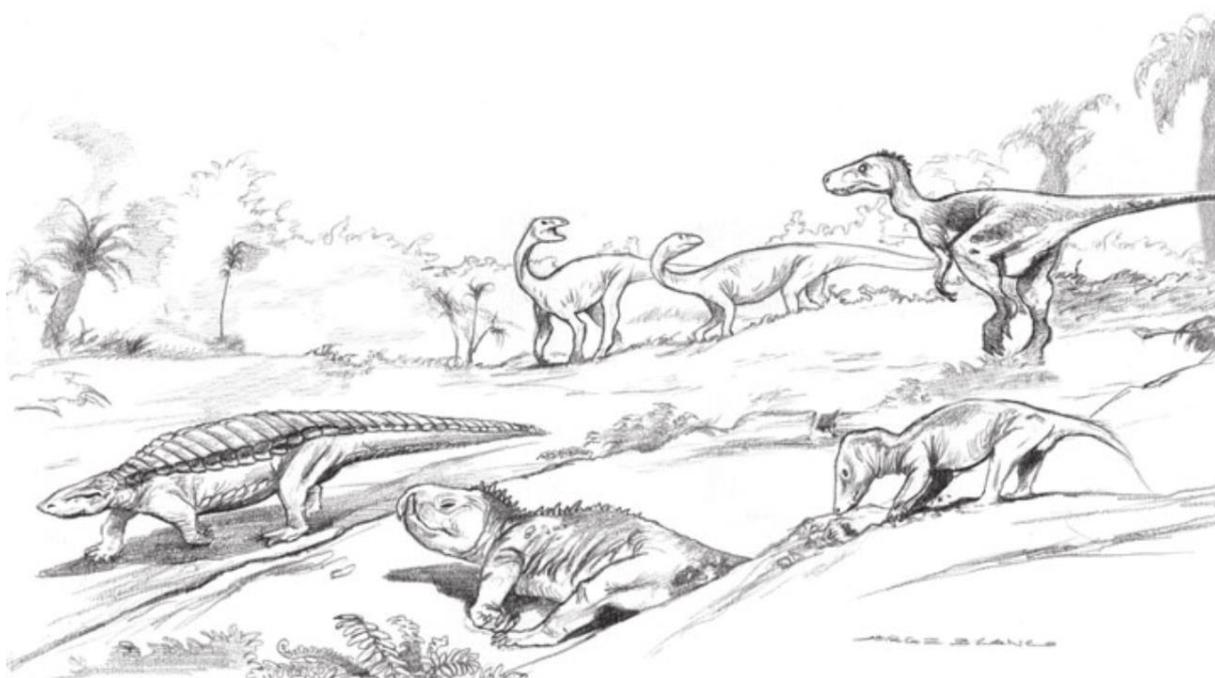


Figura 3: Reconstrução do paleoambiente e da paleofauna da Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Sequência Candelária). No topo da imagem podem ser vistos dois táxons de dinossauros basais: *Saturnalia* (à esquerda, representado por dois indivíduos) e *Staurikosaurus* (à direita). Ilustração de Jorge Blanco. Retirado de Langer et al. (2010).

1.1. Justificativa e objetivos da Tese

Os registros de idade Ischigualastense marcam uma época decisiva na evolução de Dinosauria. Os estratos dessa idade preservam os primeiros passos dados pelo grupo rumo à dominância ecológica nos ambientes por eles ocupados. Essa radiação evolutiva, que se tornaria mais expressiva do Noriano em diante, ainda intriga paleontólogos. Não há consenso sobre o motivo pelo qual dinossauros obtiveram tamanho sucesso evolutivo: alguns autores advogam em favor de uma superioridade dinosauriana, que conferiria vantagens (fisiológicas, morfológicas e comportamentais, por exemplo) sobre outros grupos coexistentes, num cenário competitivo amplo e de longa duração (Bakker 1968; Bakker 1975). Outros sugerem que os dinossauros agiram de maneira oportunista, ocupando nichos vagos, gerados pela extinção de táxons previamente dominantes ao longo do Triássico (Benton 1983; Benton 1986; Benton 2005). Ainda há hipóteses que postulam a influência de uma instabilidade ecológica e paleoambiental como fator determinante para a radiação de Dinosauria (Whiteside et al. 2015).

Independentemente de qual teoria melhor explique a ascensão dos dinossauros à plena dominância ecológica em ecossistemas terrestres do Mesozoico, o estudo de sua primeira radiação é crucial para o entendimento da origem e evolução do clado. O registro fóssil dos primeiros dinossauros (Carniano) é praticamente restrito ao Gondwana, e as principais localidades a brindarem espécimes de dinossauros inequívocos localizam-se na América do Sul (Figura 4). Ainda que as camadas da Formação Ischigualasto sejam muito mais produtivas em termos de abundância e diversidade de táxons, se comparadas às camadas brasileiras, achados recentes têm ampliado o registro de dinossauros primitivos do Brasil (Langer et al. 1999; Cabreira et al. 2011; Cabreira et al. 2016).

Como resultado de uma série de trabalhos de prospecção e coleta de vertebrados fósseis, empreendida pela equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul nos últimos anos, novos espécimes de dinossauros foram agregados à coleção. Como objetivo principal, esta tese de doutorado visa documentar estes achados, e avaliar sua contribuição ao conhecimento acerca da diversidade de dinossauros da Sequência Candelária. Especificamente, buscou-se a identificar taxonomicamente estes registros, além de

avalia-los sob uma ótica paleobiológica e paleoecológica, buscando, quando possível, reconhecer padrões evolutivos para o grupo.

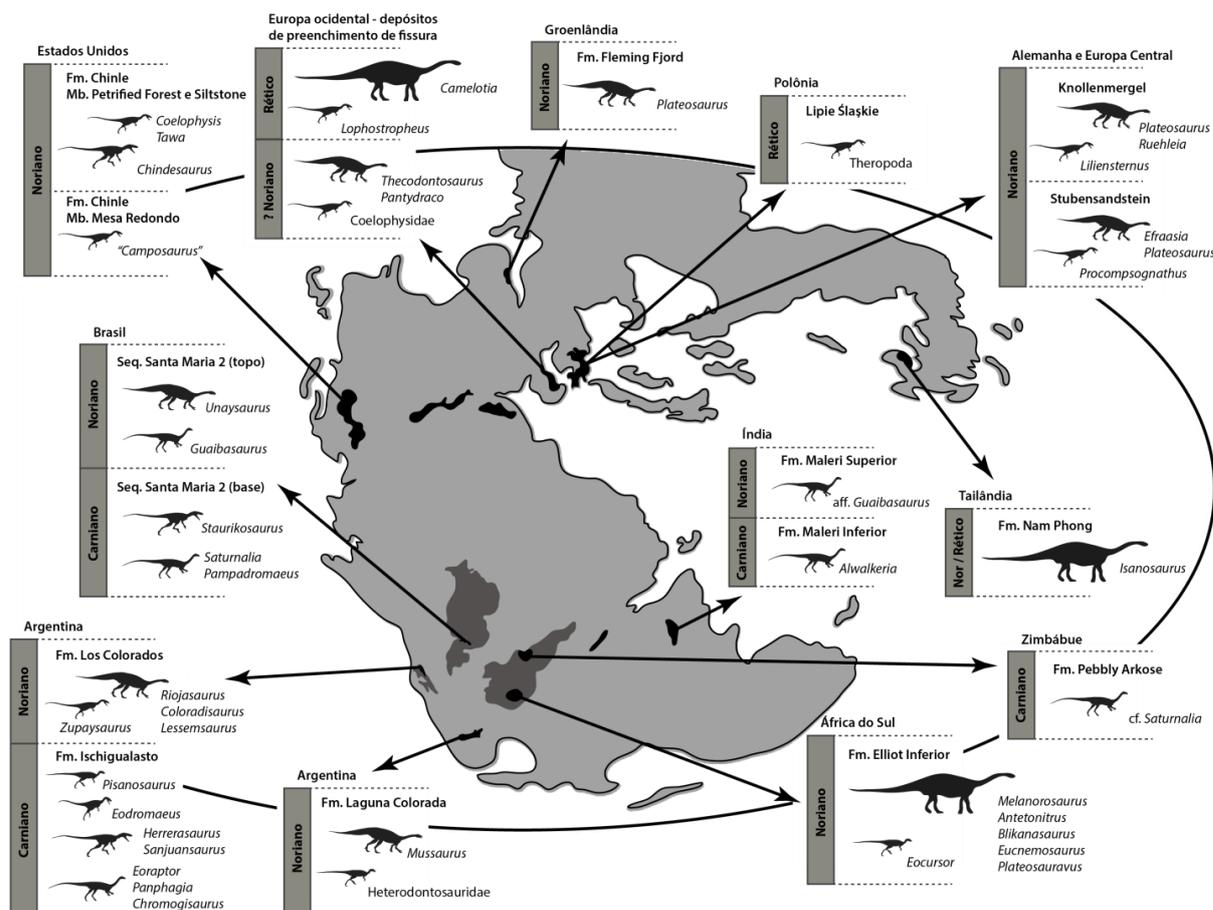


Figura 4: Localização dos principais depósitos sedimentares do Neotriássico contendo dinossauros. Redesenhado a partir de Langer et al. (2010).

1.2. Sobre a nomenclatura anatômica empregada

A nomenclatura anatômica empregada pela maioria dos trabalhos recentes envolvendo dinossauros foge ao padrão "romeriano" estabelecido a partir de Romer (1956). Seguindo a proposta de Weishampel et al. (2004), segue-se ao longo da tese uma nomenclatura adaptada da *Nomina Anatomica Veterinaria* (NAV 1994) e da *Nomina Anatomica Avium* (NAA 1993), sobretudo quanto à orientação dos elementos ou apêndices esqueléticos. Uma das principais diferenças é a substituição dos termos "anterior" e "posterior" (da nomenclatura "romeriana") por "cranial" e "caudal", seguindo Weishampel et al. (2004). Assim, os elementos anatômicos têm suas dimensões expressas nos sentidos cranial, caudal, dorsal, ventral, lateral e medial. Para elementos cranianos, usa-se o termo "rostral", em substituição ao termo "cranial".

Apêndices ainda podem ter suas dimensões expressas em sentido proximal (próximo ao eixo principal do corpo) e distal (distante do eixo corporal principal). Dentes são orientados em sentido mesial (em direção à sínfise), distal (afastando-se da sínfise), lingual (em direção à cavidade oral) e bucal (em direção oposta à cavidade oral).

Reconhece-se que a nomenclatura de Weishampel et al. (2004), especialmente quando traduzida para a língua portuguesa, gera alguns fenômenos linguísticos aberrantes: por exemplo, ao se referir ao posicionamento de vértebras cervicais ao longo do eixo da coluna vertebral, em vez de se adotar os termos “vértebras cervicais anteriores” e “vértebras cervicais posteriores”, o correto, segundo a norma aqui adotada, seria empregar os termos “vértebras cervicais craniais” e “vértebras cervicais caudais”. O texto foi construído de maneira a fugir, sempre que possível, dessas situações passíveis de confusão.

1.3. Contexto geológico

O registro de dinossauiromorfos do Triássico do Brasil está restrito ao Rio Grande do Sul, em localidades geologicamente associadas à Sequência Candelária (Horn et al. 2014), previamente reconhecida como Sequência Santa Maria 2 (Zerfass et al. 2003). Este pacote sedimentar (Figura 5) equivale à porção superior da Formação Santa Maria (Gordon 1947) e parte da Formação Caturrita (Andreis et al. 1980).

Com base no conteúdo fossilífero de vertebrados, a Sequência Candelária pode ser dividida em duas porções principais, cada uma com litologias sensivelmente distintas. Mais para a base e a porção média da unidade (equivalente ao topo da Formação Santa Maria), os estratos são compostos principalmente por pelitos avermelhados (interpretados como depósitos planícies de inundação), intercalados por lentes areníticas, que representam o registro de leitos fluviais. Esta porção da Sequência Candelária preserva uma rica fauna de tetrápodes dominada pela presença de rincossauros (*Hyperodapedon*), que caracterizam a chamada Zona de Associação (ZA) de *Hyperodapedon*, previamente denominada Cenozona de Rhynchocephalia (Barberena 1977), Cenozona de *Scaphonyx* (Barberena et al. 1985) ou Cenozona de Rhynchosauria (Schultz et al. 2000). A fauna típica da ZA de *Hyperodapedon* inclui, além dos já mencionados rincossauros e dinossauros basais,

proterocâmpsios, rauissuquídeos, aetossauros e cinodontes (Schultz et al. 2000; Langer et al. 2007; Schultz & Langer 2007; Abdala & Ribeiro 2010).

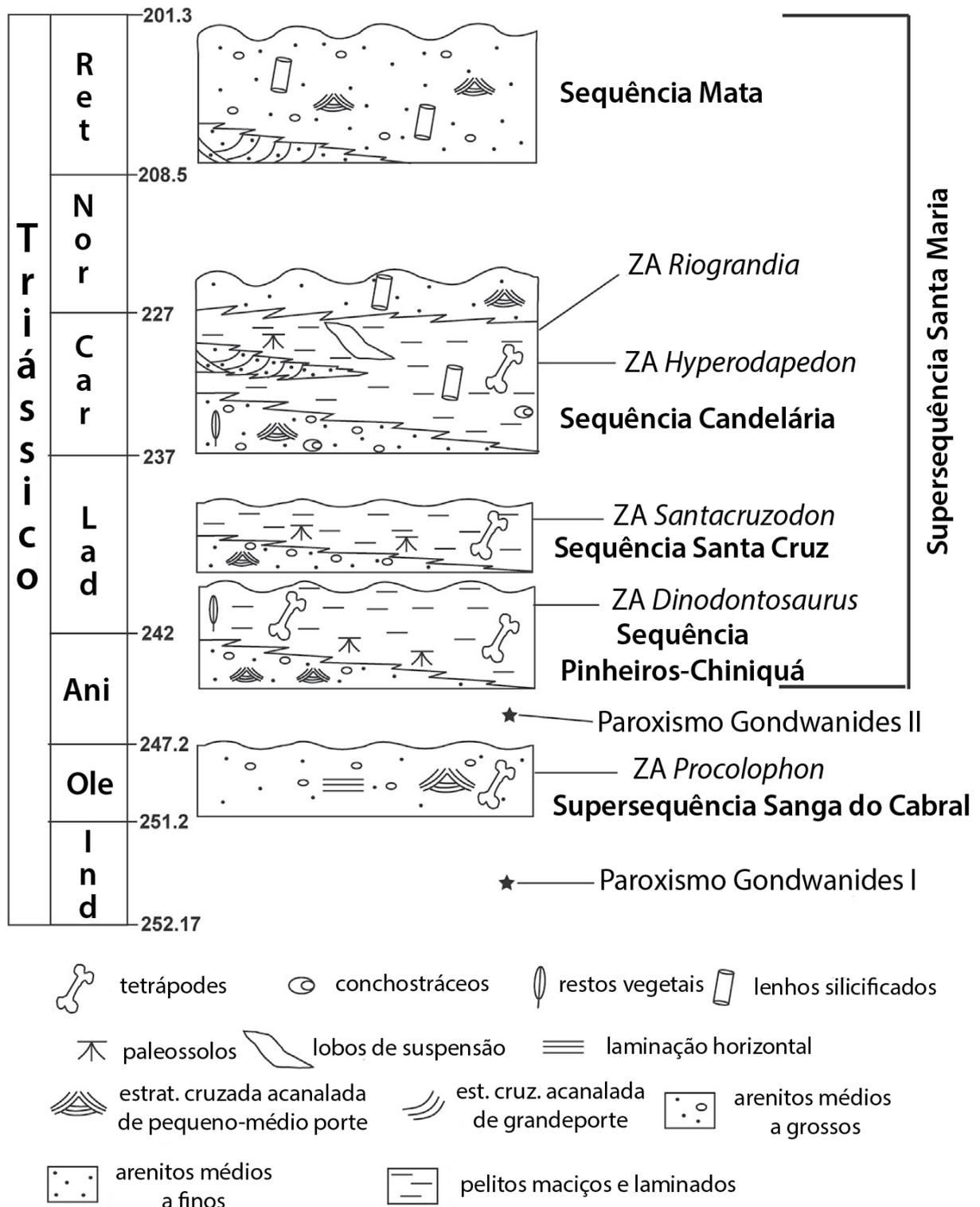


Figura 5: Perfil esquemático das unidades do Meso e Neotriássico do Rio Grande do Sul. Modificado de Zerfass et al. (2003) e de Horn et al. (2014). Abrev.: Ani, Anisiano; Car, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Nor, Noriano; Ole, Olenekiano; Ret, Rético; ZA, Zona de Associação

Já a porção superior da sequência (que equivale a parte da Formação Caturrita) apresenta um aumento na granulometria, evidenciado pela presença de arenitos avermelhados, com frequente presença de estratificações cruzadas, indicativas de um contexto fluvial (Zerfass et al. 2003). Seu contexto paleofaunístico difere da base, constituindo a ZA de *Riograndia* (Abdala & Ribeiro 2010, Soares et al. 2011). Esta biozona apresenta importantes registros de dinossauros como *Guaibasaurus* (Bonaparte et al. 1999, 2007; Langer et al. 2011) e *Unaysaurus* (Leal et al. 2004, Müller et al. 2016), além de novos espécimes indeterminados (Müller et al. 2015b) e do sillessaurídeo *Sacisaurus* (Frigolo & Langer 2007). Além disso, essa seção preserva ricos registros de cinodontes (incluindo *Riograndia*) e esfenodontes, além do dicinodonte *Jachaleria* (Schultz et al. 2000; Langer et al. 2007; Schultz & Langer 2007; Soares et al. 2011).

Bioestratigraficamente, a ZA de *Hyperodapedon* é correlacionável à fauna da Formação Ischigualasto da Argentina. Coletivamente, estas faunas correspondem ao Ischigualastense (Bonaparte 1982, *sensu* Langer 2005). Embora Bonaparte (1982) considerasse as localidades brasileiras em sua maioria mais antigas que a Formação Ischigualasto, trabalhos como os de Barberena et al. (1985), Schultz et al. (2000), Langer (2005) e Langer et al. (2007) sugerem que estas faunas fossem cronoestratigraficamente equivalentes. Segundo as datações absolutas obtidas por Rogers et al. (1993) e Martinez et al. (2011) para a Formação Ischigualasto, a fauna Ischigualastense estaria compreendida entre a metade do Carniano e o principio do Noriano, entre 231,4 e 225,9 M.a. Por sua vez, a fauna da ZA de *Riograndia* seria bioestratigraficamente correlacionável à fauna argentina de Los Colorados (Langer et al. 2007, Abdala & Ribeiro 2010, Soares et al. 2011), de suposta idade noriana (Martinez et al. 2011).

2. Estado da Arte

O estudo de Dinosauria compreende um vasto volume de informação, e esta seção tenta abordar alguns aspectos acerca do tema. O foco principal da pesquisa bibliográfica aqui apresentada restringe-se à primeira radiação evolutiva do grupo, que provavelmente se deu no Carniano do Gondwana (Brusatte et al. 2010a; Langer et al. 2010). De maneira a dar fluidez à discussão, as principais referências são agrupadas em subdivisões deste capítulo, organizadas por tema e apresentadas a seguir.

Inicialmente (seção 2.1, página 22), é apresentado um histórico resumido do estudo de dinossauros primitivos, desde suas raízes até o panorama atual, listando brevemente as principais descobertas de maneira cronológica. Em seguida (seção 2.2, página 30), são apresentadas as primeiras hipóteses acerca das inter-relações de Dinosauria. São também brevemente discutidos os representantes das linhagens-irmãs de Dinosauria, coletivamente agrupadas no clado Dinosauromorpha.

A seção 2.3 (página 37) aborda algumas características frequentemente apontadas como sinapomorfias de Dinosauria, descrevendo-as e comentando sua validade num contexto filogenético, tendo por base as novas descobertas. Contudo, este é um apanhado resumido de caracteres, longe de abordar todas as sinapomorfias historicamente propostas para o grupo. Revisões mais extensas podem ser encontradas em Langer & Benton (2006), Langer et al. (2010) e Brusatte et al. (2010a).

A seção 2.4 (página 57) apresenta, de maneira mais detalhada, os primeiros dinossauros a aparecerem no registro fóssilífero. Esta seção tem como alvo apenas os dinossauros inequívocos de idade Ischigualastense, oriundos da Formação Ischigualasto e da base da Sequência Candelária. As descobertas argentinas e brasileiras são apresentadas cronologicamente, táxon a táxon. Destes, descrevem-se os atributos morfológicos mais marcantes, com comentários paleoecológicos e filogenéticos, quando pertinente. Discutem-se brevemente, ainda, algumas propostas recentes sobre a presença de dinossauros no Triássico Médio da Tanzânia.

Por fim, a seção 2.5 (página 115) integra os dados apresentados nas seções anteriores, e tenta ilustrar o panorama atual do estudo das relações de dinosauromorfos não-dinosaurianos e dos primeiros dinossauros. Além disso,

discute-se brevemente o impacto das recentes descobertas no entendimento da origem das características dinossaurianas típicas, e os principais problemas ainda inerentes ao registro.

2.1 Histórico do estudo de dinossauros primitivos

Apesar de o termo Dinosauria ter sido cunhado em 1842 por Richard Owen (Owen 1842), acredita-se que o conhecimento de formas dinossaurianas seja ainda mais antigo⁶. O nome Dinosauria (“lagarto terrível”) foi inicialmente proposto para agrupar uma série de formas reptilianas de grande porte, que vinham sendo descritas e se acumulavam de maneira crescente. O primeiro táxon referente a um dinossauro do Triássico, *Thecodontosaurus*, já era conhecido na época, tendo sido descrito antes mesmo da criação do grupo (Riley & Stutchbury 1836). O material, que receberia anos mais tarde o nome *Thecodontosaurus antiquus* Morris, 1843 consistia de várias porções de mais de um indivíduo, incluindo uma forma juvenil referida apenas como pertencente ao gênero (Benton et al. 2000). A maior parte do material, incluindo o holótipo, foi perdida em um bombardeio que atingiu Bristol (Inglaterra) em novembro de 1940, restando apenas ilustrações do material, muitas delas com grande detalhe (Benton et al. 2000).

Thecodontosaurus provém de um depósito de preenchimento de fissuras em Durdham Down, Inglaterra, e representa um sauropodomorfo relativamente basal (Benton et al. 2000). A atribuição de idade às camadas onde o material foi coletado é bastante controversa, como é comum a depósitos de preenchimento de fissuras. A maioria dos dados disponíveis, incluindo escamas de peixes e palinóforos – vide Benton et al. (2000) para uma revisão – sugere que o preenchimento das fissuras se deu entre o Noriano e o Rético (Neotriássico). Desse modo, *Thecodontosaurus* é muito mais jovem que as formas ischigualastenses, coletadas na América do Sul. Ainda assim, o táxon tem grande importância histórica, já que foi o primeiro dinossauro a ser descrito para o Triássico.

Pode-se dizer que o estudo dos primeiros dinossauros (de idade pré-noriana) tem suas raízes nos trabalhos do paleontólogo alemão Friedrich von Huene,

⁶ Supõe-se que restos de dinossauros sejam conhecidos pela humanidade há milênios, embora fossem interpretados de maneira completamente diferente. Acredita-se que fósseis de dinossauros (assim como de outros organismos extintos) tenham inspirado diversas lendas de culturas pretéritas, como os dragões chineses, grifos (Mayor 2000) e mesmo os gigantes de culturas europeias (Plot 1677). As primeiras referências de dinossauros como animais extintos, e não como figuras mitológicas, viriam a surgir nos anos 1800, com a descrição dos materiais atribuídos a *Megalosaurus* (Buckland 1824), que receberia sua nomenclatura binomial definitiva, *Megalosaurus bucklandii*, apenas três anos mais tarde (Mantell 1827). Owen (1842), por sua vez, cunhou o nome Dinosauria para incluir os gêneros *Megalosaurus* (Buckland 1824), *Iguanodon* (Mantell 1825) e *Hylaeosaurus* (Mantell 1833), formas reptilianas de grande porte e afinidades até então incertas.

particularmente com as descrições de *Saltopus elginensis* (Huene 1910) e de *Spondylosoma absconditum* (Huene 1942). Os dois materiais (Figura 6) têm proveniências completamente distintas: *Saltopus* foi coletado no Arenito Lossiemouth (Elgin, norte da Escócia), enquanto *Spondylosoma* foi descoberto em rochas da Sequência Pinheiros-Chiniquá (Formação Santa Maria), nas cercanias de Chiniquá (Rio Grande do Sul, Brasil). Apesar da grande distância que separa os dois achados, eles têm algumas particularidades em comum. Primeiro, ambos foram identificados por Huene (1910, 1942) como sendo dinossauros saurísquios. Segundo, as suas localidades-tipo, apesar de não terem nenhuma correlação lateral de fácies, passavam a ser os mais antigos estratos conhecidos a conter dinossauros, mais antigos inclusive que a localidade-tipo de *Thecodontosaurus*.

Entre 1932 e 1942, Huene viria a identificar vários outros supostos dinossauros (Langer et al. 2010), mas suas afinidades são duvidosas, como é o caso da maioria dos dinossauros triássicos conhecidos para a época (exceções incluem o sauropodomorfo *Thecodontosaurus* e o terópodo *Coelophysis bauri* Cope, 1889, táxons válidos até hoje). Estes táxons são, contudo, estratigraficamente mais jovens que os materiais descritos por Huene (1910, 1942). Com efeito, trabalhos mais recentes (e.g. Benton & Walker 1985; Langer et al. 2007b) viriam a corroborar a antiguidade dos estratos-tipo de *Saltopus* e *Spondylosoma* com relação a *Thecodontosaurus* e *Coelophysis*.

Para o táxon escocês, Huene (1910) atribuíra uma idade correspondente ao Ladiniano. Contudo, estudos posteriores baseados em comparações da assembleia fossilífera de Elgin com outras localidades viriam a propor uma idade mais recente, entre meados do Noriano (Walker 1961; Warrington et al. 1980; Benton & Walker 1985), ou mais provavelmente final do Carniano a princípios do Noriano (Benton & Walker 2011). Esta última proposta adveio principalmente de comparações com as paleofaunas da Formação Maleri (Índia), da base da Sequência Candelária (Brasil) e da Formação Ischigualasto (Argentina). Todas estas unidades estratigráficas têm em comum a presença do rincossauro *Hyperodapedon*. Além disso, a presença de cinzas vulcânicas na Formação Ischigualasto permitiu aferir uma idade radiométrica entre 231.4 e 225.9 M.a. (Rogers et al. 1993; Martinez et al. 2011) à unidade (posicionando-a temporalmente entre o Carniano e o Noriano). Já no caso de *Spondylosoma*, a associação faunística corresponde à Zona de Associação de *Dinodontosaurus*,

correlacionável com camadas referíveis ao Ladiniano (Barberena et al. 1985; Zeffass et al. 2003; Langer et al. 2007b).

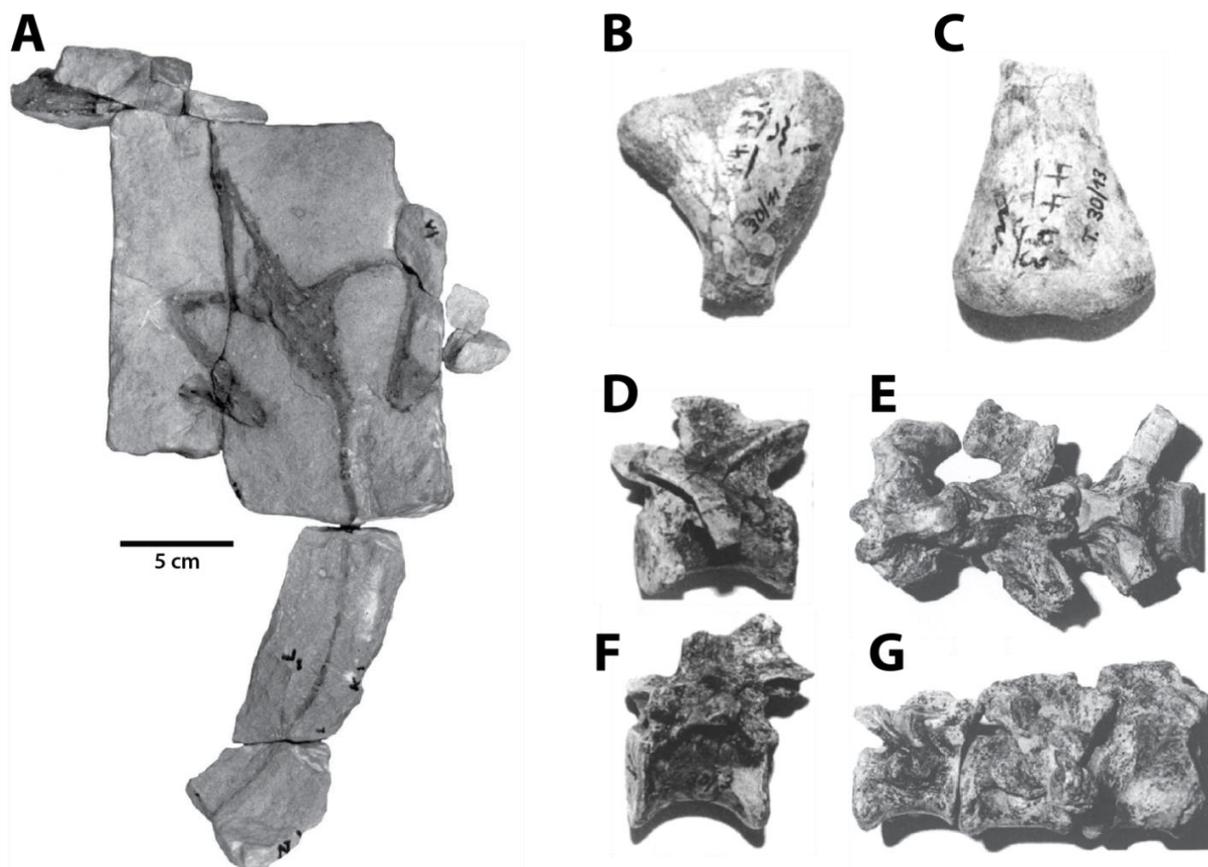


Figura 6: Os supostos dinossauros primitivos descritos por Huene (1910, 1942). Em A, uma das placas de arenito contendo o molde parcial do pós-crânio de *Saltopus*. De B a G, alguns dos materiais isolados assignados a *Spondylosoma*. B, fragmento proximal de úmero; C, fragmento distal de fêmur; D, vértebra cervical; E, série sacral em vista dorsal; F, vértebra dorsal; G, série sacral em vista lateral direita. A, modificado de Benton & Walker (2011); B a G, modificado de Galton (2000).

Apesar da antiguidade de *Spondylosoma* e *Saltopus*, a importância destes táxons para o entendimento das origens de Dinosauria é questionável, devido à grande incerteza acerca de seu posicionamento filogenético, e até mesmo sobre sua validade taxonômica, sobretudo no caso de *Spondylosoma*. O próprio Huene ressaltara na descrição original (Huene 1942) que, embora os materiais referidos ao táxon tivessem sido coletados a poucos metros uns dos outros (os elementos estavam em sua grande maioria desarticulados e isolados no afloramento), não havia como referi-los com certeza ao mesmo animal. Hoje *Spondylosoma* é frequentemente considerado uma quimera⁷, e ainda que o seu holótipo fosse de fato parte de um único organismo, ele não poderia ser referido a Dinosauria – ou mesmo a um dos grupos

⁷ Táxons baseados em materiais de organismos distintos, misturados e erroneamente reconhecidos como pertencentes a um mesmo indivíduo são denominados quimeras.

externos imediatos ao clado – por carecer de diversas sinapomorfias referidas ao grupo. Galton (2000), por exemplo, apontou a carência de apomorfias nas cervicais e no úmero de *Spondylosoma*, e tentativamente associou o táxon a Rauisuchidae. Langer (2004) indicou alguns caracteres compartilhados entre *Spondylosoma* e saurísquios basais, embora reconhecesse que suas relações seriam ambíguas. Langer et al. (2010), por fim, afirmaram que *Spondylosoma* não poderia ser seguramente classificado com base no material disponível para estudo⁸.

Da mesma forma, *Saltopus* tem suas afinidades seriamente prejudicadas pelo modo de preservação do holótipo (e único espécime conhecido). Como é comum aos fósseis do arenito Lossiemouth (Woodward 1907; Benton 1999; Benton 2005), *Saltopus* teve seu esqueleto preservado sob a forma de um molde e a maioria dos detalhes anatômicos do espécime é de difícil interpretação (Huene 1910). Originalmente, o táxon foi descrito como sendo um terópodo primitivo, mas essa visão foi refutada por diversos autores (Rauhut & Hungerbühler 2000, Langer 2004). Estudos anatômicos mais recentes (Benton & Walker 2011) reconheceram diversos caracteres que permitem vincular *Saltopus* a Dinosauriformes, uma linhagem próxima a Dinosauria. Contudo, a falta de várias apomorfias típicas de dinossauros não permite que o táxon seja classificado como um membro do grupo.

Assim sendo, o registro inequívoco de dinossauros primitivos só se concretizou na segunda metade do século XX, quando Reig (1963) veio a descrever uma série de materiais atribuídos por ele a Saurischia, coletados na Formação Ischigualasto em 1961. Este trabalho incluiu a descrição original de *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963, o primeiro dinossauro formalmente descrito para o Carniano⁹. Além disso, Reig (1963) descreveria no mesmo trabalho mais dois táxons, *Ischisaurus cattoi* e *Triassolestes romeri*. O primeiro táxon posteriormente passou a ser considerado

⁸ Recentemente, após a construção do texto desta tese, Nesbitt et al. (2017) propuseram um novo clado, Aphanosauria, que agruparia formas bastante primitivas (incluindo *Spondylosoma*) que representariam os membros mais basais da linhagem que inclui Pterosauria e Dinosauria (discutidos adiante).

⁹ Reig (1963) discutiu a idade das camadas da Formação Ischigualasto, com base na assembleia faunística então conhecida. A fauna seria dominada por cinodontes traversodontídeos e por rincossauros, o que para o autor sugeria uma correlação com a Formação Santa Maria, no Brasil e com a Formação Manda, na Tanzânia. Estas duas unidades eram tidas como pertencentes ao Triássico Médio. A presença de elementos típicos para o Triássico Médio (rincossauros e traversodontídeos), junto a formas até então conhecidas apenas para o Neotriássico (dinossauros) sugeria, segundo o autor, que a Formação Ischigualasto fosse mais recente, se comparada às camadas do Brasil e da Tanzânia. Isso levou Reig (1963) a propor que a idade da seção-tipo de *Herrerasaurus* fosse relativa ao topo do Ladiniano ou à base do Carniano.

sinônimo de *Herrerasaurus* (Novas 1993). Já o segundo táxon, proposto por Reig (1963) como uma forma afim a *Coelophysis*, foi reavaliado por Bonaparte (1982b) como sendo um crocodilomorfo, e passou a ser denominado *Triolestes romeri*¹⁰.

Quatro anos após a descrição de *Herrerasaurus*, seria apresentado *Pisanosaurus mertii* Casamiquela 1967, um ornitísquio da Formação Ischigualasto, coletado em 1962. Com este novo táxon, estabelecia-se a presença das duas principais linhagens de Dinosauria (Saurischia e Ornithischia) no Triássico da América do Sul. Além disso, *Pisanosaurus* é considerado o mais antigo registro conhecido para Ornithischia (Irmis et al. 2007b; Butler et al. 2007; Langer et al. 2010).

Em 1970, seria descrito o primeiro dinossauro inequívoco para o Triássico do Brasil. *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970 foi classificado como um saurísquio, e como uma forma claramente afim a *Herrerasaurus* por conta das muitas semelhanças anatômicas. Desse modo, a presença de dinossauros primitivos se expandia pela América do Sul. Além disso, *Staurikosaurus* ganhou importância por ter em seu holótipo um material muito mais completo do que a série-tipo de *Herrerasaurus*. Por fim, pelo fato de ter sido coletado em 1936 (Colbert 1970), *Staurikosaurus* representa historicamente a primeira descoberta de um dinossauro primitivo, embora o primeiro táxon a ser descrito tenha sido *Herrerasaurus*, apresentado sete anos antes (Reig 1963).

Após a descrição de *Staurikosaurus*, houve um período de estase no ritmo das descobertas de dinossauros primitivos. Os anos 1980 foram relativamente parados nesse aspecto, testemunhando apenas a descrição de espécimes muito fragmentários (Langer et al. 2010). A maioria desses materiais tem suas afinidades discutidas, como é o caso de *Alwalkeria (Walkeria) maleri* Chatterjee, 1987 (Chatterjee & Creisler 1994), proveniente da Índia e originalmente descrito como um terópodo, mas recentemente reconhecido como uma quimera que inclui restos referíveis a Pseudosuchia, além de possíveis materiais de Prolacertiformes e de Saurischia (Remes & Rauhut 2005). Outros táxons descritos na época acabaram por ser sinonimizados em favor de alguma espécie preexistente, como é o caso dos materiais sul-africanos de *Aliwalia rex* Galton, 1985a, recentemente atribuído a *Eucnemosaurus fortis* por Yates (2007a);

¹⁰ Bonaparte (1982b), além de reavaliar *Triassolestes* como um crocodilomorfo basal, também alterou o nome do gênero para *Triolestes*, uma vez que o nome *Triassolestes* já havia sido utilizado por Tillyard (1918) para designar uma libélula do Triássico.

do espécime batizado por Novas (1986) como *Frenguellisaurus ischigualastensis*, posteriormente sinonimizado pelo mesmo autor em favor do nome *Herrerasaurus* (Novas 1993); e de um suposto Staurikosauridae da Formação Ischigualasto (Brinkman & Sues 1987), também reatribuído a *Herrerasaurus* (Novas 1993).

Contrastando com esse panorama de incertezas, a partir dos anos 1990, e entrando no século XXI, o estudo dos primeiros dinossauros passou a viver seu período mais próspero. Já no começo da década de 1990, foi anunciada a descoberta de *Eoraptor lunensis* Sereno et al., 1993, proveniente da Formação Ischigualasto e recentemente descrito em grande detalhe (Sereno et al. 2013). Ainda da mesma localidade, foi reportada uma quantidade considerável de materiais atribuídos a *Herrerasaurus* (Sereno & Novas 1992; Sereno & Novas 1993; Novas 1993; Sereno 1993), o que não só permitiu que se conhecesse quase toda a osteologia do táxon (incluindo grande parte do crânio), como também possibilitou a reavaliação completa de Herrerasauridae, com a sinonímia de vários táxons (Novas 1993), como discutido acima.

Ao final dos anos 90, e quase 30 anos após a descrição de *Staurikosaurus*, as camadas triássicas do Rio Grande do Sul deram por conhecer novos materiais de Dinosauria. Da Zona de Associação de *Hyperodapedon* foi descrito o sauropodomorfo basal *Saturnalia tupiniquim* Langer et al., 1999, representado por pelo menos três espécimes.

As descobertas não só se mantiveram durante o século XXI, como se pode dizer que foram intensificadas, com a proposta de novos táxons, tanto na Argentina quanto no Brasil. Proveniente dos níveis mais basais da Formação Ischigualasto, foi descrito o sauropodomorfo basal *Panphagia protos* Martinez & Alcober, 2009. O táxon assumiu importância por demonstrar, junto com *Saturnalia*, que o grupo dos Sauropodomorpha já estava bem definido no Carniano, o que indicou que a divisão de Saurischia em suas duas grandes linhagens já teria ocorrido na época. No ano seguinte, foi anunciado *Chromogisaurus novasi* Ezcurra, 2010, um sauropodomorfo também proveniente do terço basal da Formação Ischigualasto. O autor sugeriu uma forte relação entre *Chromogisaurus* e *Saturnalia*. Além disso, o crescente aumento da diversidade de Dinosauria conhecida para o Carniano sugeriu que o grupo pudesse ter surgido em idades mais antigas, diversificando-se antes de se tornarem um grupo notadamente abundante (Ezcurra 2010).

O registro conhecido de Herrerasauridae foi ampliado com a descrição de *Sanjuansaurus gordilloi* Alcober & Martinez, 2010, também da formação Ischigualasto. O táxon sugeriu que não só Sauropodomorpha, mas Saurischia como um todo, já eram grupos relativamente diversos durante o Carniano. Essa ideia foi reforçada com a descoberta de *Eodromaeus murphi* Martinez et al., 2011, um pequeno terópodo, também da base da Formação Ischigualasto. *Eodromaeus* é um importante registro do grupo, estabelecendo a presença de terópodes já no começo da diversificação de Dinosauria.

Na segunda década do século XXI foi anunciado um novo dinossauro para a base da Sequência Candelária, no Brasil. *Pampadromaeus barberenai* Cabreira et al., 2011, proveniente de estratos da Zona de Associação de *Hyperodapedon*, ampliou a diversidade de sauropodomorfos para o Triássico brasileiro, que antes era restrita a *Saturnalia*. Ainda que *Pampadromaeus* tenha sido posicionado na linhagem dos Sauropodomorpha, os autores apontaram uma série de caracteres plesiomórficos para o táxon, além de atributos típicos de Theropoda. Os autores ainda salientaram que esta condição seria compartilhada entre vários dinossauros primitivos, o que responde em parte pela dificuldade em se estabelecer uma filogenia estável para o grupo.

Recentemente, foi descrito um terceiro sauropodomorfo para a Zona de Associação de *Hyperodapedon*. *Buriolestes schultzi* Cabreira et al., 2016, além de ampliar a diversidade conhecida de dinossauros basais, revelou novas evidências sobre os primeiros marcos evolutivos do grupo. O animal, reconhecido como um sauropodomorfo essencialmente carnívoro, apoia a hipótese de que, ancestralmente, dinossauros fossem animais francamente animalívoros, e que a herbivoria teria evoluído secundariamente, tanto em Sauropodomorpha quanto em Ornithischia.

O crescente aumento na diversidade de dinossauros ischigualastenses contraria estudos precedentes, que afirmavam que a diversidade do grupo durante o Carniano era baixa (Bonaparte 1982a; Benton 1988, 2004, 2006; Rogers 1993). Ezcurra (2010) argumentou que dinossauros não só aparecem no registro fossilífero como um grupo taxonomicamente diverso, como também sugere que tal diversidade estaria subamostrada. Enquanto dinossauros de suposta idade Carniana são registrados em locais restritos à América do Sul (Figura 4), e possivelmente da Índia (Chatterjee 1987; Remes & Rauhut 2005; Langer 2004, 2005), o registro atribuído ao Noriano é quase

cosmopolita, incluindo registros na Argentina (Bonaparte 1972, Casamiquela 1980), Brasil (Bonaparte et al. 1999; Langer 2005), África do Sul (Kitching & Raath 1984; Yates & Kitching 2003; Butler et al. 2007), Índia (Kutty et al. 2007; Novas et al. 2011), Europa ocidental (Galton & Upchurch 2004a; Rauhut & Hungerbühler 2000) e Estados Unidos (Long & Murry 1995; Lucas et al. 1998; Irmis 2005; Irmis et al. 2007b; Nesbitt & Chatterjee 2008). Isso faz com que, globalmente, a diversidade amostrada de dinossauros seja bem menor durante o Carniano. Contudo, comparações em menor escala entre localidades de idade carniana (e.g. Formação Ischigualasto) e localidades do Noriano (e.g. Formação Los Colorados) evidenciam que a diversidade dinossauriana é similar, ainda que a abundância de representantes do grupo seja menor nos estratos mais antigos (Ezcurra 2010).

Irmis (2011) salientou também que a diversificação de Dinosauria não ocorreu uniformemente. Conforme o autor demonstra, Sauropodomorpha sofreu um incremento, tanto na diversidade de táxons quanto na sua abundância, muito antes de Theropoda e Ornithischia, algo também reconhecido por Langer (2014). De fato, o clado Ornithischia só viria a se expandir após o limite Triássico-Jurássico (Irmis 2011).

Adicionalmente, a continuidade dos trabalhos de coleta na Formação Ischigualasto e na Sequência Candelária permite assumir que o número de táxons dinossaurianos (e desse modo a diversidade do grupo) ainda está subamostrada. Além disso, o registro de formas fragmentárias em outras partes do Gondwana, como parte do material atribuído a *Alwalkeria* (Chatterjee 1987; Remes & Rauhut 2005), proveniente da Formação Maleri na Índia, e um fêmur supostamente referível a *Saturnalia* (Langer et al. 2010) da Formação Pebbly Arkose (Zimbábue) sugere que novos espécimes possam ser descobertos em outras regiões ainda pouco exploradas. Mesmo que essas formas sejam fragmentárias, o que dificulta uma designação taxonômica estável, o achado de formas dinossaurianas no Carniano de outras regiões, que não a América do Sul, sustenta a ideia de que o grupo não só era mais diverso do que se considera, como também estaria relativamente disperso, pelo menos pelo Gondwana, durante o Carniano.

2.2 Dinosauromorpha e a origem de Dinosauria

Pela maior parte do século passado, a maioria das linhagens de arcossauros triássicos era agrupada em um grande grupo, Thecodontia (e.g., Romer 1966a, Charig 1976, Chatterjee 1982). Seus representantes eram considerados um “estoque basal” de onde teriam surgido a linhagem crocodyliana, os pterossauros e os dinossauros (que não eram considerados parte dos “tecodontes”). O grupo atualmente é considerado inválido do ponto de vista filogenético (Gauthier 1986; Currie & Padian 1997; Benton 2004), uma vez que seus representantes, como proposto originalmente, não são agrupados com base em sinapomorfias. Ainda assim, apesar de hoje Thecodontia ser reconhecidamente parafilético, por muito tempo (antes do advento de ferramentas de análise cladística), os “tecodontes” tiveram grande importância no estudo das origens de Dinosauria.

Dinossauros, como recém comentado, eram tidos como originários de precursores “tecodontes”, sendo que diversos cenários evolutivos foram propostos para o grupo. Historicamente, uma origem monofilética de Dinosauria já havia sido proposta, mas a visão mais comum sugeria que o grupo tivesse evoluído a partir de diversas linhagens (Figura 7) – ou seja, um grupo polifilético (Huene, 1956; Colbert, 1964; Charig et al. 1965; Romer, 1966a).

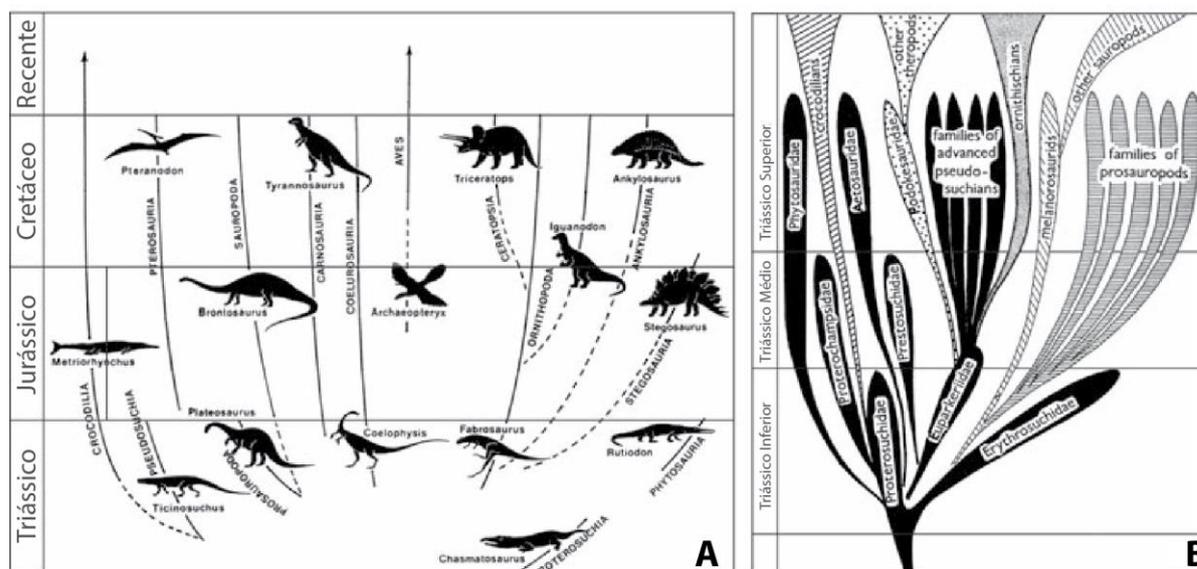


Figura 7: Propostas de uma origem polifilética para Dinosauria. A, modificada de Krebs (1974) e B, a partir de Thulborn (1975).

A ideia de que Dinosauria não consistiria em um grupo monofilético pode ter suas raízes traçadas até os estudos de Seeley (1887), que notou diferenças fundamentais na estrutura pélvica de dinossauros, propondo as duas grandes linhagens Saurischia e Ornithischia. Estes dois grupos são até hoje reconhecidos como entidades taxonômicas válidas¹¹, e seu reconhecimento como tal teve grande impacto na filogenia de dinossauros (Figuras 1 e 2), mas Seeley (1887) foi além de propor uma simples divisão interna entre os dinossauros conhecidos. Para ele, essa diferença morfológica era tão grande, que só poderia ser fruto de origens distintas para cada uma das linhagens.

Essa visão foi mantida por boa parte do século XX, até que, em meados da década de 1970, a monofilia de Dinosauria voltou a ser cogitada. Os trabalhos de Bakker & Galton (1974) e de Bonaparte (1976) sugeriam uma série de evidências morfológicas que os levava a unir Saurischia e Ornithischia dentro do grupo monofilético Dinosauria. Essa ideia acabou sendo respaldada a partir de meados dos anos 1980, com o advento da cladística e dos estudos filogenéticos com o uso de ferramentas computacionais. Estudos como o de Gauthier (1986) não só corroboraram a monofilia de Dinosauria, reconhecendo uma relação entre Saurischia e Ornithischia, como também concordaram com a inclusão de Aves dentro de Dinosauria – algo já proposto por Bakker & Galton (1974) – e traçaram um panorama evolutivo para as origens de Dinosauria. Além disso, os estudos cladísticos apontaram um possível candidato para representar o grupo-irmão de Dinosauria: um grupo de arcossauros provenientes da fauna de Los Chañares, na Argentina (Romer 1971; Romer 1972a; Romer 1972b).

Entre os muitos materiais coletados pela expedição de Romer à localidade de Los Chañares (Argentina), envolvendo as universidades de La Plata e Harvard entre 1964 e 1965 (Romer 1971), estavam alguns espécimes incompletos de pequenos arcossauros, peculiares por terem os membros pélvicos extremamente alongados. Dentre os materiais, Romer descreveu *Lagerpeton chanarensis* Romer, 1971; *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971 e *Lagosuchus lilloensis* Romer, 1972b (os dois últimos posteriormente sinonimizados e renomeados como *Marasuchus lilloensis*

¹¹ Um estudo recente, publicado após a conclusão do texto desta tese (Baron et al. 2017), questiona a classificação tradicional de Dinosauria e propõe que Ornithischia e Theropoda formariam um grupo natural (Ornithoscelida), enquanto Saurischia seria composto principalmente por Herrerasauridae e Sauropodomorpha.

Sereno & Arcucci, 1994); e *Lewisuchus admixtus* Romer, 1972a. Apesar de o autor sugerir uma afinidade dinossauriana para estes táxons, eles foram referidos como pseudossúquios ou tecodontes, classificação seguida por autores subsequentes (Bonaparte 1975; Krebs 1974; Thulborn 1975). Posteriormente, ainda viria a ser descrito *Pseudolagosuchus major* Arcucci, 1987, contemporâneo aos táxons descritos por Romer.

Trabalhos filogenéticos (Paul 1984a, b; Gauthier 1986; Brinkman & Sues 1987; Benton & Clark 1988; Novas 1989; Sereno 1991a) consistentemente recuperavam as formas de Los Chañares na base de Dinosauria, formando um clado denominado por Benton (1985) como Dinosauromorpha¹² (*vide* também Sereno 1991a). Estudos posteriores (Sereno & Arcucci 1993; Sereno & Arcucci 1994) reconheceram ainda que *Lagerpeton* seria o dinossauromorfo mais basal, e que *Marasuchus* seria mais proximamente relacionado a Dinosauria. Novas (1996) incluiu *Pseudolagosuchus* na análise, recuperando-o como táxon-irmão de Dinosauria, seguido de *Marasuchus* e *Lagerpeton* como táxons subsequentemente mais basais.

Mais que isso, Novas (1996) argumentou que, frente às evidências disponíveis, tudo indicava que os primeiros passos da evolução de Ornithodira¹³ envolveram um crescente aumento da capacidade locomotora, manifestado pelo desenvolvimento de posturas bípedes e digitígradas. De fato, conforme visto especialmente em *Lagerpeton* e em *Marasuchus* (Figura 8), o bipedalismo era muito provável, dado o alongamento dos membros pélvicos. Adicionalmente, os dinossauros mais antigos conhecidos à época (*Herrerasaurus* e *Eoraptor*) também provavelmente foram bípedes. Além disso, Novas (1996) observou que a maior parte das apomorfias que diagnosticavam Dinosauromorpha (70%, segundo o autor) era referente ao tarso e ao pé.

¹² O nome Dinosauromorpha foi cunhado por Benton (1985) para incluir dinossauros, aves e ornitossuquídeos. A primeira definição filogenética do nome foi, contudo, apresentada por Sereno (1991a). Esta definição é a que representa a atual inclusividade do grupo (Figura 2), excluindo os Ornithosuchidae. Dinosauromorpha possui uma definição nodal, que inclui o ancestral comum de *Lagerpeton chanarensis*, *Marasuchus lilloensis*, *Pseudolagosuchus major*, Dinosauria (incluindo Aves), e todos os seus descendentes.

¹³ Ornithodira (Gauthier 1986) é o grupo que engloba Pterosauria, Scleromochlus, Dinosauromorpha (incluindo Aves) e todos os descendentes de seu ancestral comum (Sereno 1991a). Equivale ao grupo Avemetatarsalia (Benton 1999), originalmente criado para englobar todos os Ornithodira + *Scleromochlus*. Recentemente, o grupo recebeu uma definição nodal revisada (Nesbitt 2011), que descreve Avemetatarsalia (= Ornithodira) como sendo o grupo menos inclusivo que contenha *Pterodactylus antiquus* Sömmerring 1812 e *Passer domesticus* Linnaeus 1758.

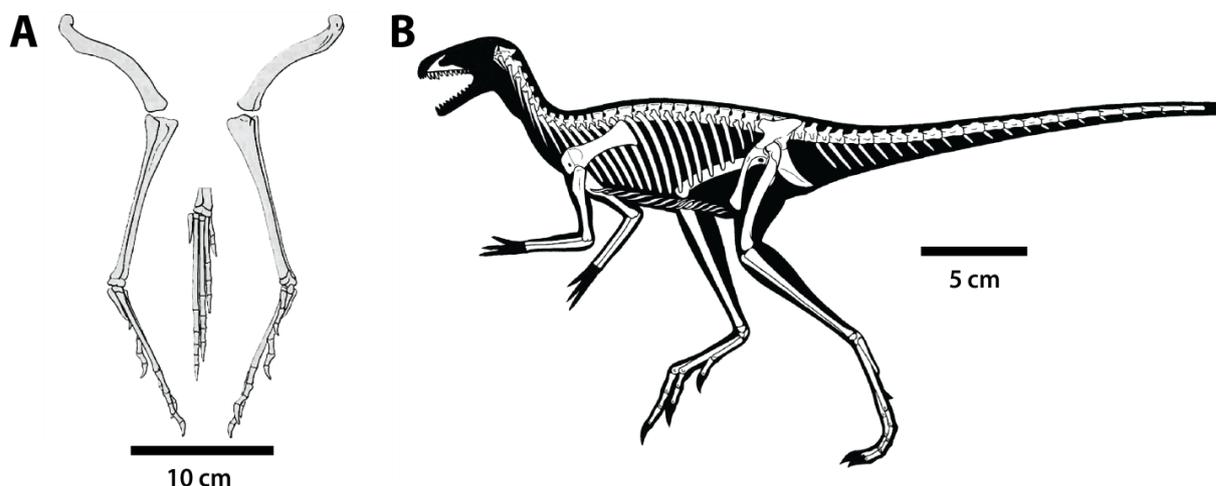


Figura 8: Dinossauromorfos não-dinossaurianos. Em A, reconstrução do membro pélvico de *Lagerpeton* em vistas lateral, cranial e medial. Em B, reconstrução da silhueta de *Marasuchus*, em postura bípede, conforme representado por Sereno & Arcucci (1994). A, retirado de Romer (1971); B, Modificado de Langer et al. (2013).

Essa visão foi drasticamente alterada no começo dos anos 2000, principalmente após a descrição do dinossauromorfo *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003, do Neotriássico da Polônia. Apesar de apresentar diversas características típicas de Dinosauromorpha, o que sustentava sua posição próxima à origem de Dinosauria (Dzik 2003; Langer & Benton 2006; Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Irmis et al. 2007a; Brusatte et al. 2010a; 2010b; Nesbitt et al. 2010; 2011), *Silesaurus* possuía uma série de peculiaridades anatômicas que indicavam uma diversidade morfológica maior do que o esperado para os Dinosauromorpha. Contrariando a ideia de que dinossauromorfos tivessem adquirido consistentemente caracteres relacionados ao bipedalismo, culminando com os primeiros dinossauros bípedes, *Silesaurus* provavelmente era um animal quadrúpede (mas *vide* Piechowski & Dzik 2010), conforme evidenciado pelo membro escapular extremamente alongado (Figura 9).

Além disso, os dentes de *Silesaurus* são lanceolados e bulbosos o que, juntamente com a presença de um bico edêntulo na mandíbula (Dzik 2003), sugeria uma dieta herbívora, ou onívora. Embora o registro de elementos dentários seja extremamente escasso em Dinosauromorpha basais a *Silesaurus*, a dentição pouco especializada de *Marasuchus* (Barrett 2000) sugeria que o animal fosse carnívoro ou insetívoro (Langer et al. 2010). Uma dentição especializada como a de *Silesaurus*, de fato, só viria a ser conhecida dentre os Dinosauromorpha em sauropodomorfos e em ornitíscios.



Figura 9: Reconstrução da silhueta de *Silesaurus opolensis*, do Neotriássico da Polônia, representando os elementos recuperados do esqueleto. Modificado de Langer et al. (2013).

A descoberta de *Silesaurus* levou à revisão de diversos registros previamente conhecidos e atribuídos a Dinosauria, como *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 (proveniente da América do Norte); ou de táxons posicionados basalmente ao clado, como *Pseudolagosuchus* (Ezcurra 2006; Parker et al. 2006; Nesbitt et al. 2007). Adicionalmente, uma série de novos táxons foi descrita, como o táxon brasileiro *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo & Langer, 2007, *Asilisaurus kongwe* Nesbitt et al., 2010 (proveniente da Tanzânia), *Diodorus scytobrachion* Kammerer et al., 2012, (oriundo do Marrocos) *Ignotosaurus fragilis* Martinez et al., 2013b (da Argentina) e *Lutungutali sitwensis* Peacock et al., 2013 (da Zâmbia). A maioria destes táxons é reportada como possuindo forte relação taxonômica com *Silesaurus*, comumente formando um clado monofilético, Silesauridae (Langer et al. 2010). Contudo, ainda não há consenso sobre o posicionamento filogenético de muitos Silesauridae (Figura 2), sendo que algumas filogenias recuperam alguns representantes do grupo como pertencentes à linhagem dos Ornithischia (Ferigolo & Langer 2007; Langer & Ferigolo 2013; Cabreira et al. 2016).

Outro táxon cujas relações dentre os Dinosauromorpha são motivo de intenso debate é *Lewisuchus*. Originalmente, o táxon foi aliado a pseudossúquios (Romer 1972a; Cruickshank 1979), mas diversos posicionamentos dentro da linhagem pró-crocodiliana foram propostos (Bonaparte 1981; Carroll 1988; Sereno 1991a; Olshevsky 1991; Parrish 1993; Sues 1997). Paul (1988) e Arcucci (1997, 1998), por sua vez, argumentavam que *Lewisuchus* era mais próximo a Dinosauria que a outros arcossauros, e recentemente o táxon foi posicionado junto a Silesauridae por diversos autores (Brusatte et al. 2010a; Nesbitt et al. 2010; Nesbitt 2011; Kammerer et al. 2012). Recentemente, ainda, o táxon foi considerado um dinossauriforme basal à dicotomia Silesauridae-Dinosauria, mas mais derivado que *Marasuchus* (Bittencourt et al. 2014).

Os autores ainda consideraram inválidas propostas anteriores (Arcucci 1997, 1998; Nesbitt et al. 2010; Nesbitt 2011), que sugeriam que *Lewisuchus* e *Pseudolagosuchus* fossem sinônimos, uma vez que são escassos os elementos ósseos que permitam comparação entre os dois táxons.

De maneira similar, *Saltopus*, originalmente considerado um membro de Saurischia (Huene 1910), foi extensivamente revisado por Benton & Walker (2011). Os autores, além de esclarecerem muito da anatomia do táxon, concluíram que *Saltopus* não possui quaisquer apomorfias que permitam vinculá-lo a Dinosauria. Com efeito, os autores recuperaram *Saltopus* como um dinossauriforme, basal à dicotomia Silesauridae-Dinosauria.

Outro dado importante diz respeito à distribuição espaço-temporal de dinossauromorfos não-dinossaurianos. Até a descoberta de *Silesaurus*, os únicos registros do grupo eram restritos à Formação Chañares, do Triássico da Argentina. Os novos registros ampliavam a distribuição do grupo para a Europa, África e América do Norte (Figura 10), ainda que ele não tenha sido essencialmente cosmopolita em nenhum momento do Triássico (Langer et al. 2013). Além disso, a descoberta de *Asilisaurus* e de *Lutungutali*, do Mesotriássico Médio (Anisiano) da Tanzânia e da Zâmbia, respectivamente (Nesbitt et al. 2010; Peacock et al. 2013), demonstrou que o grupo é ainda mais antigo do que se sugeria, uma vez que a idade das rochas da Formação Chañares é tipicamente considerada Iadina (Rogers et al. 2001) ou Iadina-Carniana (Desojo et al. 2011, Marsicano et al. 2016).

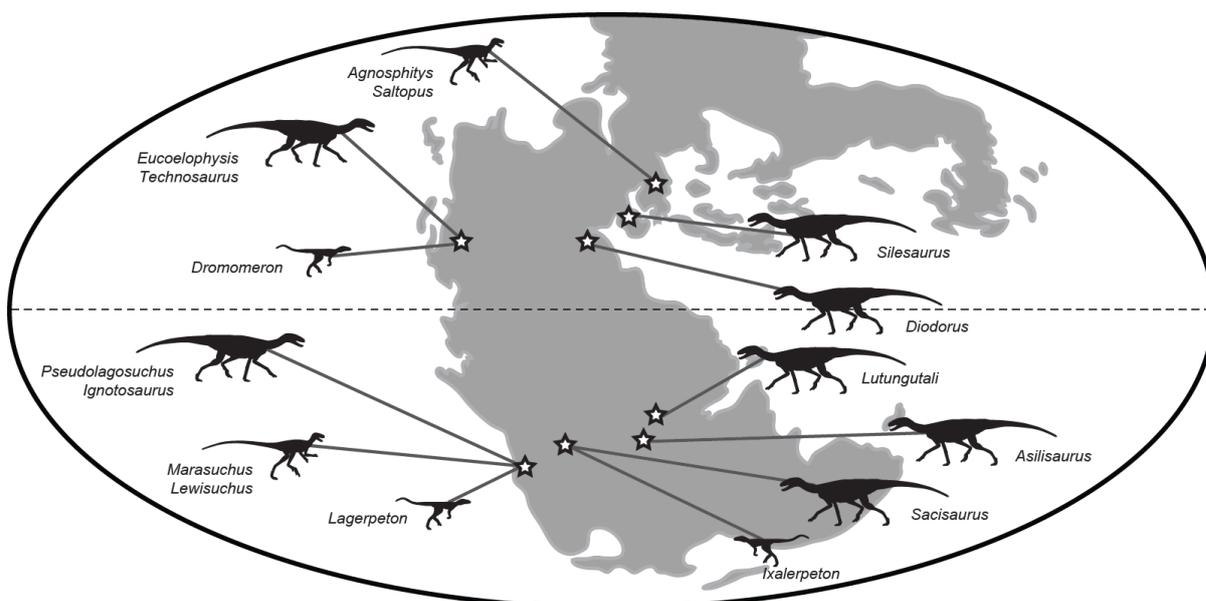


Figura 10: Distribuição geográfica de dinossauromorfos não-dinossaurianos, incluindo os registros para todo o Triássico. Redesenhado e atualizado a partir de Langer et al. 2013.

Mais que isso, trabalhos recentes descreveram faunas dos Estados Unidos (Irmis et al. 2007a) e da Polônia (Niedźwiedzki et al. 2014) sugerindo que linhagens de dinossauros não-dinossaurianos teriam sobrevivido pelo menos até o Noriano tardio. Mais que isso, Irmis et al. (2007a), ao descreverem *Dromomeron romeri* e *Dromomeron gregorii* da Formação Chinle (Estados Unidos) demonstraram que não só os dinossauros não-dinossaurianos teriam sobrevivido até o Noriano, como sua linhagem mais antiga, Lagerpetidae, estaria também representada nesta época, tendo efetivamente convivido com os primeiros representantes de Dinosauria (Figura 11). Esse fato é também corroborado pelo achado de *Ixalerpeton polesinensis* Cabreira et. al, 2016, um representante de Lagerpetidae proveniente de estratos correlacionáveis à Zona de Associação de *Hyperodapedon*, coletado associado a espécimes do sauropodomorfo basal *Buriolestes schultzi* (Cabreira et al. 2016).

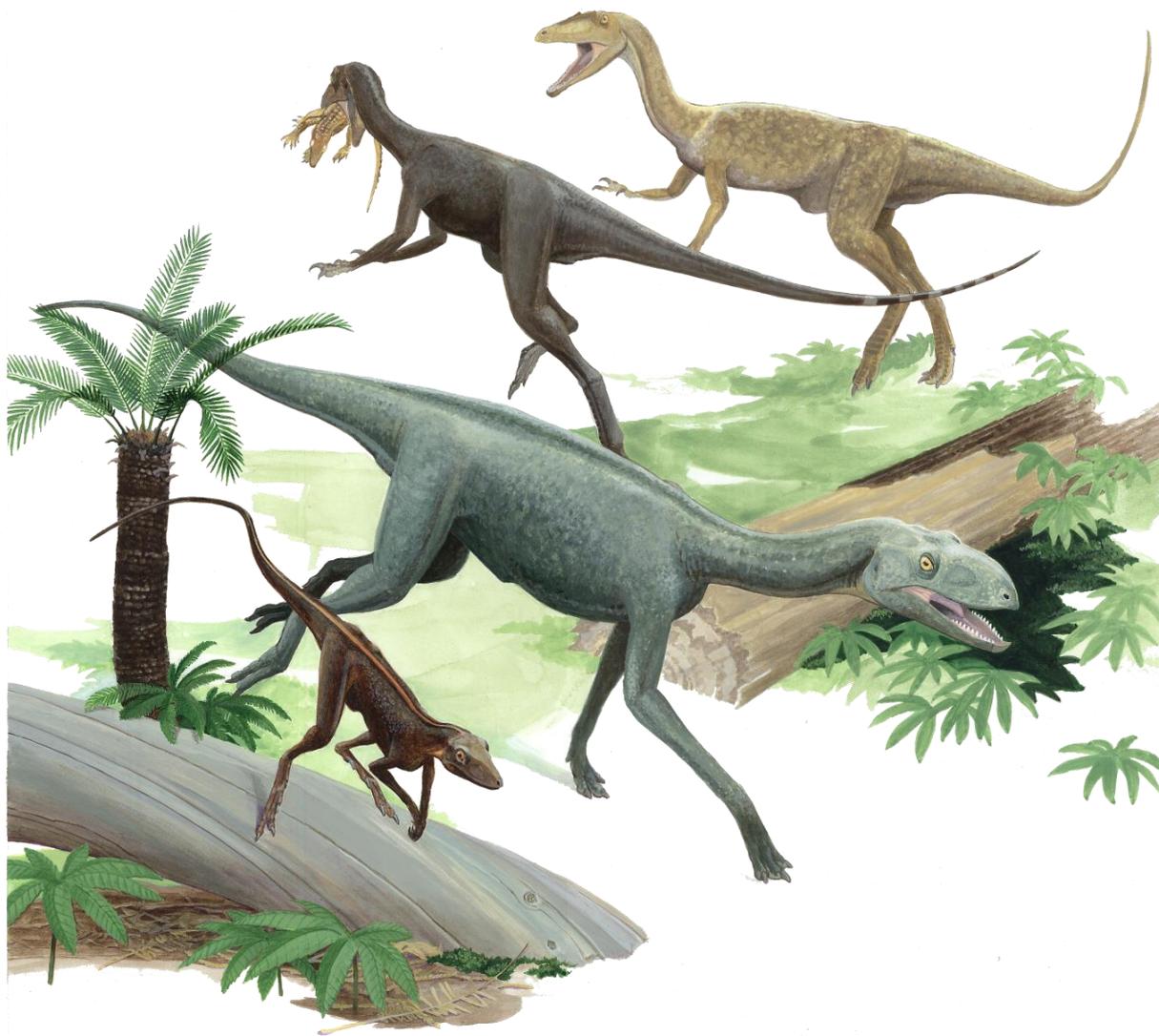


Figura 11: Fauna de dinossauros do Noriano dos Estados Unidos, descrita por Irmis et al. (2007a). Em primeiro plano se observa *Dromomeron*, um lagerpetídeo em postura bípede e um sillessaurídeo indeterminado, quadrúpede. Ao fundo, dois dinossauros carnívoros disputam uma presa. Ilustração de Donna Braginetz.

2.3 Caracteres-chave e sinapomorfias de Dinosauria

Embora a monofilia de Dinosauria seja praticamente consensual e suportada por quase todas as análises filogenéticas numéricas mais recentes (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Juul 1994; Novas 1996; Benton 1999, 2004; Langer & Benton 2006; Irmis et al. 2007a; Brusatte et al. 2010b; Nesbitt et al. 2010; Ezcurra 2010; Nesbitt 2011), ainda falta consenso em alguns aspectos acerca das origens do grupo. Há, mais especificamente, um grande debate envolvendo as apomorfias compartilhadas por dinossauros e que, por consequência, manteriam a coesão do grupo do ponto de vista filogenético. Diversos caracteres já foram sugeridos para diagnosticar o grupo, mas sua distribuição irregular entre dinossauros basais e sua presença, por vezes, em dinossauromorfos não-dinossaurianos, impede que esses caracteres sejam tomados como sinapomorfias inequívocas de Dinosauria. Além disso, o estado fragmentário de muitos espécimes de dinossauromorfos basais e o desconhecimento de algumas partes anatômicas dos primeiros dinossauros também dificultam o rastreamento destas características ao longo da linhagem.

Por outro lado, o aumento crescente de materiais disponíveis para estudo, aliado a um número razoável de revisões envolvendo a filogenia de dinossauros basais, vêm promovendo um considerável avanço na compreensão destas questões. Langer & Benton (2006), Sereno (2007a), Langer et al. (2010) e Brusatte et al. (2010a), por exemplo, apresentaram uma análise crítica sobre a validade e a distribuição dos caracteres utilizados em propostas filogenéticas para dinossauros basais. Há ainda a contribuição de trabalhos (e.g. Brusatte et al. 2010b; Nesbitt 2011; Ezcurra 2016), discutindo a evolução de Archosauria como um todo. Estes trabalhos, além de proverem uma análise a partir de um foco mais amplo, apresentam uma extensa e compreensível discussão de alguns marcos anatômicos utilizados na maioria das filogenias envolvendo o grupo.

No decorrer deste capítulo, são discutidas algumas das características frequentemente apontadas como diagnósticas para Dinosauria. Essa compilação de dados segue de maneira resumida o apanhado feito por Brusatte et al. (2010a) e Langer et al. (2010), mas também inclui dados de outros autores, devidamente citados ao longo do texto.

Caracteres cranianos

Ainda que o crânio receba, de maneira geral, grande interesse de anatomistas e sistematas por conta do grande volume de informações que apresenta, a proposição de apomorfias com base em dados do crânio de dinossauros é particularmente problemática. A maioria dos dinossauros basais (e principalmente dinossauiromorfos não-dinossaurianos) carece de crânios bem preservados. Desse modo, é difícil acompanhar a real distribuição de características cranianas dentro do grupo e nos grupos externos mais imediatos. São listadas a seguir algumas das características cranianas propostas como sinapomorfias de Dinosauria.

Ausência do pós-frontal: a ausência do osso pós-frontal foi proposta como uma sinapomorfia dinossauriana (Benton 1984). De fato, esse elemento é reconhecido plesiomorficamente em grande parte dos arcossauros basais (Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011), incluindo pterossauros (Bennett 1996) e possivelmente *Scleromochlus* (Benton 1999). Recentemente, Cabreira et al. (2016) descreveram a presença do pós-frontal para o lagerpetídeo *Ixalerpeton*, confirmando-o para os membros mais basais de Dinosauromorpha. Do contrário, não se conhece nenhum dinossauro basal que apresente tal ossificação, o que a princípio sugeriria que sua ausência é típica do grupo. Contudo, não há como avaliar a ausência se o pós-frontal era presente em dinossauiromorfos imediatamente externos a Dinosauria, dada a falta de crânios bem preservados. Mesmo *Silesaurus*, que dispõe de uma boa quantidade de material craniano (Dzik 2003; Dzik & Sulej 2007), não possui essa região preservada, o que impede de rastrear inequivocamente a distribuição desse caractere na linhagem pró-dinossauriana. Em face disso, Langer & Benton (2006) concluíram que a ausência do pós-frontal pode, na melhor das hipóteses ser apontada apenas como uma apomorfia ambígua de dinossauros.

Frontal participando da fossa supratemporal: A relação entre a fossa supratemporal e os ossos adjacentes a ela foi discutida por Gauthier (1986). É diagnóstico de Dinosauria o fato de a fossa supratemporal estender-se rostralmente até atingir o osso frontal (Figura 12). Do contrário, na maioria dos arcossauros não-dinossaurianos o frontal é excluído da fossa supratemporal. Possíveis exceções seriam pterossauros (Wellnhofer 1985) e *Silesaurus* (Langer & Benton 2006). Tomando-se por prerrogativa que *Silesaurus* seja externo a Dinosauria, conforme aceito pela maioria dos estudos recentes – mas *vide* Langer & Benton (2006), Ferigolo

& Langer (2007) e Langer & Ferigolo (2013) – a presença do caractere deixa de ser apomórfica para o grupo. Contudo, como visto em *Ixalerpeton*, não há evidência de uma fossa supratemporal em Lagerpetidae. Assim, pode-se dizer que a fossa supratemporal representaria uma sinapomorfia ambígua para Dinosauria, com possível distribuição (ainda que duvidosa) em Silesauridae.

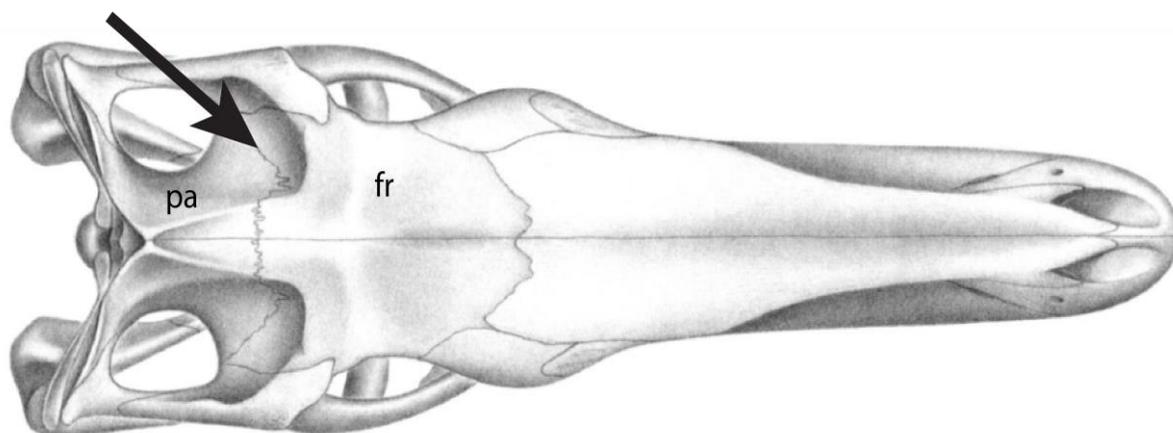


Figura 12: Reconstrução da vista dorsal do crânio de *Herrerasaurus*, apontando a fossa supratemporal bem desenvolvida (seta). Modificado de Sereno & Novas (1993). Abrev.: fr, frontal; pa, parietal.

Nesbitt (2011) discutiu a questão da fossa supratemporal de maneira diferente. Em vez de procurar quais ossos margeiam a fossa supratemporal, o autor buscou testar se a extensão da fossa supratemporal, rostralmente à fenestra supratemporal, seria homóloga. Segundo o autor, Dinosauria possuem uma expansão da fossa supratemporal, rostralmente à fenestra homônima. Ainda, segundo a interpretação do autor, *Silesaurus* não possuiria uma fossa supratemporal, ao contrário do que afirmam Langer & Benton (2006), e contradizendo a reconstrução apresentada por Dzik (2003). A fossa supratemporal também estaria presente em alguns Pseudosuchia, segundo Nesbitt (2011), como Crocodylomorpha basais, além de *Postosuchus* e *Batrachotomus*. Aceitando-se que a fossa supratemporal destes Pseudosuchia teria origem independente da de Dinosauria, a presença deste caractere poderia ser apomórfica no último grupo. Isto se, de fato, sua ausência fosse comprovada em *Silesaurus*, o que não é consenso (Nesbitt 2011 *contra* Langer & Benton 2006).

Capítulo esquamosal do quadrado exposto em norma lateral: O capítulo esquamosal é a região do osso quadrado que se articula com o cótilo quadrado do esquamosal (Baumel & Witmer 1993). Sereno & Novas (1992, 1993) sugeriram que, em Dinosauria, como condição apomórfica, o capítulo esquamosal do quadrado estaria exposto em norma lateral. Langer & Benton (2006) observaram, contudo, que

em membros mais basais do grupo, a articulação está exposta apenas parcialmente em norma lateral, não sendo completamente envelopada pelo cótilo quadrado do esquamosal. Ainda, os autores reconheceram que condição similar é observada em alguns dinossaumorfos não-dinossaurianos, como *Lewisuchus* e *Silesaurus*, além de muitos Pseudosuchia. A distribuição desse caractere foi, dessa maneira, desconsiderada por autores mais recentes (Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011), por ter uma distribuição mais ampla que o originalmente proposto.

Ectopterigoide recobrimdo o processo transverso do pterigoide dorsalmente:

Sereno & Novas (1993) observaram que Dinosauria diferem dos demais Archosauria quanto à relação entre o ectopterigoide e o pterigoide, sendo que em Dinosauria, o ectopterigoide cobriria o processo transverso do pterigoide dorsalmente. Langer & Benton (2006) ressaltaram que a relação entre os dois ossos é um pouco mais complexa em alguns saurísquios (embora a porção distal do processo transverso do pterigoide sempre esteja ventral ao ectopterigoide). Na maioria dos demais arcossauros, a relação supostamente se inverte, e o ectopterigoide recobre o processo transverso do pterigoide ventralmente. De qualquer maneira esse caractere não é observado em nenhum dinossaumorfo não-dinossauriano, devido à preservação precária dos crânios da maioria dos espécimes. Embora possua parte do palato preservada, incluindo o pterigoide, a condição para *Silesaurus* não é conhecida. Deste modo, apesar de o caractere possivelmente consistir em uma apomorfia para Dinosauria (Sereno & Novas 1993; Nesbitt 2011), ela é considerada ambígua, por não se conhecer claramente seu estado no grupo externo imediato (Langer & Benton 2006).

Caracteres do esqueleto axial

Presença de epipófises nas vértebras cervicais craniais: Gauthier (1986) reconheceu, em alguns táxons de Dinosauria a presença de epipófises (Figura 13) projetando-se caudolateralmente da superfície dorsal das pós-zigapófises de vértebras cervicais da porção cranial do pescoço (em geral, da segunda à quarta cervicais). Entre os táxons onde este caractere foi observado pelo autor, estavam os Sauropodomorpha e uma série de Theropoda, incluindo desde *Compsognathus* até formas mais derivadas (incluindo Aves).

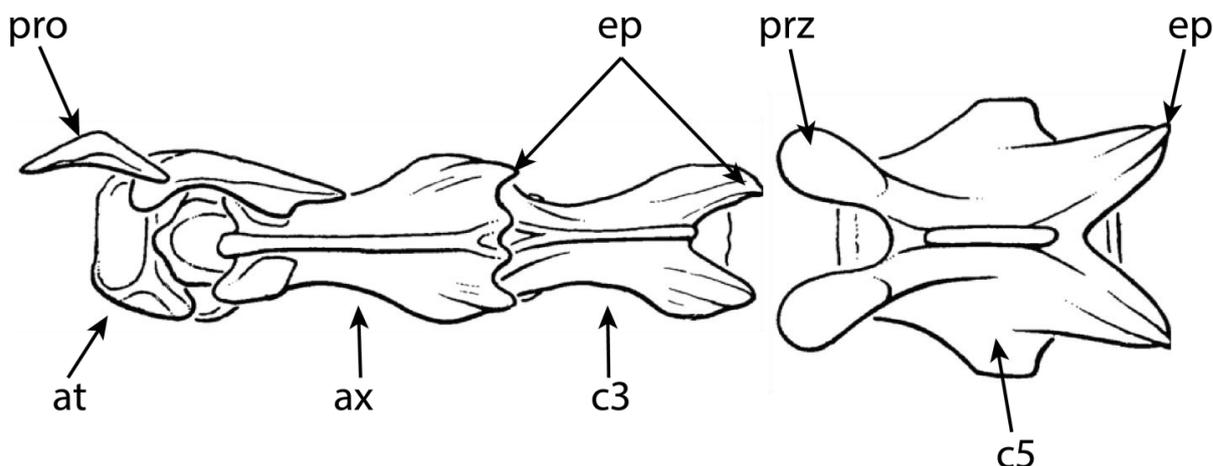


Figura 13: Vértebras cervicais de *Herrerasaurus*, ilustrando a presença das epifíses. Modificado de Sereno & Novas (1993). Abrev.: at, intercentro do atlas; ax, eixo; c, vértebra cervical; ep, epifíse; pro, proatlas; prz, prezigapófise.

Gauthier (1986) relatou a ausência do caractere na maioria dos Pseudosuchia (à exceção de espécimes muito maduros de alguns táxons como *Alligator*). Epifíses estariam ausentes também em *Euparkeria*, *Marasuchus* e na maioria dos Pterosauria (à exceção de alguns Pteranodontidae, avançados dentro do grupo). Contudo, o autor sugeriu que a estrutura estaria ancestralmente ausente em Dinosauria, visto que não encontrou evidências de sua presença em Ornithischia (Santa Luca 1980), nem tampouco em Herrerasauridae (Galton 1977). Assim sendo, originalmente, o caractere foi proposto como uma sinapomorfa de Saurischia (excluindo Herrerasauridae). Anos mais tarde, Sereno & Novas (1993) reconheceram a clara presença de epifíses bem desenvolvidas nas cervicais de *Herrerasaurus* (Figura 13). Ademais, os autores citaram a presença de epifíses reduzidas na terceira cervical dos ornitíscios *Lesothosaurus* e *Heterodontosaurus*. Em Sauropodomorpha, eles afirmaram que as epifíses são bem evidentes no eixo, mas muito reduzidas (ou até mesmo ausentes) a partir da terceira cervical. Concluíram que, à parte de registros esparsos em Ornithischia e Sauropodomorpha, epifíses bem desenvolvidas só se fariam presentes em Theropoda, grupo ao qual *Herrerasaurus* foi associado, à época (Sereno & Novas 1993). Opiniões se dividem quanto à ênfase dada ao grau de desenvolvimento das epifíses, e se esse aspecto é relevante na filogenia. Por um lado, Sereno & Novas (1993) trataram a ausência de epifíses e a presença de epifíses rudimentares como um mesmo estado de caractere, primitivo. Desse modo, o caractere seria típico de Theropoda + *Herrerasaurus*, conforme a topologia apresentada pelos autores. Ezcurra (2006) seguiu uma visão semelhante, embora tenha apresentado uma matriz de caracteres mais ampla, e uma topologia distinta

(com Herrerasauridae junto à base de Saurischia, externo à dicotomia Sauropodomorpha-Theropoda). Por outro lado, autores como Novas (1996), Langer & Benton (2006), Nesbitt, et al. (2010), Nesbitt (2011) e Yates (2007a; 2007b) preferiram tratar a presença de epípófises (rudimentares ou não), em vértebras cervicais (ainda que em apenas uma) como sendo um mesmo estado avançado de caractere. Seguindo sua visão, e levando em conta o fato de todos os dinossauros não-dinossaurianos cujas cervicais são conhecidas – ou seja, *Marasuchus*, *Ixalerpeton*, *Lewisuchus* e *Silesaurus* (Serenó & Arcucci 1994; Novas 1996; Langer & Benton 2006; Cabreira et al. 2016) carecem de epípófises, pode-se afirmar que a presença da estrutura é uma sinapomorfia não-ambígua de Dinosauria.

Aumento no número de vértebras sacrais: desde a proposta do nome Dinosauria (Owen 1842), reconhece-se que o grupo apresenta uma elevada contagem de vértebras sacrais, quando comparado aos demais Archosauria. Por consequência, essa característica foi tradicionalmente aceita como diagnóstica para o grupo. Ancestralmente, arcossauros possuem duas vértebras sacrais, firmemente associadas ao ílio por meio das costelas e/ou processos transversos, amplamente modificados e, por vezes, indistinguíveis entre si. Na maioria dos dinossauros, contudo, há um aumento no número de vértebras sacrais para três, como em *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Staurikosaurus* (Langer 2003; Bittencourt & Kellner 2009; Sereno et al. 2013); quatro (e.g. *Scelidosaurus*); cinco (*Heterodontosaurus*, possivelmente *Lesothosaurus*) ou até mais vértebras sacrais, como em *Dryosaurus*, que possui seis vértebras sacrais (Novas 1996; Langer & Benton 2006). Apesar de, via de regra, dinossauros compartilharem um número de vértebras sacrais superior às duas sacrais originais dos Archosauria basais, o elevado (e extremamente variável) número de vértebras dificulta o reconhecimento da homologia com as duas sacrais típicas dos demais arcossauros. Enquanto, por um lado, alguns autores (Benton 1990; Novas 1992; Rauhut 2003; Yates 2003a) se limitaram a caracterizar as sacrais de Dinosauria apenas pela quantidade de elementos associados à cintura pélvica, outros (e.g. Novas 1996, Sereno 1999; Langer 2004; Langer & Benton 2006) tentaram identificar se as sacrais extras teriam sido incorporadas a partir da série caudal (pós-sacral) ou da série dorsal (pré-sacral). Complicando mais a situação, atualmente se reconhece que outros arcossauros não-dinossaurianos também desenvolveram independentemente um número de vértebras sacrais maior que 2. O exemplo mais clássico deste caso são os pterossauros, mas há uma série de outros arcossauros como *Arizonasaurus*,

Batrachotomus e *Silesaurus* – este último, um dinossauroomorfo (Juul 1994; Novas 1996; Rauhut 2003; Irmis et al. 2007a; Nesbitt 2011). Isto posto, fez-se necessário o estabelecimento de homologias entre as vértebras sacrais, e o reconhecimento, em um sacro com mais de duas vértebras, quais seriam as sacrais primordiais. Contudo, autores divergem quanto aos critérios usados para identificar estas sacrais primordiais e, por consequência, não há consenso na interpretação das homologias do sacro de arcossauros que difiram da condição ancestral.

Novas (1996) apresentou um cenário evolutivo hipotético para a região do sacro em Dinosauromorpha. Ele comparou o sacro de dinossauros (e.g., *Herrerasaurus*, *Riojasaurus*, *Hypsilophodon*) com arcossauros não-dinosaurianos, como dinossauroomorfos (*Marasuchus*, *Lagerpeton*), pseudossúquios (e.g., *Gracilisuchus*, *Chanaresuchus*) e pterossauros. O autor caracterizou as duas vértebras sacrais primordiais sobretudo a partir de aspectos da morfologia de suas costelas/processos transversos, e com a posição em que se articulam com o ílio.

Em Dinosauromorpha, o complexo formado pela primeira costela sacral e seu respectivo processo transversal geralmente possui formato de leque, e sua margem cranial (em vista dorsal) descreve uma curva craniolateral. Articula-se com a face medial do ílio, deixando uma cicatriz que segue desde a reentrância cranial formada entre o processo preacetabular e o pedículo púbico, até a metade do acetábulo. Já a segunda costela sacral e seu processo transversal, também em forma de leque, teriam sua articulação partindo do nível do pedículo isquiático e em direção caudal, ocupando toda a margem ventral da face medial do processo pós-acetabular. Além disso, a margem cranial do centro da última vértebra dorsal estaria ao nível do pedículo púbico (Figura 14).

Em Dinosauria, algumas mudanças teriam ocorrido: primeiro, a margem anterior da última dorsal teria sido deslocada, passando a se posicionar caudalmente ao pedículo púbico. Um exemplo extremo deste deslocamento é a condição observada em *Herrerasaurus* (Figura 15 A, B). Com efeito, a primeira sacral também acabaria sendo deslocada caudalmente, e o complexo costela/processo transversal descreveria uma projeção craniolateral ainda mais acentuada, se comparada à condição basal (vide Figura 14), para continuar ocupando o ponto original de articulação (novamente, o exemplo típico seria *Herrerasaurus*).

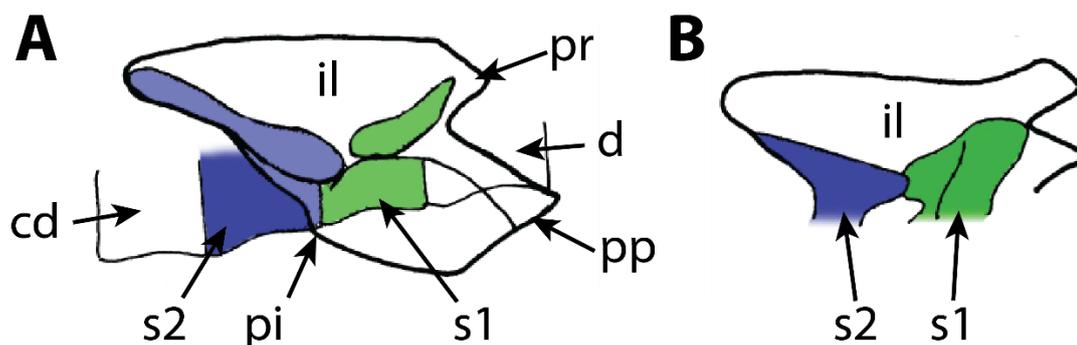


Figura 14: As duas sacrais primordiais, como é a condição primitiva em Archosauria. Em A, vista lateral do ílio de *Marasuchus* e das vértebras adjacentes. O centro da primeira vértebra sacral está colorido em verde, assim como a cicatriz de articulação de sua costela/processo transverso. A segunda sacral está salientada em azul. Em B, vista dorsal do mesmo táxon, mostrando a lâmina ílica e as costelas sacrais, seguindo os tons da imagem à esquerda (A). Modificado de Novas (1996). Abrev.: cd, vértebra caudal; d, vértebra dorsal; il, ílio; s, vértebra sacral; pi, pedículo isquiático; pp, pedículo púbico; pr, processo preacetabular.

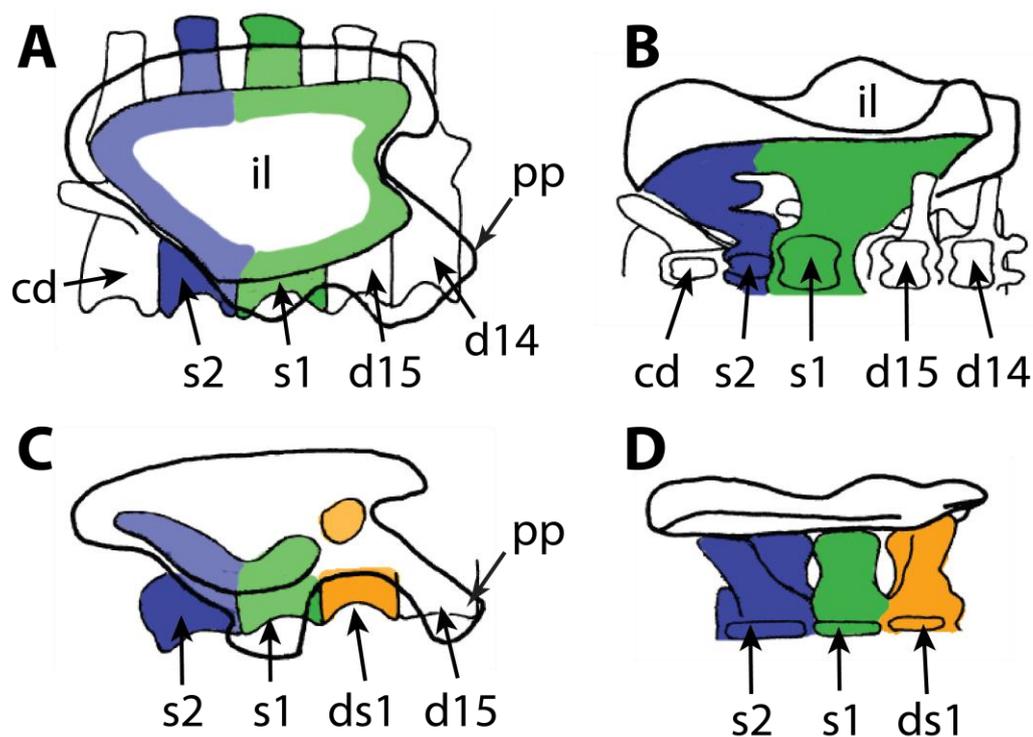


Figura 15: Exemplos da estrutura do sacro em Dinosauria. Em A, vista lateral da região pélvica de *Herrerasaurus*. Nota-se o deslocamento caudal das últimas vértebras dorsais, de modo que estas passam a se alojar entre o pedículo púbico do ílio. Em B, vista dorsal do mesmo táxon, mostrando o efeito do deslocamento caudal da primeira vértebra sacral (nota-se a projeção cranial da costela sacral). Em C e D, vistas lateral e dorsal da região pélvica de *Riojasaurus*, mostrando a articulação da última vértebra dorsal com o ílio, caracterizando esta como uma dorsossacral (destacada em laranja). Nos dois táxon, a primeira sacral primordial foi destacada em verde e a segunda sacral primordial, em azul. Modificado de Novas (1996). Abrev.: cd, vértebra caudal; d, vértebra dorsal; ds, vértebra dorsossacral; il, ílio; pp, pedículo púbico; s, vértebra sacral.

Num segundo momento, em táxons mais avançados como, por exemplo, *Riojasaurus* (Figura 15 C, D), o processo transverso e a costela da última vértebra dorsal se modificariam e também passariam a articular-se com o ílio, no ponto originalmente ocupado pela costela da primeira sacral primordial. A última dorsal acabaria, portanto, por ser incorporada ao sacro, convertendo-se em uma vértebra dorsossacral, análoga (mas não homóloga) à primeira sacral.

A partir da observação dos táxons apresentados, Novas (1996) dá a entender que a incorporação de novas vértebras ao sacro de Dinosauria envolveria um conjunto de transformações, podendo ser resumida da seguinte forma:

- 1) Houve um encurtamento craniocaudal das vértebras sacrais e das últimas dorsais (novamente, o exemplo dessa condição seria *Herrerasaurus*). Esse encurtamento seria o responsável pelo deslocamento da última vértebra dorsal em direção caudal, como descrito anteriormente, e esta passaria a ficar alojada entre os ílios.
- 2) Acompanhando sua respectiva vértebra, a articulação da primeira costela sacral com o ílio (e de seu respectivo processo transverso), deslocou-se caudalmente, passando a ocupar (na face medial do ílio), uma área à altura da porção caudal do acetábulo, além do pedículo isquiático (esta última área originalmente ocupada pela segunda costela sacral, que passou a articular-se apenas com o processo pós-acetabular). Ao mesmo tempo, a costela da última vértebra dorsal passou a articular-se com o ílio (sendo incorporada à série sacral), no local antes ocupado pela primeira sacral primordial.

Novas (1996) ressaltou que esse primeiro quadro de mudanças envolveu apenas câmbios na morfologia das vértebras, sem nenhuma mudança significativa no ílio, no sentido de proporcionar espaço para a articulação de novas costelas sacrais. Essas modificações viriam a se concretizar mais adiante, já dentro da linhagem dinossauriana, a ser:

- 3) Com o aumento dos processos pré e pós-acetabulares (como exemplificado pelo autor em *Hypsilophodon* (Figura 16), mas também ocorrendo em Theropoda e Sauropodomorpha avançados), abriu-se espaço para a incorporação de ainda mais vértebras ao sacro (oriundas tanto da série dorsal

quanto da série caudal). Dessa maneira, Novas (1996) explicou o câmbio morfológico que culminaria no sacro de dinossauros com quatro, ou até mais vértebras sacrais.

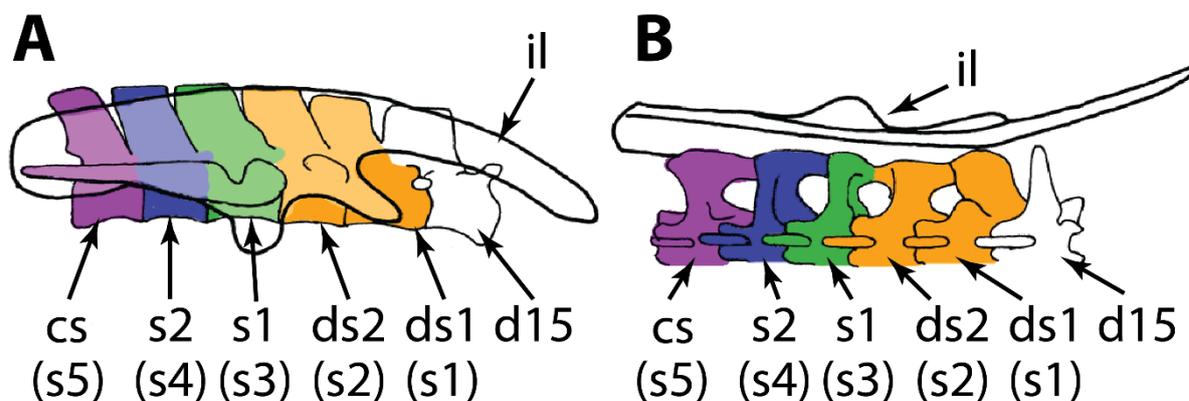


Figura 16: Estrutura do sacro em um ornitíscio (*Hypsilophodon*). Nota-se o extremo desenvolvimento dos processos preacetabular e pós-acetabular, abrindo espaço para a incorporação de ainda mais vértebras ao sacro (no caso, duas dorsais e uma caudal). Modificado de Novas (1996). Abrev.: cs, caudossacral; d, vértebra dorsal; ds, dorsossacral; il, ílio; po, processo pós-acetabular; pr, processo preacetabular; s, vértebra sacral.

Embora elegante em sua proposição, a hipótese de Novas (1996) não se aplicaria em todos os casos, conforme viria a ser observado com a descrição de novos espécimes e a reinterpretação do sacro de outros táxons de Dinosauria, posteriormente à formulação da hipótese, pelo autor. A partir de observações próprias e de dados da literatura, Langer & Benton (2006) concluíram que, embora o sacro de dinossauros de fato tenha incorporado novas vértebras, e desse modo se diferenciado do sacro típico de arcossauros basais (ancestralmente composto de duas vértebras), a origem das novas sacrais em Dinosauria não é tão simples, ao contrário do que sugeria Novas (1996). Embora a hipótese de que o aumento do sacro de Dinosauria se deu pela adição de uma dorsossacral seja válida para muitos táxons (*e.g.*, *Eoraptor*, *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus*, *Yunnanosaurus*), em outros casos, o padrão é notadamente diferente. O sauropodomorfo basal *Saturnalia*, por exemplo, também possui três vértebras sacrais (Langer 2003). As duas primeiras sacrais possuem as costelas bastante desenvolvidas, ocupando a maior parte da área articular na face medial do ílio. Já a terceira vértebra sacral (das três, a que ocupa a posição mais caudal) possui, em contraste, uma costela menos desenvolvida e sua articulação com o ílio é muito mais modesta. Assume-se que essa vértebra, por suas menores proporções, tenha sido incorporada posteriormente ao ílio (ou seja, não é uma das sacrais primordiais). Levando em conta o fato de que ela ocupa a posição

mais caudal dentre as vértebras sacrais, conclui-se que ela originalmente seria a primeira vértebra caudal, ou uma caudossacral (Langer 2003). Ou seja, *Saturnalia* foge ao modelo proposto por Novas (1996), sugerindo que a primeira vértebra sacral adicional de Dinosauria não seria necessariamente a mesma entre todos os táxons. De fato, outros sauropodomorfos (*Plateosaurus*, *Thecodontosaurus* e possivelmente *Efraasia* e *Anchisaurus*) seguem o mesmo padrão, assim como possivelmente o herrerassaurídeo *Staurikosaurus* (Bittencourt & Kellner 2009) e sugerem que a origem da nova sacral pode não ser homóloga (já que *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus* e *Yunnanosaurus* aparentemente acrescentaram uma dorsal ao sacro).

Mais recentemente, Nesbitt (2011) propôs um outro ponto de vista para as homologias das vértebras do sacro. Diferindo das ideias de Novas (1996) e Langer & Benton (2006), entre outros, que assumiam que novas sacrais eram adicionadas cranialmente ou caudalmente às sacrais primordiais (que se manteriam, portanto, sempre contíguas uma à outra), Nesbitt (2011) sugeriu que em vários arcossauros novas vértebras sacrais podem ter se “inserido” entre as primordiais.

Em resumo, ainda que o aumento no número de vértebras sacrais seja uma característica bastante típica em Dinosauria, o uso deste caractere ainda é problemático. Soma-se a isso o fato de que táxons, em teoria, imediatamente externos a Dinosauria, como *Silesaurus*, têm mais de duas sacrais (Dzik & Sulej 2007; Piechowski & Dzik 2010), e sua proximidade filogenética a Dinosauria pode indicar que o caractere tenha uma distribuição mais ampla em Dinosauromorpha. Além disso, conforme apontaram Langer et al. (2010), a natureza das vértebras sacrais é evidentemente um caractere influenciado por homoplasias, já que as vértebras sacrais adicionais podem ter diversas origens (quando observado em Dinosauria). Eles ainda afirmaram que, enquanto novos dados não forem aportados para espécimes-chave (como a maioria dos dinossauros não-dinossaurianos), caracteres envolvendo o sacro de Dinosauria não podem ser definidos como apomorfias não-ambíguas.

Caracteres da cintura e membro peitoral

Novamente, a falta de materiais bem preservados prejudica a definição dos caracteres referentes ao membro e à cintura escapular. O antebraço e os elementos do carpo e da mão são pouco conhecidos em muitos Dinosauria basais, e

especialmente nos grupos imediatamente externos, impedindo a proposta de sinapomorfias não-ambíguas para essas regiões anatômicas. Ainda que a cintura peitoral e o úmero sejam melhor representados no registro fóssilífero, poucos caracteres foram considerados apomórficos para dinossauros, o que num primeiro momento poderia indicar que houve pouca modificação nesses elementos. Apenas um caractere é aceito como sinapomórfico entre Dinosauria, com um certo grau de consenso, embora outros atributos tenham sido propostos como característicos para o grupo.

Crista deltopeitoral do úmero longa: O úmero de Dinosauria apresenta uma crista deltopeitoral conspicuamente desenvolvida (Figura 17), que ultrapassa 30-35% do comprimento proximodistal do osso.

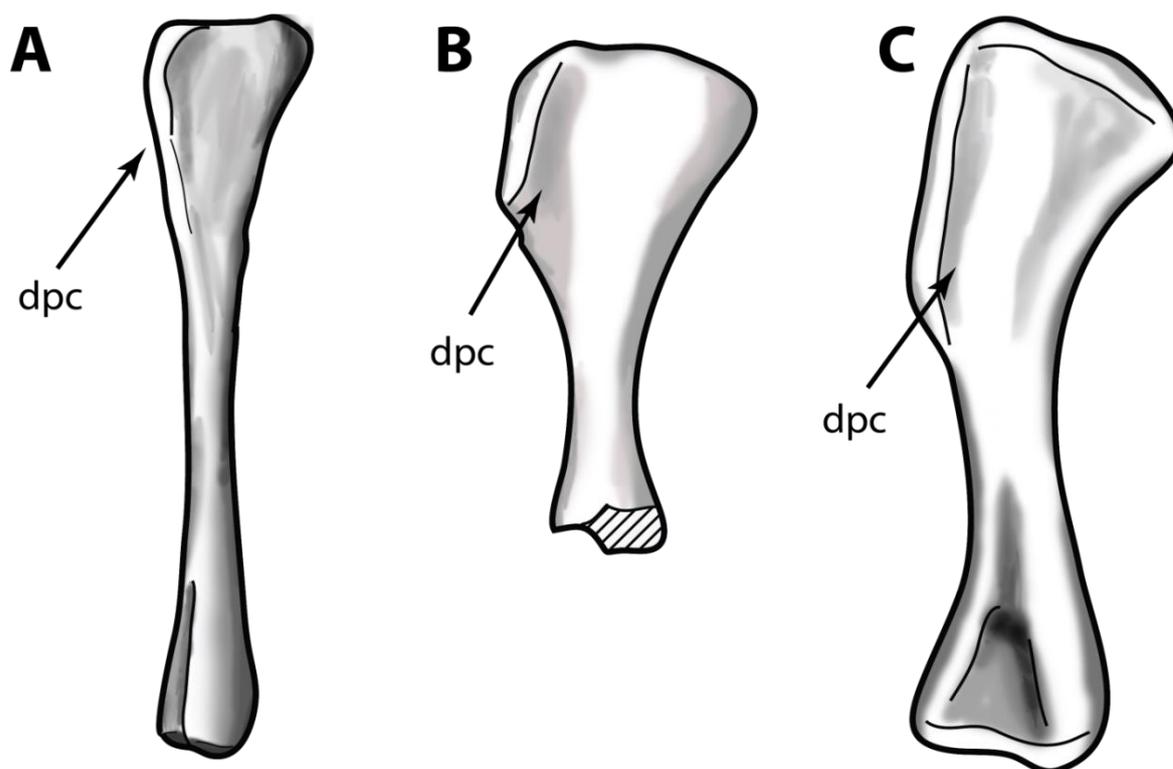


Figura 17: Comparação entre os úmeros de *Silesaurus* (A), *Nyasasaurus* (B) e *Eoraptor* (C), mostrando a diferença de tamanho entre a crista deltopeitoral destes táxons. Espécimes fora de escala. Abrev.: dpc, crista deltopeitoral. A, redesenhado a partir de Dzik (2003); B, redesenhado a partir de Nesbitt et al. (2013); C, redesenhado a partir de Sereno et al. (2013).

Do contrário, os representantes do grupo externo apresentam uma crista relativamente mais curta. De fato, no que se refere ao membro escapular, até recentemente, essa característica era aceita com um relativo grau de consenso como

sinapomórfica para Dinosauria (Langer et al. 2010). Recentemente, contudo, o achado de *Ixalerpeton* demonstrou que dinossauiromorfos basais já possuiriam uma crista deltopeitoral aumentada, uma vez que o táxon é recuperado como membro de Lagerpetidae (Cabreira et al. 2016). Alguns autores (Yates 2007a; Irmis et al. 2007a; Brusatte et al. 2008) foram um pouco além, e propuseram que a morfologia da crista deltopeitoral também pudesse ter caráter diagnóstico. Enquanto dinossauros possuem uma crista de formato subretangular, essa estrutura é arredondada ou subtriangular na maioria dos demais arcossauros. Não obstante, exceções à regra ocorrem, e alguns dinossauiromorfos não-dinossaurianos podem ter desenvolvido uma morfologia subretangular na crista deltopeitoral. Bonaparte (1975) sugeriu que *Marasuchus*, apesar de não possuir a margem proximal do úmero perfeitamente preservada, possua tal morfologia, o que poderia implicar em uma distribuição mais ampla do caractere na linhagem.

Antebraço curto em relação ao úmero: Langer & Benton (2006) observaram que em arcossauros não-dinossauiromorfos, o antebraço (representado pelo comprimento do rádio) normalmente excede 80% do comprimento umeral, condição também proposta para a maioria dos espécimes de *Marasuchus* (Bonaparte 1975; Sereno & Arcucci 1994). *Silesaurus* representa um extremo em que o rádio inclusive ultrapassa (Figura 9) o comprimento total do úmero (Dzik 2003). Do contrário, a maioria dos dinossauros basais possui um rádio proporcionalmente mais curto, entre 60 e 70% do comprimento umeral, como visto em *Saturnalia* e outros membros basais de Sauropodomorpha, Theropoda e Ornithischia (Langer & Benton 2006). Contudo, o caractere não pode ser definido como uma sinapomorfia não-ambígua de Dinosauria pelo fato de *Herrerasaurus* e *Eoraptor* fugirem à condição dinossauriana típica: nestes táxons, o comprimento do rádio é maior que 80% do comprimento umeral, como na condição observada no grupo externo.

Redução nos dígitos externos da mão: diversos autores (Bakker & Galton 1974; Gauthier & Padian 1985; Novas 1996; Sereno 1999) reconheceram uma tendência em Dinosauria de redução (e posteriormente, perda) dos dígitos IV e V da mão. Langer & Benton (2006) ressaltaram que o dígito IV da mão de dinossauros nunca tem mais de três falanges, sendo que destas, nenhuma é ungueal. Além disso, o comprimento do dígito IV é sempre igual ou menor que o do metatarsal III. Do contrário, outros arcossauros (Pseudosuchia) têm ao menos quatro falanges no dígito IV (Romer 1956), incluindo entre estas uma ungueal. O dígito V de Dinosauria é ainda mais reduzido,

com duas falanges ou menos (contra um mínimo de três em outros arcossauros). Essa redução nos dígitos externos da mão, contudo, não pode ser avaliada em dinossaumorfos não-dinossaurianos, uma vez que não há representantes com a mão preservada. Assim, não há como testar a validade do caractere como apomorfia dinossauriana. Pelo mesmo motivo é prejudicada a hipótese de que uma mão com capacidade preênsil seja apomórfica para o grupo (Butler et al. 2007), como visto em *Herrerasaurus* e terópodes (Sereno et al. 1993; Sereno 1999), e ornitíscuos basais como *Eocursor* e heterodontossaurídeos (Butler et al. 2007).

Caracteres da cintura e membro pélvico

Diversos autores sugerem que uma das principais inovações que desencadeou o sucesso evolutivo de Dinosauria foi a aquisição e aperfeiçoamento de uma postura bípede e, via de regra, cursorial (Bakker 1968; Novas 1996; Sereno 1999). Essa afirmação tem sua base no grande número de adaptações observadas na cintura pélvica e no membro posterior de Dinosauria, e em junto à linhagem dinossauriana. De fato, a maioria das novidades evolutivas do esqueleto de dinossauros basais é observada nestas regiões anatômicas (Langer, et al., 2010; Brusatte et al. 2010). Conforme contabilizado por estes autores, mais da metade das sinapomorfias apontadas para dinossauros basais por Novas (1996) e Sereno (1999) são referentes à pelve e ao membro pélvico, e houve uma tendência em recuperar-se um número similar em trabalhos subsequentes: por exemplo, das onze sinapomorfias sugeridas por Langer & Benton (2006) para o grupo, quatro referem-se à pelve e membro pélvico; em Ezcurra (2006) são sete de onze sinapomorfias; oito de quinze em Yates (2007a); e dez de quatorze em Irmis et al. (2007a). Naturalmente, esse grande número de apomorfias pode indicar uma pressão adaptativa no aparato locomotor pélvico, mas o fato de essa região anatômica ser bem conhecida tanto em dinossauros basais quanto em dinossaumorfos não-dinossaurianos facilita o reconhecimento de apomorfias não-ambíguas. Em outras palavras, a riqueza do registro fóssil certamente também tem um impacto no estabelecimento de apomorfias referentes ao apêndice pélvico.

Acetábulo perfurado: uma das características da pelve mais tradicionalmente vinculadas a dinossauros é a presença de uma perfuração atravessando o acetábulo, reconhecida por uma marcada concavidade na margem ventral da porção do ílio que compõe o acetábulo (Bakker & Galton 1974; Novas 1996; Ezcurra 2006; Yates 2007a).

Recentemente, outros autores (Langer & Benton 2006; Irmis et al. 2007; Nesbitt 2011) redefiniram o caractere. Segundo eles, dinossauros basais não possuem uma concavidade marcada na margem ventral do ílio, e sim, uma margem reta. Do contrário, dinossauiromorfos basais e outros arcossauros possuem uma marcada convexidade (Figuras 18 e 19), que forma a área articular para o púbis e para o ísquio.

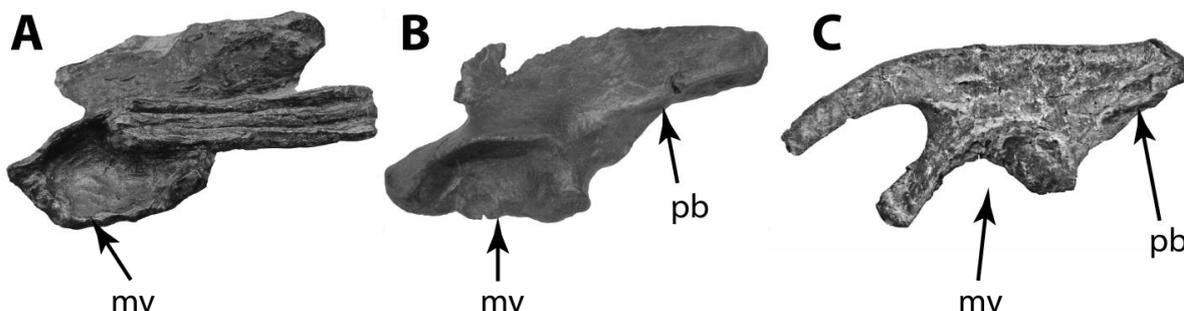


Figura 18: Morfologia da margem ventral do ílio em Dinosauromorpha. Em A, *Marasuchus*, com a margem convexa típica de dinossauiromorfos não-dinosaurianos (três fragmentos de costela sobrepõem o ílio, na região da plataforma breve). Em B, *Panphagia* com a margem ventral reta, comum entre muitos dinossauros basais. Em C, *Lesothosaurus* com a margem ventral côncava, caracterizando um acetábulo completamente perfurado, típico da maioria dos dinossauros. A, a partir do espécime UPLR 09; B, modificado de Martínez & Alcober (2009); C, modificado de Nesbitt (2011). Espécimes fora de escala. Abrev.: mv, margem ventral do ílio; pb, plataforma breve.

Essa reavaliação do caractere permite diferenciar dinossauros basais, como *Saturnalia* e *Panphagia* (Figura 18 B) que claramente diferem do padrão primitivo visto em arcossauros, de dinossauiromorfos não-dinosaurianos como *Marasuchus* (Figura 18 A) e *Silesaurus* (Figura 19 A), mas que não possuem uma perfuração conspícua como a de dinossauros mais avançados (Figura 18 C, 19 B). Apesar de não possuírem uma perfuração no ílio em si, supõe-se que formas como *Saturnalia* já tivessem o acetábulo semiperfurado, uma vez que se formaria um espaço não-ossificado quando os ossos da pelve se articulassem. Essa abertura é pequena em dinossauros basais, tanto saurísquios como *Panphagia* e *Saturnalia* (Langer 2003; Martínez & Alcober 2009), quanto ornitísquios como *Pisanosaurus*, ou mesmo *Lesothosaurus* (Bonaparte 1976; Sereno 1991b), mas foi se ampliando à medida que o grupo evoluiu (Colbert 1970; Galton 1977; Novas 1994; 1996; Bittencourt & Kellner 2009).

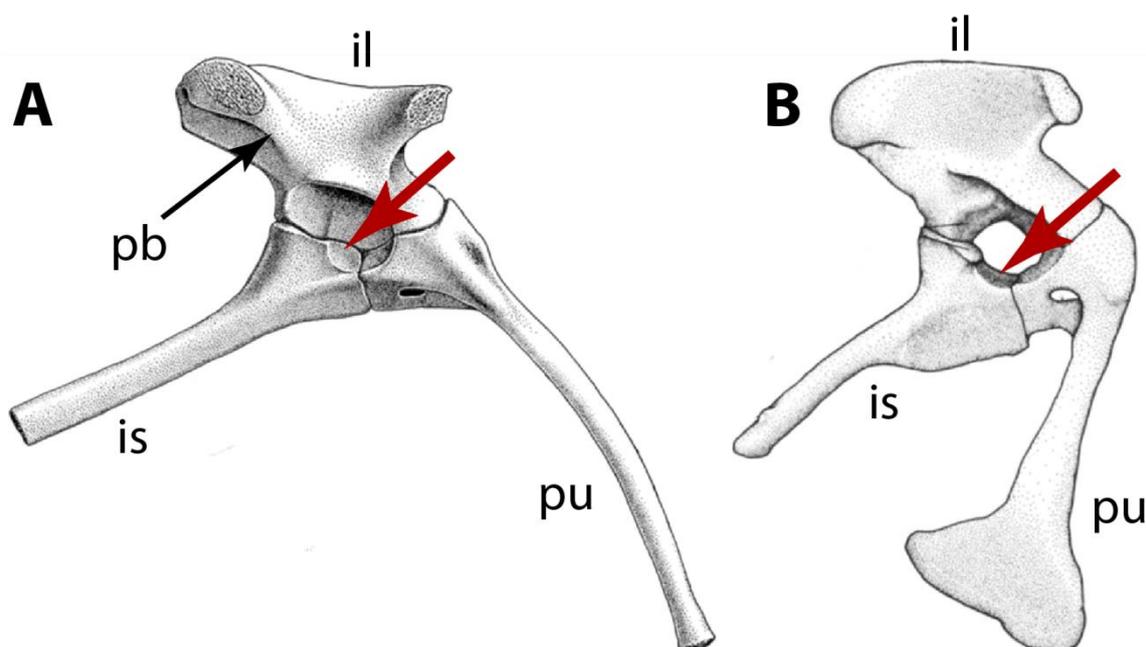


Figura 19: Estrutura da cintura pélvica em Dinosauromorpha. Em A, reconstrução da cintura pélvica de *Silesaurus*, cujo acetábulo (seta) é fechado. Em B, cintura pélvica de *Herrerasaurus*, mostrando o acetábulo perfurado (seta). A, modificado de Dzik (2003). B, modificado de Novas (1993). Espécimes fora de escala. Abrev.: il, ílio; is, ísquio; pb, plataforma breve; pu, púbis.

Presença de uma fossa breve e de uma plataforma breve no processo pós-acetabular do ílio:

acetabular do ílio: a plataforma breve (Figura 18 B, C, Figura 19 A), conforme definida por Novas (1996) consiste de uma crista (ou plataforma) bem definida, que se posiciona ao longo da margem caudolateral do processo pós-acetabular do ílio. Uma escavação ventral à plataforma breve forma uma reentrância, que caracteriza a fossa breve. Ambas normalmente se estendem desde o pedúnculo isquiático até a extremidade caudal do processo pós-acetabular, e supostamente têm uma íntima relação com parte da musculatura retratora da coxa (Gatesy 1990; Novas 1996; Hutchinson 2001b; Langer 2003). Apesar de a maioria dos dinossauros basais (e.g. *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Panphagia*) terem a fossa e a plataforma breve bem desenvolvidas (Langer 2003; Martinez & Alcober 2009; Sereno et al. 2013), essa estrutura está também presente em dinossauros não-dinosaurianos como *Silesaurus* (Figura 19 A) e *Marasuchus* (Dzik 2003; Langer & Benton 2006). Além disso, Herrerasauridae carecem destas estruturas, como visto em *Herrerasaurus* (Figura 19 B) e *Staurikosaurus* (Novas 1993; Bittencourt & Kellner 2009). Esta constatação sugere que a fossa e a plataforma breve são plesiomórficas para Dinosauria (dada sua ampla distribuição no grupo externo), e que teriam sido perdidas em Herrerasauridae, dada sua ausência no grupo.

Quarto trocânter do fêmur assimétrico: filogenias recentes (Ezcurra 2006; Langer & Benton 2006; Irmis et al. 2007a; Nesbitt 2011) têm apontado que o quarto trocânter do fêmur de dinossauros possui uma marcada assimetria, sendo que sua margem proximal é suave em relação à diáfise, enquanto a margem distal é truncada, com um ângulo marcado (quase perpendicular) em relação ao eixo longo do fêmur (Figura 20 B).

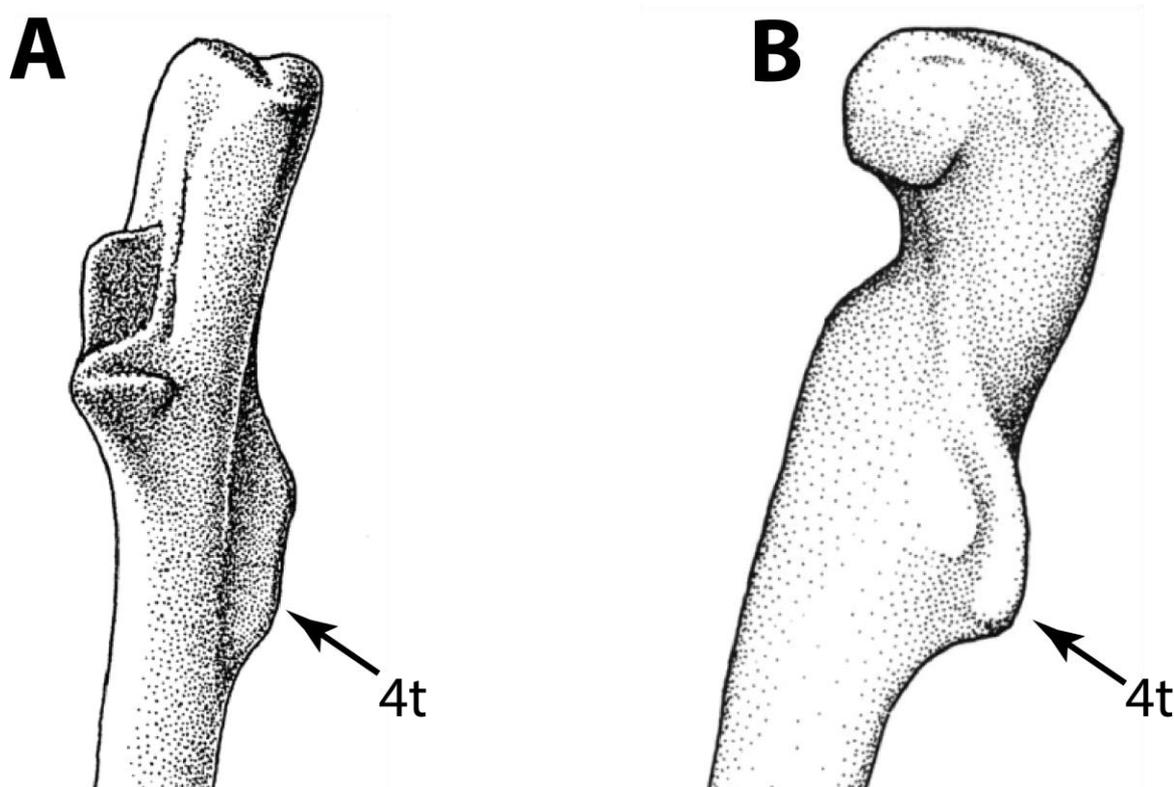


Figura 20: Porção proximal do fêmur em dinossauros. Em A, vista caudolateral da porção proximal do fêmur de *Silesaurus*, mostrando a morfologia simétrica do quarto trocânter. Em B, vista medial da porção proximal do fêmur de *Herrerasaurus*, mostrando o quarto trocânter assimétrico. Imagens fora de escala. A, modificado de Dzik (2003); B, modificado de Novas (1993). Abrev.: 4t, quarto trocânter.

Essa característica, como apontado pelos autores, seria revertida em Theropoda, contudo, que teriam um quarto trocânter na forma de uma lâmina simétrica. A maioria dos arcossauros basais possui o quarto trocânter na forma de uma bossa simétrica, condição também observada no dinossauro *Dromomeron gregorii* (Nesbitt 2011). Não obstante, boa parte dos dinossauros não-dinosaurianos apresentam o quarto trocânter em forma de uma lâmina ou crista, sendo que esta é marcadamente simétrica, como visto, por exemplo, em *Lagerpeton*, *Marasuchus*, *Asilisaurus*, *Silesaurus* (Figura 20 A) e *Sacisaurus* (Serenó & Arcucci

1993; Sereno & Arcucci 1994; Dzik 2003; Nesbitt et al. 2010; Langer & Ferigolo 2013). Desse modo, pode-se assumir com certa segurança que, dentre os dinossauromorfos conhecidos, a assimetria do quarto trocânter é sinapomórfica de Dinosauria, condição que foi revertida posteriormente para um quarto trocânter simétrico em Theropoda (Rauhut 2003; Nesbitt 2011).

Cabeça femoral voltada medialmente: originalmente, Bakker & Galton (1974) e Gauthier (1986) apontaram, dentre as características típicas de Dinosauria, o fato de a cabeça femoral ser voltada medialmente, além de ter uma morfologia subretangular, e se projetar distintamente da diáfise. Embora essas características, em conjunto, possam de fato caracterizar Dinosauria (Langer et al. 2010), elas parecem ter homologias independentes, de modo que o caractere poderia ser dividido em pelo menos três características distintas. Por exemplo, Sereno (1999) argumentou que o formato subretangular da cabeça femoral de Dinosauria seria formado pelo ângulo quase perpendicular entre o eixo longo da diáfise e a superfície proximal da cabeça femoral. Não obstante, esta característica isolada não é exclusiva de Dinosauria, ocorrendo em dinossauromorfos não-dinossaurianos como *Pseudolagosuchus* (Ezcurra 2006; Langer et al. 2010). Do mesmo modo, a orientação medial da cabeça femoral vista, por exemplo, em dinossauros basais como *Saturnalia*, *Eoraptor* e *Staurikosaurus* (Langer 2003; Bittencourt & Kellner 2009; Sereno et al. 2013) não é exclusiva do grupo. De fato, como discutido por Hutchinson (2001a) e Langer (2003), uma cabeça femoral completamente medial (ou seja, com um ângulo próximo de 0° em relação ao eixo lateromedial dos côndilos distais) só ocorreria em dinossauros mais avançados, especialmente em Theropoda e Sauropoda. No caso de dinossauros basais, a orientação da cabeça femoral seria craniomedial, com um ângulo próximo de 45° em relação ao eixo dos côndilos distais. Nesbitt (2011), contudo, apontou que diversos arcosauros basais, e alguns dinossauromorfos não-dinossaurianos possuem uma orientação da cabeça femoral similar à de Dinosauria. Nesse sentido, *Euparkeria*, *Chanaresuchus*, *Fasolasuchus* e *Saurosuchus* teriam a cabeça femoral dirigida craniomedialmente (Nesbitt 2011), como em dinossauros basais. O autor sugeriu o mesmo para dinossauromorfos não-dinossaurianos como *Marasuchus* e *Silesaurus* e até mesmo para dinossauromorfos basais, como o lagerpetídeo *Dromomeron*. Desse modo, a orientação craniomedial da cabeça femoral, como observado em Dinosauria basais, seria uma característica plesiomórfica para o grupo.

Com efeito, Nesbitt (2011) propôs que a cabeça femoral de Dinosauria seria singular por possuir uma emarginação côncava em sua superfície ventral, que não ocorreria externamente ao clado. Em arcossauriformes e arcossauros basais (e.g. *Euparkeria*, *Batrachotomus*, mas também *Marasuchus*) a transição da diáfise para a cabeça femoral é contínua, sem uma interrupção como a concavidade ventral de dinossauros. Em dinossauromorfos não-dinossaurianos como *Silesaurus*, *Pseudolagosuchus*, *Asilisaurus*, *Eucoelophysis* e *Sacisaurus* (em algumas filogenias agrupados dentro de Silesauridae), o autor argumentou que a cabeça femoral é ventralmente separada da diáfise por um mero sulco, distinto da concavidade ventral da cabeça femoral de Dinosauria. Deste modo, segundo Nesbitt (2011), esta concavidade ventral poderia consistir em uma sinapomorfia para o grupo.

Hipóteses de sinapomorfias e a definição filogenética de Dinosauria

Conforme brevemente ilustrado pelos exemplos apresentados ao longo desta seção, observa-se que boa parte das sinapomorfias historicamente propostas para Dinosauria esbarra em pelo menos um de dois obstáculos: 1) a incompletude do registro de Dinosauria, que impede verificar-se a presença de uma possível apomorfia em todos os representantes basais do grupo; e 2) a recente observação de caracteres, antigamente tidos como sinapomorfias dinossaurianas, em representantes externos ao grupo.

Ao passo em que diferentes estudos filogenéticos vêm sendo propostos, com novos táxons e novos caracteres, muitos dos caracteres utilizados para definir Dinosauria acabam perdendo sua validade como sinapomorfias do grupo, muitas vezes passando a ocorrer em clados mais inclusivos (e.g., Dinosauriformes, Dinosauromorpha). A maioria das filogenias recentes adota uma definição de Dinosauria com base em uma proposição nodal, modificada (Nesbitt 2011) da definição de Padian & May (1993) que caracteriza Dinosauria como o clado menos inclusivo a unir *Triceratops horridus* Marsh, 1889 e *Passer domesticus* Linnaeus, 1758. Embora uma definição nodal possa, em muitos casos, ser taxonomicamente mais estável (Lee & Spencer 1996), uma consequência dessa metodologia é que as características diagnósticas de um dito clado dependem de sua inclusividade. À medida que novos táxons são acrescentados à análise, as características que

suportam um grupo podem passar a ser representadas em clados mais inclusivos (Langer 2014), ou mais externos à proposta original (como ocorre no caso do aumento do número de vértebras sacrais, presentes, por exemplo, em *Silesaurus*). No exemplo do sacro, ao invés de diagnosticar Dinosauria como originalmente proposto, o caractere passa diagnosticar o clado que inclui, na maioria das filogenias, Silesauridae + Dinosauria.

Do contrário, adotando-se uma definição com base em apomorfias, a inclusividade do clado a ser definido torna-se extremamente variável na medida em que novos táxons são adicionados a uma análise. Além disso, como observado por Langer (2014) os caracteres-chave eleitos para diagnosticar um grupo tendem a se diluir na medida em que aumenta sua diversidade taxonômica conhecida.

O panorama de incerteza que se observa quando às sinapomorfias que suportam Dinosauria, mais que um problema teórico, aparentemente é, na sua maior parte, o reflexo da incompletude do registro dos dinossauros posicionados mais basalmente ao clado (assim como os táxons filogeneticamente posicionados na transição entre dinossauromorfos não-dinossaurianos e Dinosauria). Além de ser representado por muitos espécimes incompletos (Langer et al. 2010), os dinossauros mais antigos aparentemente surgem no registro como um grupo relativamente diverso (vide seção 2.4), o que pode sugerir um desconhecimento de formas transicionais, e mesmo de uma linhagem-fantasma, teoricamente ainda não-amostrada (Nesbitt et al. 2010, Irmis 2011). Ainda, conforme observado por diversos autores (e.g., Langer et al. 2010; Cabreira et al. 2011; Irmis 2011) é frequente a ocorrência de homoplasias em Dinosauria, muitas delas caracterizadas por reversões de estado de caractere (como por exemplo a reversão da assimetria do quarto trocânter do fêmur para um trocânter simétrico, em Theropoda). Ainda, na medida em que se caracteriza a diversidade de dinossauromorfos não-dinossaurianos, é natural que se observe uma distribuição mais inclusiva de atributos antes tidos como sinapomórficos para Dinosauria.

2.4 Os primeiros dinossauros

Ainda que, pelo menos até o presente, seja consenso que os dinossauros tenham dado seus primeiros passos em algum momento do período Triássico (Romer 1966a; Bonaparte 1982a; Benton 1993; Brusatte et al. 2008, 2010a; Langer et al. 2010; Irmis 2011), não é claro em que momento exato do período se sucederam os eventos evolutivos que culminaram com o surgimento do grupo. É aceito que os mais antigos dinossauros, seguramente definidos como tal, provêm dos estratos de idade Carniana (Figura 4), como a Formação Ischigualasto, na Argentina (ou bioestratigraficamente assinaláveis a localidades carnianas, a exemplo dos estratos da base da Sequência Candelária). Mais de uma dezena de táxons provenientes de estratos de idade Ischigualastense (*sensu* Langer 2005) são consensualmente aceitos como dinossauros com nomes taxonomicamente válidos, todos provenientes de localidades sul-americanas. Estes incluem os táxons argentinos *Herrerasaurus*, *Pisanosaurus*, *Eoraptor*, *Panphagia*, *Chromogisaurus*, *Sanjuansaurus* e *Eodromaeus*; e os brasileiros *Staurikosaurus*, *Saturnalia*, *Pampadromaeus* e *Buriolestes*, que serão brevemente discutidos ao longo deste capítulo. Fora da América do Sul, o registro de dinossauros basais de idade similar à da Formação Ischigualasto é muito menos evidente, compreendendo apenas espécimes muito fragmentários. Há um possível registro referível a *Saturnalia* na Formação Pebbly Arkose do vale do Zambeze, no Zimbábue (Raath 1996; Langer et al. 1999), além de parte do material descrito como *Alwalkeria maleriensis*, da Formação Maleri da Índia (Chatterjee 1987; Remes & Rauhut 2005).

Registros de dinossauros foram também propostos para outros depósitos contemporâneos, como a Formação Timesgadiouine da Bacia de Argana, Marrocos (Gauffre 1993; Jalil 1996) e os níveis de Isalo II, na Bacia do Morondava, Madagascar (Flynn et al. 1999). Estas ocorrências foram descartadas, contudo, e não são mais consideradas válidas (Jalil & Knoll 2002; Flynn et al. 2008; Langer et al. 2010). Ao norte da Pangea, a única localidade de idade Ischigualastense corresponderia ao arenito Lossiemouth da Escócia (Langer 2005), e o único suposto registro referido a Dinosauria consiste no problemático táxon *Saltopus elginensis*. Embora historicamente o material tenha sido vinculado ao grupo por diversos autores (Huene 1910; Huene 1914; Romer 1966b; Steel 1970; Benton & Walker 1985), tal afinidade é

atualmente descartada (Rauhut & Hungerbühler 2000; Langer 2004; Benton & Walker 2011; Langer et al. 2013; Cabreira et al. 2016), como discutido previamente.

Há propostas de possíveis dinossauros para o Triássico Médio, seja com base em elementos fósseis, como é o caso do incerto *Spondylosoma absconditum* (Huene 1942) cuja afinidade dinosauriana é questionável (Galton 2000; Langer 2004; Langer et al. 2007b; Nesbitt et al. 2017), ou com base em icnofósseis (King & Benton 1996; Brusatte, et al. 2011). Contudo, nenhuma evidência aponta com certeza um dinossauro inequívoco tão antigo (Langer et al. 2010). Não obstante, é real a possibilidade de que dinossauros estivessem presentes em estratos mais antigos que os da idade Ischigualastense, embora provavelmente fossem representantes pouco frequentes nas concentrações paleofaunísticas (Irmis 2011). A hipótese que sugere uma origem mais antiga para dinossauros se baseia principalmente em duas linhas de raciocínio: a primeira observa que é grande a diversidade de táxons registrada junto às ocorrências mais antigas de Dinosauria, com representantes dos principais grupos de Dinosauria ocorrendo simultaneamente como, por exemplo, na metade inferior da Formação Ischigualasto (Reig 1963; Bonaparte 1976; Sereno & Novas 1992; Sereno et al. 1993; Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Alcober & Martinez 2010; Martinez et al. 2011). Essa grande quantidade de táxons distintos sugere que o grupo tenha tido uma origem mais antiga (e concomitantemente, uma história evolutiva mais longa, permitindo um aumento na diversidade). Desse modo, a fauna de dinossauros de idade Ischigualastense seria um registro do primeiro grande pulso de diversificação do grupo, que teria uma origem anterior (Langer et al. 2010; Martinez et al. 2011).

A segunda linha de raciocínio envolve a presença de táxons-irmãos de Dinosauria em estratos mais antigos que os de idade Carniana (Nesbitt et al. 2007; Nesbitt et al. 2010). Algumas hipóteses filogenéticas recentes (Nesbitt et al. 2007; Irmis, Nesbitt, et al. 2007; Brusatte et al. 2008; Nesbitt 2011) sugerem que Silesauridae representaria esse grupo-irmão e, além disso, incluiria formas do Triássico Médio, como *Pseudolagosuchus* e *Lewisuchus* (de suposta idade Ladiniana) e até táxons mais antigos, como *Asilisaurus* e *Lutungutali* (Nesbitt et al. 2010; Peacock et al. 2013), do Anisiano da Tanzânia. A presença deste grupo em estratos tão antigos sugere que ao menos a linhagem-fantasma de Dinosauria se estenda até o Triássico Médio e que, portanto, não seria surpreendente encontrar dinossauros mais antigos que os conhecidos atualmente.

De fato, Nesbitt et al. (2013) chegaram a propor recentemente um possível dinossauro para o Anisiano da Tanzânia, batizado de *Nyasasaurus parringtoni*. Apesar de os autores sustentarem que o espécime possua algumas características que lhe poderiam apontar uma afinidade dinossauriana, o holótipo é representado apenas por fragmentos de vértebras e de um úmero, o que limita a disponibilidade de dados anatômicos para comparação. *Nyasasaurus* possui três vértebras sacrais, condição típica de dinossauriformes avançados, mas não exclusiva de Dinosauria. Os autores afirmam, contudo, que a morfologia da primeira costela sacral de *Nyasasaurus*, dorsoventralmente expandida, é similar ao observado em dinossauros basais (Langer & Benton 2006; Nesbitt et al. 2013). De fato, dinossauriformes como *Silesaurus*, que apresenta três vértebras sacrais, não possuem tal expansão (Dzik 2003). Se a primeira sacral de *Nyasasaurus* corresponde à primeira sacral primordial, contudo, a morfologia da superfície articular de sua costela não é tão expandida como a de dinossauros basais como *Saturnalia*, *Panphagia* e *Herrerasaurus* (Novas 1993; Langer 2003; Langer & Benton 2006; Martinez & Alcober 2009). Ainda assim, a face articular é bem mais robusta que a de táxons tidos como externos a Dinosauria (Nesbitt et al. 2013).

A morfologia do úmero de *Nyasasaurus* também é destacada por Nesbitt et al. (2013). Os autores apontam a presença de uma crista deltopeitoral bastante desenvolvida para o espécime (Figura 17 B), cuja extensão proximodistal atingiria pelo menos 30% do comprimento total estimado para o úmero. Tal característica é tida como sinapomórfica entre dinossauros (Langer & Benton 2006; Brusatte et al. 2010a; Nesbitt 2011), e suportaria *Nyasasaurus* como membro do grupo. Contudo, o úmero do holótipo carece de sua porção distal, de modo que o comprimento total deste elemento não pode ser observado diretamente, nem sua relação com o comprimento da crista deltopeitoral. A morfologia subretangular da crista também é tida como típica de dinossauros, embora possa não ser exclusiva do clado (*vide* seção 2.3, páginas 48 e 49). Ainda, Nesbitt et al. (2013) apontaram que a crista deltopeitoral possui um ápice defletido lateralmente. Esta característica, segundo eles, seria exclusiva de dinossauros (e.g. *Tawa*¹⁴, *Saturnalia*, *Heterodontosaurus*). Além disso, nenhuma sinapomorfia presente no úmero de *Nyasasaurus* permitiria correlação com outro

¹⁴ *Tawa hallae* foi descrito por Nesbitt et al. (2009) para estratos datados para o Neotriássico da América do Norte (EUA). Originalmente tido como um membro de Theropoda, filogenias recentes sugerem que o táxon represente um saurísquio basal (Cabreira et al. 2016).

clado triássico de Archosauria, o que poderia reforçar a ideia de um parentesco com dinossauros.

Por fim, o complexo padrão vascular observado em seções histológicas do úmero de *Nyasasaurus* foi apontado por Nesbitt et al. (2013) como evidência de um rápido crescimento ósseo, comparável ao de dinossauros e de pterossauros (Padian et al. 2004). Uma taxa de crescimento rápida também foi inferida para *Silesaurus* (Fostowicz-Frelik & Sulej 2010), embora este tivesse uma menor taxa de vascularização óssea, quando comparado a *Nyasasaurus*. Apesar de Nesbitt et al. (2013) terem consistentemente comparado tal padrão de vascularização ao observado em dinossauros, outros arcossauros (e.g. *Terrestrisuchus* e *Postosuchus*) também possuem taxas de crescimento ósseo altas (de Ricqlès et al. 2003, 2008; Padian et al. 2004). De fato, já foi proposto que as taxas de crescimento ósseo não necessariamente refletem padrões filogenéticos, mas são sim fortemente vinculadas ao padrão metabólico e fisiológico do animal, que pode variar independentemente da filogenia (Padian & Horner 2004; de Ricqlès et al. 2008).

Ainda que este conjunto de características não permita afiliar *Nyasasaurus* consistentemente dentro de Dinosauria, como observado por Nesbitt et al. (2013), é possível ao menos sustentar uma afinidade com dinossauriformes intimamente relacionados ao grupo. Essa constatação soma-se ao argumento (suportado pela presença de *Asilisaurus* e de *Lutungutali* em estratos de idade anisiana) de que a linhagem-fantasma que deu origem aos dinossauros já estaria estabelecida muito antes do surgimento dos primeiros dinossauros consensualmente aceitos como tal, no Triássico Superior (Carniano) da América do Sul. Ainda, essas evidências suportam a ideia de que os dinossauros tivessem surgido ao sul da Pangea, em localidades gonduânicas.

Dinossauros de idade Ischigualastense da Argentina

Alguns dos mais antigos registros seguramente atribuíveis a Dinosauria provêm da Formação Ischigualasto na Argentina. Além da grande diversidade e abundância de fósseis de dinossauros, a Formação Ischigualasto é importante devido às datações absolutas realizadas em estratos de sua sequência sedimentar, que permitiram localizá-la temporalmente no Carniano. Além de dinossauros, a fauna da Formação

Ischigualasto é representada por diversos outros táxons, como rincossauros, aetossauros, proterocâmpsios, rauissuquídeos, cinodontes e anfíbios labirintodontes (Bonaparte 1982a), que permitem uma ampla correlação com outras localidades triássicas, como a Sequência Candelária no Brasil, permitindo aferir-lhes indiretamente uma idade similar. A seguir, são comentados de maneira breve os principais trabalhos envolvendo os dinossauros descritos para a Formação Ischigualasto. Os táxons são categorizados em ordem cronológica, e a discussão de cada táxon também, na medida do possível, segue esta organização.

***Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963**

Herrerasaurus foi o primeiro dinossauro basal a ser descrito. Originalmente, foi reconhecido a partir de um conjunto de espécimes incompletos (muitos deles severamente intemperizados) coletados entre os anos de 1959 e 1961 em rochas do membro Cancha de Bochas da Formação Ischigualasto (Reig 1963), no noroeste da Argentina. O holótipo assignado ao táxon inclui grande parte das vértebras, cintura pélvica e membro pélvico, mas fragmentos de porções anatômicas ausentes no holótipo (e.g. fragmentos da mandíbula e do apêndice escapular, preservadas em materiais referidos ao táxon) também fazem parte da descrição original. Além de *Herrerasaurus*, Reig (1963) descreveu, no mesmo trabalho, dois outros táxons: *Ischisaurus cattoi*¹⁵ e *Triassolestes romeri*.

Herrerasaurus foi classificado por Reig (1963) como pertencente a Carnosauria, um subgrupo de Theropoda. O autor considerou intrigante, contudo, a mistura de caracteres supostamente derivados (como a expansão da porção distal do púbis, em forma de “pé” e o reduzido número de dentes), com características primitivas (e.g. morfologia do ílio, ísquio e astrágalo) em *Herrerasaurus*. Isto em muito dificultou o estabelecimento de uma hipótese das relações do táxon com representantes típicos de Carnosauria. Além disso, a distância temporal que separava *Herrerasaurus* dos demais carnoossauros reconhecidos à época (especialmente Allosauridae e Tyrannosauridae, respectivamente do Jurássico e do Cretáceo) restringia as comparações anatômicas.

¹⁵ *Ischisaurus cattoi* foi descrito no mesmo trabalho em que se propunha o táxon *Herrerasaurus* (Reig 1963), e avaliado como um dinossauro basal. O autor comentou, contudo, a possibilidade de que o material de *Ischisaurus* pudesse representar, na verdade, juvenis de *Herrerasaurus* (ou uma espécie menor do mesmo gênero). De fato, o táxon viria a ser sinonimizado a *Herrerasaurus* por (Novas 1993).

As relações de parentesco de *Herrerasaurus* e de *Ischisaurus cattoi* viriam a ser reavaliadas por Colbert (1970) junto à descrição do novo táxon *Staurikosaurus pricei*. Colbert (1970), ao revisar a descrição realizada por Reig (1963), concluiu que *Herrerasaurus* não seria um terópodo (como originalmente proposto), mas sim um Saurischia primitivo. Por exemplo, a morfologia do “pé púbico” (Figura 21), argumento usado por Reig (1963) para agrupar *Herrerasaurus* a Carnosauria, foi descartado por Colbert (1970) como uma comparação válida.

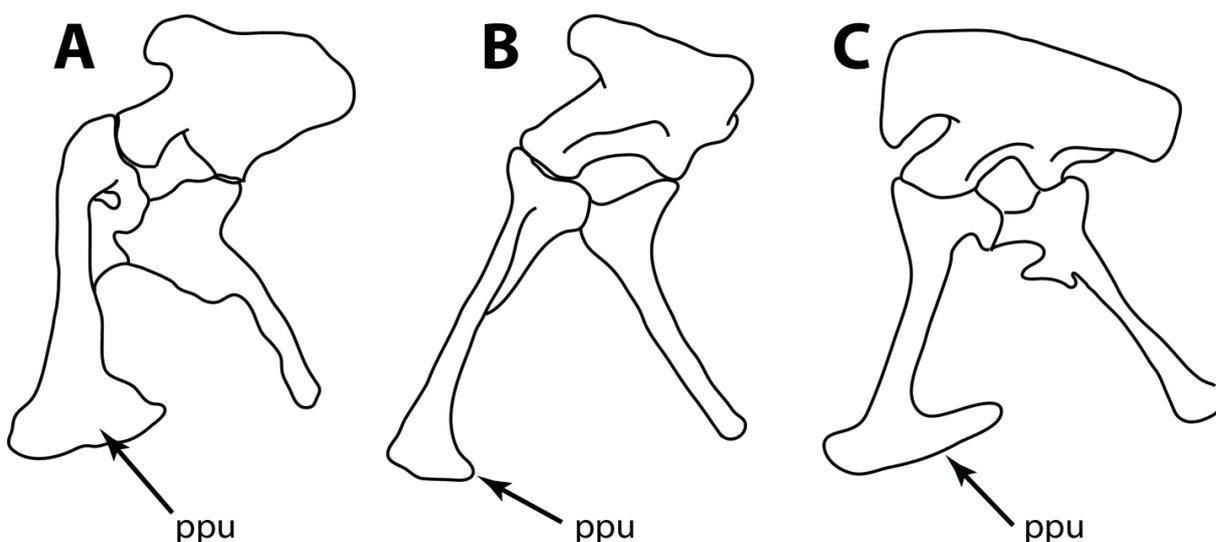


Figura 21: Comparação entre a cintura pélvica de *Herrerasaurus* (A), *Staurikosaurus* (B) e *Allosaurus* (C), evidenciando a morfologia distal do púbis, em forma de pé. Espécimes fora de escala. Abrev.: ppu, pé púbico. A e B, redesenhado a partir de Colbert (1970); C, redesenhado a partir de Holtz et al. (2004).

Segundo Colbert (1970), o pé púbico observado em *Herrerasaurus* (e no novo táxon *Staurikosaurus*) não seria homólogo ao visto nos Theropoda avançados. Colbert (1970) reconheceu, contudo, a similaridade entre os três táxons (*Herrerasaurus*, *Ischisaurus* e *Staurikosaurus*), e argumentou que suas características os posicionavam junto à origem de Saurischia, talvez não longe da ancestralidade do grupo, e certamente basais aos terópodes.

Trabalhos subsequentes (Gauthier 1986; Brinkman & Sues 1987; Sues 1990; Novas 1992), com grande suporte do então recém-adotado método cladístico, trariam à tona uma terceira hipótese para as relações de *Herrerasaurus* com outros dinossauros: *Herrerasaurus* seria posicionado basalmente à dicotomia Saurischia-Ornithischia. Boa parte das evidências em favor dessa hipótese se baseava na

estrutura relativamente primitiva do sacro, da pelve e do fêmur. Novas (1992) enumera, por exemplo, quatro características suportando o status de *Herrerasaurus* e táxons afins, como grupo externo a Saurischia + Ornithischia: 1) a presença de apenas duas vértebras sacrais em *Herrerasaurus*¹⁶ (Figura 22); 2) a ausência de uma fossa breve bem marcada (Figura 19 B); 3) um trocânter cranial (ou trocânter menor) reduzido no fêmur; e 4) uma plataforma trocantérica bem desenvolvida no fêmur. Naturalmente, essas análises filogenéticas precederam temporalmente a descoberta de diversos táxons de dinossauros e dinossauromorfos basais, e algumas das características apontadas por Novas (1992) passaram a ser reconhecidas em diversos táxons agrupados dentro de Saurischia, ou mesmo externamente a Dinosauria (*vide*, por exemplo, seção 2.3, página 37).

Um passo decisivo no estudo de *Herrerasaurus* se deu no final dos anos 1980 (Sereno & Novas 1993; Bonaparte 2007) quando pesquisadores do Museu de Ciências Naturais da Universidade de San Juan e da Universidade de Chicago descobriram e coletaram um grande número de novos espécimes referidos ao táxon. Os novos materiais permitiram reconhecer virtualmente todo o esqueleto de *Herrerasaurus* (Figura 23). Além disso, a grande quantidade de material agora disponível (incluindo o crânio bem preservado e os membros anteriores, até então pouco conhecidos), aportaram novos dados ao estudo das relações do táxon com outros dinossauros. As descrições dos novos materiais de *Herrerasaurus* (Sereno & Novas 1992; Sereno & Novas 1993; Sereno 1993; Novas 1993) levaram os autores a descartar a recente hipótese de que Herrerasauridae¹⁷ fossem dinossauros basais à dicotomia Saurischia-Ornithischia. Com efeito, os autores afirmaram que *Herrerasaurus* era de fato um membro de Saurischia e, mais que isso, um terópodo basal.

¹⁶ Apesar de o sacro de *Herrerasaurus* ser frequentemente descrito como possuindo apenas duas vértebras (*e.g.* Novas 1992; Novas 1993; Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011), pelo menos duas vértebras dorsais estão interpostas aos processos preacetabulares. Destas, é sugerido por autores como Sereno (2007a) e Bittencourt & Kellner (2009) que a vértebra dorsal mais caudal já teria sido incorporada ao sacro (Figura 21). Embora seus processos transversos não sejam distintos das vértebras dorsais imediatamente precedentes, eles já estabeleceriam contato com a base do processo preacetabular.

¹⁷ Herrerasauridae (Benedetto 1973) foi reconhecido por Novas (1992) como o clado que agrupa *Herrerasaurus* e *Staurikosaurus*. O autor desconsiderou quaisquer outros táxons propostos à época como membros de Herrerasauridae, incluindo *Walkeria* e *Aliwalia* como sugerido por Paul (1988).

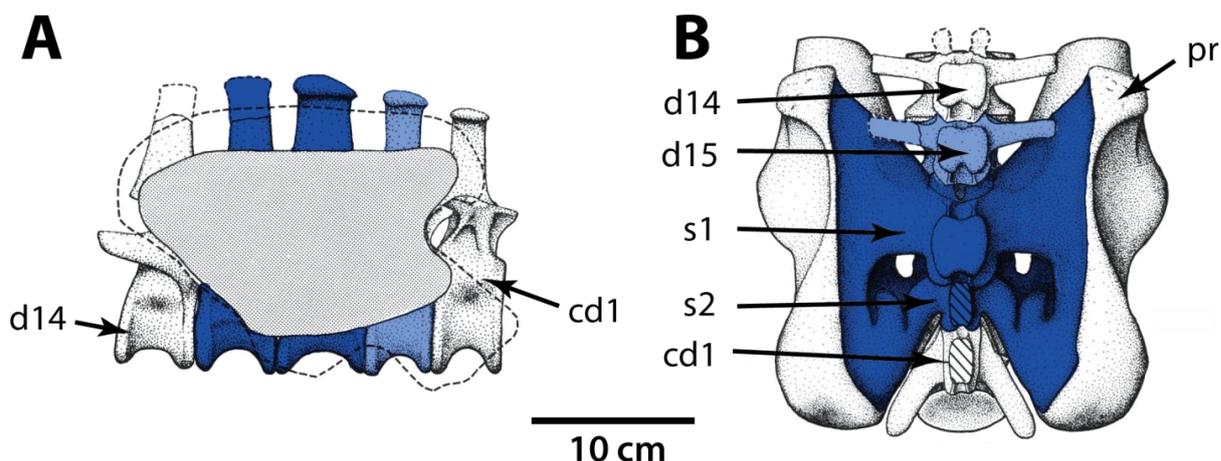


Figura 22: Cintura pélvica de *Herrerasaurus ischigualastensis*, em vista lateral (A) e dorsal (B). As duas vértebras sacrais reconhecidas por Novas (1993) são realçadas em azul escuro, enquanto a vértebra dorsal sugerida por Sereno (2007a) como uma dorsossacral é realçada em azul claro (situando-se cranialmente às sacrais primordiais). Modificado de Novas (1993). Abrev.: cd, vértebra caudal; d, vértebra dorsal; pr, processo preacetabular; s, vértebras sacrais primordiais.

Apesar de reconhecerem que a maioria das características utilizadas por Reig (1963) para vincular *Herrerasaurus* a Theropoda (e.g. púbis projetado cranioventralmente, dentes adaptados à carnivoría, crânio grande e pescoço curto) como plesiomorfias (Novas 1993), Sereno & Novas (1992, 1993), Sereno (1993) e Novas (1993) elencaram pelo menos onze sinapomorfias para agrupar *Herrerasaurus* a Theropoda. Mais que isso, caracteres apontados por Novas (1992) como evidência de que *Herrerasaurus* fosse um dinossauro basal à dicotomia Saurischia-Ornithischia passaram a ser vistos como reversões dentro de Dinosauria (Novas 1993).



Figura 23: Reconstrução do esqueleto e da silhueta do herrerasaurídeo *Herrerasaurus ischigualastensis* (Formação Ischigualasto, Argentina) em posição de vida. Retirado de Sereno (1993).

Nos anos que se sucederam às descrições de materiais mais completos de *Herrerasaurus* apresentadas por Sereno & Novas (1992, 1993), Sereno (1993) e Novas (1993), os autores continuaram a sustentar as relações do táxon com

Theropoda, em análises filogenéticas realizadas em trabalhos independentes (e.g. Novas 1996; Sereno 1999). Entre as características apontadas para agrupar *Herrerasaurus* e terópodes podem-se citar a presença de dentes curvados mesiodistalmente, sem expansão na base; úmero e mão alongados; fossas extensoras profundas nas porções distais dos metacarpos I e III; dedos II e III da mão com as penúltimas falanges alongadas e falanges ungueais fortemente curvadas e com tubérculos flexores bem desenvolvidos; presença de uma articulação intramandibular; articulação entre o crânio e a mandíbula no mesmo nível da série dentária (Sereno & Novas 1993; Sereno 1993; Novas 1996; Sereno 1999; Langer & Benton 2006; Sereno 2007a; Langer et al. 2010). Algumas destas características mantiveram a visão de *Herrerasaurus* como um terópodo inclusive em trabalhos bastante recentes (Rauhut 2003; Nesbitt 2011; Martinez et al. 2011).

Não obstante, um crescente número de autores passou a questionar essa afinidade de Herrerasauridae com Theropoda, especialmente a partir do final do século XX. A descoberta de novos táxons de dinossauros basais deu espaço a estudos comparativos cada vez mais extensos e a novas hipóteses sobre a origem de Dinosauria e, por consequência, sobre o posicionamento de Herrerasauridae. Autores como Langer et al. (1999) voltaram a propor que Herrerasauridae fosse um grupo externo à dicotomia Ornithischia-Saurischia, tal como defendido por Novas (1992) ou que nem mesmo consistissem em verdadeiros membros de Dinosauria, mas sim em um grupo imediatamente externo a estes (Fraser et al. 2002).

A maioria dos trabalhos recentes, contudo (Yates 2003a; Langer 2004; Langer & Benton 2006; Ezcurra 2006, 2010; Yates 2007a; Irmis et al. 2007a; Martinez & Alcober 2009; Cabreira et al. 2016) concorda em essência que *Herrerasaurus* e *Staurikosaurus* sejam saurísquios basais, ou táxon-irmão de todos os demais Saurischia¹⁸. De fato, diversas características (Figura 24) presentes no esqueleto de *Herrerasaurus* suportam essa ideia (Langer et al. 2010) como, por exemplo: 1) ausência de contato entre o nasal e a fenestra antorbital; 2) processo caudal do pré-maxilar alongado; 3) últimas vértebras cervicais curtas; 4) carpal distal medial pequeno; 5) metacarpal II curto; e 6) metacarpal I estreito com côndilos distais simetricamente expandidos.

¹⁸ O grupo composto por todos os Saurischia, com exceção dos Herrerasauridae foi denominado Eusaurischia por Padian et al. (1999).

Em resumo, apesar de ser representado por materiais bastante completos e bem preservados, o posicionamento filogenético de *Herrerasaurus* ainda é controverso. Seja pela aparente mistura de caracteres primitivos e derivados em seu esqueleto, ou pelo pouco conhecimento anatômico de muitos dinossauros basais, o fato é que as opiniões se dividem quando a suas relações com outros dinossauros Triássicos.

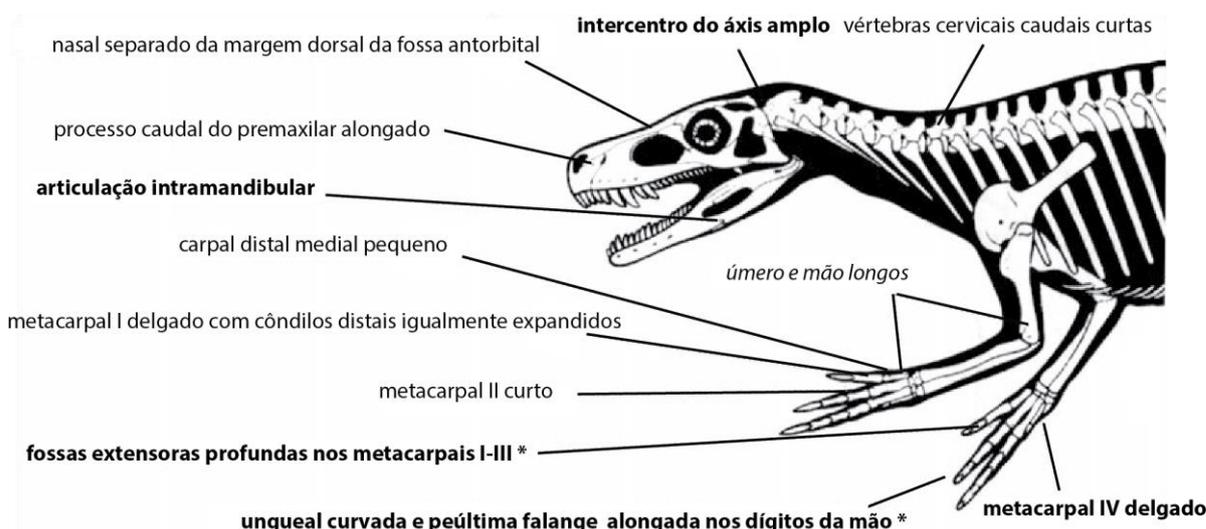


Figura 24: Caracteres selecionados de *Herrerasaurus*, ilustrando uma combinação de apomorfias compartilhadas com Neotheropoda (grafadas em negrito), e estados plesiomórficos relativos a Eusaurischia (grafados normalmente). Características marcadas com asteriscos também ocorrem em Ornithischia. Modificado de Langer et al. (2010).

É consenso, contudo, que *Herrerasaurus* foi um importante predador em seu tempo (Figura 25), atingindo um porte relativamente grande¹⁹. Desde as primeiras descrições (Reig 1963), características em especial na morfologia dentária indicavam que o animal possuía uma dieta carnívora, como evidenciado pela presença de dentes recurvos e serrilhados (Sereno & Novas 1993, Bonaparte 2007). A mandíbula também apresenta uma importante adaptação: a articulação intramandibular, funcionalmente análoga à de Theropoda e a de alguns lepidossauros (Sereno & Novas 1993) permitiria ao animal mover o segmento rostral da mandíbula em um eixo próximo ao vertical. Essa adaptação seria capaz de conferir uma melhor capacidade de agarrar a

¹⁹ Um dos crânios melhor preservados referidos a *Herrerasaurus* mede por volta de 30cm, um tamanho relativamente grande dentre os predadores do Triássico Superior. O maior comprimento, contudo, foi alcançado em um espécime com pelo menos 56cm de comprimento mandibular. O indivíduo foi proposto como um táxon novo, *Frenquellisaurus ischigualastensis* Novas (1986). Posteriormente, o próprio autor reconsiderou o espécime, passando a trata-lo como sinônimo júnior de *Herrerasaurus* (Novas 1993). Embora o escasso material preservado de *Frenquellisaurus* não possua nenhuma autapomorfia típica de *Herrerasaurus*, a sinonímia é muito provável, considerando-se argumentos topotípicos (ambos provêm da mesma unidade estratigráfica), e assumindo-se que as diferenças de proporção entre os espécimes sejam resultado de efeitos ontogenéticos (Langer & Benton 2006).

presa e mantê-la firme na boca. Além disso, a articulação intramandibular provavelmente era mantida coesa por um conjunto de ligamentos elásticos (Sereno & Novas 1993), que também poderiam agir absorvendo ou minimizando impactos gerados pela mordida. Outra adaptação consistente com um hábito predatório está nos membros anteriores que, devido à postura bípede, estavam livres para outras funções que não a locomoção. A mão dotada de três dígitos alongados e funcionais, munidos de garras afiadas (Figura 24) permitia ao animal agarrar e rasgar (Sereno 1993; Sereno 1999), ou mesmo manipular presas em potencial.



Figura 25: Concepção artística de um grupo de *Herrerasaurus*. No canto inferior direito, pode-se observar também um espécime de rincossauro, possivelmente *Hyperodapedon*²⁰. Ilustração de Jorge Blanco. Retirado de Bonaparte (2007).

²⁰ Embora os rincossauros da Formação Ischigualasto ainda sejam referidos ao gênero *Scaphonyx* em trabalhos recentes (e.g., Martinez et al. 2011), Langer & Schultz (2000) atribuem este táxon a *Hyperodapedon*.

***Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967**

No ano de 1962, um ano antes da descrição formal de *Herrerasaurus*, uma equipe de paleontólogos do Instituto Miguel Lillo, Tucumán, descobriu os restos de um pequeno vertebrado fossilizado em estratos da Formação Ischigualasto, Argentina. Entre os coletores, estava o paleontólogo argentino José Fernando Bonaparte que, em análise preliminar do material, pensou tratar-se este de um ornitíscio, ao que enviou o espécime a Rodolfo Magin Casamiquela para estudo. De fato, Casamiquela (1967) confirmou as suspeitas de Bonaparte, e publicou o espécime sob o nome *Pisanosaurus mertii*.

Pisanosaurus é reconhecido a partir de um espécime (PVL 2557) incompleto e semiarticulado. Fazem parte do holótipo parte do maxilar, provavelmente esquerdo, e do ramo mandibular direito, incluindo alguns dentes, bastante fragmentados (Figura 26 A a D), além de parte do pós-crânio. O esqueleto axial é composto de seis possíveis vértebras cervicais incompletas e semiarticuladas (Figura 26 E), sete dorsais incompletas e o molde de pelo menos cinco possíveis vértebras sacrais, além de fragmentos das costelas. A cintura escapular é representada pelo coracoide e pela escápula incompleta, e do membro peitoral se preservou apenas a impressão de três metacarpais. Os três elementos da cintura pélvica (ílio, ísquio e púbis) também estão fragmentados. A preservação do membro pélvico é um pouco melhor, incluindo parte do fêmur, a tíbia e fíbula direitas articuladas ao astrágalo e ao calcâneo, e parte do pé, incluindo diversos elementos tarsais, metatarsais e falanges parcialmente articulados.

Originalmente, Casamiquela (1967) considerou *Pisanosaurus* como um Ornithopoda basal, afinidade que viria a ser posteriormente contestada por outros autores. O autor reconheceu diversas características no espécime (e.g., ausência de uma diferenciação dentária, como a de Heterodontosauridae), o que o levou a concluir que, apesar de se tratar de um ornitíscio, *Pisanosaurus* seria um membro muito primitivo do grupo. Ainda que essa ideia tenha sido mantida em essência, não houve consenso sobre as relações de *Pisanosaurus* com outros Ornithischia. Nos anos seguintes à sua descrição, *Pisanosaurus* foi proposto como membro de Fabrosauridae (Thulborn 1971, 1972), ou como um táxon basal de Hypsilophodontidae (Galton 1972).

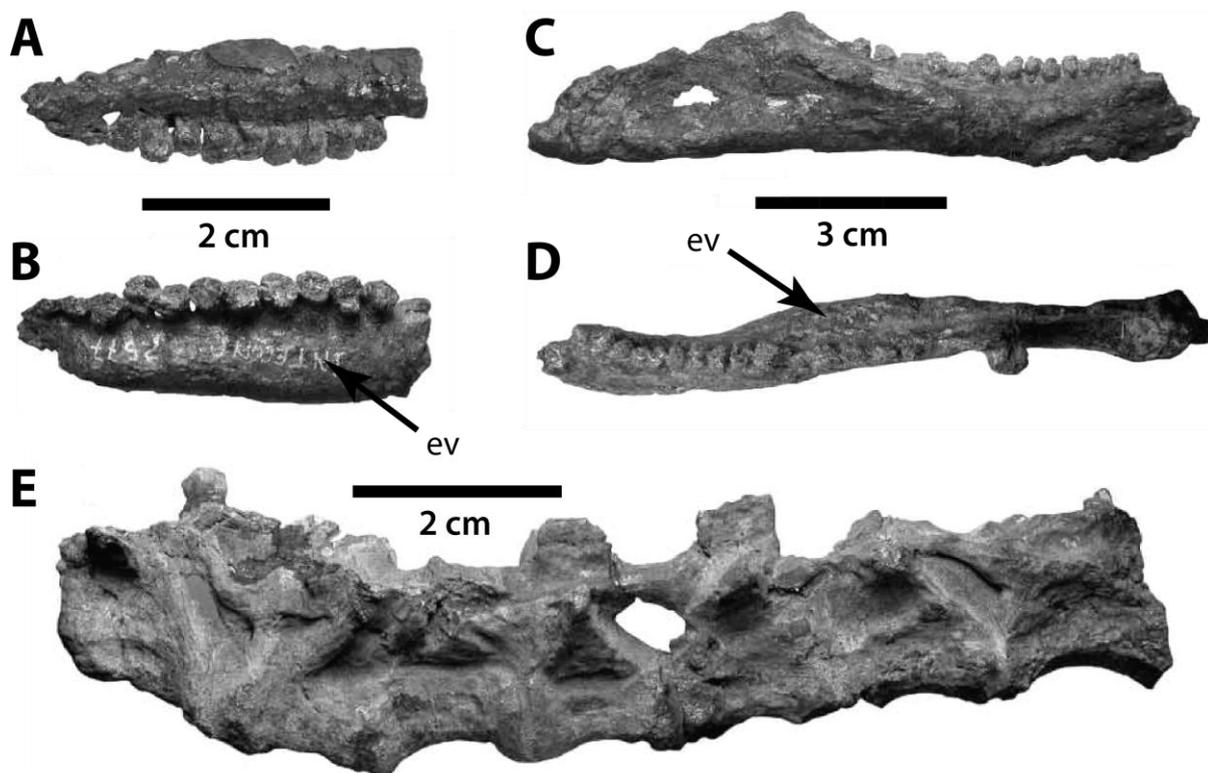


Figura 26: Fragmentos do maxilar em vista lateral (A) e oclusal (B) e do ramo mandibular direito (C em vista lateral; D em vista oclusal) de *Pisanosaurus mertii* (Formação Ischigualasto, Argentina). E, sequência vertebral de *Pisanosaurus*, de localização duvidosa no esqueleto axial. Modificado de (Irmis et al. 2007b). Abrev.: ev, possível espaço vestibular.

Bonaparte (1976) redescreveu os materiais atribuídos a *Pisanosaurus*, incluindo ao material do holótipo um bloco com a impressão de parte da cintura pélvica, ignorado por Casamiquela (1967). Segundo Bonaparte (1976), *Pisanosaurus* seria um membro de Heterodontosauridae, ideia suportada posteriormente por Cooper (1985). O autor argumentou que a dentição de *Pisanosaurus* seria de um grau bastante derivado, como a de heterodontossauros, e que tal semelhança seria uma forte evidência para associar os dois grupos. Bonaparte (1976) argumentou, dessa forma, que a falta de dentes caniniformes em *Pisanosaurus* não seria determinante para excluí-lo do grupo dos heterodontossaurídeos. Conforme Casamiquela (1967) argumentara, a dentição heterodonte, que em *Heterodontosaurus*, por exemplo, exprime-se em conspícuos dentes caniniformes (Figura 27), não ocorre em *Pisanosaurus*. Contudo, Bonaparte (1976) afirmava que os caniniformes seriam uma característica secundária, desenvolvida durante o lapso de tempo que separa *Pisanosaurus* (Triássico) dos membros típicos de Heterodontosauridae (Jurássico).

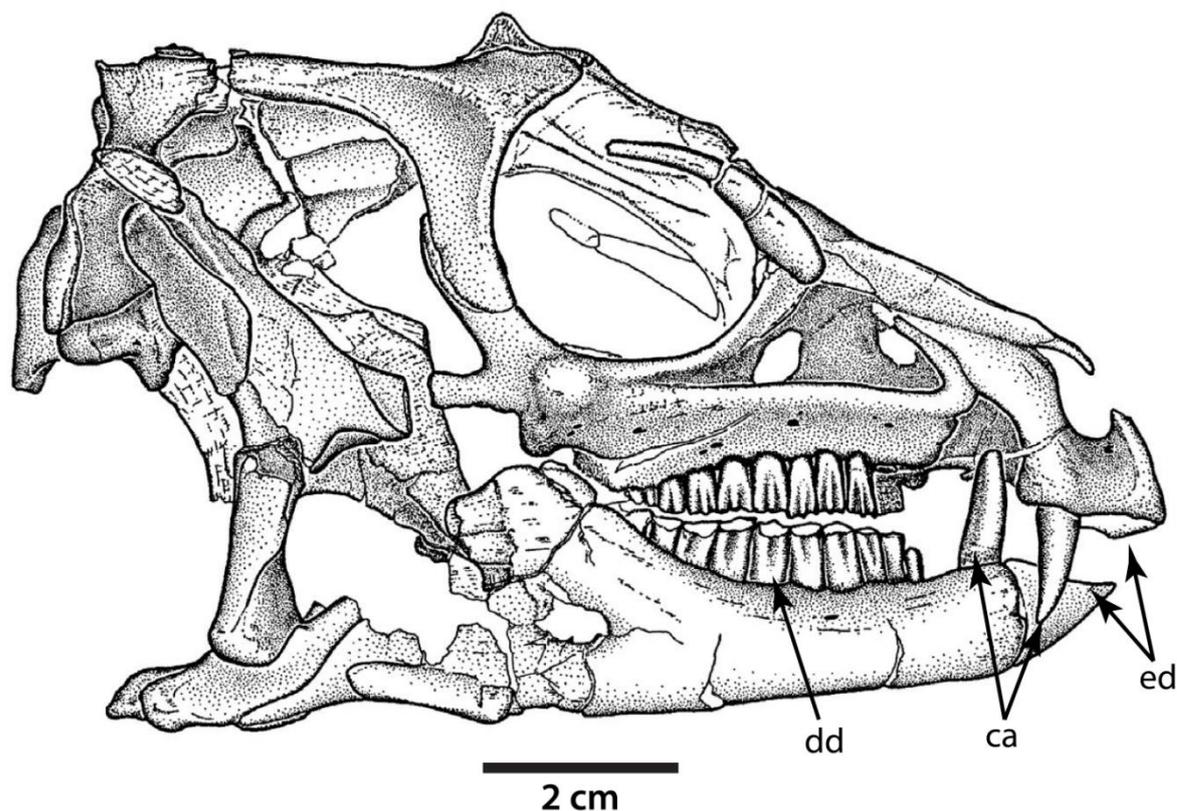


Figura 27: Crânio e mandíbula do ornitísquio *Heterodontosaurus*, do Jurássico da África do Sul, mostrando os dentes caniniformes bem desenvolvidos, o rostro edêntulo e os dentes distais adaptados para a mastigação. Modificado de Butler et al. (2007). Abrev.: ca, dentes caniniformes; dd, dentes distais; ed, porção rostral edêntula.

Ainda, Bonaparte (1976) reconheceu que *Fabrosaurus* seria, morfologicamente, o mais primitivo dos ornitísquios (ainda que seu registro não fosse tão antigo como *Pisanosaurus*). Desse modo, o autor assumiu que *Pisanosaurus* (e, por extensão, *Heterodontosauridae*) teria se originado de um grupo de fabrossaurídeos primitivos desconhecidos, em uma idade provavelmente mais antiga que a dos estratos da Formação Ischigualasto, pertencentes ao Triássico Superior.

Conforme apontado por Irmis et al. (2007b), apesar de ser um táxon-chave no entendimento da origem de Ornithischia, *Pisanosaurus* não foi prontamente incluído em estudos filogenéticos envolvendo o grupo. Novas (1989) foi o primeiro autor a incluir o táxon em uma análise filogenética. O autor concluiu, a partir de uma versão modificada da matriz de Gauthier (1986) que *Pisanosaurus* seria táxon-irmão de todos os demais ornitísquios, conclusão compartilhada por Weishampel & Witmer (1990), Langer (2004), Butler (2005) e Langer & Benton (2006). Uma série de características na morfologia dos dentes (e.g., a presença de uma oclusão dentária bem estabelecida; a existência de uma constrição na base da coroa dentária; a perda do

formato recurvo nos dentes maxilares e do dentário; a emarginação da série dentária maxilar) seria compartilhada entre *Pisanosaurus* e outros Ornithischia. Além disso, os dentes do maxilar e do dentário são recuados em direção lingual, o que deixa um espaço que poderia ser coberto por uma bochecha, formando uma cavidade vestibular (Figura 26 B, D). Tal característica poderia favorecer o hábito da mastigação. Contudo, *Pisanosaurus* também carece, segundo Weishampel & Witmer (1990), de diversos caracteres típicos do grupo, o que justificaria sua posição como o seu representante mais basal. Ainda de acordo com estes autores, os caracteres dentários compartilhados com Heterodontosauridae, apontados por Bonaparte (1976), seriam fruto de convergência, e não serviriam como argumento para uma afinidade mais restrita entre os táxons.

Sereno (1991b) observou que apenas o crânio e a mandíbula de *Pisanosaurus* apresentavam sinapomorfias com Ornithischia; o pós-crânio, por sua vez, seria bastante plesiomórfico, o que apontaria o táxon como sendo o membro mais basal de Ornithischia (Sereno 1991b; 1997; 1999). Ainda, Sereno (1991b) argumentou que os elementos do membro escapular, por serem demasiado pequenos, provavelmente não pertenceriam ao mesmo espécime que o restante do esqueleto. Irmis et al. (2007b) discordaram desse ponto de vista, afirmando que o critério de tamanho não justificaria a separação do holótipo em mais de um espécime. Além disso, os autores afirmaram que, de qualquer maneira, o membro escapular não apresentaria quaisquer informações filogenéticas. Contudo, a disparidade entre o tamanho dos membros (Figura 28) sustenta a hipótese de que *Pisanosaurus* fosse um animal bípede e possivelmente cursorial (Casamiquela 1967; Bonaparte 1976; Bonaparte 2007). Irmis et al. (2007b) ainda argumentaram que todos os materiais pertenciam ao mesmo espécime por possuírem similar preservação, e estarem conservados parcialmente articulados (Bonaparte 1976).

Norman et al. (2004) também questionaram o fato de os materiais de *Pisanosaurus* representarem um só espécime. Segundo os autores, o crânio e o pós-crânio de *Pisanosaurus* proveriam sinais filogenéticos completamente distintos: enquanto o crânio possui uma série de características ornitisquianas, que possivelmente indicariam *Pisanosaurus* como um membro de Genasauria (clado que inclui Thyreophora e Cerapoda), ou até mesmo de Cerapoda, o pós-crânio nem mesmo possuiria caracteres típicos de Dinosauria. Contudo, se de fato todos os

materiais de *Pisanosaurus* consistissem de um só táxon, como proposto, Norman et al. (2004) sugeriram que ele se tratasse de um Genasauria indeterminado.



Figura 28: Concepção artística de um grupo de *Pisanosaurus*. Em primeiro plano, indivíduo em posição quadrúpede (mas atentando para a diferença de tamanho dos membros escapular e pélvico). Ao fundo, dois indivíduos em postura bípede. Ilustração de Jorge Blanco. Retirado de Bonaparte (2007).

Em sua reanálise do material de *Pisanosaurus*, Irmis et al. (2007b) revisaram diversos aspectos da morfologia do táxon. Repetidamente, os autores fizeram menção a má qualidade de preservação da maioria dos elementos, que reduziu drasticamente a quantidade disponível de informações. Por exemplo, Irmis et al. (2007b) afirmaram que a sequência de vértebras (Figura 26 E) tida como caudal por Casamiquela (1967), ou como cervical por Bonaparte (1976) não teria como ser identificada com certeza, devido à fragmentação. Além disso, a má preservação das vértebras (e também dos fêmures, da mão e de boa parte do pé) desqualificaria estas estruturas como fonte de informações filogenéticas. Irmis et al. (2007b) ainda afirmaram que não há argumentos para qualificar as vértebras sacrais descritas por Bonaparte (1976) como tal; segundo Irmis et al. (2007b) elas seriam meras vértebras de posição duvidosa.

Irmis et al. (2007b), apesar de refutarem o argumento de Norman et al. (2004) de que *Pisanosaurus* fosse uma quimera, concordaram com os autores no fato de que

os caracteres presentes no crânio (típicos de Ornithischia) são conflitantes com o sinal apresentado pelo pós-crânio, altamente plesiomórfico. Irmis et al. (2007b) ainda concordaram com a ideia de que *Pisanosaurus* fosse incluído em Genasauria, especialmente pelo fato de possuir a linha dos dentes recuada lingualmente, tanto na mandíbula quanto no maxilar (Figura 26 B, D). As características dentárias como, por exemplo, a presença de uma constrição entre a raiz e a coroa do dente foram consideradas sinapomorfias ambíguas de Ornithischia, uma vez que tal característica ocorre também em outros dinossauriformes, como os Silesauridae (Dzik 2003; Langer et al. 2013). De fato, Irmis et al. (2007b) não excluíram a possibilidade de que *Pisanosaurus* pudesse ser um dinossauriforme mais afim a Silesauridae que a Ornithischia, e que pudesse ter independentemente desenvolvido uma arcada dentária recuada lingualmente.

De maneira inversa, Ferigolo & Langer (2007) e Langer & Ferigolo (2013) sugeriram que, ao menos alguns táxons atribuídos a Silesauridae, como *Sacisaurus*, poderiam consistir de fato em ornitíscios, como *Pisanosaurus*, de modo que este deixaria de ser o único representante Triássico do grupo. Irmis et al. (2007b) descartaram essa hipótese, afirmando que caracteres usados para a defender (a presença da constrição nos dentes, e uma suposta homologia entre a extremidade rostral da mandíbula de silesaurídeos com o osso pré-dentário de muitos ornitíscios) seriam caracteres ambíguos. Além disso, os autores revisaram outros registros de possíveis ornitíscios triássicos ao redor do mundo, invalidando todos. Desse modo, eles concluíram que *Pisanosaurus* segue sendo o ornitíscio mais antigo conhecido, e o único com um registro seguramente atribuível ao Triássico.

***Eoraptor lunensis* Sereno et al., 1993**

No ano de 1991 (Sereno et al. 2013), um esforço conjunto de pesquisadores da Universidade de San Juan (Argentina) e da Universidade de Chicago (EUA) resultou na descoberta de um dos mais completos espécimes de um dinossauro basal. O holótipo foi brevemente descrito (Sereno et al. 1993) e recebeu o nome *Eoraptor lunensis*, sendo que uma extensa e detalhada descrição veio a ser publicada duas décadas após o trabalho original (Sereno et al. 2013). O gênero faz alusão à antiguidade do táxon – proveniente dos mesmos níveis estratigráficos onde abundam os materiais de *Herrerasaurus*, datados (Rogers et al. 1993; Martinez et al. 2011) para o final do Triássico Superior (Carniano). O epíteto específico indica a localidade onde

o material foi coletado (conhecida por “*Valle de la Luna*”) que inclui afloramentos do Membro Cancha de Bochas da Formação Ischigualasto, localizada no noroeste da Argentina.

O holótipo de *Eoraptor* (Figura 29) preserva a maior parte do esqueleto articulado, incluindo o crânio. A série vertebral está presente desde o atlas até a caudal 17. A cintura e o membro escapular, assim como a cintura e o membro pélvico estão quase completamente preservados, (com exceção de parte do úmero e algumas falanges). Além do holótipo, pelo menos outros sete espécimes são referidos a *Eoraptor*. Estes espécimes, representados principalmente por elementos isolados ou incompletos de espécimes adultos e subadultos (Serenó et al. 2013) ampliam a representatividade do táxon.

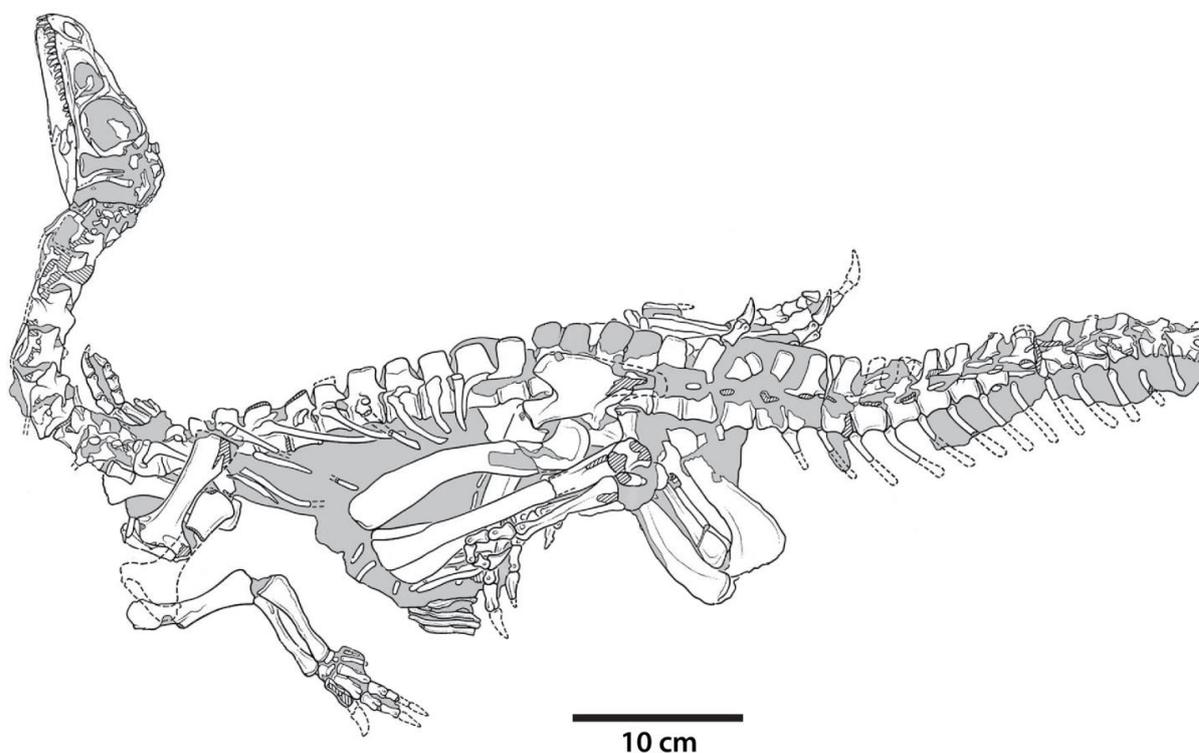


Figura 29: Diagrama ilustrativo do holótipo de *Eoraptor* (PVSJ 512). A ilustração conjuga alguns elementos visíveis apenas em um dos lados do espécime. As vértebras cervicais, por exemplo, são visíveis apenas em vista lateral direita, assim como a porção mais caudal do crânio, sendo representadas na figura de forma espelhada. Retirado de Sereno et al. (2013).

Se, por um lado, a anatomia de *Eoraptor* é bem conhecida graças à boa qualidade dos espécimes coletados, sua classificação é extremamente controversa (*vide* Langer et al. 2010), de certo modo ainda mais problemática que a de *Herrerasaurus*. Originalmente, *Eoraptor* foi considerado um terópodo basal (Serenó et al. 1993). Contudo, os autores ressaltaram que *Eoraptor* era primitivo em muitos

aspectos de sua estrutura, e que se assemelharia ao esperado de um ancestral dinossauriano (Serenó et al. 1993). Segundo os autores, tanto no crânio quanto no pós-crânio, faltavam características típicas de grupos mais derivados de Dinosauria (Ornithischia, Sauropodomorpha, Theropoda). Ainda assim, *Eoraptor* foi tentativamente posicionado como o membro mais basal de Theropoda, que no cladograma apresentado por Sereno et al. (1993) também incluía Herrerasauridae.

Serenó et al. (1993) enumeraram uma série de características suportando a relação de *Eoraptor* entre os terópodes, especialmente na morfologia da mão. Entre estas características, estariam a presença de falanges distais alongadas, e fossas extensoras bem desenvolvidas no metacarpo. Esses dois atributos caracterizavam uma mão relativamente grande, e com grande capacidade apreensora (Figura 30). A presença de falanges ungueais em forma de garra também sugeriu aos autores uma afiliação junto a Theropoda. Outras características apontadas por Sereno et al. (1993) que reforçariam essa classificação são a redução extrema dos dígitos IV e V da mão; presença de epipófises alongadas nas vértebras cervicais; e a presença de grandes espaços ocos nos ossos longos.

O posicionamento de *Eoraptor* entre os Theropoda foi aceito por diversos autores subsequentes (Novas 1993, 1996; Sereno 1999; Tykoski 2005; Ezcurra 2006, 2010; Irmis et al. 2007a; Irmis 2011; Nesbitt et al. 2010b; Nesbitt 2011), embora algumas características originalmente propostas por Sereno et al. (1993) tenham sido reavaliadas em outros trabalhos. Por exemplo, Novas (1993) ressaltou que a presença de pneumaticidade em ossos pós-cranianos é uma característica amplamente distribuída entre Ornithodira, não sendo exclusiva de Theropoda, argumento também defendido por Langer (2004) e Langer & Benton (2006). Contudo, foram também erigidos novos caracteres que vinculariam *Eoraptor* (e *Herrerasaurus*) a Theropoda, muitos deles amplamente criticados – *vide*, por exemplo, Langer (2004). Nesbitt (2011), em uma das filogenias mais recentes a defender a ideia de que *Eoraptor* e Herrerasauridae são terópodes, baseou seu argumento em pelo menos treze sinapomorfias (cinco delas ambíguas). Entre elas, estão presentes versões revisadas dos caracteres previamente propostos por Sereno et al. (1993) e Novas (1993) para a morfologia da mão. Outras sinapomorfias incluem o úmero curto, com menos de 60% do comprimento do fêmur, característica modificada de Novas (1993), e o fêmur com a parede óssea bastante delgada (entre 20 e 30% do diâmetro).



Figura 30: Concepção artística de *Eoraptor*, atuando como predador (no caso, sobre um pequeno cinodonte). Nesta imagem nota-se a mão bem desenvolvida, dotada de garras, um dos atributos que sugeriam uma afinidade do táxon com Theropoda. Ilustração de Jorge González. Retirado de Novas (2004).

Autores como Langer (2004), Langer & Benton (2006), Yates (2007b), Martinez & Alcober (2009) e Brusatte et al. (2010a) propuseram, por sua vez, um panorama alternativo, em que *Eoraptor* (de maneira similar ao que fora proposto para Herrerasauridae) seria um Saurischia basal à dicotomia Sauropodomorpha + Theropoda. Dentre os argumentos utilizados pelos autores para apoiar esta proposta, figuram algumas críticas com relação a caracteres previamente usados para vincular *Eoraptor* a Theropoda. Por exemplo, Langer (2004) observou que a presença de um recesso ventral no ectopterigoide, que segundo Sereno (1999) seria comum a *Eoraptor* e Theropoda, é encontrada também no saurópodomorfo *Thecodontosaurus* (Yates 2003a).

Ainda de acordo com Langer (2004), as epipófises cervicais alongadas não representariam sinapomorfia de Theropoda (*contra* Sereno et al. 1993). Apesar de ocorrer em *Eoraptor* e em muitos Theropoda, como proposto por Sereno et al. (1993), este caractere também estaria presente em diversos Sauropodomorpha (e.g. *Thecodontosaurus*, *Plateosaurus*). Além disso, alguns terópodes basais (e.g. *Liliensternus*, *Elaphrosaurus*) careceriam de epipófises alongadas (Langer 2004). Adicionalmente, Langer & Benton (2006) chamam a atenção para o fato de que as adaptações da mão de *Eoraptor* e de *Herrerasaurus* (Novas 1993; Sereno 1993; Sereno et al. 1993) poderiam ser meras convergências, e não necessariamente consistiriam em sinapomorfias de Theropoda. A lista de caracteres considerados problemáticos por Langer (2004) e Langer & Benton (2006) ainda inclui diversos caracteres propostos para vincular Herrerasauridae (mas não *Eoraptor*) a Theropoda.

Uma terceira hipótese foi erigida recentemente por Martinez et al. (2011). Tomando por base a descoberta de um novo terópodo para a Formação Ischigualasto (*Eodromaeus murphi*), os autores reavaliaram as relações filogenéticas dos representantes basais de Dinosauria e concluíram que *Eoraptor* não pertencia a Theropoda, mas sim a Sauropodomorpha. Além de não apresentar nenhum dos atributos que caracterizam Theropoda segundo a matriz de dados de Martinez et al. (2011), *Eoraptor* exibiria diversas características até então reconhecidas apenas em sauropodomorfos (Martinez et al. 2011). Citam-se nesse aspecto a presença de uma narina grande, um ramo ventral do esquamosal bastante delgado, e o fato de o primeiro dente do dentário se inserir em uma posição mais distal da mandíbula, deixando um pequeno espaço edêntulo em sua porção mesial (Figura 31). Os autores argumentam ainda, quanto a este último caractere, que o fato de a extremidade rostral da mandíbula carecer de dentes e possuir uma concentração de forames poderia indicar a presença de um bico na mandíbula, como proposto para outros sauropodomorfos (Sereno 2007b). Além disso, características na morfologia dos dentes levaram os autores a cogitar que a dieta de *Eoraptor* fosse onívora ou até mesmo estritamente herbívora, contradizendo a hipótese original (Sereno et al. 1993) de que o táxon fosse um predador. Além dos caracteres cranianos, os autores apontam a rotação medial da primeira falange do dígito I da mão e a morfologia do astrágalo (com uma aresta craniomedial projetada cranialmente) como características pós-cranianas que vinculariam *Eoraptor* a Sauropodomorpha.

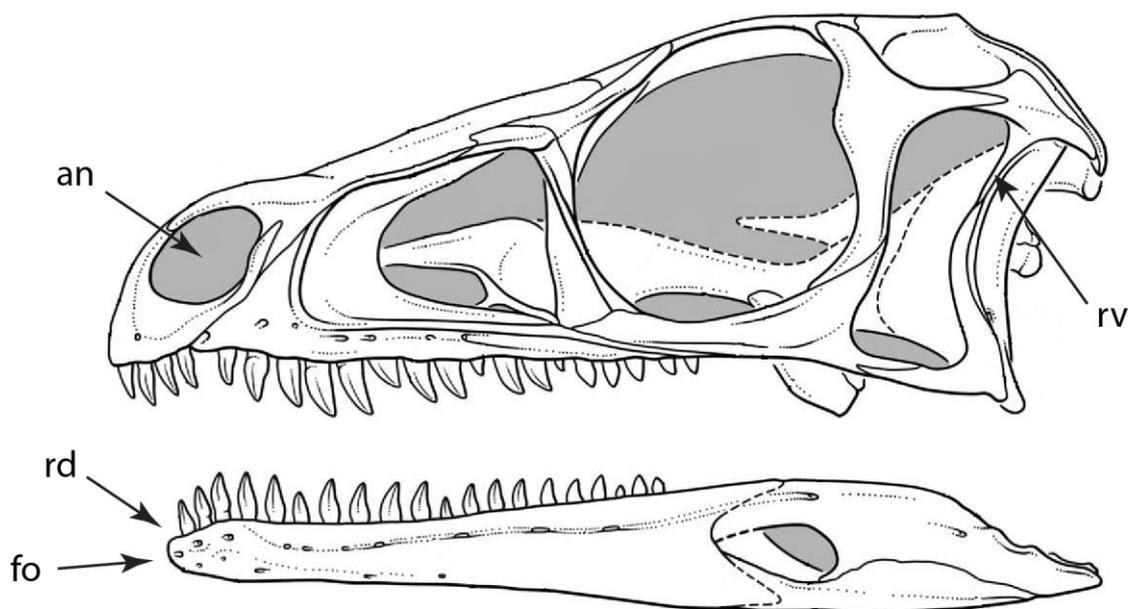


Figura 31: Reconstrução do crânio de *Eoraptor*, com base no holótipo. As setas indicam caracteres típicos de Sauropodomorpha, reconhecidos no crânio (*vide* texto). Abrev.: an, abertura nasal; fo, forames; rd, recuo dos dentes mandibulares em sentido distal; rv, ramo ventral do esquamosal. Modificado de Sereno et al. (2013).

A proposta de Martinez et al. (2011) foi apoiada junto à extensa descrição do holótipo e de outros materiais referidos a *Eoraptor*, apresentada por Sereno et al. (2013). Os autores não apenas reconheceram a validade da inclusão de *Eoraptor* junto a Sauropodomorpha, como também apontaram que diversas evidências originalmente usadas para defender uma relação com Theropoda eram baseadas em materiais desarticulados e erroneamente associados a *Eoraptor*. De fato, Sereno et al. (2013) afirmaram que muitos desses elementos isolados são hoje reconhecidos como pertencentes a *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011). Os autores ainda ressaltaram a importância de descobertas posteriores à descrição de *Eoraptor*, como a descrição de diversos sauropodomorfos do Triássico da Argentina e do Brasil (Langer et al. 1999; Martinez & Alcober 2009; Cabreira et al. 2011), que levaram a esta reavaliação das relações de *Eoraptor*. De fato, a filogenia recentemente apresentada por Cabreira et al. (2016) segue suportando a inclusão de *Eoraptor* junto aos Sauropodomorpha.

***Panphagia protos* Martinez & Alcober, 2009**

A partir de materiais em sua maioria desarticulados, porém em associação, coletados pela equipe do Museo de Ciencias Naturales de San Juan em 2006, Martinez & Alcober (2009) descreveram um sauropodomorfo primitivo de pequeno

porte, denominado *Panphagia protos*. Apesar de bastante incompleto (Figura 32), o material de *Panphagia* revestiu-se de grande importância por aumentar a diversidade de Sauropodomorpha para estratos do Ischigualastense²¹.

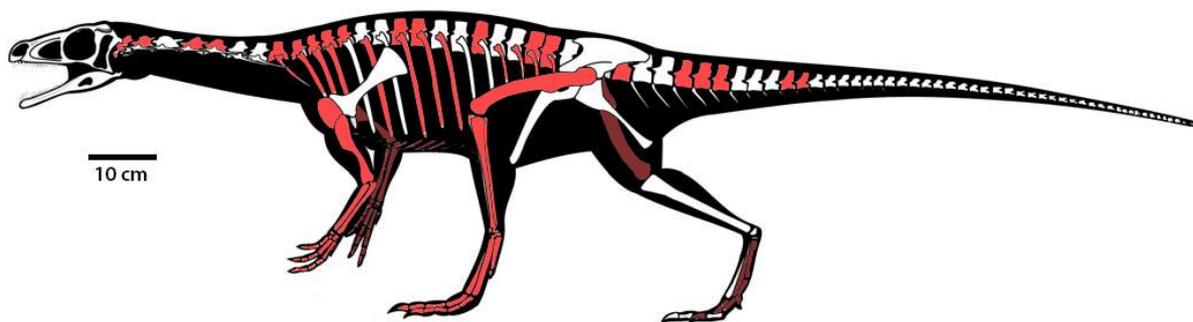


Figura 32: Reconstrução do esqueleto e da silhueta do saurodomorfo basal *Panphagia protos* (Formação Ischigualasto, Argentina) em posição de vida. Os elementos faltantes são indicados em vermelho. Modificado de (Martinez & Alcober 2009).

Panphagia possui um tamanho corporal relativamente pequeno, sendo ligeiramente maior que *Eoraptor*, de comprimento estimado em cerca de 150 cm (Serenio et al. 2013). Em termos de proporções, difere deste por ser axialmente mais alongado, e por ter os ossos do membro pélvico relativamente mais curtos (Martinez & Alcober 2009).

O crânio de *Panphagia* é bem preservado, ainda que desarticulado. O táxon possui um nasal curto, e os processos internariais são arqueados dorsalmente, como em *Eoraptor* (Serenio et al. 2013) e saurodomorfos mais avançados, como *Plateosaurus* (Galton 1985b) e *Lufengosaurus* (Barrett et al. 2005). É característica de *Panphagia* a presença de uma fossa craniocaudalmente alongada, localizada na base do processo cranioventral do nasal, caudalmente à abertura nasal. A presença de um forame quadrado grande, afastado do ramo quadrado também caracteriza *Panphagia*. A mandíbula possui um sulco profundo (Figura 33 A, C) em sua superfície lateral, similar (Figura 31) à de *Eoraptor* (Serenio et al. 2013) e *Pampadromaeus* (Cabreira et al. 2011), embora não seja tão marcado neste último. O processo retroarticular longo e lateromedialmente alargado também é reportado entre as características diagnósticas de *Panphagia* (Martinez & Alcober 2009).

²¹ À época da descrição de *Panphagia*, *Saturnalia tupiniquim* era o único saurodomorfo reconhecido para estratos pré-norianos (Martinez & Alcober 2009). Posteriormente, viriam a ser descritos *Chromogisaurus novasi* (Ezcurra 2010), *Pampadromaeus barberenai* (Cabreira et al. 2011) e *Buriolestes schultzi* (Cabreira et al. 2016), para o Neotriássico da Argentina e do Brasil. Com a reavaliação de *Eoraptor* (Martinez et al. 2011; Serenio et al. 2013), por fim, ampliou-se a diversidade de saurodomorfos para estratos de idade Ischigualastense (Martinez et al. 2013a).

Os dentes (preservados apenas no dentário) apresentam o padrão típico de Sauropodomorpha, com uma constrição na base e dentículos grandes (Figura 33 D, E). Possuem saliências tanto labial quanto lingualmente, de maneira similar a *Thecodontosaurus* e *Eoraptor* (Benton et al. 2000; Sereno et al. 2013). Além disso, a diferenciação dentária típica de sauropodomorfos é evidente em *Panphagia*. Nesse sentido, observa-se que os dentes posicionados no quarto rostral do dentário possuem a coroa mais alta, e a serração menos marcada. Os dentes mais distais são menores e em formato de folha, com serrilhas evidentes.

Além das características dentárias, outros atributos na região do crânio e da mandíbula de *Panphagia* sugerem sua afinidade com Sauropodomorpha. Nesse sentido, citam-se, por exemplo, a presença de uma narina externa de grandes proporções e a margem ventral do dentário côncava, quando tomada em norma lateral. A redução da fenestra mandibular (Figura 33 A, B), característica também presente em *Eoraptor* (Martinez & Alcober 2009) e a presença de uma crista rudimentar ventral à linha dos dentes na superfície lateral do dentário também caracterizariam Sauropodomorpha, embora de maneira ambígua segundo Martinez & Alcober (2009).

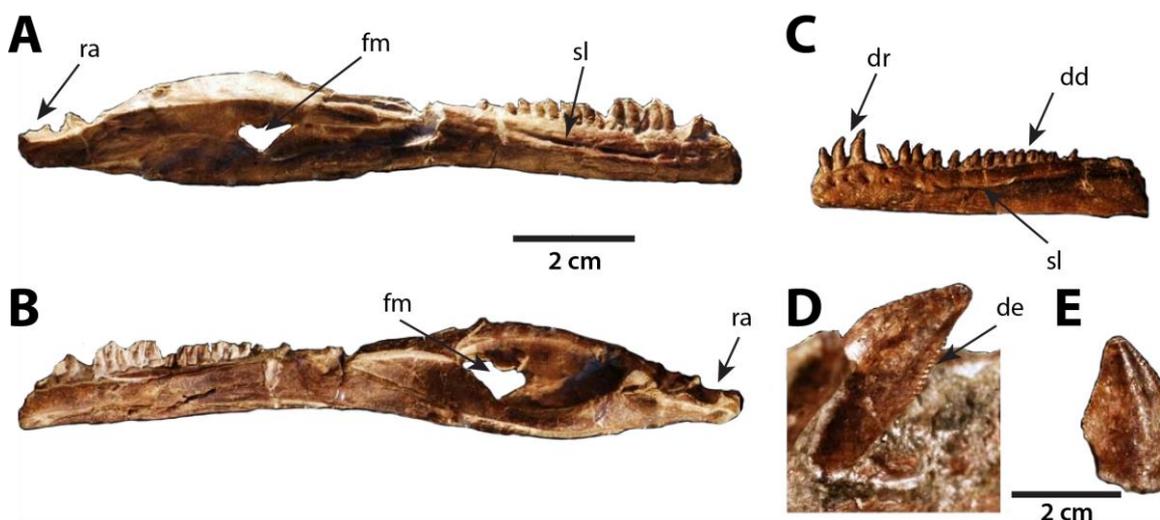


Figura 33: Mandíbula e dentição de *Panphagia protos* (Formação Ischigualasto, Argentina). Em A e B, ramo mandibular direito, em vistas lateral e medial, respectivamente. Em C, fragmento do dentário esquerdo, em vista lateral. Em D e E, dentes de posição distal. Modificado de Martinez & Alcober (2009). Abrev.: dd, dentes de posição distal; de, dentículos; dr, dentes de posição rostral; fm, fenestra mandibular; ra, processo retroarticular; sl, sulco mandibular.

Diversos elementos isolados do esqueleto axial são atribuídos ao holótipo de *Panphagia*, incluindo três vértebras cervicais, fragmentos da série dorsal, a primeira

sacral primordial e segmentos parcialmente articulados da cauda. Proporcionalmente, se comparado a *Eoraptor*, *Panphagia* possui vértebras mais alongadas e mais baixas, tanto na série cervical quanto na caudal (Martinez & Alcober 2009). Destaca-se, na série cervical, a presença de cicatrizes de formato oval na superfície lateral do bordo posterior dos centros (Figura 34 A), uma característica autapomórfica de *Panphagia* (Martinez & Alcober 2009). Além disso, não há evidência de aberturas pleurocélicas nas vértebras cervicais, ao que *Panphagia* se assemelha a *Eoraptor* (Martinez & Alcober 2009). A presença dessas estruturas é típica de terópodes (Rauhut 2003; Martinez et al. 2011). Por outro lado, o alongamento das cervicais é considerado por Martinez & Alcober (2009) uma sinapomorfia (ainda que ambígua) de Sauropodomorpha, ainda que Langer & Benton (2006) tenham afirmado, seguindo Gauthier (1986), que esta característica seja comum a todos os Saurischia. Outra característica típica de Sauropodomorpha estaria, segundo Martinez & Alcober (2009), presente na primeira sacral primordial, cujo processo transversal teria sua porção mais caudal separada da lâmina ilíaca (Figura 34 B).

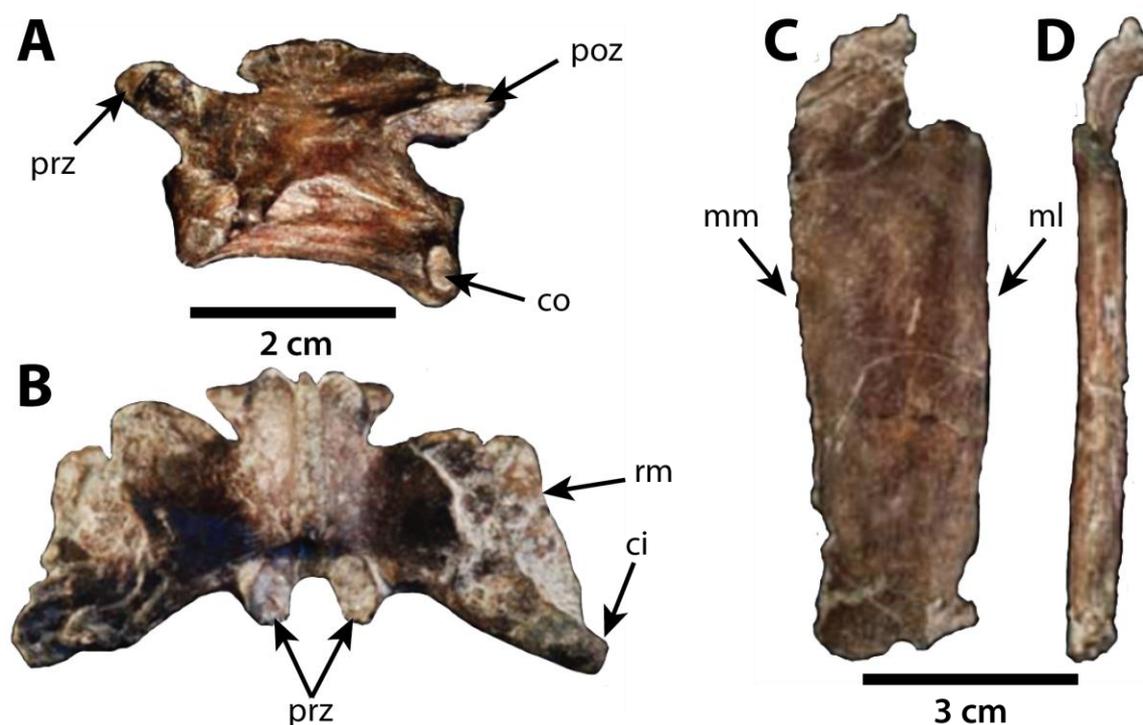


Figura 34: Elementos selecionados do pós-crânio de *Panphagia*. Em A, vértebra cervical, apontando a cicatriz oval que caracteriza *Panphagia*. Em B, primeira vértebra sacral primordial, em vista dorsal, mostrando a porção caudal do processo transversal, recuada medialmente, o que cessaria o contato lateral com o ílio. Em C, púbis em vista cranial, mostrando as margens medial e lateral subparalelas, e em D, púbis em vista lateral, mostrando a reduzida espessura da lâmina ilíaca. Modificado de Martinez & Alcober (2009). Abrev.: ci, contato do processo transversal da vértebra sacral com o ílio; co, cicatriz oval da vértebra cervical; ml, margem lateral do púbis; mm, margem medial do púbis; poz, pós-zygapófise; prz, prezygapófise; rm, recuo medial da margem lateral do processo transversal.

A cintura pélvica do holótipo está representada pelos seus três elementos, ainda que o púbis seja fragmentário. Destaca-se a morfologia do “*apron*” púbico, em forma de lâmina (Figura 34 D) e com as margens medial e lateral subparalelas (Figura 34 C), característica apontada por Martinez & Alcober (2009) como sinapomorfia ambígua de Sauropodomorpha. A escápula de *Panphagia* é, por sua vez, peculiar por ter uma grande expansão craniocaudal em sua porção distal, quando tomada em vista lateral (Figura 35 A) ou medial. Essa expansão é quase três vezes maior que o mínimo comprimento craniocaudal da lâmina escapular. Táxons como *Saturnalia* (Figura 35 B) ou *Eoraptor* (Figura 35 C), por sua vez, possuem uma expansão menor, com algo em torno de duas vezes o comprimento craniocaudal mínimo da lâmina escapular (Langer et al. 2007a; Sereno et al. 2013). Além disso, *Panphagia* se assemelha a estes táxons por possuir a margem dorsal do processo acrômio e da glenoide convergindo dorsalmente de maneira suave em direção à lâmina escapular (Figura 35). Em *Herrerasaurus*, a margem dorsal do processo acrômio e a margem cranial da lâmina escapular são quase perpendiculares (Sereno 1993), e condição similar é apresentada na reconstrução da escápula de *Eoraptor* (Sereno et al. 2013), ainda que a observação direta do fóssil (PVSJ 512) sugira que a margem dorsal do acrômio conecte-se suavemente à lâmina escapular (Figura 35), como em *Panphagia* e *Saturnalia*.

Por fim, *Panphagia* possui alguns elementos do membro pélvico preservados. A tíbia é alongada e bastante similar, em termos gerais, à de saurísquios basais como *Eoraptor*, *Herrerasaurus* e *Saturnalia* (Martinez & Alcober 2009). Ressalta-se a morfologia de sua epífise distal, subretangular e com um comprimento lateromedial maior que o comprimento craniocaudal. Essa condição é, segundo Martinez & Alcober (2009) muito expressiva em sauropodomorfos avançados como *Riojasaurus*, *Plateosaurus*, *Massospondylus*, do Eojurássico da África do Sul ou *Adeopapposaurus*, do Eojurássico da Argentina (Huene 1926; Cooper 1981; Novas 1989; Apaldetti et al. 2011). Completam o conjunto de materiais preservados um astrágalo, cuja faceta fibular é transversalmente estreita em vista dorsal, como em Sauropodomorpha (Martinez & Alcober 2009), o terceiro metatarso, três falanges pedais e uma falange ungueal do pé, possivelmente pertencente ao dígito 3.

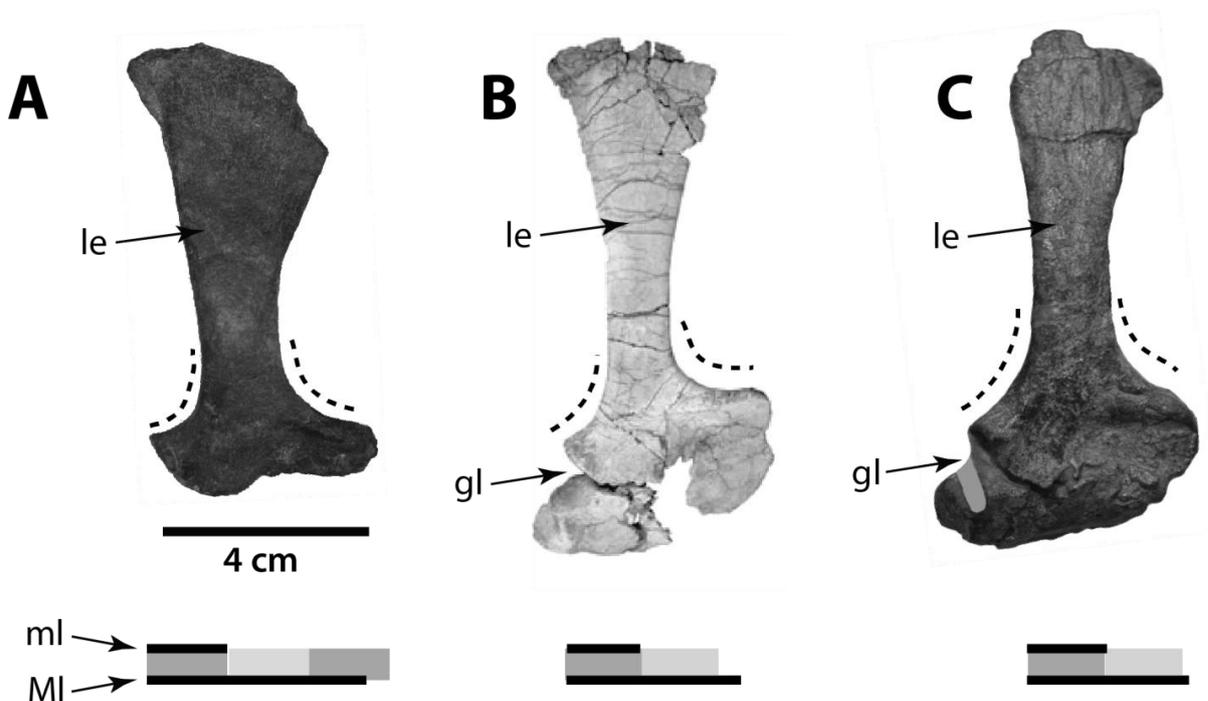


Figura 35: Comparação entre a escápula de *Panphagia* (A, espelhado), com o escapulocoracoide de *Saturnalia* (B) e *Eoraptor* (C), mostrando a expansão distal da lâmina escapular e a curvatura suave (linhas pontilhadas) da lâmina ao convergir em direção ao processo acrómio e à glenoide. As linhas pretas abaixo da representação de cada espécime indicam as larguras mínima e máxima da lâmina escapular. Os blocos de cor cinza reproduzem a largura mínima da lâmina, para comparação com sua largura máxima. Abrev.: gl, glenoide; le, lâmina escapular; ml, menor largura da lâmina escapular; MI, maior largura da lâmina escapular. A, modificado de Martinez & Alcober (2009); B, modificado de Langer et al. (2007a); C, modificado de Sereno et al. (2013).

***Chromogisaurus novasi* Ezcurra, 2010**

No ano seguinte à publicação de *Panphagia*, Ezcurra (2010) apresentou mais um sauropodomorfo para a Formação Ischigualasto da Argentina. Batizado de *Chromogisaurus novasi*, o espécime possuía tamanho similar a *Eoraptor* e *Saturnalia* e, segundo Ezcurra (2010), comprimento corporal estimado em dois metros. O holótipo de *Chromogisaurus* é bastante incompleto, sendo restrito a três vértebras caudais²², a porção proximal da ulna direita, um ílio, um fragmento do ísquio, um fragmento do escapulocoracoide e boa parte do membro pélvico (Figura 36).

²² Martinez et al. (2013a) efetuaram uma revisão do material-tipo de *Chromogisaurus*, apresentando novos materiais, e propondo para alguns elementos uma identidade diferente do proposto originalmente por Ezcurra (2010). Nesse sentido, uma nova vértebra caudal foi reportada ao holótipo (originalmente eram apenas duas), assim como um fragmento do escapulocoracoide. Além disso, o fragmento proposto por Ezcurra (2010) como uma extremidade proximal da ulna foi reavaliado como sendo a porção articular da mandíbula de um rincossauro (incluindo os ossos articular, pré-articular, suprangular e angular). Ainda, o metatarsal V proposto por Ezcurra (2010) foi identificado como um arco hemal.



Figura 36: Silhueta inferida para *Chromogisaurus novasi* (Formação Ischigualasto, Argentina), situando os elementos preservados, conforme originalmente proposto. Modificado de Ezcurra (2010).

As três vértebras caudais de *Chromogisaurus* possuem posições distintas na cauda do animal, sendo uma mais proximal e duas próximas ao ponto médio da cauda (Figura 37). A vértebra de posição mais proximal possui o centro proporcionalmente mais curto e mais alto que o das outras vértebras, e o processo transversal esquerdo é curvado cranialmente, de maneira similar a *Saturnalia* (Ezcurra 2010). A articulação entre as vértebras caudais não apresenta um complexo hiposfeno-hipantro, ao que *Chromogisaurus* contrasta com a condição típica de neoterópodos basais (Ezcurra & Cuny 2007). Ezcurra (2010) ainda advogou que, em táxons como *Saturnalia* e *Guaibasaurus*, as pós-zigapófises são separadas uma da outra por um profundo sulco medial, morfologia que não ocorreria em *Chromogisaurus*. Martinez et al. (2013a) discordaram desta asserção, e demonstraram a presença de um marcado sulco medial (Figura 37 B, E) nas vértebras de *Chromogisaurus*, além de reportarem uma terceira vértebra caudal para o espécime, localizada distalmente à vértebra caudal mais distal originalmente descrita. O centro das vértebras caudais mais distais possui um leve sulco em sua superfície ventral, ao contrário do centro da vértebra caudal proximal, cuja superfície ventral é transversalmente convexa (Figura 37 D).

Do apêndice escapular, fora originalmente reportado um fragmento proximal da ulna (Ezcurra 2010), mas sua afinidade a *Chromogisaurus* foi descartada por Martinez et al. (2013a), que redefiniu sua identidade como pertencente a parte do ramo mandibular de um rincossauro. Além disso, Martinez et al. (2013a) apresentaram um fragmento do escapulocoracoide esquerdo. Embora este elemento esteja extremamente fragmentado, os autores avaliaram que sua estrutura fosse similar a dinossauros contemporâneos a *Chromogisaurus*, como *Panphagia*, *Eoraptor*,

Saturnalia e *Eodromaeus*. A face articular da glenoide, por exemplo, projeta-se caudoventrolateralmente, como nos táxons supracitados (Martinez et al. 2013a).

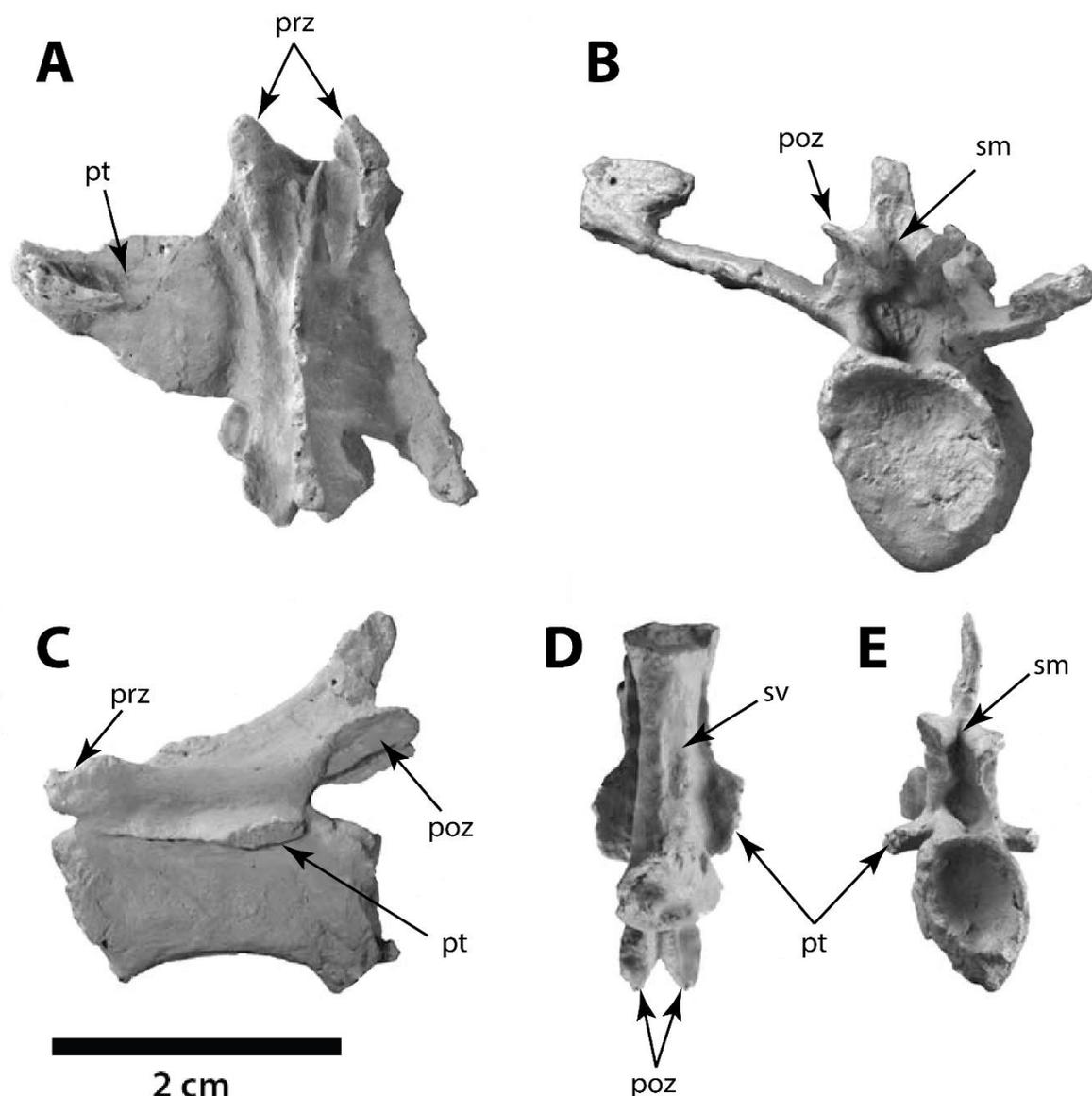


Figura 37: Vértices caudais de *Chromogisaurus novasi* (Formação Ischigualasto, Argentina). A, B, vértebra caudal proximal em vista dorsal e caudal, respectivamente. C, D, E, vértebra caudal de posição mais distal em vistas lateral, ventral e caudal, respectivamente. Modificado de Martinez et al. (2013a). Abrev.: poz, pós-zigapófise; prz, prezigapófises; pt, processo transverso; sm, sulco medial; sv, sulco ventral.

O holótipo de *Chromogisaurus* possui a maior parte da estrutura do ílio direito preservada. Assemelha-se ao de muitos dinossauros basais como *Saturnalia* (Figura 38 C), *Panphagia* (Figura 38 D) e *Guaibasaurus* (Langer et al. 1999; Langer 2003; Martinez & Alcober 2009; Bonaparte et al. 1999; Bonaparte et al. 2007; Langer et al. 2011) por ter a perfuração do acetábulo incipiente, como visto pela sua margem ventral levemente côncava, quase reta (Figura 38 A, B), além de possuir um processo pós-acetabular bem desenvolvido. A fossa breve e a plataforma breve são bem

desenvolvidas (Figura 38). A crista supracetabular do ílio de *Chromogisaurus* se projeta lateralmente, como em *Saturnalia* e *Panphagia*, por exemplo, e contrastando com a condição apontada por Ezcurra & Cuny (2007) para neoterópodos, cuja crista supracetabular se projeta lateroventralmente, encobrendo parcialmente o acetábulo em vista lateral.

Dorsalmente, a lâmina supracetabular de *Panphagia* é reta (Figura 38), como na maioria dos dinossauros basais (Ezcurra 2010). A superfície medial da lâmina supracetabular apresenta três cicatrizes que indicam a presença de três vértebras sacrais. A cicatriz da primeira sacral primordial apresenta o formato de “C” invertido, típico de saurísquios basais (Langer & Benton 2006). A cicatriz da segunda sacral primordial é subretangular, e caudalmente a esta, ocorre uma terceira cicatriz, que indica a presença de uma caudossacral (Ezcurra 2010), como também é reportado para *Saturnalia* (Langer 2003). Ezcurra (2010) apontou ainda um fragmento de osso como sendo possivelmente parte do ísquio, mas Martinez et al. (2013a) descartaram essa possibilidade, uma vez que o fragmento é muito incompleto para possibilitar uma identificação precisa.

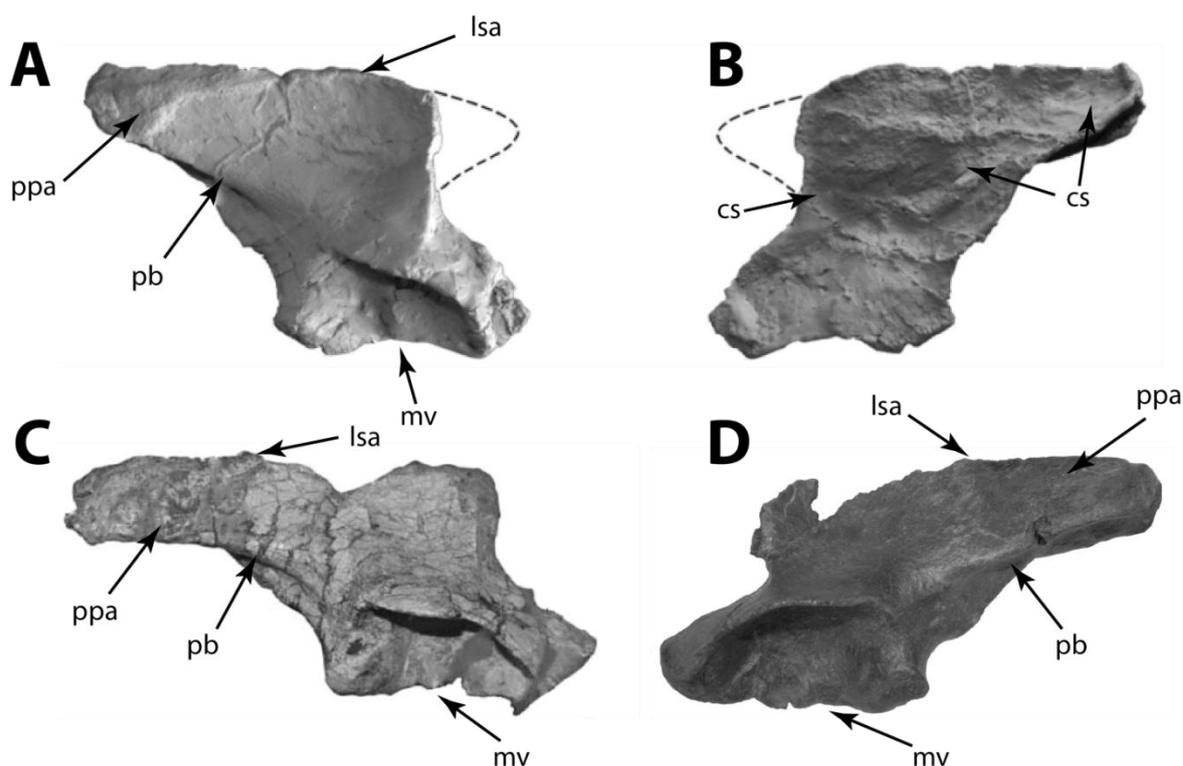


Figura 38: Ílio de *Chromogisaurus* em vista lateral (A) e medial (B). Em C, ílio de *Saturnalia*, em vista lateral e em D, ílio de *Panphagia*, também em vista lateral. Detalhe para a margem dorsal da lâmina supracetabular, praticamente reta. A e B, modificado de Martinez et al. (2013a). B, modificado de Ezcurra (2010). Abrev.: cs, cicatriz articular da costela sacral; lsa, margem dorsal da lâmina supracetabular; mv, margem ventral da área acetabular do ílio; pb, plataforma breve; ppa, processo pós-acetabular.

Dois fragmentos, correspondentes aos dois fêmures, também fazem parte do holótipo de *Chromogisaurus*. Os dois fêmures foram bastante comprimidos lateromedialmente durante a fossilização (Martinez et al. 2013a). Ainda assim, muito da estrutura do osso pode ser observada. O fêmur possui a curvatura sigmoide típica de dinossauros, e a cabeça femoral é rotacionada craniomedialmente, como em outros dinossauros e dinossauros basais (Carrano 2000; Hutchinson 2001a). Uma fossa elíptica, localizada ventralmente à plataforma trocântérica, foi proposta por Ezcurra (2010) como uma autapomorfia de *Chromogisaurus*. Martinez et al. (2013a) afirmaram, contudo, que tal depressão é um artefato decorrido da deformação tafonômica sofrida pelo fêmur durante a fossilização, como evidenciado pela grande quantidade de fraturas próximas à fossa. O quarto trocânter está preservado, mas sua incompletude impede definir se sua morfologia é simétrica ou assimétrica.

A tíbia e a fíbula também estão preservadas, em ambos os membros posteriores do espécime, ainda que alguns elementos estejam fragmentados. Do mesmo modo que nos fêmures, os segmentos epipodiais de *Chromogisaurus* sofreram forte compressão lateromedial. Completam o conjunto de elementos preservados do membro pélvico um metatarsal e um conjunto de falanges pedais articuladas, incluindo a ungueal. Contudo, Ezcurra (2010) e Martinez et al. (2013a) discordaram sobre a localização destes elementos. Adicionalmente, Martinez et al. (2013a) se opuseram à interpretação de Ezcurra (2010) acerca do metatarsal V. Para Martinez et al. (2013a) este elemento na verdade representa um arco hemal, severamente comprimido lateromedialmente.

Ainda que muitas características apontadas por Ezcurra (2010) para diferenciar *Chromogisaurus* de outros sauropodomorfos tenham sido refutadas por Martinez et al. (2013a), os autores continuaram mantendo o espécime como um táxon válido. Segundo Martinez et al. (2013a), uma marcada crista, paralela à margem cranial da epífise proximal da fíbula, e a marcada assimetria dorsoventral dos côndilos distais do único metatarsal preservado seriam as duas únicas autapomorfias de *Chromogisaurus*. Adicionalmente, os autores argumentaram que a combinação de características observadas em *Chromogisaurus* difere de outros sauropodomorfos contemporâneos, o que também manteria a validade do táxon.

***Sanjuansaurus gordilloi* Alcober & Martinez, 2010**

Descoberto em 1994 pela equipe do *Museo de Ciencias Naturales* da Universidade de San Juan, o holótipo de *Sanjuansaurus gordilloi* provém da base da Formação Ischigualasto, Argentina (Alcober & Martinez 2010) sendo, portanto, contemporâneo ao proximamente relacionado *Herrerasaurus*, entre outros dinossauros de idade Ischigualastense. O holótipo (PVSJ 605) consiste de um esqueleto relativamente completo, parcialmente articulado (Figura 39), e em sua grande maioria bem preservado. Poucas distorções de ordem tafonômica são relatadas para o espécime (Alcober & Martinez 2010), à exceção dos fêmures, parcialmente deformados e com poucos detalhes preservados.



Figura 39: Holótipo de *Sanjuansaurus gordilloi* (Formação Ischigualasto, Argentina), com os elementos retratados na posição em que foram preservados. Modificado de Alcober & Martinez (2010).

A coluna cervical de *Sanjuansaurus* consiste de nove vértebras, sendo que a transição entre a coluna cervical e as vértebras dorsais é bem marcada (Alcober & Martinez 2010). Segundo os autores, as últimas cervicais são mais alongadas que as vértebras do segmento do tronco, e possuem uma quilha ventral, estrutura ausente nas dorsais. Além disso, nos processos transversos das vértebras cervicais mais caudais reside uma autapomorfia de *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010): no

holótipo, os processos transversos são distalmente alongados e craniocaudalmente largos (Figura 40 A), diferentemente dos processos transversos curtos e triangulares (Figura 40 B) de *Herrerasaurus* (Sereno & Novas 1993) e *Staurikosaurus* (Bittencourt & Kellner 2009). Em *Staurikosaurus*, contudo, a preservação das últimas vértebras cervicais dificulta a visualização da estrutura dos processos transversos, que estão parcialmente imersos na matriz, ou fragmentados (Galton 1977; Bittencourt & Kellner 2009).

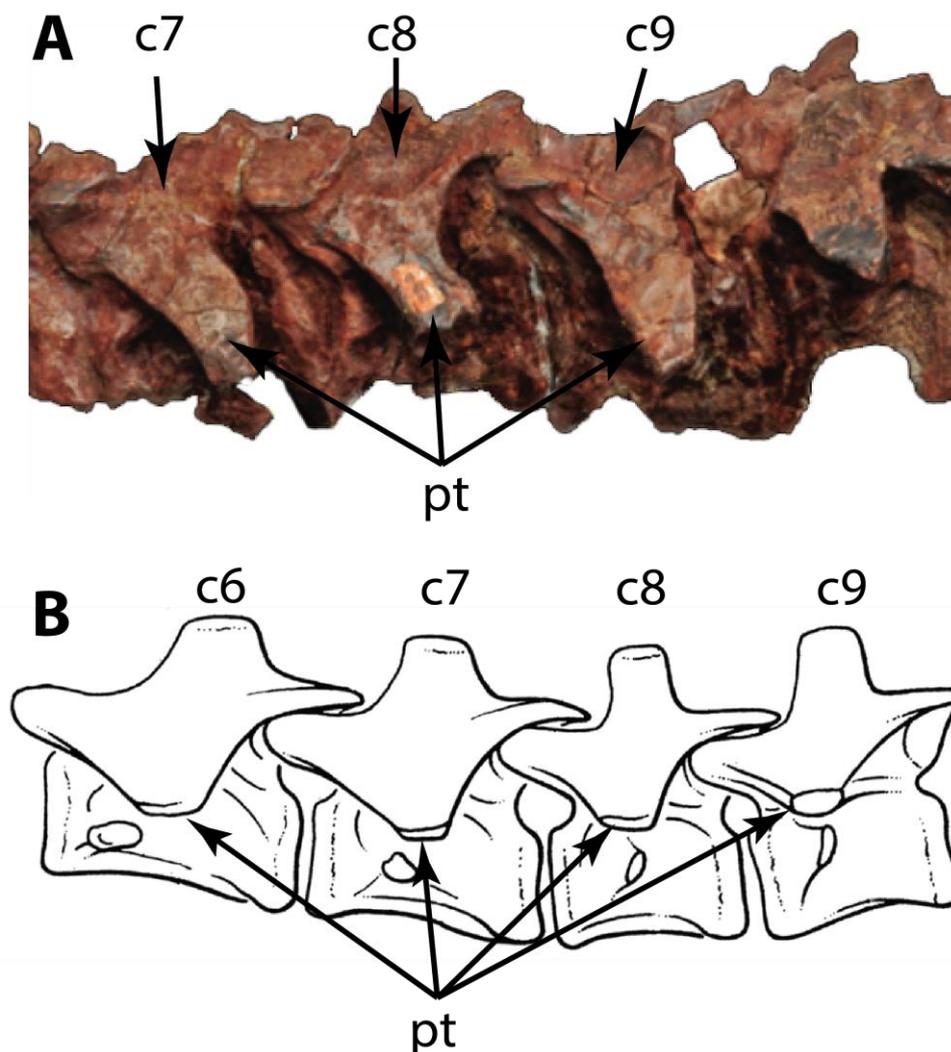


Figura 40: Detalhe da porção mais caudal do esqueleto axial cervical de herrerasaurídeos. Em A, *Sanjuansaurus*, mostrando os longos processos transversos das vértebras cervicais 7 a 9. Em B, reconstrução das últimas vértebras cervicais de *Herrerasaurus*, mostrando os processos transversos nitidamente mais curtos e com formato triangular. A, modificado de Alcober & Martinez (2010) e B, modificado de Sereno & Novas (1993). Imagens fora de escala. Abrev.: c, vértebra cervical; pt, processo transversos.

As vértebras dorsais possuem centros craniocaudalmente curtos e espinhos neurais altos, como em *Herrerasaurus* e *Staurikosaurus* (Colbert 1970; Novas 1993; Langer & Benton 2006; Bittencourt & Kellner 2009), e em geral sua morfologia é similar

entre os três táxons. Destaca-se, contudo, a morfologia do espinho neural de *Sanjuansaurus*, que este possui em seu ápice duas leves projeções, uma cranial e outra caudal. Esta morfologia não ocorre nos demais *Herrerasauridae*, que possuem as margens cranial e caudal do espinho neural retas. Assim sendo, a condição presente no espinho neural de *Sanjuansaurus* é autapomórfica, segundo Alcober & Martinez (2010).

Sanjuansaurus possui três vértebras sacrais, sendo a primeira uma dorsossacral. Esta configuração do sacro assemelha-se ao proposto por Sereno (2007a) para *Herrerasaurus*, proposta que discorda de trabalhos precedentes, como os de Novas (1992; 1993). Segundo Bittencourt & Kellner (2009), *Staurikosaurus* também possui três vértebras sacrais, embora não seja possível definir com certeza se há a adição de uma vértebra dorsal ou caudal ao sacro. A dorsossacral de *Sanjuansaurus* possui, contudo, um contato muito modesto com o ílio se comparada às duas sacrais primordiais (Alcober & Martinez 2010), cuja articulação com a pelve é bastante robusta, como observado na maioria dos dinossauros basais (e.g., Novas 1993; Novas 1996; Langer 2003; Langer & Benton 2006; Martinez & Alcober 2009; Sereno et al. 2013).

A cintura escapular de *Sanjuansaurus* possui escápula e coracoide firmemente fusionados. A lâmina escapular é mais estreita e mais delgada (Figura 41 A, B) que a de *Herrerasaurus* (Figura 41 C, D), e possui uma suave curvatura em direção caudal (Alcober & Martinez 2010), ao passo que em *Herrerasaurus* a escápula é reta (Sereno 1993). O coracoide possui um processo posteroventral bem desenvolvido, formando uma projeção bastante aguda. Entre dinossauros basais, tal morfologia é exclusiva de *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010). Também se destaca a morfologia das áreas contíguas à superfície glenoide. Em *Sanjuansaurus*, formam-se distintas cristas, tanto dorsal quanto ventralmente à glenoide (Figura 41 A), sendo que esta condição morfológica é elencada por Alcober & Martinez (2010) como autapomorfia do táxon. Do membro peitoral de *Sanjuansaurus*, preservou-se a ulna, mais grácil que a de *Herrerasaurus*, e uma falange ungueal.

O ílio de *Sanjuansaurus* preservou-se de maneira fragmentária, mas permite observar a presença de uma ampla abertura acetabular (Alcober & Martinez 2010), como a de *Herrerasaurus* (Reig 1963; Novas 1993). O púbis é bastante curto, possuindo apenas 63% do comprimento femoral. Em *Herrerasaurus*, o púbis é muito

mais longo, com 90% do comprimento femoral. Da mesma forma, o púbis de *Staurikosaurus* é mais longo que o de *Sanjuansaurus*, embora em menor proporção (70% do comprimento femoral). O reduzido comprimento púbico é também apontado como autapomorfia para *Sanjuansaurus* por Alcober & Martinez (2010). A cicatriz para fixação do músculo *ambiens* é bastante proeminente, mais do que em *Herrerasaurus* e *Staurikosaurus* (Novas 1993; Bittencourt & Kellner 2009), e o forame obturador é marcadamente maior. De maneira similar a outros Herrerasauridae, *Sanjuansaurus* possui um desenvolvido pé púbico na extremidade distal do púbis. A extensão em que se projeta o pé púbico de *Sanjuansaurus* assemelha-se à de *Herrerasaurus*, sendo que em *Staurikosaurus* esta estrutura é craniocaudalmente mais curta (Bittencourt & Kellner 2009).

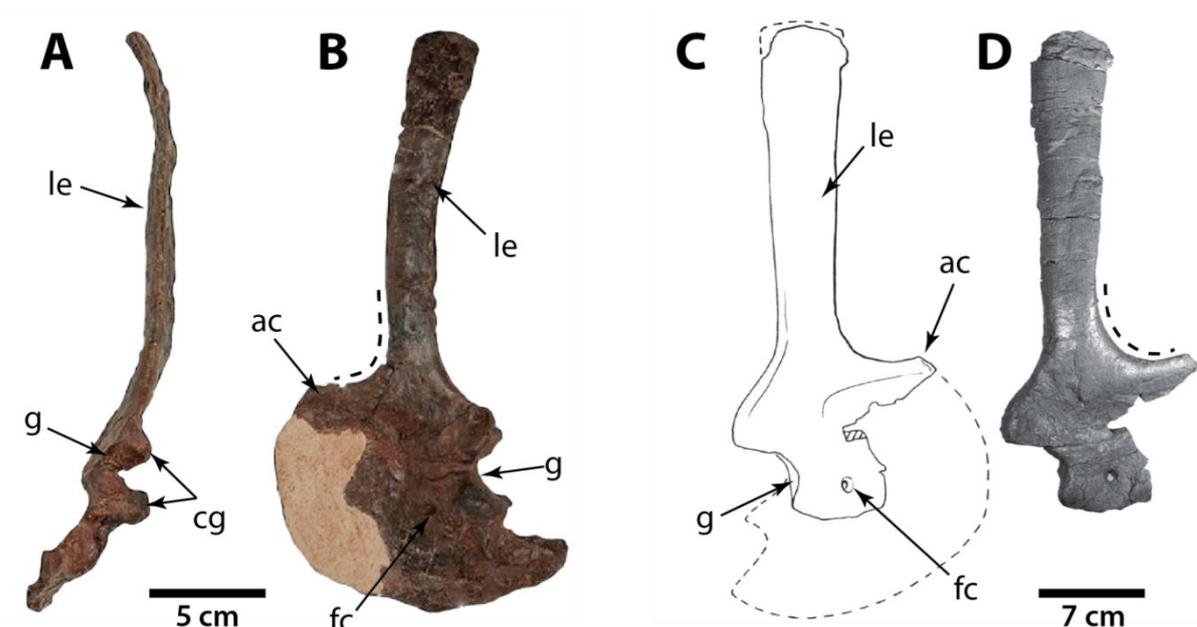


Figura 41: Escapulocoracoide de herrerasaurídeos. Em A, vista caudal do escapulocoracoide de *Sanjuansaurus*, mostrando as cristas adjacentes à glenoide. Em B, vista lateral, mostrando a estreita lâmina escapular e seu ângulo bem marcado com o processo acrômio (linha pontilhada), similar ao que ocorre em *Herrerasaurus* (C e D). A e B, modificado de Alcober & Martinez (2010); C e D, modificado de Sereno (1993). Abrev.: ac, acrômio; cg, cristas adjacentes à glenoide; fc, forame coracoide; g, glenoide; le, lâmina escapular.

Os fêmures de *Sanjuansaurus* são bastante mal preservados. Contudo, observa-se que em muito se assemelham à condição típica de dinossauros basais, com uma cabeça bem projetada da diáfise, que possui um formato levemente sigmóide. Não há evidência de um trocânter menor (contrastando com *Herrerasaurus*), mas a plataforma trocantérica está presente (Alcober & Martinez 2010). A diáfise é aparentemente mais robusta que a de outros Herrerasauridae, e o quarto trocânter mais longo e mais

delgado. Seu formato é elíptico e mais simétrico que o de *Herrerasaurus*. Medialmente ao quarto trocânter, ocorre uma distinta cicatriz, formando uma protuberância possivelmente associada ao músculo *caudofemoralis longus*. Esta protuberância é mais desenvolvida que a de *Herrerasaurus*, e tal robustez é tida como autapomórfica para *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010). Contudo, como apontado pelos autores, a morfologia do fêmur pode ter sido bastante afetada por deformações tafonômicas. Do mesmo modo, as extremidades da tíbia e da fíbula podem ter sido deformadas, ainda que a preservação da tíbia seja melhor que a dos fêmures. O segmento epipodial do membro pélvico é mais curto que o fêmur (89% do comprimento femoral), como em *Herrerasaurus* (Novas 1993). A superfície proximal da tíbia é subtriangular, e sua epífise distal é subcircular, nesse sentido mais assemelhada à condição de *Staurikosaurus* (Galton 1977) que à epífise distal quadrangular de *Herrerasaurus*.

O astrágalo e o calcâneo direitos estão preservados, fusionados entre si. Contudo, não há fusão entre o tarso e a extremidade distal da tíbia e da fíbula. Alcober & Martinez (2010) argumentaram que a epífise distal da tíbia direita de *Sanjuansaurus* possui uma intumescência de possível origem patológica. Desse modo, os autores não descartam a possibilidade de que a fusão entre os elementos do tarso sejam reflexo da mesma patologia que pode ter afetado a tíbia. Dos elementos do pé, preservou-se apenas um metatarsal de *Sanjuansaurus*, cuja morfologia é muito similar à de *Herrerasaurus*.

A morfologia de *Sanjuansaurus* é típica de herrerassaurídeos, o que suporta a afinidade proposta por Alcober & Martinez (2010). Apesar de ser muito similar a *Herrerasaurus*, algumas peculiaridades anatômicas (especialmente na morfologia das cervicais, da escápula e do púbis) permitem diferenciar *Sanjuansaurus* como um táxon à parte. Pelas dimensões do holótipo, supostamente um animal adulto, o táxon seria ligeiramente maior que *Staurikosaurus*, com tamanho similar aos espécimes medianos de *Herrerasaurus* (Alcober & Martinez 2010). A partir da análise filogenética de Langer & Benton (2006), Alcober & Martinez (2010) recuperaram *Sanjuansaurus* junto aos demais Herrerasauridae, em uma politomia junto à base de Saurischia. Os autores elencaram, contudo, diversas características anatômicas não expressas na matriz de dados que vinculariam *Sanjuansaurus* a *Herrerasaurus*, e definitivamente como um táxon distinto. Desse modo, pelo menos dois herrerassaurídeos distintos

ocorreriam ao mesmo tempo na Formação Ischigualasto, sendo que o grupo ainda contaria com um representante brasileiro, *Staurikosaurus*.

***Eodromaeus murphi* Martinez et al., 2011**

Eodromaeus é um pequeno terópodo basal, contemporâneo a *Eoraptor*, *Panphagia* e *Herrerasaurus*, entre outros dinossauros basais. Também é proveniente dos estratos da Formação Ischigualasto, mais especificamente da metade inferior do pacote sedimentar. O táxon foi descrito por Martinez et al. (2011), no mesmo trabalho em que foi proposta a inclusão de *Eoraptor* junto a Sauropodomorpha. *Eodromaeus* é conhecido a partir de pelo menos cinco espécimes (Martinez et al. 2011), que juntos perfazem a maior parte do esqueleto do animal (Figura 42).

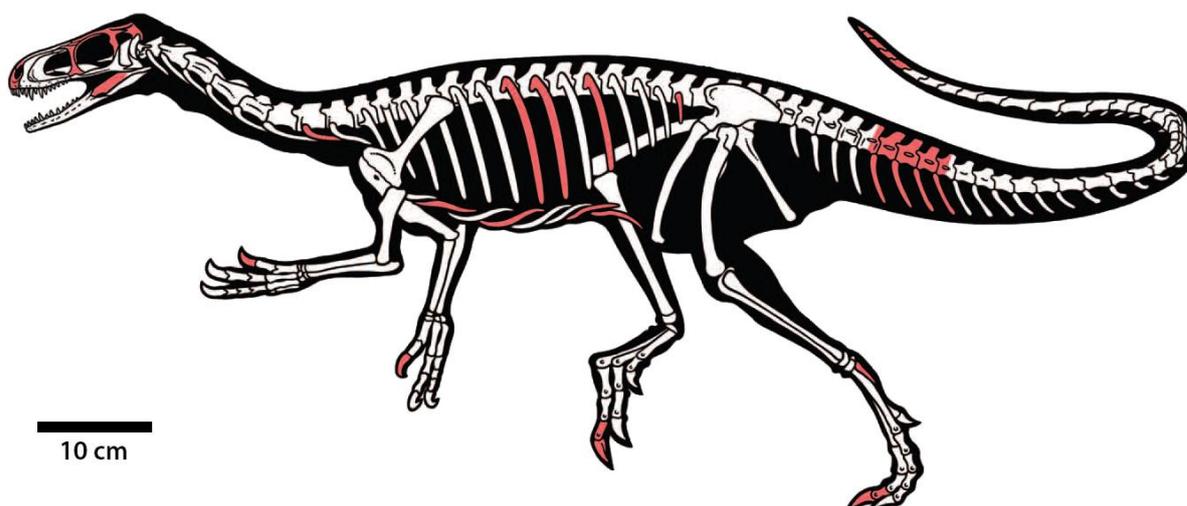


Figura 42: Reconstrução do esqueleto e da silhueta do terópodo basal *Eodromaeus murphi* (Formação Ischigualasto, Argentina) em posição de vida. Os elementos faltantes são indicados em vermelho. Modificado de Martinez et al. (2011).

Diversas características, especialmente nos dentes de *Eodromaeus*, são condizentes com uma dieta carnívora. Todos os dentes são comprimidos lateralmente, e recurvados distalmente (Figura 43 A, C). Além disso, tanto no bordo mesial quanto no distal, os dentes são ornados de delicadas serrilhas, com pelo menos nove dentículos por milímetro (Martinez et al. 2011). Esta morfologia contrasta com a dos dentes de ornitíscios e de sauropodomorfos como *Eoraptor* (Figura 43 B), que possuem dentículos relativamente grandes ornando os dentes. Os dentes maxilares de posição mais mesial são caniniformes, e os dentes mandibulares atingem a extremidade mesial da mandíbula (Figura 43 A), diferindo, por exemplo, de *Eoraptor*

e da maioria dos dinossauros herbívoros, incluindo muitos Sauropodomorpha e Ornithischia.

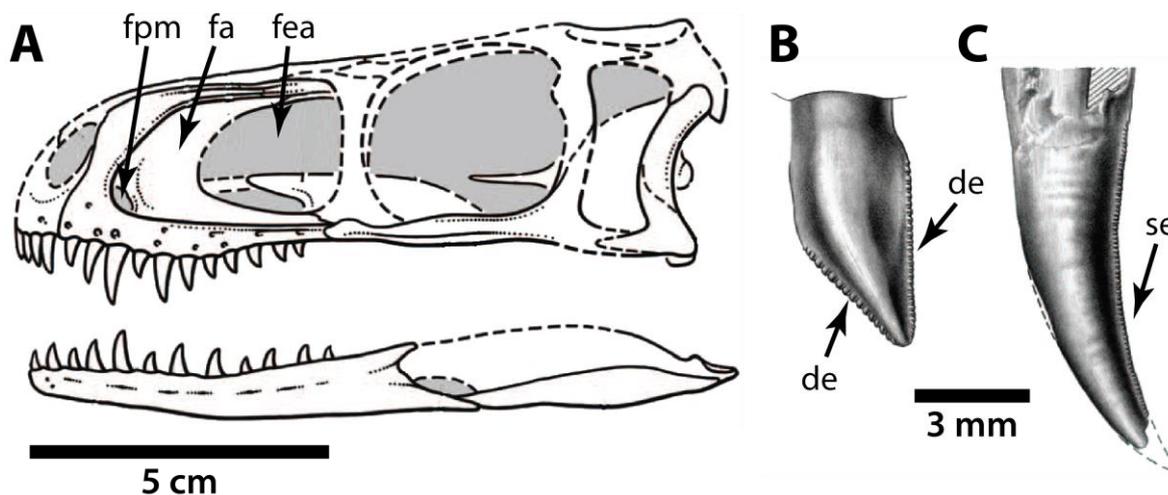


Figura 43: Em A, reconstrução do crânio de *Eodromaeus murphi* (Formação Ischigualasto, Argentina). À direita, comparação entre um dente maxilar de *Eoraptor* (B) e um dente maxilar de *Eodromaeus* (C), mostrando a diferença na morfologia geral dos dentes, e no tamanho dos dentículos que compõem as serrilhas. Modificado de Martinez et al. (2011). Abrev.: de, dentículos; fa, fossa antorbital; fea, fenestra antorbital; fpm, fenestra promaxilar; se, serrilhas.

Eodromaeus foi um carnívoro de pequeno porte, longe de atingir o tamanho de outros dinossauros carnívoros da época, como *Herrerasaurus*. O crânio (com um comprimento estimado em 12 centímetros) possui constituição leve e é relativamente baixo (Martinez et al. 2011). Possui uma fenestra antorbital relativamente grande, com uma ampla fossa antorbital. Próximo à margem cranial da fenestra antorbital é visualizada uma abertura pneumática acessória, a fenestra promaxilar (Figura 43 A). Esta fenestra está também presente em *Herrerasaurus*, tido por Martinez et al. (2011) como um terópodo, além de ser conservada na maioria dos demais terópodes. Exceções são *Tawa*, e alguns celofisóides (Martinez et al. 2011).

Segundo Martinez et al. (2011), pelo menos dez caracteres suportam a inclusão de *Eodromaeus* junto a Theropoda. No crânio, a presença da fenestra promaxilar, e de uma fossa no basisfenoide são apontadas como sinapomorfias do grupo. As vértebras cervicais de posição mais caudal possuem invaginações sob forma de pleuroceles, que possivelmente permitiriam a invasão de sacos aéreos parassagitais. Essa característica também é apontada como sinapomorfia de Theropoda, assim como a presença de longas prezigapófises nas vértebras caudais mediodistais. Esta última característica também foi utilizada por autores precedentes (e.g. Novas 1993;

Nesbitt 2011) para vincular *Herrerasauridae* a *Theropoda*. Figuram ainda como sinapomorfias, segundo Martinez et al. (2011): o alongamento nas penúltimas falanges dos dígitos da mão; a justaposição das diáfises do rádio e da ulna; o estreitamento distal da lâmina púbica; a presença de um pé púbico; a presença de uma rugosidade na porção craniodistal do fêmur, associada à musculatura extensora da coxa; e a presença de uma crista fibular na porção proximal da diáfise da tíbia.

Dinossauros de idade Ischigualastense do Brasil

A diversidade de dinossauros brasileiros de idade Ischigualastense é muito menor, quando comparada à de estratos coevos na Argentina. Ainda assim o registro brasileiro tem grande importância. Além disso, a diversidade de dinossauros basais em estratos brasileiros tem experimentado, nos últimos anos, um grande crescimento, graças à intensificação de coletas e à descrição de novos materiais (Langer et al. 1999; Cabreira et al. 2011; Müller et al. 2014, 2015a; Pretto et al. 2015).

Como previamente discutido, os afloramentos brasileiros atribuíveis ao Ischigualastense concentram-se no estado do Rio Grande do Sul, mais especificamente na base da Sequência Candelária (Zerfass et al. 2003; Horn et al. 2014). Apesar de que, até o momento, não haja dados de datação absoluta para os estratos desta sequência sedimentar, correlações bioestratigráficas permitem associá-la à Formação Ischigualasto, sobretudo dada a presença de rincossauros hiperodapedontídeos, que caracterizam a Zona de Associação de *Hyperodapedon*. O táxon *Hyperodapedon* também é amplamente registrado na porção basal da Formação Ischigualasto, embora frequentemente seja reconhecido taxonomicamente como *Scaphonyx*, apesar da sinonímia proposta por Langer & Schultz (2000).

***Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970**

Em 1936, uma equipe do Museu de Zoologia Comparada de Harvard, composta por Llewellyn I. Price e Theodore E. White coletou, nas cercanias de Santa Maria, um espécime parcialmente articulado de um dinossauro basal. Historicamente, este registro consiste no primeiro dinossauro basal a ter sido coletado (Langer et al. 2010). O espécime foi descrito mais de três décadas após sua coleta, contudo, tendo sido

batizado por (Colbert 1970) como *Staurikosaurus pricei*. Na descrição, o autor chamou a atenção para a má preservação do material, notadamente erodido e fraturado, sobretudo devido à “invasão de minerais” na estrutura interna do osso, dando-lhe um aspecto “explodido” (Colbert 1970). Isto se dá devido a uma expansão da matriz carbonática, que acaba por fragmentar e separar as partículas de apatita óssea (Holz & Schultz 1998). Não obstante, apesar desta peculiaridade preservacional, boa parte do esqueleto de *Staurikosaurus* se encontra preservada (Figura 44).



Figura 44: Reconstrução da silhueta de *Staurikosaurus pricei* (Sequência Candelária, Brasil), representando os elementos conhecidos do esqueleto. Modificado de Alcober & Martinez (2010).

O holótipo de *Staurikosaurus* preserva parte dos ramos mandibulares esquerdo e direito, embora nenhum deles esteja completo. Ambos os ramos mandibulares sofreram deformações tafonômicas, que limitam em grande parte a observação segura de características anatômicas (Bittencourt & Kellner 2009). De maneira geral, observa-se que, pela morfologia mandibular, *Staurikosaurus* difere de sauropodomorfos basais por ter a mandíbula longa (com um comprimento rostródial que representa mais de 50% do comprimento proximodistal do fêmur). Além disso, *Staurikosaurus* não possui a típica curvatura ventral observada no ápice rostral do dentário de sauropodomorfos (Galton 1990; Galton & Upchurch 2004a). Não obstante, a mandíbula de *Staurikosaurus* tampouco é curvada rostródorsalmente, como observado em *Herrerasaurus* (Sereno & Novas 1993). Aparentemente, o dentário de *Staurikosaurus* (de maneira similar a *Herrerasaurus*) não possuía uma ampla extensão caudal, o que poderia indicar um maior grau de mobilidade entre o dentário e os ossos pós-dentários da mandíbula. Tal característica é mencionada como

sinapomorfia de Theropoda (Gauthier 1986), provavelmente tendo grande importância no hábito predatório. Contudo, como notado por Bittencourt & Kellner (2009), a mandíbula de *Staurikosaurus* não está suficientemente preservada para alegar a presença de uma articulação intramandibular deslizante, como proposto para *Herrerasaurus* (Sereno & Novas 1993).

Embora os dentes mandibulares de *Staurikosaurus* apresentem um precário estado de preservação, observa-se que eles apresentam uma curvatura mesiodistal como a de outros arcossauros carnívoros (e diferente da dentição típica de sauropodomorfos e ornitíscios). Estima-se que *Staurikosaurus* possuísse 15 dentes mandibulares (Bittencourt & Kellner 2009), contagem compatível com *Herrerasaurus*, que possui 16 dentes (Sereno & Novas 1993) e com tetanuros basais, cuja dentição mandibular varia entre 14 e 18 elementos (Holtz et al. 2004), mas não muito diferente da contagem dentária de Saturnalia, com 17 dentes mandibulares (Langer & Benton 2006). Ainda que a morfologia dentária de Herrerasauridae seja similar à de Theropoda, diversos autores argumentam que a dentição carnívora seria plesiomórfica em Dinosauria (Sander 1997; Ray & Chinsamy 2002).

Staurikosaurus apresenta boa parte do esqueleto axial em estado semiarticulado, incluindo elementos cervicais, dorsais e caudais. Contudo, a falta de algumas vértebras impede a inferência da contagem vertebral exata no táxon. *Staurikosaurus* possui epipófises dorsalmente às pós-zigapófises das vértebras cervicais de posição mais cranial. Esta característica é tida por diversos autores como sinapomorfia de Dinosauria (Novas 1996; Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011), ainda que alguns arcossauros não-dinossaurianos (e.g. *Batrachotomus*) possivelmente tenham adquirido tal característica por convergência (Langer & Benton 2006).

Outra característica digna de nota é observada nas vértebras dorsais de *Staurikosaurus* com posição mais caudal. De maneira similar ao que ocorre em *Herrerasaurus* (Figura 45 A) e *Sanjuansaurus* (Novas 1992; Novas 1993), as últimas vértebras dorsais de *Staurikosaurus* (Figura 45 B) são craniocaudalmente curtas (Bittencourt & Kellner 2009), algo que não ocorre em dinossauros externos a Herrerasauridae (Figura 45 C, D).

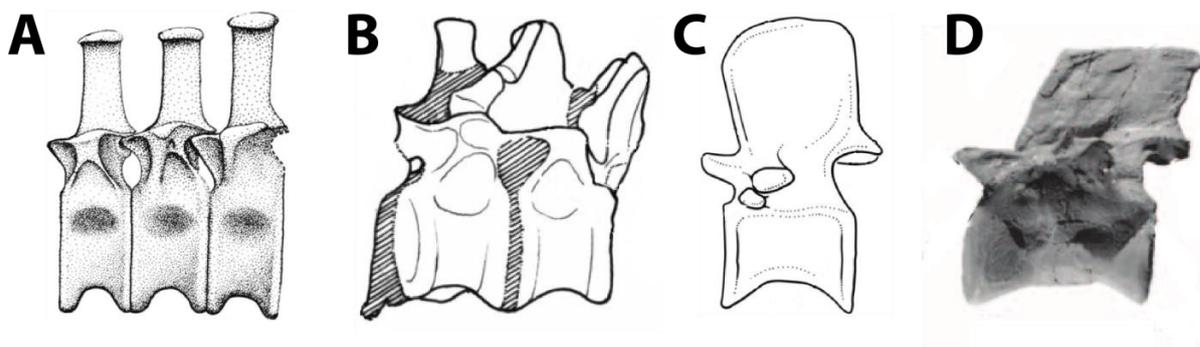


Figura 45: Vértex dorsais de posição caudal em diversos grupos de Dinosauria. Em A, detalhe das dorsais 13 a 15 de *Herrerasaurus*. Em B, detalhe do esqueleto axial de *Staurikosaurus*, mostrando as últimas dorsais. Em C, reconstrução da dorsal 14 do sauropodomorfo *Eoraptor*. Em D, dorsal (?)11 do terópodo *Eodromaeus*. A, modificado de Bittencourt & Kellner (2009). B, modificado de Novas (1993). C, modificado de Sereno et al. (2013). D, modificado de Martinez et al. (2011). Imagens fora de escala.

De fato, tal caractere aparentemente representa uma sinapomorfia de *Herrerasauridae*, como confirmado por diversos autores (Yates 2003a; Yates 2007a; Yates 2007b; Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011). Os espinhos neurais das últimas vértebras dorsais de *Staurikosaurus* também são característicos de *Herrerasauridae*, por serem axialmente encurtados, e possuírem secção transversal ligeiramente quadrada (Bittencourt & Kellner 2009). Tal característica seria supostamente uma sinapomorfia do grupo (Yates 2003a), embora alguns espécimes de *Herrerasaurus* possuam espinhos neurais alongados nas vértebras dorsais de posição caudal (Novas 1993; Bittencourt & Kellner 2009).

As vértebras sacrais de *Staurikosaurus* são motivo de controvérsia na literatura. Originalmente, Colbert (1970) reportou a presença de três vértebras sacrais no táxon, mas essa contagem foi reduzida para duas (Galton 1977; Galton 2000). Bittencourt & Kellner (2009) defenderam que a vértebra interpretada por Galton (2000) como a primeira caudal possui uma costela extremamente robusta (Figura 46), morfologia condizente com a de vértebras sacrais. Portanto, os autores concordaram com a contagem original de três vértebras sacrais (Colbert 1970).

Nesse aspecto, *Staurikosaurus* difere de *Herrerasaurus*, cujo sacro é comumente aceito como sendo composto por duas vértebras sacrais apenas (Novas 1993), ainda que pelo menos as duas últimas vértebras dorsais estejam posicionadas entre as abas preacetabulares do ílio (Langer & Benton 2006). A contagem sacral de *Herrerasaurus* não é consensual, contudo. Sereno (2007a) argumenta, por exemplo, que a última vértebra dorsal de *Herrerasaurus* consistiria em uma dorsossacral, argumento aceito por Bittencourt & Kellner (2009). O mesmo ocorre com o

herrerassaurídeo *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010). Não obstante, embora *Staurikosaurus* e *Herrerasaurus* pudessem ter de fato três vértebras constituindo o sacro, essa contagem não seria homóloga entre os dois táxons, uma vez que *Staurikosaurus* teria incorporado uma vértebra caudal, enquanto *Herrerasaurus* e *Sanjuansaurus* teriam incluído uma dorsal à série sacral.

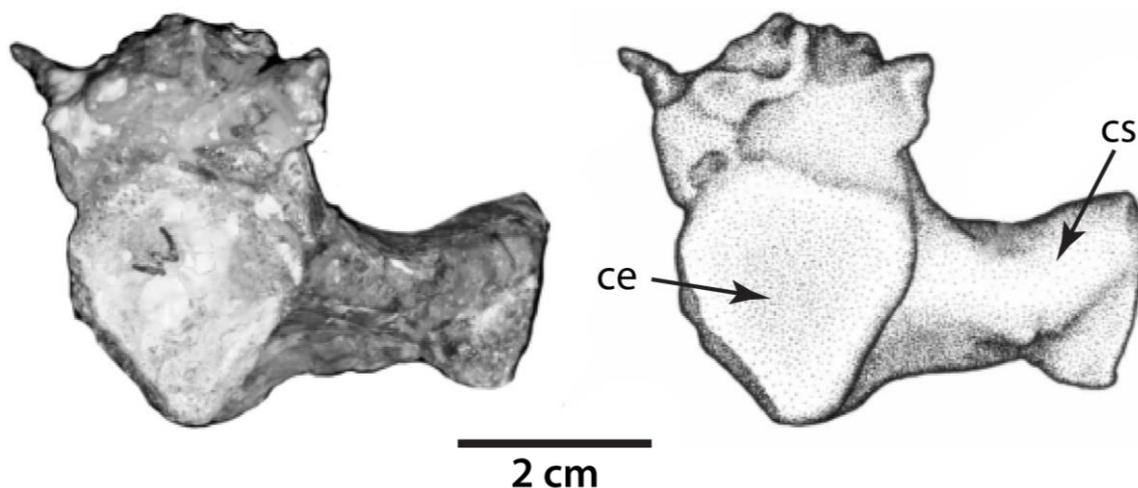


Figura 46: Terceira vértebra sacral de *Staurikosaurus*, segundo Bittencourt & Kellner (2009). Esta vértebra foi interpretada por Galton (2000) como sendo a primeira caudal. Modificado de Bittencourt & Kellner (2009). Abrev.: ce, centro vertebral; cs, costela sacral.

Algumas características presentes nas vértebras caudais de Herrerasauridae (presentes tanto em *Staurikosaurus* quanto em *Herrerasaurus* e *Sanjuansaurus*) também aparentemente seriam bastante diagnósticas do clado. Novas (1992) observou, por exemplo, que as vértebras caudais proximais de Herrerasauridae possuem espinhos neurais completamente verticalizados, o que não ocorre em outros dinossauros basais, como *Eoraptor* (Sereno et al. 2013) ou *Chromogisaurus* (Ezcurra 2010), nem em dinossauros não-dinossaurianos, como *Marasuchus* (Sereno & Arcucci 1994). Nestes táxons, o espinho neural das caudais mais proximais inclina-se caudalmente. Além disso, as vértebras caudais distais de *Staurikosaurus* e de *Herrerasaurus* possuem pré-zigapófises extremamente alongadas, sobrepondo mais de um quarto das vértebras caudais respectivamente precedentes. Essa característica ocorre com frequência em terópodes (Rauhut 2003), como *Coelophysus* (Raath 1969) e *Dilophosaurus*, do EoJurássico dos Estados Unidos (Tykoski 2005), enquanto sauropodomorfos e ornitíscuos teriam prézigapófises curtas nas caudais distais (Yates 2003a, 2007a, 2007b; Langer 2004; Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011). Contudo, como salientado por Bittencourt & Kellner (2009), a falta de espécimes com séries caudais bem preservadas, representando vários dinossauros basais e

dinossauiromorfos não-dinossaurianos (e.g. *Eoraptor*, *Saturnalia*, *Panphagia*, *Pisanosaurus*, *Silesaurus*) dificulta o rastreamento do caractere. De fato, a presença de prezigapófises alongadas não ocorre em todos os terópodes, estando ausente, por exemplo, em *Ceratosaurus* e *Coelurus* (Madsen & Welles 2000; Nesbitt 2011). Ainda, esta característica ocorre em táxons externos a Dinosauria, como *Effigia* e *Shuvosaurus* (Nesbitt 2011) e alguns pterossauros (Wellnhofer 1978). Ainda que o alongamento das prezigapófises das caudais distais possa indicar uma estreita relação entre Herrerasauridae e Theropoda, como sugerido, por exemplo, por Sereno (1999), é importante considerar a possibilidade de tal característica se comportar de maneira homoplásica.

Não foram preservados elementos do membro escapular de *Staurikosaurus*, e a cintura escapular está representada apenas por fragmentos da escápula. Embora Novas (1992), Sereno (1993) e Galton (2000) tenham reconhecido um fragmento como parte da escápula direita, Bittencourt & Kellner (2009) discordaram dessa interpretação, atribuindo tal elemento ao ísquio direito, devido à similaridade anatômica com o ísquio esquerdo, preservado em *Staurikosaurus*. Dessa maneira, apenas um fragmento distal da lâmina escapular de *Staurikosaurus* estaria preservado. Ainda assim, este elemento é bastante informativo, apresentando características morfológicas compartilhadas com *Herrerasaurus*. Nesse sentido, Bittencourt & Kellner (2009) observam que os vértices cranial e caudal da extremidade distal da lâmina escapular de *Staurikosaurus* são ligeiramente arredondados, como em *Herrerasaurus* (Sereno 1993) e *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010). Esta morfologia difere do observado (Figura 35) em outros dinossauros basais (e.g. *Saturnalia*, *Panphagia*, *Eodromaeus*, *Eoraptor*) que possuem vértices mais agudos nestas áreas (Langer et al. 2007a; Martinez & Alcober 2009; Martinez et al. 2011; Sereno et al. 2013), formando por vezes notados processos caudodistais, como a exemplo de *Panphagia* (Martinez & Alcober 2009). A ausência de uma expansão na extremidade distal da escápula mantém a largura deste elemento relativamente constante em *Herrerasaurus* e *Sanjuansaurus* (Figura 41), da mesma maneira que em terópodes mais avançados (Currie & Zhao 1993; Currie & Carpenter 2000; Madsen & Welles 2000), mas não em terópodes basais como *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011), *Coelophys* (Colbert 1989), ou *Dilophosaurus*.

O ílio de *Staurikosaurus* é alto e craniocaudalmente encurtado. Nesse aspecto, se assemelha muito ao ílio de *Herrerasaurus* (Figura 21, 22). O ílio de ambos os

táxons não possui a ampla expansão da lâmina pós-acetabular, típica de outros dinossauros basais (Figura 38) como *Eoraptor*, *Saturnalia*, *Panphagia* e *Eodromaeus* (Langer et al. 1999; Langer 2003; Martinez & Alcober 2009; Martinez et al. 2011; Sereno et al. 2013) ou de dinossauiromorfos como *Silesaurus* e *Sacisaurus* (Dzik 2003; Langer & Ferigolo 2013). Nestes táxons, além da expansão da lâmina pós-acetabular, há o desenvolvimento de uma fossa breve, que provavelmente alojava o ponto de origem do músculo *caudofemoralis brevis* (Hutchinson 2001b), um importante retrator do membro posterior. Em *Herrerasauridae*, a fossa breve não está presente (Bittencourt & Kellner 2009), de maneira similar a dinossauiromorfos mais basais como *Lagerpeton* e *Marasuchus* (Sereno & Arcucci 1993; Sereno & Arcucci 1994). Do contrário, a morfologia da região acetabular do ílio de *Staurikosaurus* (como também visto em *Herrerasaurus* e *Sanjuansaurus*) é mais condizente com a de Dinosauria que com a de táxons externos ao grupo. Nesse sentido, a margem ventral da região acetabular do ílio destes táxons é notadamente côncava (Reig 1963; Colbert 1970; Galton 1977; Novas 1993; Bittencourt & Kellner 2009; Alcober & Martinez 2010), o que indica a presença de uma perfuração no acetábulo.

O ísquio de *Staurikosaurus* é longo e estreito, e o processo obturador restringe-se ao terço proximal do osso, ao que o táxon se assemelha a outros dinossauros (Novas 1996; Langer & Benton 2006; Bittencourt & Kellner 2009). Dentre as características do púbis de *Staurikosaurus*, destaca-se um dobramento, em direção caudal, da margem laterodistal (Langer 2004; Bittencourt & Kellner 2009). Isso faz com que a extremidade distal do púbis apresente uma expansão caudal, similar ao pé púbico observado em terópodes avançados (Figura 21). Tal estrutura é ainda mais desenvolvida em *Herrerasaurus* (Novas 1993) e *Sanjuansaurus* (Alcober & Martinez 2010), o que levou alguns autores a sugerirem, como discutido anteriormente, que esta característica também sustentasse uma afinidade de *Herrerasauridae* com Theropoda (Novas 1997; Sereno 1999). Contudo, a ausência de um pé púbico em terópodes mais basais como *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011), *Coelophys* (Colbert 1989) e *Syntarsus* (Raath 1990), além de diferenças morfológicas entre a estrutura do pé púbico de *Herrerasauridae* e o de Theropoda levaram autores como Langer (2004) a descartar essa hipótese de relação.

Os fêmures de *Staurikosaurus* estão parcialmente deformados, e o fêmur esquerdo, quebrado em duas partes distintas. Apesar da observação de boa parte das estruturas do fêmur estar em parte dificultada pela má preservação, nota-se que a

cabeça femoral é bastante projetada em relação à diáfise (Colbert 1970; Galton 1977; Bittencourt & Kellner 2009), como é típico de Dinosauria e, em vista proximal, a cabeça do fêmur apresenta um marcado sulco, comum a muitos dinossauriformes, como *Silesaurus*, *Sacisaurus*, *Saturnalia*, *Eoraptor* e *Herrerasaurus*, por exemplo (Novas 1993; Dzik 2003; Langer 2003; Langer & Ferigolo 2013; Sereno et al. 2013). A plataforma trocântérica e o trocânter menor são bastante reduzidos (Langer & Benton 2006; Bittencourt & Kellner 2009), formando uma rugosidade em forma de “S”; a protuberância identificada por (Galton 1977; Galton 2000) como sendo o trocânter menor, corresponderia, segundo Langer & Benton (2006) e Bittencourt & Kellner (2009), ao trocânter dorsolateral. O quarto trocânter, uma proeminente crista na superfície caudal do fêmur, aparentemente é simétrico, conforme representado em Colbert (1970), Galton (1977) e Langer & Benton (2006). Nesse aspecto, o espécime difere de *Herrerasaurus* (Novas 1993) e da maioria dos dinossauros basais (à exceção de Theropoda), que possuem um quarto trocânter assimétrico (Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011). Bittencourt & Kellner (2009) argumentaram, contudo, que o quarto trocânter de *Staurikosaurus* está por demais danificado, o que impede definir com certeza sua simetria. Não obstante, autores como Nesbitt (2011) descrevem a estrutura como dotada de assimetria.

O conjunto da tíbia e da fíbula é ligeiramente mais longo que o fêmur. A tíbia é menos robusta que o fêmur, e é dotada de uma forte crista cnemial. O osso é transversalmente comprimido (embora tal característica possa ter origem tafonômica). A fíbula é um osso extremamente delgado, levemente expandido craniocaudalmente nas extremidades proximal e distal. Sua superfície medial é achatada, enquanto a superfície lateral é convexa, como na condição típica (mas não exclusiva) de dinossauriformes.

Quanto a suas relações com os demais dinossauros basais, *Staurikosaurus* foi, desde sua descrição original, relacionado a *Herrerasaurus*. De fato, a maioria das filogenias recentes concorda com uma estreita relação dos dois táxons (e mais recentemente, com *Sanjuansaurus*). A família Herrerasauridae, contudo, possui afinidades controversas com os demais dinossauros, como já discutido, sendo reconhecida como um grupo de terópodes basais, saurísquios basais, ou mesmo reconhecidos basalmente à dicotomia Saurischia-Ornithischia. *Staurikosaurus* figura até o presente momento como o único herrerassaurídeo reportado para estratos brasileiros.

***Saturnalia tupiniquim* Langer et al., 1999**

Saturnalia foi o segundo dinossauro inequívoco descoberto em sedimentos do Triássico do Brasil. O achado representou uma importante descoberta no estudo de dinossauros basais, uma vez que representou, a seu tempo, o mais antigo registro de um sauropodomorfo conhecido por um esqueleto relativamente completo. O táxon é conhecido por pelo menos três espécimes incompletos e semiarticulados, descritos brevemente por Langer et al. (1999), e em uma série de trabalhos subsequentes (Langer 2001, 2003; Langer et al. 2007a).

Os espécimes foram coletados em sedimentos nas cercanias da cidade de Santa Maria, em sedimentos da base da Sequência Candelária (Zerfass et al. 2003; Horn et al. 2014), correlacionáveis à Cenozona de *Hyperodapedon*. Tal proveniência faz de *Saturnalia* um dos mais antigos dinossauros conhecidos, uma vez que as camadas da localidade-tipo são correlacionáveis aos níveis da Formação Ischigualasto. Boa parte do esqueleto de *Saturnalia* é conhecida (Figura 47), incluindo parte da mandíbula, a maioria do esqueleto axial pré-sacral (com exceção de algumas cervicais de posição mais cranial), vértebras sacrais e segmentos da cauda. Os espécimes contemplam ainda a cintura escapular e parte do membro escapular, além da cintura pélvica e da maior parte do membro pélvico.

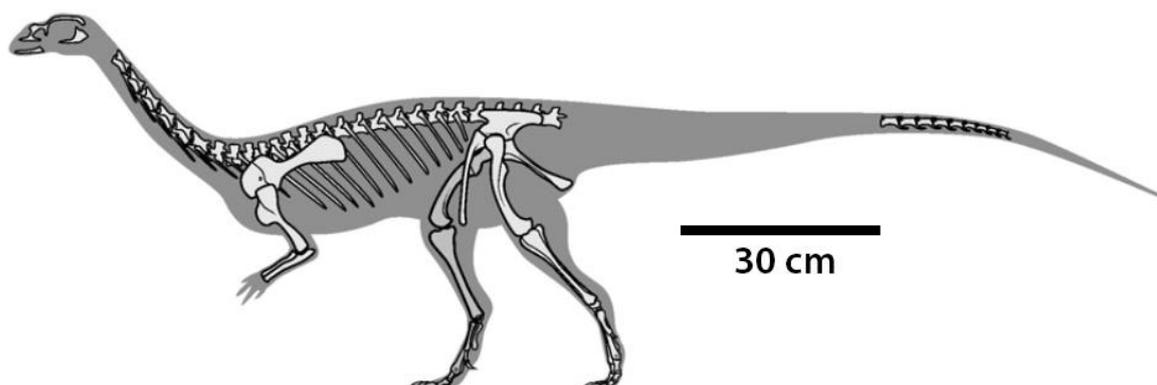


Figura 47: Reconstrução do esqueleto de *Saturnalia tupiniquim*, baseada nos elementos conhecidos a partir do holótipo (MCP 3844-PV). Modificado de Brusatte et al. (2010a).

Apesar de o crânio de *Saturnalia* ser desconhecido, seu comprimento pode ser estimado com base no ramo mandibular parcialmente preservado em um dos espécimes, que possui cerca de um terço do comprimento do fêmur. A dentição é típica de sauropodomorfos, com dentes pequenos e lanceolados, dotados de dentículos relativamente grandes (Galton 1990; Langer et al. 1999; Langer & Benton

2006; Nesbitt 2011). Além disso, os dentes da porção mesial da mandíbula possuem a coroa mais alta que os demais dentes, outra característica supostamente típica de sauropodomorfos (Gauthier 1986; Gauffre 1993; Langer et al. 1999; Langer & Benton 2006).

As vértebras cervicais são craniocaudalmente alongadas, sendo que a penúltima cervical é muito mais longa que as dorsais (Langer et al. 1999). O sacro de *Saturnalia* possui três vértebras, com uma caudossacral tendo sido adicionada às duas vértebras sacrais primordiais (Langer et al. 1999; Langer 2003). Os elementos sacrais não são fusionados entre si, e são firmemente presos ao ílio por meio de robustas expansões dos processos transversos e das costelas sacrais.

O ílio é característico por possuir o processo pós-acetabular bastante desenvolvido, com uma grande expansão em direção caudal (Figura 38 B), que lembrando o de outros sauropodomorfos basais. Junto ao processo pós-acetabular ocorre uma ampla superfície, ventralmente côncava. Essa região configura a fossa breve, supostamente relacionada à área de origem do músculo *caudofemoralis brevis* (Gatesy 1990; Hutchinson 2001b; Langer 2003). O processo preacetabular, por sua vez, é mais modesto. É craniocaudalmente curto, e não ultrapassa o pedúnculo púbico. A parede da lâmina supracetabular é lateralmente côncava.

A margem ventral do ílio de *Saturnalia*, que faz parte da cavidade acetabular, é praticamente reta (Figura 38 B). Isso sugere, segundo Langer (2003), que o acetábulo de *Saturnalia* seria praticamente fechado, ou dotado de uma abertura muito pequena, como ocorre, por exemplo, em *Guaibasaurus* (Bonaparte et al. 1999; Bonaparte et al. 2007; Langer et al. 2011). Na área onde se localiza a abertura acetabular do ílio da maioria dos dinossauros basais (Novas 1993), o ílio de *Saturnalia* possui uma diferente textura óssea, o que segundo Langer (2003) seria indicativo da área de articulação da cabeça do fêmur. Uma segunda área de articulação ocorreria no antitrocânter. Dorsalmente à cavidade acetabular, o ílio de *Saturnalia* apresenta uma marcada crista supracetabular, comum a muitos dinossauros.

O púbis de *Saturnalia* é bastante alongado, atingindo mais da metade do comprimento do fêmur. Sua porção proximal é bastante robusta e a porção distal é levemente expandida, embora não chegue a formar uma projeção caudal, como em *Herrerasauridae*. Contudo, de maneira similar a este grupo (Galton 1977; Novas

1993), o púbis de *Saturnalia* aparentemente teria sofrido uma flexão em direção caudal (Langer 2003), que resultaria em uma orientação completamente vertical do osso (Figura 47). O ísquio também é bastante longo e delgado, com uma porção proximal bastante expandida. Destaca-se a grande contribuição do ísquio de *Saturnalia* para a região do antitrocâter, diferindo de outros dinossauros basais (Langer 2003), e assemelhando-se a condição plesiomórfica, como visto, por exemplo, em *Lagerpeton* (Serenó & Arcucci 1993).

O membro pélvico de *Saturnalia* é bastante alongado, tendo o dobro do comprimento estimado para o membro escapular (Langer 2003; Langer et al. 2007a), o que sugere que o animal pudesse adotar uma postura bípede, ao menos facultativamente (Figura 48). De fato, a proporção dos membros de *Saturnalia* é muito similar à de *Herrerasaurus* (Novas 1993; Sereno 1993) terópodes (Huene 1926, Raath 1969, Welles 1984) e a de ornitíscios bípedes (Thulborn 1972, Santa Luca 1980), e contrastando com a da maioria dos sauropodomorfos mais avançados, que possuem o membro escapular com pelo menos mais que 50% do comprimento do membro pélvico (Galton 1976, Cooper 1980, Bonaparte & Plumares 1985). O fêmur de *Saturnalia* apresenta o padrão típico de dinossauros basais, com um formato levemente sigmoide, e com a cabeça femoral levemente rotada em direção medial (Hutchinson 2001a; Langer 2003). A porção proximal do fêmur possui um distinto sulco longitudinal. O trocâter menor projeta-se suavemente em direção proximal, e é contínuo a uma plataforma trocântérica sinuosa e bastante marcada.

O quarto trocâter é um dos acidentes anatômicos mais evidentes do fêmur de *Saturnalia*. Consiste em uma crista marcadamente assimétrica, orientada proximodistalmente. Sua porção proximal ocorre como uma crista suave, enquanto a porção distal forma um ângulo quase perpendicular com o eixo do fêmur. A grande quantidade de cicatrizes de inserção muscular presente na superfície mediocaudal do quarto trocâter de *Saturnalia* aponta a área de inserção do músculo *caudofemoralis brevis* (Langer 2003). Da mesma forma, diversas linhas intermusculares, bem preservadas ao longo do eixo longo do fêmur, permitem inferir as áreas de origem e inserção de diversos grupos musculares da coxa, como descritos por Langer (2003).



Figura 48: Concepção artística de *Saturnalia*, em postura tanto bípede quanto quadrúpede. Ilustração de Jorge González. Modificado de Novas (2004).

A tíbia não ultrapassa o comprimento do fêmur, na maioria dos espécimes. Nisto, *Saturnalia* difere da maioria dos dinossauros e dinossauros basais, que tendem a ter a tíbia mais longa que o fêmur. Essa condição é mantida em terópodes basais, assim como nos primeiros sauropodomorfos (*Eoraptor*, *Buriolestes* e possivelmente em *Pampadromaeus*). Em terópodes de grande porte, assim como em sauropodomorfos mais avançados, a tíbia e a fíbula sofrem um progressivo encurtamento (e.g. *Plateosaurus*, *Efraasia*, *Riojasaurus*). Nesse sentido, *Saturnalia* representa um intermediário entre a condição de dinossauros basais e de sauropodomorfos avançados (Galton 1976, 1984; Cooper 1981, 1984; Bonaparte & Plumares 1995). Condição similar ocorre, interessantemente, com *Herrerasaurus* (Novas 1993). Ao longo da superfície lateral da tíbia de *Saturnalia*, estendendo-se proximodistalmente, observa-se uma forte rugosidade, que atesta a existência de um forte ligamento tibiofibular, e marca a área de articulação da fíbula. Esta, por sua vez é um osso extremamente delgado, de superfície medial achatada, e superfície lateral convexa. Possui uma área rugosa, a um terço da extensão proximodistal do osso, em sua face laterocranial, que marca a inserção do músculo *iliofibularis* (Langer 2003). Tal estrutura ocorre em outros dinossauros, como *Herrerasaurus* (Novas 1993), por exemplo. A fíbula de *Saturnalia* é incomum, contudo, por ter uma segunda rugosidade, de posição mais proximal, em sua face mediocranial (Langer 2003).

O astrágalo de *Saturnalia* é robusto e lateromedialmente alongado, dotado de um processo ascendente laterocaudalmente elevado. Além disso, a porção medial do osso é craniocaudalmente mais desenvolvida que a face lateral (Langer 2003). Em vista proximal, a porção medial do astrágalo possui uma leve concavidade, à qual se articula a extremidade distal da tíbia. Lateralmente ao processo ascendente, uma pequena depressão marca a superfície articular com a fíbula. O calcâneo de *Saturnalia* é trirradiado, e se articula lateralmente ao astrágalo, sendo que a maior parte de sua superfície proximal é ocupada por uma ampla área de articulação para a fíbula. Langer (2003) reporta ainda dois tarsais distais ossificados, como aparentemente é a condição plesiomórfica para dinossauros, além de cinco metatarsais (dos quais o quinto é extremamente reduzido). É conhecida também a maior parte das falanges do pé, à exceção do primeiro dígito. Langer (2003) reporta a inexistência de falanges no quinto dígito, e afirma que tal ausência não é um artefato preservacional. De fato, o autor argumenta que *Saturnalia* provavelmente carecesse de falanges no quinto dedo, de maneira contrária a *Herrerasaurus* e muitos sauropodomorfos (Huene 1926; Galton 1976; Novas 1993), mas de maneira similar a dinossauros não-dinossaurianos, ornitíscios e terópodes.

Da cintura e membro escapular, os espécimes de *Saturnalia* preservaram o escapulocoracoide, úmero, rádio e um fragmento de ulna. Os escapulocoracoides são parcialmente fusionados. A escápula é alongada e curvada lateralmente, acompanhando o formato das costelas. De maneira similar a outros dinossauros basais (Figura 35), como *Eoraptor* (Sereno et al. 2013), *Panphagia* (Martinez & Alcober 2009) e de certo modo, *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011), a escápula de *Saturnalia* é expandida distalmente (Langer et al. 2007a), diferindo da condição de vista em Herrerasauridae (Sereno 1993; Bittencourt & Kellner 2009). A porção escapular da glenoide é voltada principalmente em direção caudoventral, embora também haja um componente lateral. Esta orientação condiz com o observado em dinossauros basais, embora alguma variação seja observada em táxons mais derivados (Upchurch et al. 2004; Langer et al. 2007a). O coracoide é craniocaudalmente alongado, e sua margem caudal possui a parede mais espessa. A contribuição do coracoide para a glenoide possui formato subretangular, com um bordo lateral e um bordo caudal. A face articular que recebe o úmero é levemente côncava, e orienta-se caudodorsalmente (Langer et al. 2007a). O forame coracoide perfura lateralmente a placa coracoidal abaixo da linha de sutura entre a escápula e o

coracoide, mas a sua abertura medial varia entre o holótipo e o parátipo (Langer et al. 2007a). No primeiro, ele também perfura abaixo da linha de sutura, enquanto que no parátipo ele atravessa exatamente a junção entre os dois ossos.

O úmero é sigmoide, como em outros dinossauros basais (Rauhut 2003; Langer et al. 2007a). Sua estrutura mais evidente é a grande crista deltopeitoral, que se estende por pelo menos 45% do comprimento proximodistal do úmero (Langer et al. 1999, 2007a). Nesse sentido, os autores argumentaram que a crista deltopeitoral de *Saturnalia* é mais desenvolvida que a de terópodes basais e ornitíscios, embora não atinja a extensão da maioria dos sauropodomorfos basais (Galton & Upchurch 2004a, Yates 2004). Possui um formato subtriangular em vistas lateral e medial, sendo que sua porção proximal se eleva em um ângulo suave em relação ao eixo proximodistal do úmero. Próximo a sua extensão mais distal, a crista deltopeitoral de *Saturnalia* atinge sua altura máxima, onde se curva quase perpendicularmente ao eixo longo do úmero, reduzindo sua altura gradualmente (Langer et al. 2007a). A porção distal é bastante expandida, com epicôndilos rugosos e bem desenvolvidos. A face articular distal do úmero também é lateromedialmente expandida, ocupando cerca de 70% da superfície distal do osso.

Não são conhecidas ulnas completas para *Saturnalia*, e estima-se que o elemento mais completo preserve 70% do comprimento total do osso. Consiste em uma extremidade proximal, com parte da diáfise. Destaca-se na ulna de *Saturnalia* o grande processo olecrano, aparentemente formado por três ossificações distintas (Langer et al. 2007a), e cuja proporção estimada é de 23% do comprimento total do osso. Embora pouco comum em dinossauros basais (Langer et al. 2007a), um alongamento do olecrano ocorre em representantes mais derivados do grupo (Galton & Upchurch 2004b, Vickaryous et al. 2004, Senter 2005). O rádio é alongado, porém robusto, e sua superfície caudomedial (que se articula com a ulna) é achatada. Ao longo de seu eixo proximodistal, o rádio sofre uma grande torção, além de uma leve curvatura em direção cranial (Langer et al. 2007a). O comprimento do rádio corresponde a menos de 70% do comprimento proximodistal do úmero. Um encurtamento do antebraço em relação ao úmero é tido como apomórfico para dinossauros basais (Langer 2001; Langer 2004; Yates 2003a; Langer & Benton 2006), sendo que formas como *Eoraptor* e *Herrerasaurus*, por exemplo, caracterizariam a condição primitiva, com um antebraço ultrapassando 80% do comprimento umeral

(Langer et al. 2007a), como em alguns dinossauros não-dinossaurianos (Bonaparte 1975; Benton 1999; Dzik 2003).

Pampadromaeus barberenai (Cabreira et al. 2011)

Durante o ano de 2004, pesquisadores da Universidade Luterana do Brasil realizaram, na localidade “Sítio Janner”, do município de Agudo, Rio Grande do Sul, uma das descobertas mais recentes de um dinossauro Triássico brasileiro. O espécime, que viria a ser descrito por Cabreira et al. (2011) com o nome *Pampadromaeus barberenai* é representado por um esqueleto relativamente completo, embora desarticulado (Figura 49), sendo afim a Sauropodomorpha. Entre os elementos recuperados, está a maioria dos ossos do crânio e parte da mandíbula. O esqueleto axial está incompleto, assim como o esqueleto apendicular, embora ambos estejam bem representados.



Figura 49: Reconstrução da silhueta de *Pampadromaeus barberenai* (Sequência Candelária, Brasil), representando os elementos recuperados do esqueleto. Modificado de Cabreira et al. (2011).

A anatomia de *Pampadromaeus* foi brevemente apresentada junto à descrição original do táxon. Muitos elementos do espécime, contudo, encontram-se ainda em preparação, parcialmente inclusos na matriz de rocha que compõe o bloco onde o material foi coletado (Cabreira et al. 2011). O crânio (Figura 50) destaca-se por ser mais longo que dois terços do comprimento femoral (característica compartilhada entre os primeiros sauropodomorfos, mas que não ocorre em membros mais avançados do grupo). O processo subnarial do pré-maxilar é bastante curto, o que sugere que este se projetasse ventralmente, quando em articulação com o maxilar. O crânio em si é de constituição bastante leve, e as aberturas cranianas são bastante

amplas. Os dentes premaxilares carecem de serrilhas, de maneira similar a alguns terópodes (Tykoski & Rowe 2004), e sua coroa é ligeiramente mais alta que os dentes maxilares. Estes, por sua vez (assim como os dentes mandibulares), são lanceolados, e dotados de serrilhas esparsas, como na condição típica de sauropodomorfos (Galton 1990; Langer et al. 1999; Langer & Benton 2006; Nesbitt 2011). Há também dentes rudimentares no pterigoide, como em *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011) e *Eoraptor* (Sereno et al. 2013).

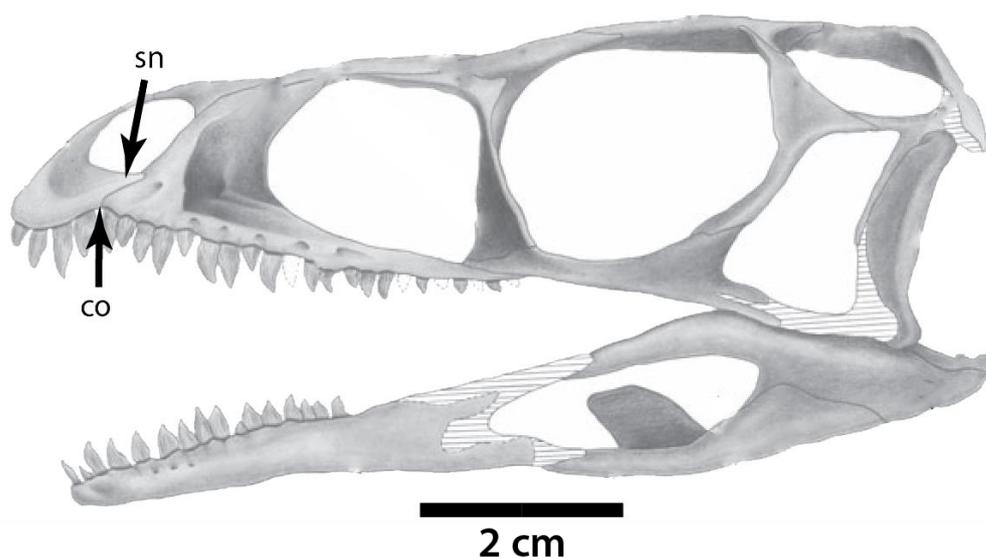


Figura 50: Reconstrução do crânio de *Pampadromaeus*. Modificado de Cabreira et al. (2011). Abrev.: co, concavidade ventral da área de articulação do premaxilar com o maxilar; sn, processo subnarial do premaxilar.

Da série vertebral cervical, preservou-se o atlas, cujo arco neural possui epifíses pouco desenvolvidas. Cabreira et al. (2011) relataram ainda a presença de diversas costelas cervicais, alongadas e desprovidas de curvatura. As vértebras dorsais são dotadas de diversas lâminas ósseas, característica comum (mas não exclusiva) a Saurischia (Langer & Benton 2006). Preservam-se ainda as duas sacrais primordiais, com processos transversos e costelas amplas e expandidas dorsoventralmente.

A lâmina escapular projeta-se cranialmente (Cabreira et al. 2011), e possui a extremidade distal bastante expandida craniocaudalmente. O úmero é típico de sauropodomorfos, por possuir uma extremidade distal bastante ampla (Langer & Benton 2006; Langer et al. 2007a).

O ílio possui uma alta lâmina supracetabular. O processo preacetabular é bastante curto, contudo. Em contraste, o processo pós-acetabular é caudalmente alongado, de maneira similar ao de, por exemplo, *Saturnalia* (Langer 2003), *Panphagia* (Martinez & Alcober 2009), e *Eodromaeus* (Martinez et al. 2011). De maneira similar a estes táxons, e como é comum à maioria dos dinossauros basais, o processo pós-acetabular abriga uma evidente fossa breve. De maneira similar a *Saturnalia*, *Panphagia* e *Guaibasaurus* (Langer 2003; Martinez & Alcober 2009; Bonaparte et al. 1999; Bonaparte et al. 2007), a margem ventral da porção acetabular do ílio é quase reta, o que indica que a abertura acetabular, se presente, era bastante reduzida.

A cabeça do fêmur projeta-se craniomedialmente, formando um ângulo de 40° com o eixo mediolateral dos côndilos distais. Nesse sentido, *Pampadromaeus* assemelha-se à condição plesiomórfica para Dinosauria (Hutchinson 2001a; Langer 2003). A superfície proximal possui um sulco transversal, similar ao de outros dinossauros como *Staurikosaurus* (Bittencourt & Kellner 2009), *Herrerasaurus* (Novas 1993) e *Saturnalia* (Langer 2003), mas também comum a dinossauiromorfos como *Silesaurus* (Dzik 2003) e *Sacisaurus* (Langer & Ferigolo 2013), entre outros. Destaca-se no fêmur de *Pampadromaeus* as proporções reduzidas da tuberosidade medial (Nesbitt 2011) da cabeça do fêmur (Cabreira et al. 2011), além de um estreito côndilo lateral na extremidade distal do fêmur (Müller et al. 2015a). O trocânter menor possui o formato de um nódulo, e a plataforma trocântérica é bem desenvolvida. O quarto trocânter também é típico de dinossauros basais por possuir o formato de uma crista assimétrica, com um ângulo truncado em sua porção mais distal. A tíbia de *Pampadromaeus* é significativamente (20%) mais longa que o fêmur (Cabreira et al. 2011). Nesse sentido, o táxon é nitidamente distinto de sauropodomorfos mais derivados, que tendem a um encurtamento do epipódio em relação ao segmento propodial do membro posterior (Galton 1976, 1984; Cooper 1980; 1984; Bonaparte & Plumares 1995).

Quatro análises filogenéticas realizadas por Cabreira et al. (2011), com base em matrizes amplamente utilizadas (Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Nesbitt et al. 2010; Martinez et al. 2011) resultaram em *Pampadromaeus* incluso junto a outros Sauropodomorpha, embora sua posição dentro do grupo varie entre as matrizes (Figura 51). Ainda assim, Cabreira et al. (2011) argumentaram que as afinidades de *Pampadromaeus* não são muito robustas. Isto porque muitas das características que

incluem o táxon junto a Sauropodomorpha são altamente homoplásicas, ou não são reconhecidas em outros fósseis por motivos de preservação (*missing data*).

Além disso, *Pampadromaeus* não possui diversos caracteres tipicamente associados a sauropodomorfos, como o crânio curto (com menos de dois terços do comprimento femoral, algo ausente também em *Buriolestes* e *Eoraptor*) e as coroas de dentes mesiais mais altas do que nos dentes distais (Langer & Benton 2006; Martinez & Alcober 2009; Cabreira et al. 2011). Além disso, as análises revelaram que todas as características exclusivas a *Pampadromaeus* (dentre os Sauropodomorpha) são, de fato, homoplásicas, ocorrendo em outros táxons. Como exemplo, pode-se citar a margem ventral côncava da articulação do premaxilar com o maxilar (devido à projeção ventral do pré-maxilar), apontada por Cabreira et al. (2011) como exclusiva do táxon dentre os Sauropodomorpha, mas com ampla distribuição em Theropoda (Rauhut 2003).

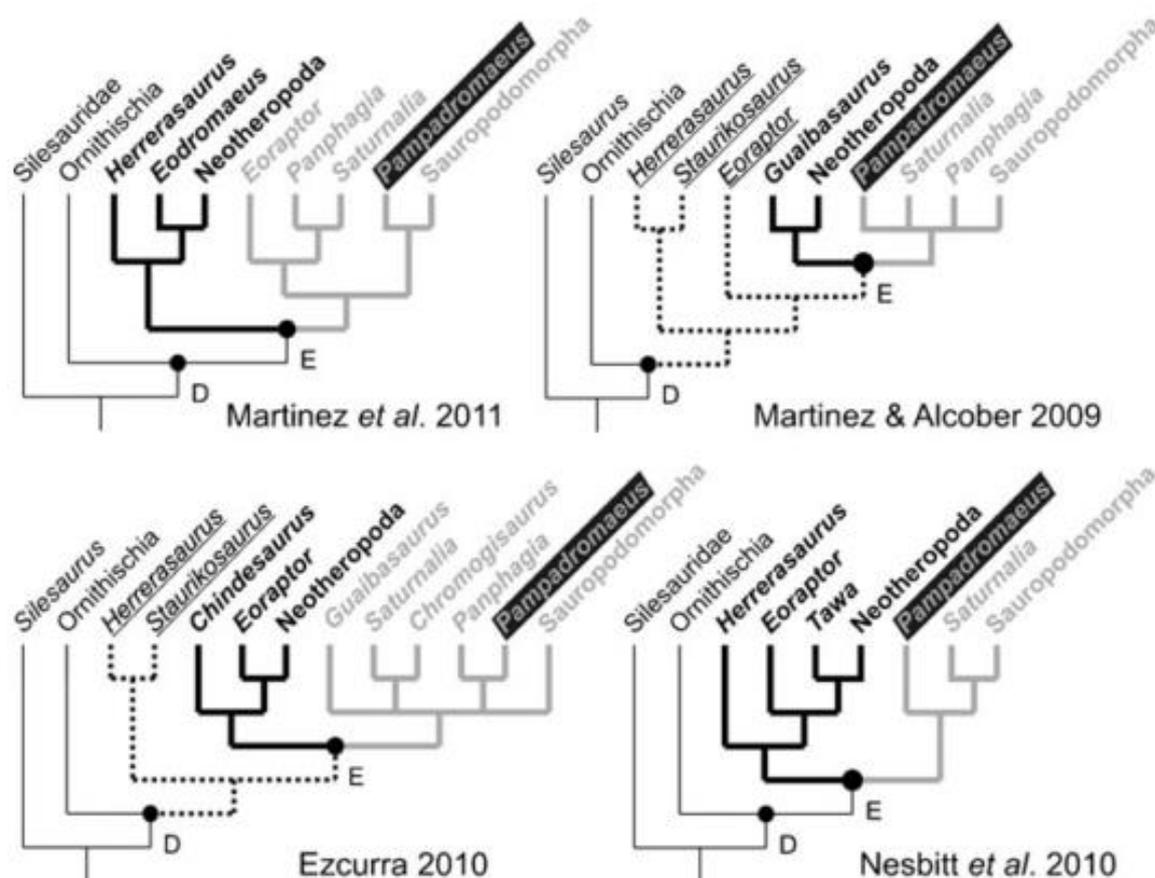


Figura 51: Contexto filogenético de *Pampadromaeus* dentre os Sauropodomorpha, como obtido pela análise das matrizes de dados de diversos autores recentes. Retirado de Cabreira et al. (2013).

***Buriolestes schultzi* Cabreira et al. 2016**

Recentemente foi reportado por Cabreira et al. (2016) um novo registro para a fauna da Zona de Associação de Hyperodapedon. O achado representa uma concentração de diversos espécimes, incluindo o holótipo do lagerpetídeo *Ixalerpeton polesinensis* e o holótipo do sauropodomorfo *Buriolestes schultzi* (Figura 52). A descoberta é de extrema relevância, não só por constatar, novamente e de maneira clara, que dinossauros basais (no caso, Lagerpetidae) e dinossauros conviveram no tempo e no espaço, mas também se reveste de importância pela qualidade preservacional dos fósseis, representados por esqueletos bastante completos.



Figura 52: Reconstrução da silhueta de *Buriolestes schultzi* (Zona de Associação de *Hyperodapedon*, Sequência Candelária, Brasil), representando os elementos recuperados do esqueleto. Modificado de Cabreira et al. (2016).

Buriolestes, segundo o estudo, se configura no membro mais basal de Sauropodomorpha e, como tal, brinda diversas informações concernindo a origem e evolução do grupo. Um dos aspectos mais notáveis se refere à dentição do animal. Sauropodomorfos típicos são reconhecidos pelos seus dentes lanceolados, dotados de dentículos relativamente grandes, ainda que formas mais basais possuam as coroas dentárias ligeiramente recurvadas distalmente, como visto em *Eoraptor* e em *Pampadromaeus*, por exemplo. *Buriolestes*, por sua vez, possui dentes nitidamente recurvados, com serrilhas comparáveis às de arcossauros carnívoros, incluindo dinossauros terópodes. Isso sugere que a dieta do animal fosse animalívora e, desse modo, indica que a herbivoria/onivoria em Sauropodomorpha seria uma característica que foi adquirida secundariamente, a partir de ancestrais predadores.

Buriolestes carece de alguns atributos típicos de Sauropodomorpha, assim como ocorre em outros sauropodomorfos basais (e.g., *Eoraptor*, *Pampadromaeus*). O

crânio, por exemplo, é relativamente alongado (com mais de dois terços do comprimento femoral). Ainda, Cabreira et al. (2016) argumentam que a abertura nasal de *Buriolestes* é pequena, não atingindo o grande tamanho observado tipicamente em sauropodomorfos mais avançados. Apesar de alguns caracteres da dentição serem compartilhados com terópodes, eles provavelmente representam estados plesiomórficos (já que ocorrem amplamente em outros arcossauros carnívoros). De fato, características típicas de terópodes (como um diastema na arcada dentária entre o premaxilar e o maxilar) não são observadas em *Buriolestes*. Do contrário, alguns aspectos anatômicos do animal ressaltam sua relação com sauropodomorfos. Por exemplo, a porção rostral da arcada dentária do dentário é deslocada ventralmente, característica típica do grupo, e presente em todos sauropodomorfos basais. O úmero é relativamente grande, e a crista deltopeitoral ocupa pelo menos 40% do comprimento total do osso. De maneira similar a *Saturnalia* e *Plateosaurus*, por exemplo, a última das três vértebras que compõem o sacro não possui um complexo articular tão expandido quanto o do processo transversal e das costelas das duas sacrais precedentes. Isso sugere, segundo Cabreira et al. (2016), que a terceira sacral tenha sido incorporada a partir da cauda (ou seja, configura-se em uma caudossacral). As vértebras caudais mais distais possuem prezigapófises de comprimento modesto, não apresentando o alongamento típico observado em *Tawa*, Herrerasauridae e em Neotheropoda (Novas 1993; Rauhut 2003; Tawa 2009).

2.5 O panorama atual do estudo de dinossauros basais

Como parcialmente apresentado ao longo deste texto, o tema que abrange o estudo de dinossauros basais consistentemente tem gerado um grande volume de dados ao longo dos anos. Especialmente nas últimas duas décadas, esta área da paleontologia sofreu um grande impulso, na medida em que novos espécimes bem preservados começaram a somar-se ao banco de dados disponível para pesquisa (Sereno & Novas 1992; Sereno et al. 1993; Langer et al. 1999; Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Alcober & Martinez 2010; Martinez et al. 2011; Cabreira et al. 2011). Com a descoberta destes materiais, também estimulou-se um intenso trabalho de revisão e reavaliação, tanto de características anatômicas quanto de propostas filogenéticas (Figura 53) envolvendo os primeiros dinossauros (Novas 1993; Novas 1996; Sereno 1999; Langer 2004; Langer & Benton 2006; Ezcurra 2006; Irmis et al. 2007a; Ezcurra 2010; Martinez et al. 2011; Nesbitt 2011).

Um segundo fator decisivo para atingir o atual estado de conhecimento envolvendo Dinosauria se deu graças à descoberta dos diversos novos dinossauromorfos não-dinossaurianos, alguns descritos e reavaliados após a descoberta de *Silesaurus* (Dzik 2003; Ezcurra 2006; Ferigolo & Langer 2007; Irmis 2007a; Nesbitt et al. 2010; Kammerer et al. 2012; Martinez et al. 2013b; Peacock et al. 2013; Bittencourt et al. 2014; Cabreira et al. 2016). Além de contribuir, juntamente com os dinossauromorfos clássicos da formação Chañares (Romer 1971, 1972a, 1972b; Arcucci 1987; Sereno & Arcucci 1993; 1994), para aumentar a diversidade conhecida de dinossauromorfos, táxons como *Silesaurus* e *Sacisaurus* demonstraram a existência de uma variedade de formas desconhecida junto à origem de Dinosauria. Há de se ressaltar que a discussão envolvendo o posicionamento de Silesauridae continua em aberto (*vide* Ferigolo & Langer 2007 e Langer & Ferigolo 2013), e uma das mais recentes propostas filogenéticas (Cabreira et al. 2016) os recupera como membros do clado Dinosauria, mais especificamente como grupo-irmão de Ornithischia (Figura 54). Não obstante, diversos outros estudos propõem uma hipótese alternativa em que Silesauridae são posicionados fora de Dinosauria (e.g., Ezcurra 2006; Nesbitt et al. 2010; Martínez et al. 2010; Nesbitt 2011; Kammerer et al. 2012).

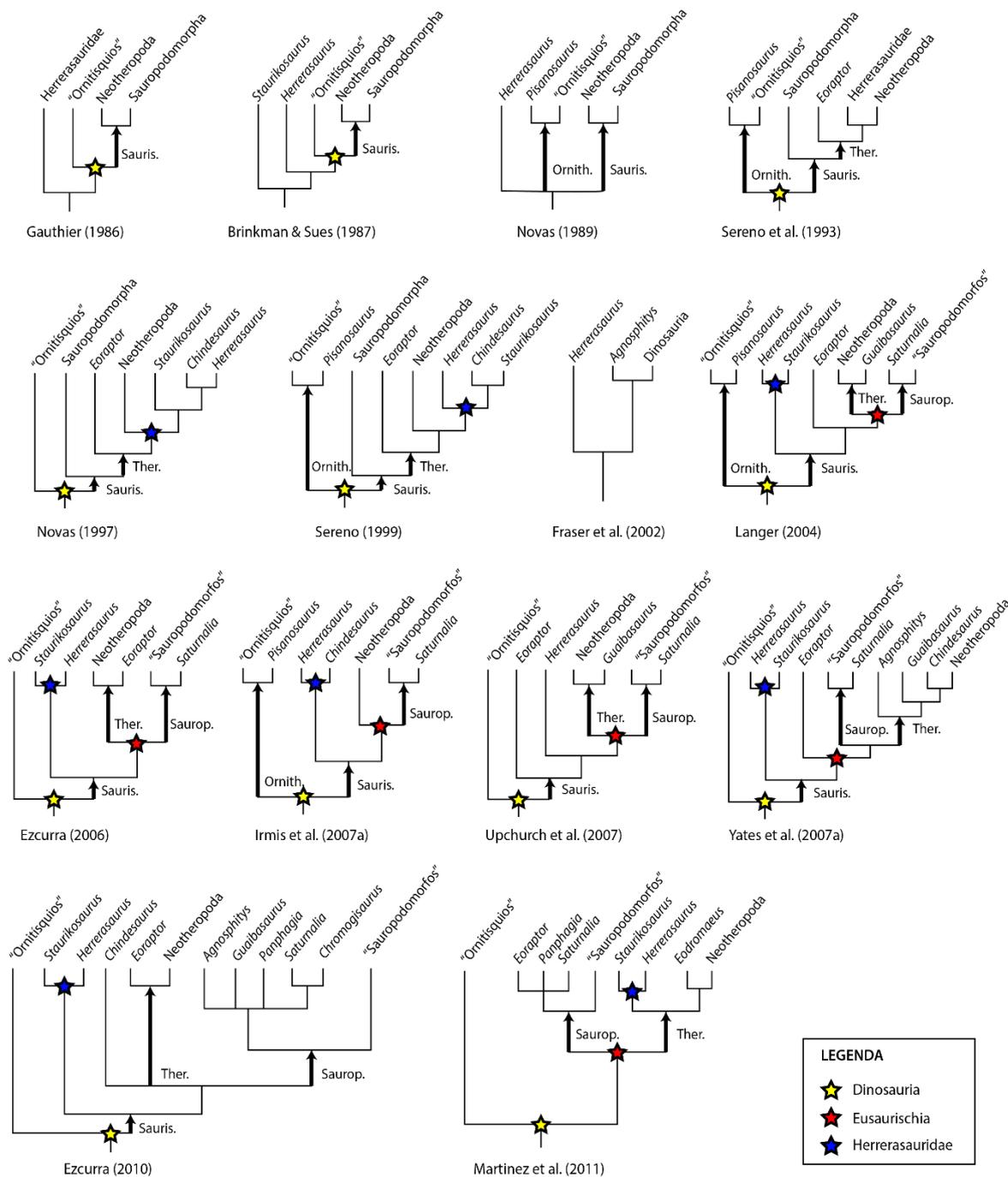


Figura 53: Comparação entre diferentes estudos filogenéticos envolvendo dinossauros basais. Nota-se, em especial, a instabilidade na posição de Herrerasauridae (*Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*) e de *Eoraptor* nas diversas análises. Redesenhado e atualizado a partir de Langer et al. (2010). Abrev.: Ornith, Ornithischia; Sauris, Saurischia; Saurop, Sauropodomorpha; Ther, Theropoda.

Apesar do aumento da quantidade de materiais disponíveis para estudo, e do aumento da representatividade de Dinosauriomorpha (incluindo Dinosauria) conhecidos para o Triássico, diversos focos de controvérsia ainda pairam sobre o estudo das relações entre os membros do grupo. Por um lado, muitos dos táxons de

Dinosauromorpha que se conhecem para o Triássico ainda são representados por esqueletos muito incompletos e/ou fragmentários, como é o caso de, por exemplo, *Lagerpeton*, *Dromomeron*, *Eucoelophysis*, *Diodorus* (um silesaurídeo do Triássico do Marrocos), *Chromogisaurus*, *Panphagia* e *Pisanosaurus* (Romer 1971; Bonaparte 1976; Ezcurra 2006; Irmis et al. 2007a, 2007b; Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Kammerer et al. 2012). A incompletude desses espécimes, por sua vez, gera um ruído em análises filogenéticas que resulta da grande quantidade de dados faltantes (*missing data*), presentes em praticamente todas as matrizes que envolvam Dinosauria.

Por outro lado, o incremento na diversidade taxonômica e o aumento do registro espécimes bem preservados como, por exemplo, *Ixalerpeton*, *Silesaurus*, *Asilisaurus*, *Saturnalia*, *Eodromaeus*, *Pampadromaeus* e *Buriolestes* (Langer et al. 1999; Dzik 2003; Martinez & Alcober 2009; Nesbitt et al. 2010; Martinez et al. 2011; Cabreira et al. 2011; 2016), apesar de alimentar matrizes filogenéticas mais completas, acabaram por trazer uma consequência interessante. Apesar de ajudarem a resolver a maioria dos conflitos existentes acerca das relações entre dinossauros, ou elucidar questões sobre a origem das características dinossaurianas típicas, a maioria destes táxons evidenciou, também, a existência de uma significativa parcela de homoplasias dentre os dinossauros e dinossauros conhecidos (Figura 55).

Muitos destes caracteres homoplásicos podem ser resultado de convergência adaptativa, uma vez que diversos hábitos (por exemplo, o bipedalismo, ou a onivoria) são aparentemente recorrentes (Cabreira et al. 2011) entre dinossauros basais, dinossauros não-dinossaurianos e inclusive arcossauros pseudossúquios (Nesbitt 2011). De fato, especialmente no que tange à linhagem dos Dinosauromorpha, o acúmulo destas características, muitas diretamente relacionadas com o hábito locomotor ou alimentar, deu-se em durante um lapso relativamente curto de tempo, provavelmente entre o Mesotriássico e o início do Neotriássico (Irmis 2011), o que poderia também responder em parte pela dificuldade em se estabelecer hipóteses filogenéticas consensuais para muitos táxons, como é o caso de, por exemplo, *Eoraptor*, Herrerasauridae e *Silesaurus* (Figuras 53 e 54).

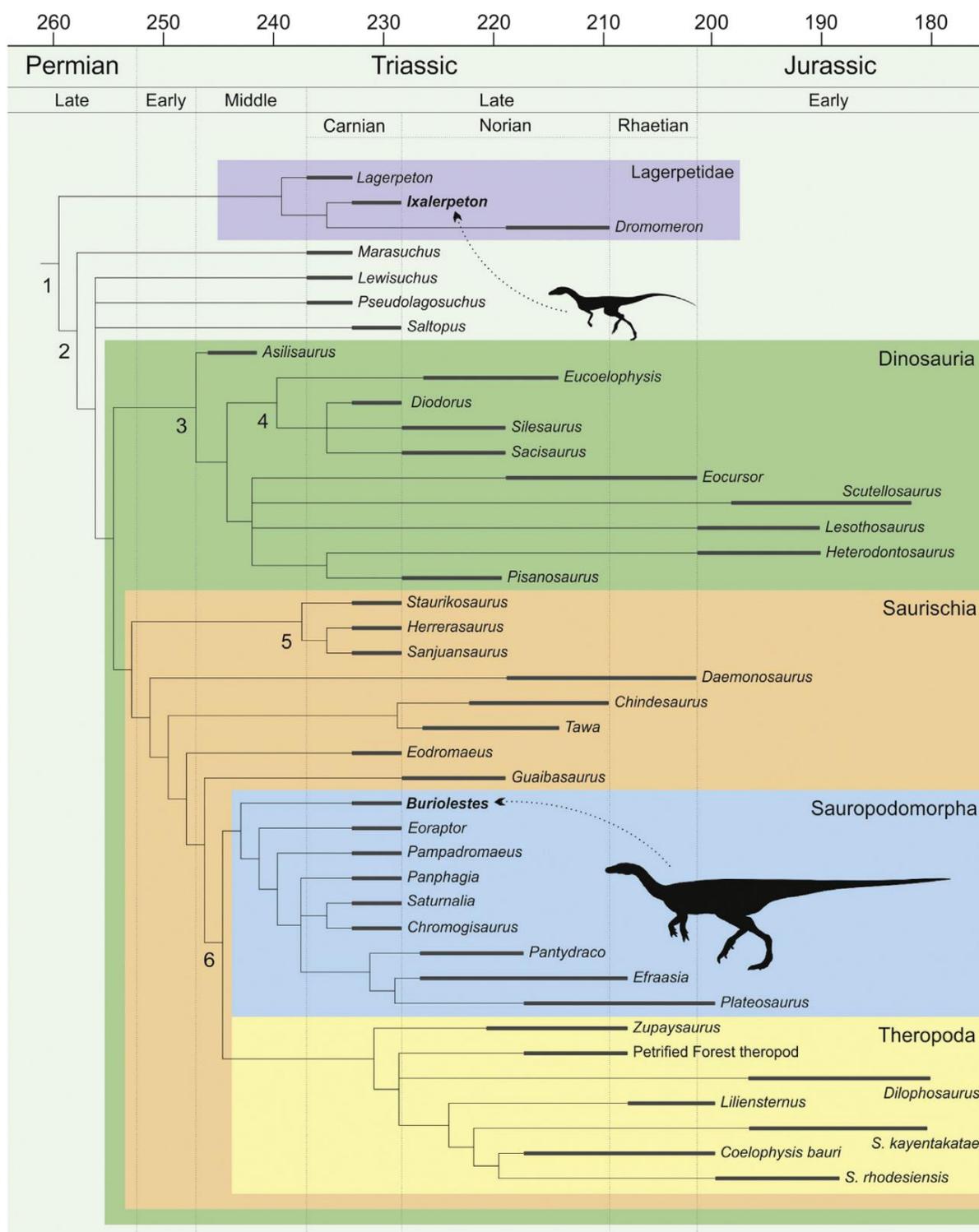


Figura 54: Topologia temporalmente calibrada, proposta a partir da filogenia apresentada por Cabreira et al. (2016), um dos mais recentes estudos envolvendo dinossauros basais. O resultado recupera *Buriolestes* como o sauropodomorfo mais basal, além de incluir *Eoraptor* como membro do grupo. Os autores também posicionaram Herrerassauridae (incluindo *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* e *Sanjuansaurus*) como o clado mais basal de Saurischia. Vários táxons frequentemente agrupados a Theropoda (*Eodromaeus*, *Tawa*, *Daemonosaurus*, *Chindesaurus* e *Guaibasaurus*) são também recuperados basalmente à dicotomia Sauropodomorpha-Theropoda. O estudo ainda agrupa Silesauridae como pertencentes a Dinosauria, junto aos Ornithischia e representando o grupo-irmão dos táxons comumente atribuídos ao grupo. Os nós numerados representam Dinosauriformes (1), Dinosauria (2), Ornithischia (3), Silesauridae (4), Herrerassauridae (5) e Eusaurischia (6). Modificado de Cabreira et al (2016).

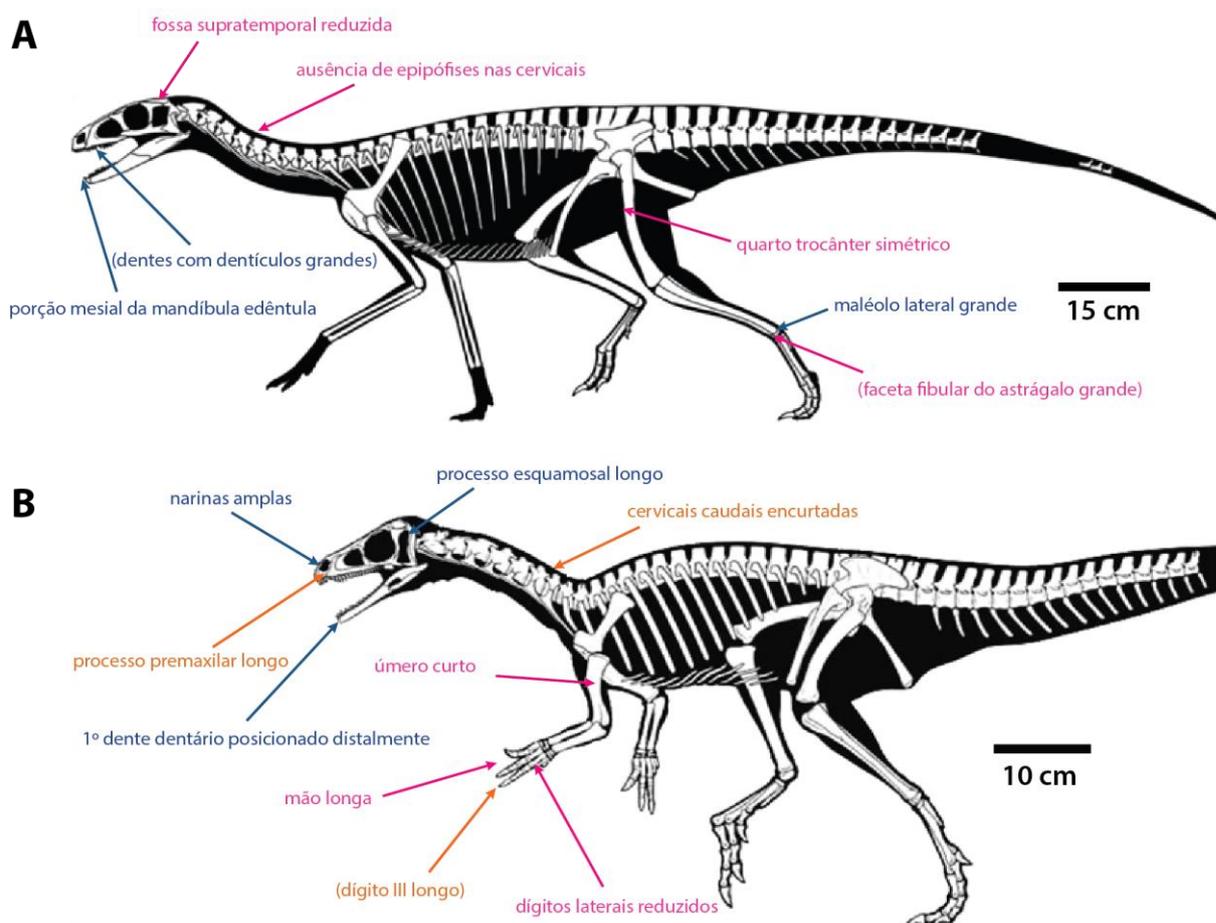


Figura 55: Homoplasias entre dinossauros Triássicos. Em A, reconstrução do esqueleto de *Silesaurus*, apontando caracteres tipicamente ornitiscuianos (azul) e atributos típicos de dinossauros não-dinossaurianos (rosa). Em B, *Eoraptor*, mostrando em rosa, caracteres típicos de Theropoda; em azul, caracteres diagnósticos de Sauropodomorpha e em laranja, atributos que caracterizariam o táxon como um saurísquio não-Eusaurischia. Modificado de Langer (2014).

Além disso, como argumentou Langer (2014), as características mais significativas vistas em Dinosauria provavelmente surgiram durante a radiação dos dinossauros no Mesotriássico, antes dos registros mais antigos conhecidos para Dinosauria. Se os dinossauros de fato surgiram durante o Mesotriássico, como sugerido por alguns autores (Nesbitt et al. 2010; Irmis 2011; Nesbitt et al. 2013), boa parte do registro dos primeiros momentos de sua evolução é desconhecida. Com efeito, mesmo localidades que tradicionalmente brindam os registros mais antigos de dinossauros (*i.e.*, pertencentes à Formação Ischigualasto e à base da Sequência Candelária) ainda possuem sua diversidade subamostrada, como evidenciado pela explosão de descobertas de novos espécimes (muitos caracterizando novos táxons)

vivenciada nas últimas décadas. É bastante provável que a melhora gradual da amostragem em localidades e níveis estratigráficos pouco explorados venha a esclarecer algumas das controvérsias que permeiam o estudo de dinossauros basais além de, seguramente, trazer à tona novos questionamentos acerca da evolução de Dinosauria e da origem e relações de Dinosauria. De fato, materiais já coletados (e ainda não descritos), oriundos de camadas do Triássico do Brasil tem o potencial de ajudar a elucidar algumas dessas questões. Esta tese também se propõe a contribuir nesse aspecto.

3. Sobre a Estrutura desta Tese:

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Doutorado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa.

b) Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independentes), escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.

c) Anexos, compreendendo: artigo(s) nos quais o pós-graduando é co-autor, resumo(s) e artigo(s) publicado(s) em eventos, relacionado(s) ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).

4. Novos materiais de dinossauros da Sequência Candelária

Nessa seção são incluídos três artigos científicos que compõem o corpo principal da tese. Os artigos foram incluídos em ordem de publicação ou submissão. Apesar de a maioria dos resultados e contribuições geradas por este estudo estarem contidas no texto de cada um dos artigos, a seção seguinte retomará alguns desses dados, discutindo os três trabalhos de maneira integrada.

New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Candelária Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone)

FLÁVIO A. PRETTO, CESAR L. SCHULTZ and MAX C. LANGER

PRETTO, F.A., SCHULTZ, C.L., LANGER, M.C. 2015. New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Candelária Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone). *Alcheringa* 39, 1–10. ISSN 0311-5518.

The oldest unequivocal dinosaurian records come from Upper Triassic strata, mostly from Argentina and Brazil. Recent fieldwork in the Brazilian deposits of Ischigualastian age (late Carnian–earliest Norian) have resulted in the collection of a new specimen (UFRGS-PV-1240-T) identified as dinosaurian by the presence of a concave emargination on the ventral surface of the femoral head and a well-developed deltopectoral crest on the humerus, which extends for *ca* 40% of its estimated proximodistal length. Although fragmentary, the material increases the dinosaurian record from the Late Triassic of Brazil, which is still modest when compared with coeval Argentine strata. Additionally, UFRGS-PV-1240-T augments the dinosaurian diversity at the ‘Sítio Janner’ site, which was until now restricted to the sauropodomorph *Pampadromaeus barberenai*. The new specimen is larger than most early dinosaurians (except for herrerasaurids), implying that members of the group were already occupying niches otherwise explored by other larger-bodied taxa in the ‘Sítio Janner’ palaeofauna, and Late Triassic palaeoenvironments in general.

Flávio A. Pretto [flavio_pretto@yahoo.com.br] and Cesar L. Schultz [cesar.schultz@ufrgs.br] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Setor de Paleovertebrados, Av. Bento Gonçalves, 9500—Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale, Agronomia—Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, CEP 91540-000; Max C. Langer [mclanger@ffclrp.usp.br] Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Departamento de Biologia, Av. Bandeirantes, 3900, CEP 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. Received 9.4.2014; revised 24.11.2014; accepted 29.11.2014.

Key words: Early dinosaurs, Triassic, Brazil, Candelária Sequence.

THE TRIASSIC witnessed one of the major evolutionary events in the history of life with the origin of Dinosauria, yet the timing of this event is not well constrained. Some putative Middle Triassic members of the group have been tentatively identified (Huene 1942, Nesbitt *et al.* 2013), but no unequivocal dinosaurian taxa are known from strata older than Late Triassic (Langer *et al.* 2010). Nonetheless, the presence of close dinosaurian outgroups in these older strata suggests that its ghost-lineage (and thus the origin of the group) extended at least into the Middle Triassic (Serenó & Arcucci 1993, 1994, Novas 1996, Nesbitt *et al.* 2010, 2013). Dinosaurians were probably uncommon elements in Middle Triassic terrestrial ecosystems (Irmis 2011), a scenario that may have lasted until the early stages of the Late Triassic (Carnian), when their diversity increased (Ezcurra 2010, Langer *et al.* 2010).

The oldest unambiguous dinosaurians come from the Ischigualasto Sequence of Argentina (Stipanovic & Marsicano 2002, Currie *et al.* 2009) and the Candelária Sequence (former Santa Maria 2 Sequence) of Brazil (Zerfass *et al.* 2003, Horn *et al.* 2014). Argentine

dinosaurians of Ischigualastian age *sensu* Bonaparte (1982) and Langer (2005) include the herrerasaurids *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963 (Novas 1993, Sereno & Novas 1993, Sereno 1993) and *Sanjuansaurus gordilloi* Alcober & Martínez, 2010; the sauropodomorphs *Eoraptor lunensis* Sereno *et al.*, 1993, *Panphagia protos* Martínez & Alcober, 2009 and *Chromogisaurus novasi* Ezcurra, 2010; the theropod *Eodromaeus murphi* Martínez *et al.*, 2011; and the ornithischian *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967 (Bonaparte 1976). In Brazil, this record is far less abundant, being represented only by the herrerasaurid *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970 (Bittencourt & Kellner 2009) and the sauropodomorphs *Saturnalia tupiniquim* Langer *et al.*, 1999 (Langer 2003, Langer *et al.* 2007) and *Pampadromaeus barberenai* Cabreira *et al.*, 2011. Much of this discrepancy may, however, be due to the smaller extent of the Brazilian outcrops and a reduced collection effort.

Intensive fieldwork conducted in the Candelária Sequence over the last few years by a research team from the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) has resulted in the collection of several new specimens. Among these, dinosaurian remains (UFRGS-PV-1240-T) from the ‘Sítio Janner’ locality are presented here. This

material suggests that dinosaurian dinosauromorphs were an important component of the local palaeofauna and implies that the Brazilian Upper Triassic strata are still relatively undersampled in terms of dinosaurian abundance and diversity.

Geological setting

The ‘Sítio Janner’ site is located on the outskirts of Agudo, Rio Grande do Sul, Brazil. Lithologically, it comprises massive red beds, including siltstones and very thin sandstones (Fig. 1). These locally incorporate mud inclusions and sporadic rhythmic intervals of various grain sizes. The red beds are divided into a non-fossiliferous portion at the base of the exposed section, and an upper fossiliferous unit. Based on sedimentology, and in the presence of coprolites and putative rhizoliths, the strata are interpreted to have

accumulated in a distal floodplain palaeoenvironment. A light-coloured cross-bedded sandstone also occurs at the top of the exposure and represents a river channel. It is delimited by an erosive contact with the underlying red beds.

The ‘Sítio Janner’ site has produced an important suite of vertebrate fossils (Fig. 1), including the type-material of the sauropodomorph *Pampadromaeus* and the carnivorous cynodont *Trucidocynodon riograndensis* (Oliveira *et al.* 2010). The most abundant taxon is the herbivorous cynodont *Exaeretodon riograndensis* (Oliveira *et al.* 2007, Liparini *et al.* 2013); however, the presence of rhynchosaurs (*Hyperodapedontidae*) correlates the fossil suite with the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (*sensu* Abdala *et al.* 2001) of presumed Ischigualastian age (Langer 2005).

Although hyperodapedontids are biostratigraphic markers, the composition of the ‘Sítio Janner’

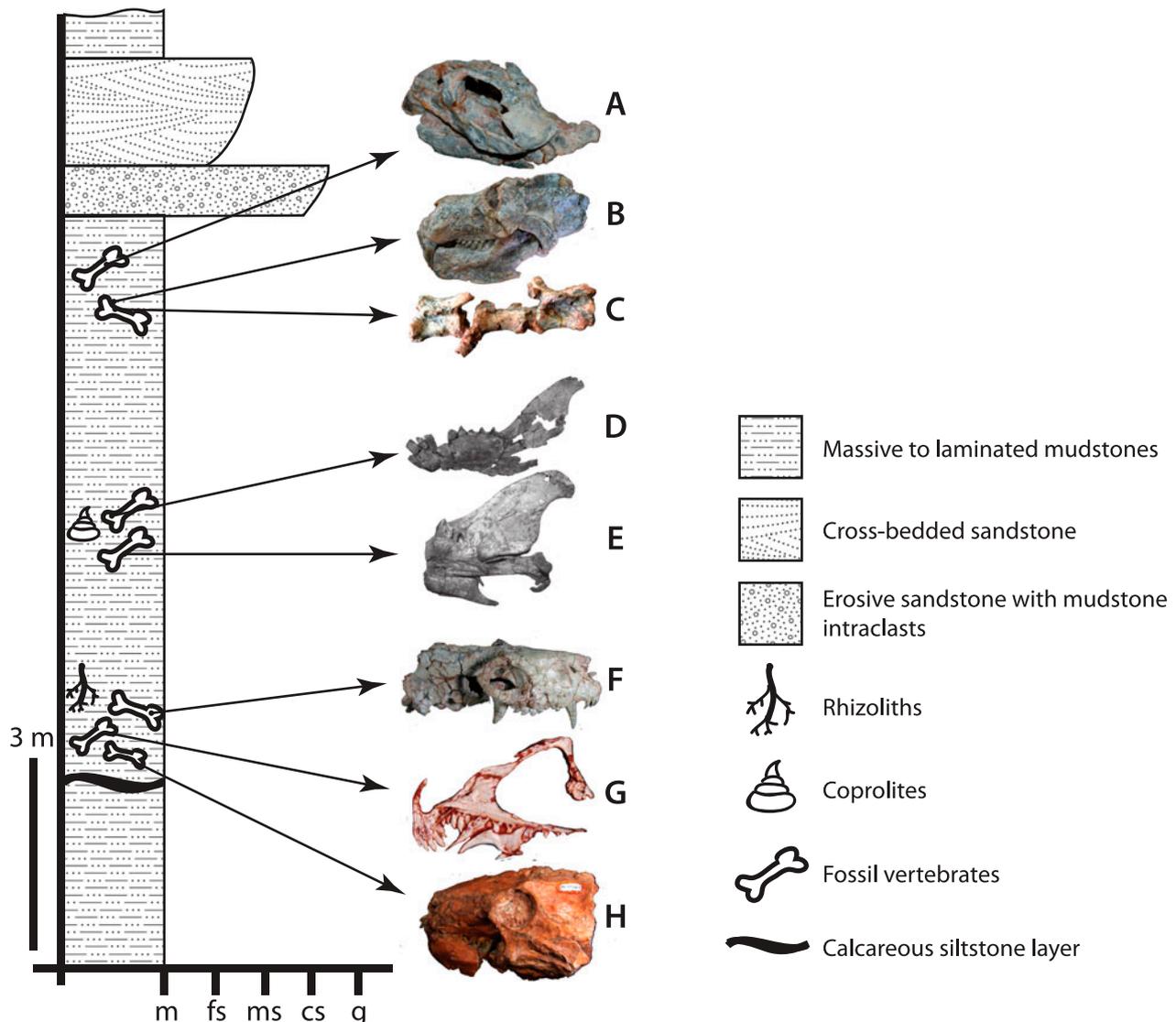


Fig. 1. Stratigraphic section of the ‘Sítio Janner’ outcrop (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil), with the position of some fossils found at the locality (specimen photographs not to scale). **A**, *Hyperodapedon* sp., MCN-PV-3509; **B**, **D**, **E**, *Exaeretodon riograndensis*, respectively UFRGS-PV-0715-T, 1096-T and 1177-T; **C**, Dinosauria indet., UFRGS-PV-1240-T; **F**, *Trucidocynodon riograndensis*, UFRGS-PV-1051-T; **G**, *Pampadromaeus barberenai*, ULBRA-PVT-016; **H**, juvenile traversodontid (possibly *E. riograndensis*), UFRGS-PV-1160-T.

palaeofauna differs from other coeval assemblages, which are typically dominated (*ca* 90%) by rhynchosaur remains (Schultz *et al.* 2000). In contrast, rhynchosaurs constitute only *ca* 10% of the sampled vertebrate fossils at 'Sítio Janner'; *Exaeretodon* comprises about 50% of the occurrences (Pretto *et al.* 2013). This is similar to the upper portion of the Ischigualasto Formation, where *Exaeretodon* is the most abundant taxon (Rogers *et al.* 1993, Martínez *et al.* 2011, 2013a), and prompts subdivision of the Brazilian *Hyperodapedon* Assemblage Zone into two distinct biostratigraphic units, as previously suggested by Oliveira & Schultz (2007).

Specimen overview

Although disarticulated, the dinosaurian bones (UFRGS-PV-1240-T) were in close spatial distribution (less than 1 m²), and their compatible size infers derivation from a single individual. All of the elements are diagenetically fractured and partly covered by carbonate concretionary material. The identified skeletal components include a left humerus, right femur, fragmentary right pubis and two semi-articulated series of caudal vertebrae. The latter were originally assigned to *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-0715-T) by Oliveira *et al.* (2007), but are reinterpreted here as having dinosaurian affinities. Other co-occurring vertebrate fossils include: (1) a fairly complete individual of *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-0715-T) with articulated skull and most of the postcranial elements (Oliveira *et al.* 2007); (2) the ilium of a smaller *Exaeretodon* specimen; and (3) a small cynodont dentary, possibly from an ontogenetically immature *Exaeretodon* individual.

Description

Caudal vertebrae. Remnants of five caudal vertebrae were found in two discrete sequences. Their morphological similarity (e.g., craniocaudally elongated centra, neural spines caudally displaced, caudolaterally directed transverse processes, ventral surface of the centrum with a longitudinal ventral groove in some vertebrae) to other basal dinosaurian taxa (e.g., Yates 2003, Bitten-court & Kellner 2009, Ezcurra 2010, Sereno *et al.* 2013) advocates referral to UFRGS-PV-1240-T. The cranial-most preserved vertebra (Fig. 2) bears an incomplete transverse processes and neural spine. It articulates with the cranial third of the subsequent vertebra, with the base of a chevron interposed between them. The length/height ratio of the most proximal centrum is 1.19 (31 x 26 mm), which, in conjunction with the well-developed transverse processes, indicates derivation from the proximal part of the tail (Grillo & Azevedo 2011b). The neurocentral sutures are also closed, inferring osteological maturity.

The exposed cranial articular surface is excavated and roughly circular; the caudal articular surface is

obscured. The ventral surface is strongly concave and lacks a ventral groove. The lateral margin is slightly depressed just ventral to the transverse process and forms a faint lateral fossa. The neural spine occupies the entire dorsal margin, with its more robust portion interposed between the postzygapophyses, which are in turn separated by a deep median notch similar to that seen in *Saturnalia* and *Guaibasaurus* (Ezcurra 2010) and *Chromogisaurus* (Martínez *et al.* 2013b, *contra* Ezcurra 2010). The articular surfaces of the prezygapophyses face mediodorsally and articulate with the ventrolaterally oriented postzygapophyses.

The second series of three probable mid-caudal vertebrae (Fig. 3) are preserved in articulation, also preserving the proximal end of a chevron. The neurocentral sutures are closed, and the centrum bodies are more elongate (length/height ratio of 1.94, or 35 x 18 mm). The transverse processes are small and laterally projecting. The centra are amphicoelous but with shallower articular facets relative to the more proximal caudals. The ventral surfaces bear faint longitudinal grooves extending along the entire centrum length. The prezygapophyses are robust with dorsomedially oriented articular facets. The neural spines are situated in the caudal half of the centrum and interposed between the postzygapophyses, likewise separated by a median notch. The articular facets of the postzygapophyses are ventrolaterally oriented.

The better-preserved chevron is distoventrally directed and encloses the haemal canal, and none of the chevrons is fused to the centra.

Humerus. Part of a left humerus is preserved, lacking the ectepicondylar area and most of the proximal end (Fig. 4). The bone is 130 mm in maximum preserved length. The humeral shaft is slightly bowed cranially and sub-circular in cross-section with a smooth outer surface. The caudal surface on the distal third of the shaft bears a faint depression dividing the entepicondylar and ectepicondylar (not preserved) portions of the distal humerus. Although the distal extremity is incomplete, the ulnar articulation is still visible. The radial condyle is broken off. The deltopectoral crest is likewise incomplete, but its remnants indicate development consistent with other early dinosaurians (Bakker & Galton 1974, Langer & Benton 2006, Langer *et al.* 2010, Nesbitt 2011). The deltopectoral crest would have extended for about 40% of the estimated total humeral length and has a rugose lateral surface for attachment of the mm. supracoracoideus and deltoideus scapularis inferior (Langer *et al.* 2007).

Pubis. The partial right pubis lacks the proximal articular surfaces, and the medial portion of the apron and its distal half (Fig. 5). The shaft is lacrimiform in cross-section being very robust laterally, but becoming thinner medially where it would have converged with its counterpart. The proximal portion of the bone bears

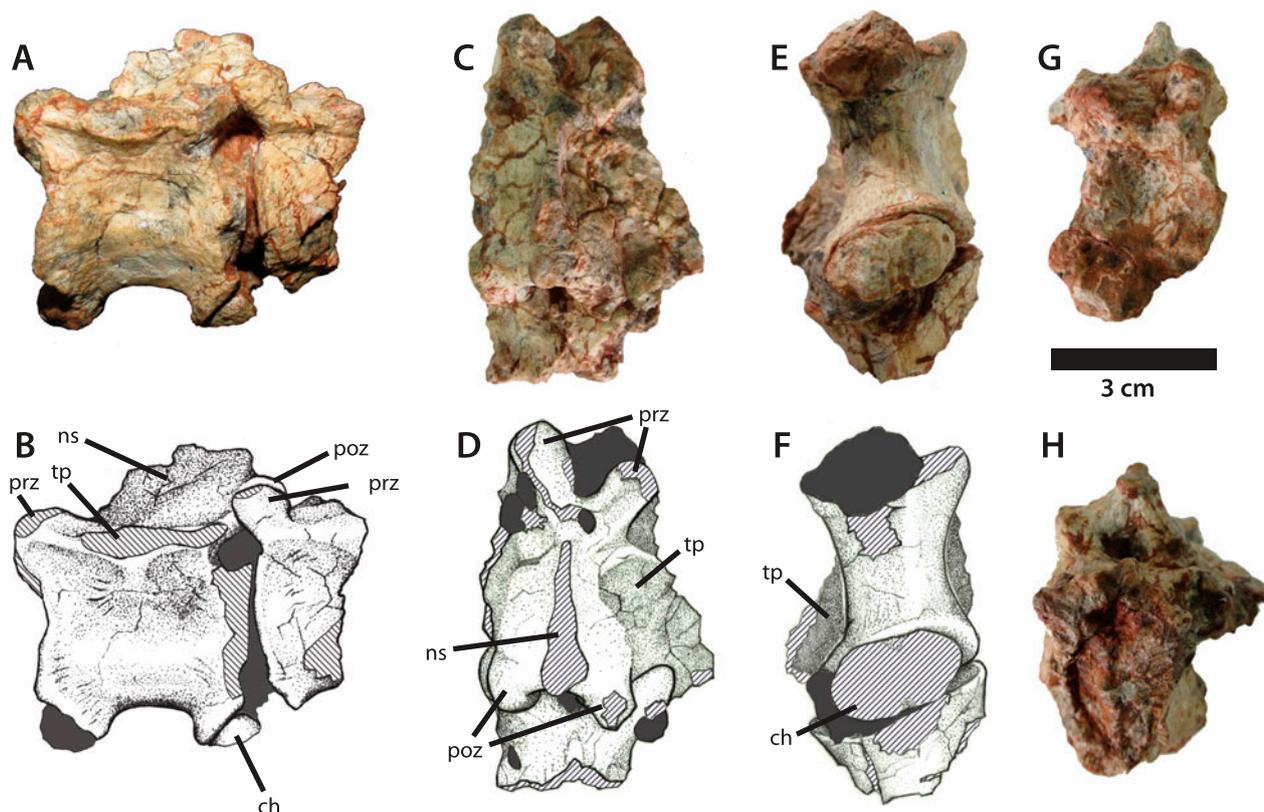


Fig. 2. UFRGS-PV-1240-T, Dinosauria indet. (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil). Proximal caudal vertebrae in lateral (A, B), dorsal (C, D) ventral (E, F), cranial (G) and caudal (H) views. Grey areas are covered by sediment and dashed areas indicate fractured bone. ch, chevron; ns, neural spine; poz, postzygapophysis; prz, prezygapophysis; tp, transverse process.

a rugose pubic tubercle, which probably associated with the ambiens musculature (Hutchinson 2001a, Langer 2003, Grillo & Azevedo 2011a). The preserved portion of the shaft is straight in lateral view. Distally, a proximodistally oriented sulcus extends over less than three-quarters of the preserved pubis fragment. In cranial view, the proximomedial surface is laterally curved where it formed the margin of the pelvic canal. The remaining caudal surface is otherwise obscured by encrusting carbonate matrix.

Femur. The right femur has suffered significant damage to its articular ends and the fourth trochanter is missing (Fig. 6). The preserved component is 265 mm in maximum length and has an elliptical midshaft cross-section, with a maximum craniocaudal length of 32 mm and lateromedial width of 24 mm measured across the shaft distal to the presumed position of the fourth trochanter. The compact bone wall thickness does not exceed 25% of the maximum femoral diameter, as seen close to the midlength of the shaft. The femoral shaft is slightly sigmoid in lateral view, and although incomplete, the preserved portion of the femoral head forms a 45° angle to the lateromedial axis of the distal condyles. As in most dinosaurs (Novas 1996, Nesbitt 2011), a concave emargination is evident ventral to the femoral head. A pronounced rugosity on the caudolateral surface of the proximal extremity marks the distal insertion point of

m. obturatorius, at the same position observed in *Saturnalia* (Langer 2003). The lesser trochanter is well developed, though considerably lower than in ornithischians and neotheropods (Langer & Benton 2006, Nesbitt 2011). It is fully connected to the shaft and contiguous with a caudally projected trochanteric shelf that extends along the lateral surface of the femur, to terminate in a faint caudolateral swelling. A rugose cranial intermuscular line extends distally from the lesser trochanter to occupy approximately one-third of the femoral length.

Interpretation of the condylar extremity is hindered by damage. The condyles (especially the lateral condyle) are also distorted by crushing. Caudally, the popliteal surface is low, not reaching 25% of the total proximodistal length of the bone.

Phylogenetic analysis

In order to assess the affinities of UFRGS-1240-T within Dinosauromorpha, the specimen was scored (Appendix A) into the data matrix of Nesbitt *et al.* (2010), as modified by Kammerer *et al.* (2012). Our analysis was conducted under equally weighted parsimony in TNT v1.1 (Goloboff *et al.* 2008) with a heuristic search of 10 000 replications of Wagner trees (with random addition sequence), and the tree bisection reconnection (TBR) algorithm enforced (10 trees saved per replication).

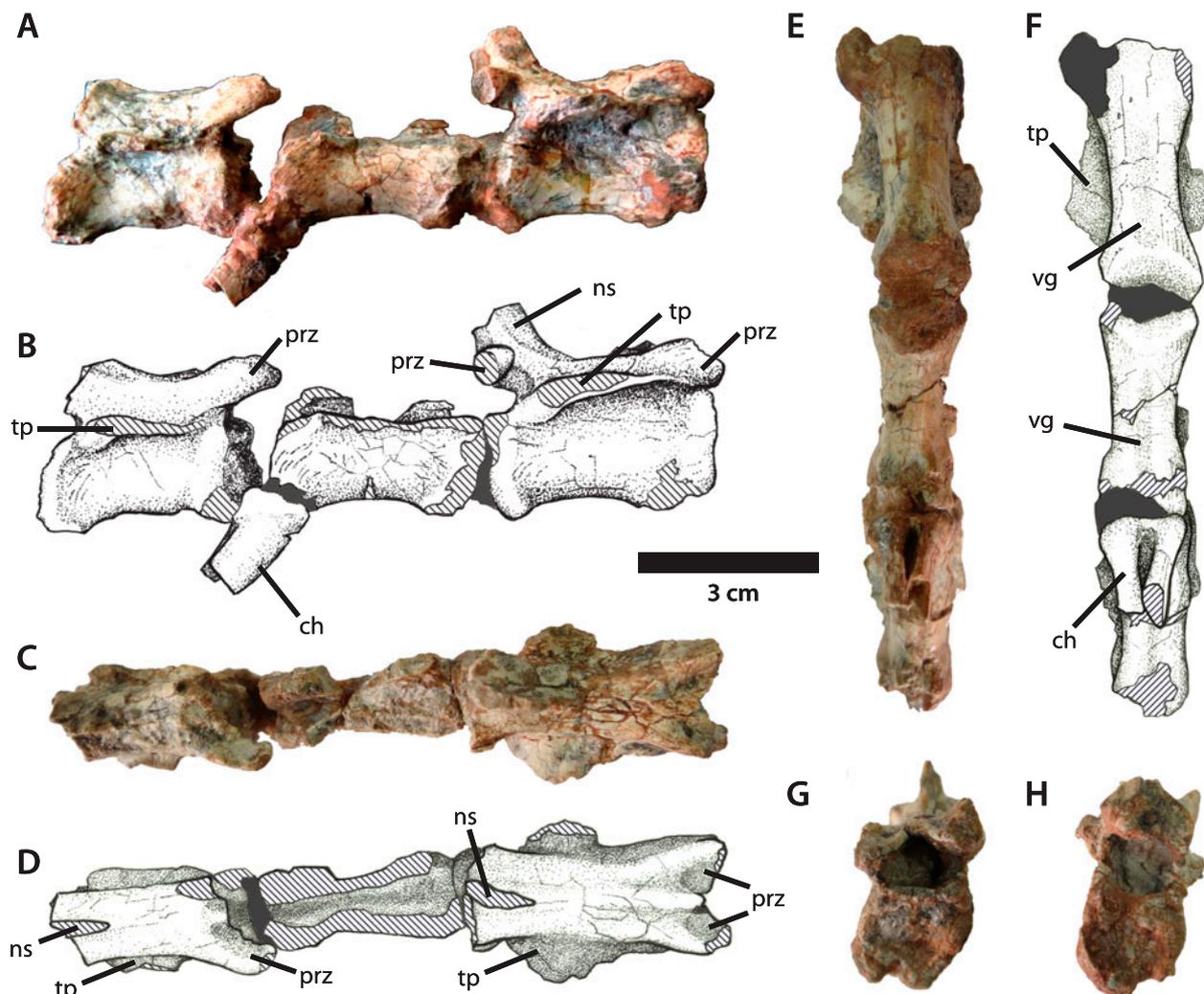


Fig. 3. UFRGS-PV-1240-T, Dinosauria indet. (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil). Mid-caudal vertebrae in lateral (A, B), dorsal (C, D) ventral (E, F), cranial (G) and caudal (H) views. Grey areas are covered by sediment and dashed areas indicate fractured bone. ch, chevron; ns, neural spine; prz, prezygapophysis; tp, transverse process; vg, ventral longitudinal groove.

The search resulted in 32 most parsimonious trees of 748 steps (CI = 0.465; RI = 0.704). The strict consensus tree (Fig. 7A) nested UFRGS-PV-1240-T within a polytomy of dinosaurians, and this uncertain resolution is likely a product of missing data in the new specimen. Although UFRGS-PV-1240-T can not be confidently positioned in any of the less inclusive clades within Dinosauria (Fig. 7B), its referral to the group is supported by at least two dinosaurian synapomorphies: (1) the deltopectoral crest of UFRGS-PV-1240-T is situated more than 30% down the length of the humerus, a trait exclusive to dinosaurian dinosauromorphs (Langer & Benton 2006, Langer *et al.* 2010, Nesbitt 2011); and (2) the presence of a concave emargination on the ventral surface of the femoral head, which might also be indicative of Dinosauria (Nesbitt 2011).

Discussion

UFRGS-PV-1240-T shows morphological traits typical of early dinosaurians, such as the well-developed

deltopectoral crest on the humerus and the concave emargination of the ventral surface of the femoral head (Novas 1996, Langer & Benton 2006, Nesbitt 2011). The sigmoid shape of the femur, although present in many early dinosaurians, such as *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Saturnalia* and *Eodromaeus* (Novas 1993, Langer 2003, Martínez *et al.* 2011, Sereno *et al.* 2013), is also common to some non-dinosaurian archosaurs (Hutchinson 2001b, Ezcurra 2006, Langer *et al.* 2013) and non-dinosaurian dinosauromorphs, such as *Lagerpeton*, *Marasuchus* and *Silesaurus* (Romer 1971, 1972, Sereno & Arcucci 1993, 1994, Dzik 2003, Langer *et al.* 2013). The somewhat inwardly turned femoral head, angled at 45° relative to the distal intercondylar axis, is also a feature of early dinosaurians and dinosauromorphs (Carrano 2000, Hutchinson 2001b), but appears elsewhere among early archosaurs (Nesbitt 2011). Pointedly, UFRGS-PV-1240-T differs from more advanced sauropodomorphs, theropods and ornithischians, in which the femoral head is medially oriented (Carrano 2000, Hutchinson 2001b).

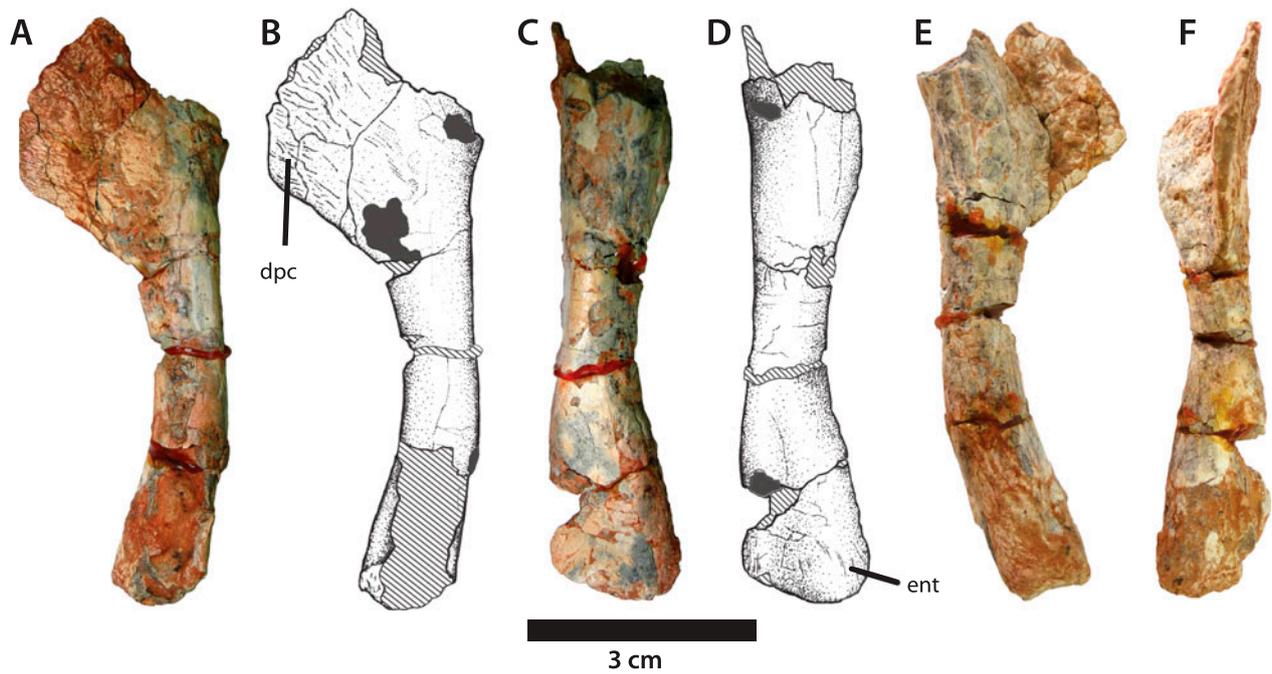


Fig. 4. UFRGS-PV-1240-T, Dinosauria indet. (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil). Left humerus in lateral (A, B), caudal (C, D), medial (E) and cranial (F) views. Grey areas are covered by sediment and dashed areas indicate fractured bone. dpc, deltopectoral crest; ent, entepicondyle.

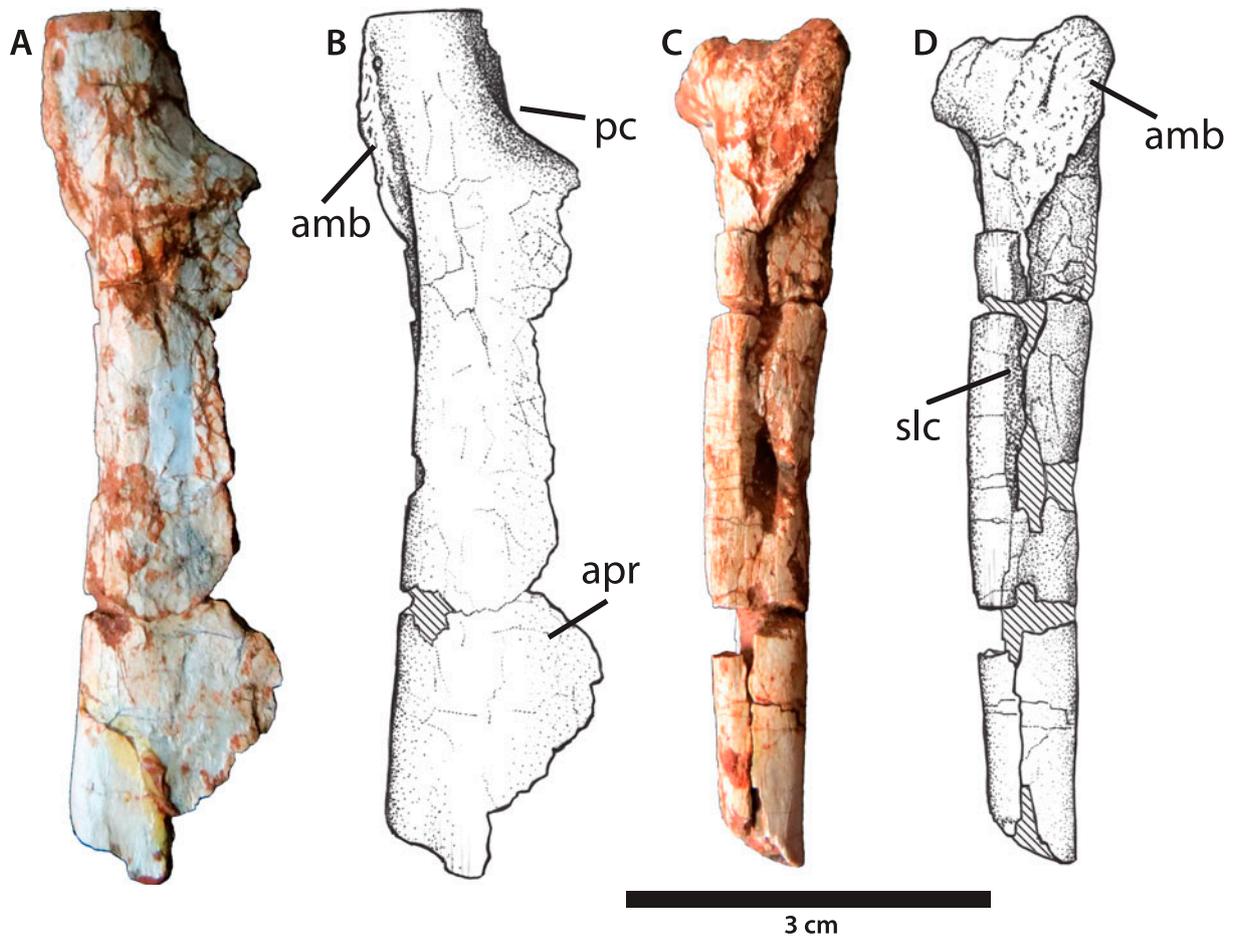


Fig. 5. UFRGS-PV-1240-T, Dinosauria indet. (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil). Right pubis in cranial A, B and lateral C, D, views. Dashed areas indicate fractured bone. amb, tuberosity for the insertion of *m. ambiens*; apr, pubic apron; pc, pubic canal; slc, lateral sulcus.

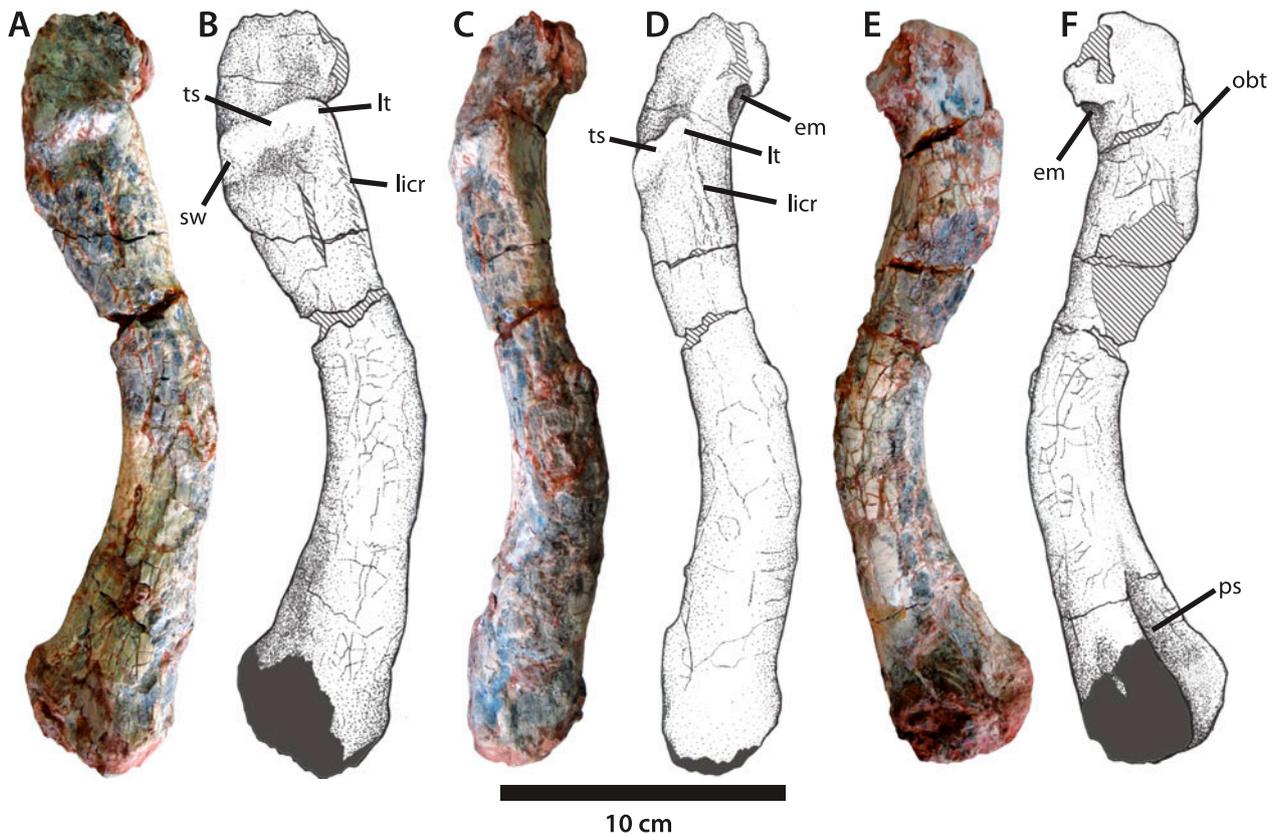


Fig. 6. UFRGS-PV-1240-T, Dinosauria indet. (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil). Right femur. A, B, Lateral view, C, D, cranial view and E, F, medial view. Grey areas are covered by sediment and dashed areas indicate fractured bone. em, ventral emargination of the femoral head; licr, cranial intermuscular line, lt, lesser trochanter; obt, insertion area of *m. obturatorius*; ps, popliteal surface; sw, caudolateral swelling of the trochanteric shelf; ts, trochanteric shelf.

The cranial trochanter and the trochanteric shelf of UFRGS-PV-1240-T are well developed, as in most non-dinosaurian dinosauromorphs and early dinosaurians (Langer & Benton 2006, Nesbitt 2011). However, separation of the cranial trochanter from the shaft by a cleft, which characterizes many advanced theropods and ornithischians (Langer & Benton 2006, Nesbitt 2011), is not evident. Furthermore, the condition of the trochanteric shelf is controversial. Although common among dinosauromorphs (Novas 1992, 1996, Ezcurra 2006, Langer & Benton 2006, Nesbitt *et al.* 2009a, Nesbitt 2011), the expression of this feature is highly variable, with reversals occurring in Silesauridae (Langer *et al.* 2013) and Dinosauria (Langer & Benton 2006, Nesbitt 2011). Some authors also suggest that this feature might be related to ontogeny (Nesbitt *et al.* 2009a). The trochanteric shelf of UFRGS-1240-T differs somewhat from the condition evident in early dinosaurians, such as *Herrerasaurus*, *Saturnalia* and *Pampadromaeus* (Novas 1993, Langer 2003, Cabreira *et al.* 2011), in being less developed and not forming a well-marked rugose crest. Unlike those taxa, UFRGS-PV-1240-T also apparently lacks a dorsolateral trochanter.

The distal portion of the enlarged deltopectoral crest on the humerus of UFRGS-PV-1240-T creates an obtuse angle against the longitudinal axis of the shaft,

resembling *Eoraptor* (Serenó *et al.* 2013) and *Tawa* (Nesbitt *et al.* 2009b). In contrast, it is almost perpendicular in *Saturnalia* (Langer *et al.* 2007). In addition, the entepicondyle of UFRGS-PV-1240-T is not as medially pronounced as in *Saturnalia* (Langer *et al.* 2007), being otherwise reminiscent of *Eoraptor* (Serenó *et al.* 2013).

Pampadromaeus is the only dinosaurian taxon thus far recorded from 'Sítio Janner' (Cabreira *et al.* 2011), but a dinosauriform has also been recently reported (Müller *et al.* 2014). UFRGS-PV-1240-T is significantly larger than these coeval specimens, with the femur being 265 mm long compared with 155 mm in *Pampadromaeus* and around 105 mm for the indeterminate 'Sítio Janner' dinosauriform. Indeed, UFRGS-PV-1240-T is larger than most dinosaurians of the same age, except for a putative sauropodomorph from southern Brazil (Da-Rosa *et al.* 2006, Ezcurra 2012), and the herrerasaurids *Staurikosaurus* (which was of similar size) and *Herrerasaurus*, known from larger specimens (Serenó & Novas 1992, Bittencourt & Kellner 2009). Notably, no traits unambiguously support the affinity of UFRGS-PV-1240-T with herrerasaurids. The neural spines of the proximal caudal vertebrae (Fig. 2) could be interpreted as vertical like those apomorphically occurring in Herrerasauridae (Novas 1992, Langer &

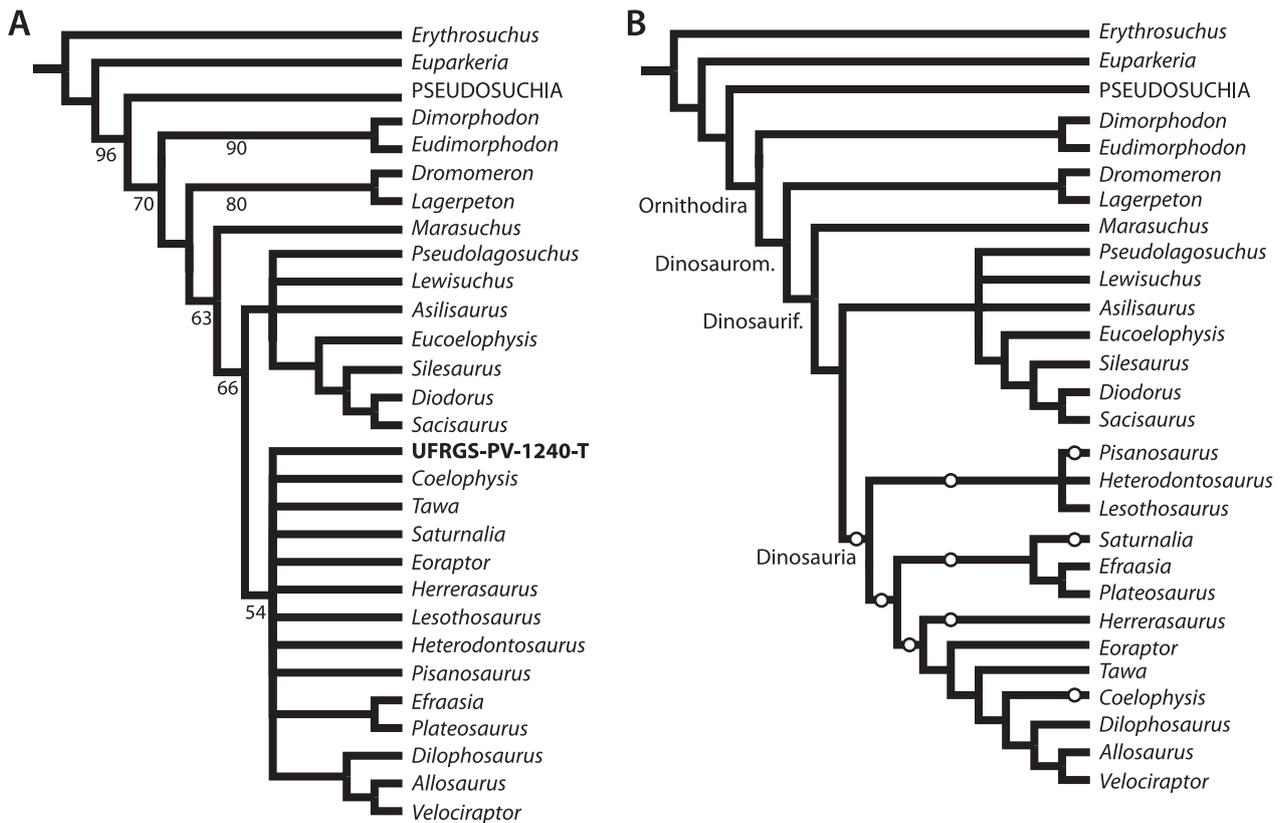


Fig. 7. Strict consensus (A) of the 32 most parsimonious trees (tree length = 748 steps; CI = 0.465; RI = 0.704). Numbers indicate bootstrap index for some nodes. B, Reduced strict consensus (after the exclusion of UFRGS-PV-1240-T). White circles indicate the different positions UFRGS-PV-1240-T can adopt when included in the analysis. Some nodes (Pseudosuchia, Dromomeron) were collapsed in both trees to reduce the image size. Dinosaurif., Dinosauriformes; Dinosaurom., Dinosauromorpha.

Benton 2006, Bittencourt & Kellner 2009). However, they are too fragmentary for determination to be precise. In addition, UFRGS-PV-1240-T lacks the typically herrerasaurid shortened caudal vertebral centra (Novas 1993).

Although the abundance of dinosaurian remains is low compared with those of other vertebrate groups found at ‘Sitio Janner’ (e.g., *Exaeretodon*), UFRGS-PV-1240-T shows that larger dinosaurian body sizes were already represented in the *Hyperodapedon* Assemblage Zone. Direct comparison of the femur length of

UFRGS-PV-1240-T with those of more complete basal dinosaurians (Sereno & Novas 1992, Langer *et al.* 1999, Sereno *et al.* 2013) indicates that UFRGS-PV-1240-T could have reached a maximum estimated body length of at least 2.5 m. This is substantially larger than *Pampadromaeus* or the coeval carnivorous cynodont *Trucidocynodon*, and rivals the dominant herbivores *Exaeretodon* and *Hyperodapedon* (Fig. 8). Body size is regarded as a key factor in organismal fitness and the capacity to obtain food or territory (Brown & Maurer 1986, Hone & Benton 2005, Sookias *et al.* 2012). Thus,

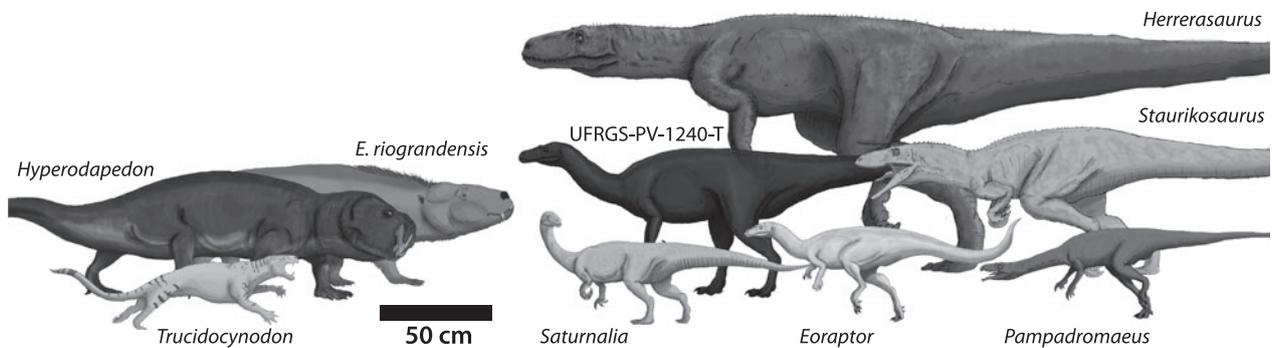


Fig. 8. Schematic diagram comparing the estimated and observed body sizes of selected Ischigualastian taxa. *Herrerasaurus* body size interpreted from Sereno & Novas (1992); *Eoraptor* interpreted from Sereno *et al.* (2013); *Staurikosaurus* interpreted from Grillo & Azevedo (2011b); *Saturnalia* interpreted from Langer *et al.* (1999); *Pampadromaeus* interpreted from Cabreira *et al.* (2011); *Hyperodapedon* based on MCN-PV-3509; *Exaeretodon riograndensis* based on UFRGS-PV-0715-T; *Trucidocynodon* interpreted from Oliveira *et al.* (2010). Reconstructions by Voltaire Dutra Paes Neto (UFRGS).

Downloaded by [143.54.250.160] at 08:19 18 February 2015

the large size of UFRGS-PV-1240-T might imply that dinosaurian dinosauromorphs were already important competitors for resources in some Late Triassic ecosystems, a trend that would increase toward the end of the period and throughout the remainder of the Mesozoic (Langer *et al.* 2010).

Acknowledgements

The authors are indebted to Téo Veiga de Oliveira (Universidade Estadual de Feira de Santana) for bringing the femur of UFRGS-PV-1240-T to our attention and for helpful comments on the specimen. We are also grateful for the comments provided by Marco Brandalise de Andrade (Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul) and by the reviewers Martin Ezcurra (University of Birmingham) and Grzegorz Niedzwiedzki (Uppsala University), which substantially improved the text. Thanks also to Voltaire Dutra Paes Neto (UFRGS) for the artistic work of Fig. 7. Fieldwork was partially funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), project number 401833/2010-0. Other aspects of this research were funded by a CNPq grant (process number 140743/2012-0) to FAP.

References

- 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. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie, Monatshefte* 2001, 669–687.
- ALCOBER, O.A. & MARTÍNEZ, R.N., 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. *ZooKeys* 63, 55–81.
- BAKKER, R.T. & GALTON, P.M., 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248, 168–172.
- BITTENCOURT, J. DE S. & KELLNER, A.W.A., 2009. The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Zootaxa* 2079, 1–56.
- BONAPARTE, J.F., 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of Ornithischia. *Journal of Paleontology* 50, 808–820.
- BONAPARTE, J.F., 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2, 362–371.
- BROWN, J.H. & MAURER, B.A., 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324, 248–250.
- CABREIRA, S.F., SCHULTZ, C.L., BITTENCOURT, J. DE 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* 98, 1035–1040.
- CARRANO, M.T., 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* 26, 489–512.
- CASAMIQUELA, R.M., 1967. Un nuevo dinosaurio ornithomorfico triásico (*Pisanosaurus mertii*; Ornithomorfica) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 4, 47–64.
- COLBERT, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405, 1–39.
- CURRIE, B.S., COLOMBI, C.E., TABOR, N.J., SHIPMAN, T.C. & MONTAÑEZ, I.P., 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 27, 74–87.
- DA-ROSA, A.A.S., LEAL, L.A., BOELTER, R.A. & DAMBROS, C.S., 2006. Um novo Sauropodomorpha para o Triássico Superior do sul do Brasil. In *V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Revista Ciência e Natura Edição Especial, Santa Maria, Brazil, p. 31.
- DZIK, J., 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 556–574.
- EZCURRA, M.D., 2006. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas* 28, 649–684.
- EZCURRA, M.D., 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8, 371–425.
- EZCURRA, M.D., 2012. Comments on the taxonomic diversity and paleobiogeography of the earliest known dinosaur assemblages (late Carnian–earliest Norian). *Historia Natural, Tercera Serie* 2, 49–71.
- GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. & NIXON, K., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.
- GRILLO, O.N. & AZEVEDO, S.A.K., 2011a. Pelvic and hind limb musculature of *Staurikosaurus pricei* (Dinosauria: Saurischia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83, 73–98.
- GRILLO, O.N. & AZEVEDO, S.A.K., 2011b. Recovering missing data: estimating position and size of caudal vertebrae in *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83, 61–71.
- HONE, D.W.E. & BENTON, M.J., 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution* 20, 4–6.
- HORN, B.L.D., MELO, T.P., SCHULTZ, C.L., PHILIPP, R.P., KLOSS, H.P. & GOLDBERG, K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55, 123–132.
- HUENE, F. VON, 1942. *Die fossilen Reptilien des sudamerikanischen Gondwanalandes*. C. H. BECK, Munich, 342 pp.
- HUTCHINSON, J., 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131, 123–168.
- HUTCHINSON, J., 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131, 169–197.
- IRMIS, R.B., 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101, 397–426.
- KAMMERER, C.F., NESBITT, S.J. & SHUBIN, N.H., 2012. The first silesaurid dinosauriform from the Late Triassic of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 277–284.
- LANGER, M.C., 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* 23, 1–40.
- LANGER, M.C., 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences* 19, 219–239.
- LANGER, M.C. & BENTON, M.J., 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology* 4, 309–358.
- 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'Académie Des Sciences* 329, 511–517.
- LANGER, M.C., FRANÇA, M.A.G. & GABRIEL, S., 2007. The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Upper Triassic, Brazil). *Special Papers in Palaeontology* 77, 113–137.
- LANGER, M.C., EZCURRA, M.D., BITTENCOURT, J. DE S. & NOVAS, F.E., 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 85, 55–110.
- LANGER, M.C., NESBITT, S.J., BITTENCOURT, J. DE S. & IRMIS, R.B., 2013. Non-dinosaurian Dinosauriforms. *Geological Society Special Publication* 379, 157–186.
- LIPARINI, A., OLIVEIRA, T.V., PRETTO, F.A., SOARES, M.B. & SCHULTZ, C.L., 2013. The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa* 37, 331–337.

MARTÍNEZ, R.N. & ALCOBER, O.A., 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4, e4397.

MARTÍNEZ, R.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.

MARTÍNEZ, R.N., APALDETTI, C., ALCOBER, O.A., COLOMBI, C.E., SERENO, P.C., FERNANDEZ, E., MALNIS, P.S., CORREA, G.A. & ABELIN, D., 2013a. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 10–30.

MARTÍNEZ, R.N., APALDETTI, C. & ABELIN, D., 2013b. Basal sauropodomorphs from the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 51–69.

MÜLLER, R., LANGER, M.C., AIRES, A. & DIAS-DA-SILVA, S., 2014. New dinosauriform (Ornithodira, Dinosauromorpha) record from the Late Triassic of Southern Brazil. *Paleontological Research* 18, 118–121.

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

NESBITT, S.J., BARRETT, P.M., WERNING, S., SIDOR, C.A. & CHARIG, A.J., 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biology Letters* 9, 20120949.

NESBITT, S.J., IRMIS, R.B., PARKER, W.G., SMITH, N.D., TURNER, A.H. & ROWE, T., 2009a. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, 498–516.

NESBITT, S.J., SMITH, N.D., IRMIS, R.B., TURNER, A.H., DOWNS, A. & NORELL, M.A., 2009b. A complete skeleton of a Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. *Science* 326, 1530–1533.

NESBITT, S.J., SIDOR, C.A., IRMIS, R.B., ANGIELCZYK, K.D., SMITH, R.M.H. & TSUJII, L.A., 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* 464, 95–98.

NOVAS, F.E., 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology* 35, 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, 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—Programa de Comunicaciones Científicas y Libro de Resúmenes*. Trelew, Argentina, p. 9.

OLIVEIRA, T.V. DE, SCHULTZ, C.L. & SOARES, M.B., 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.* (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10, 79–94.

OLIVEIRA, T.V. 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.

PRETTO, F.A., PAES, V.D., SCHULTZ, C.L. & LANGER, M.C., 2013. Um novo registro de Sauropodomorpha para o afloramento ‘Sítio Janner’ (Sequência Santa Maria 2, Neotriássico, Bacia do Paraná) e considerações bioestratigráficas. In *XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia—Boletim de Resumos*. Paleontologia em Destaque—Edição Especial Outubro/2013, Gramado, Brazil, p. 268.

REIG, O.A., 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los ‘Estratos de Ischigualasto’ (Mesotriássico superior) de las Provincias de San Juan y La Rioja (Republica Argentina). *Ameghiniana* 3, 3–20.

ROGERS, R.R., SWISHER III, C.C., SERENO, P.C., FORSTER, C.A. & MONETTA, A.M., 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic) and 40Ar/39Ar calibration of dinosaur origins. *Science* 260, 794–797.

ROMER, A.S., 1971. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. *Breviora* 378, 1–10.

ROMER, A.S., 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. *Breviora* 394, 1–7.

SCHULTZ, C.L., SCHERER, C.M. DOS S. & BARBERENA, M.C., 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* 30, 495–498.

SERENO, P.C., 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 425–450.

SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 385–399.

SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14, 53–73.

SERENO, P.C., FORSTER, C.A., ROGERS, R.R. & MONETTA, A.M., 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria. *Nature* 361, 64–66.

SERENO, P.C., MARTÍNEZ, R.N. & ALCOBER, O.A., 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 83–179.

SERENO, P.C. & NOVAS, F.E., 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science* 258, 1137–1140.

SERENO, P.C. & NOVAS, F.E., 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 451–476.

SOOKIAS, R.B., BUTLER, R.J. & BENSON, R.B.J., 2012. Rise of dinosaurs reveals major body-size transitions are driven by passive processes of trait evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 279, 2180–2187.

STIPANICIC, P.A. & MARSICANO, C.A., 2002. *Léxico estratigráfico de la Argentina: Triásico*, v. 8. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, 370 pp.

YATES, A.M., 2003. A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* 1, 1–42.

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

Appendix A

Scoring of UFRGS-PV-1240-T in the data matrix of Kammerer *et al.* (2012)

??
 ???
 ???
 ???
 1??
 ?????21?1?1?1????????
 100??
 ?????????????????

Downloaded by [143.54.250.160] at 08:19 18 February 2015

A JUVENILE SAUROPODOMORPH TIBIA FROM THE ‘BOTUCARAÍ HILL’, LATE TRIASSIC OF SOUTHERN BRAZIL

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO

Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000, São João do Polêsine, RS, Brazil. flavio_pretto@yahoo.com.br

FÁBIO HIRATSUKA VEIGA

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Setor de Paleovertebrados, Instituto de Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale, Agronomia, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brazil. fhveiga@gmail.com

MAX CARDOSO LANGER

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil. mclanger@ffclrp.usp.br

CESAR LEANDRO SCHULTZ

Setor de Paleovertebrados, Instituto de Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale, Agronomia, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brazil. cesar.schultz@ufrgs.br

ABSTRACT – The ‘Botucaraí Hill’ outcrop yielded a diverse Late Triassic vertebrate fauna, including several dinosaur remains, but most collected specimens are represented only by isolated bones. We present here a new dinosaur tibia from that site, particularly notable for its small size. Anatomical comparisons and a phylogenetic analysis support a sauropodomorph affinity for the specimen. In addition, histological analyses on transverse sections of the tibial shaft revealed a very thin bone wall, characterized by woven matrix with high vascularization, and the complete absence of lines of arrested growth (LAGs). These features suggest that the specimen was undergoing rapid and uninterrupted bone growth prior to death. Indeed, the small size of the specimen, the poor ossification of the bone extremities, and the absence of LAGs indicate that it represents a juvenile individual, as not previously recorded for the Brazilian Upper Triassic dinosaur fauna.

Key words: Dinosauria, Sauropodomorpha, bone histology, Upper Triassic, Candelária Sequence.

RESUMO – O afloramento do “Cerro Botucaraí” produziu uma fauna diversificada de vertebrados do Triássico Superior, incluindo vários restos de dinossauros, mas a maioria dos espécimes coletados é representada apenas por ossos isolados. Apresentamos aqui uma nova tíbia de dinossauro dessa localidade, particularmente notável por seu pequeno tamanho. Comparações anatômicas e uma análise filogenética suportam uma afinidade do espécime com Sauropodomorpha. Além disso, as análises histológicas em seções transversais do eixo tibial revelaram uma parede óssea muito fina, caracterizada por matriz tecidual com alta vascularização e a ausência completa de linhas de parada de crescimento (LAGs). Estas características sugerem que o espécime estava passando por um crescimento ósseo rápido e ininterrupto antes da morte. De fato, o pequeno tamanho do espécime, a fraca ossificação das extremidades ósseas e a ausência de LAGs indicam que a tíbia pertence a um indivíduo juvenil, algo ainda não registrado para a fauna de dinossauros do Triássico Superior do Brasil.

Palavras-chave: Dinosauria, Sauropodomorpha, histologia óssea, Triássico Superior, Sequência Candelária.

INTRODUCTION

The Upper Triassic Candelária Sequence of southern Brazil yields an important record of the early stages of dinosaur radiation, including some of the oldest dinosaurs. Reported taxa include the herrerasaurid *Staurikosaurus pricei* proposed by Colbert (1970) and the sauropodomorphs *Saturnalia tupiniquim* and *Pampadromaeus barberenai* described by Langer *et al.* (1999) and Cabreira *et al.* (2011), respectively, in addition to other reported undetermined or fragmentary

remains (Müller *et al.*, 2014, 2016; Pretto *et al.*, 2015). These dinosaurs are part of a faunal assemblage coeval to that of the Ischigualasto Formation of northwestern Argentina, mostly due to the occurrence of the hyperodapedontid rhynchosaurs that characterize the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Schultz *et al.*, 2000; Langer, 2005a,b). A slightly younger fauna, correlated to the Argentinean Los Colorados Formation, is recovered from the upper portions of the Candelária Sequence. Reported dinosauriforms include the silesaurid *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo & Langer, 2007, the putative

theropod *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 1999, and the sauropodomorph *Unaysaurus toletinoi* Leal *et al.*, 2004, apart from other fragmentary or not yet described materials (Bittencourt *et al.*, 2012a,b; Müller *et al.*, 2015).

Although less abundant than that of Argentina, the Brazilian Late Triassic dinosaur record is increasing due to the intensification of fieldworks and the reassessment of previous collections. In this context, even fragmentary materials are important, allowing a more detailed understanding of the paleofaunas and their morphological diversity. In this paper, we increase the dinosaur record of the upper Candelária Sequence with a new dinosaur tibia from the 'Botucarai Hill' outcrop, Rio Grande do Sul, Brazil. Although fragmentary, the specimen is remarkable for its significantly smaller size compared to that of coeval Brazilian dinosaurs. Along with a comparative description, we provide histological data, in order to assess the ontogenetic stage of the individual.

GEOLOGICAL SETTING

The Botucarai Hill site is one of a series of outcrops exposed at cuts along the margins of BR 287 road, in the outskirts of Candelária, Rio Grande do Sul (RS), Brazil (Bittencourt *et al.*, 2012b). The locality from which the new specimen was collected shows the typical lithology of the upper portions of the Candelária Sequence of the Santa Maria Supersequence (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2014); composed mostly of pink thin sandstones deposited in a fluvial context. The section shows occasional rhythmic intervals with millimetric mudstone layers, as well as occasional mud intraclasts. The fossil record of the locality includes the dicynodont *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, the prozostrodonian cynodont *Botucaraiherium belarminoi* Soares, Martinelli & Oliveira, 2014, as well as an indeterminate phytosaur, a stereospondyl amphibian, and several isolated archosaur teeth (Araújo & Gonzaga, 1980; Dornelles, 1990; Kischlat & Lucas, 2003; Dias-da-Silva *et al.*, 2009; Soares *et al.*, 2014). An isolated tooth referred to *Riograndia guaibensis* was also reported by Soares *et al.* (2011) from the upper portions of the outcrop. The fossil occurrences, as well as the lateral correlation to nearby outcrops, suggest that the site is representative of the *Riograndia* Assemblage Zone (Soares *et al.*, 2011).

MATERIAL AND METHODS

MMACR-PV-028-T consists of a single tibia, collected by the team of Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (MMACR), led by Mr. Belarmino Stefanello. The material underwent some mechanical preparation, using small chisels, and fractures were consolidated using cyanoacrylate-based adhesives. The anatomical description followed the nomenclature proposed by Weishampel *et al.* (2004). The phylogenetic relationships of MMACR-PV-028-T were assessed based on the dataset of Bittencourt *et al.* (2014). A total of thirteen characters were scored (Appendix 1), eleven

for the tibia and two inferred for the astragalus based on tibial traits. No other changes were conducted on the original character matrix, which was analyzed with the software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) under 'Traditional search' with 10,000 replications of Wagner trees (with random addition sequence) and random seed of 0. The tree bisection reconnection (TBR) algorithm was employed with 20 trees saved per replication. No characters were ordered.

For the osteohistology analyses, a midshaft section of the bone (Figure 1) was extracted and embedded in clear epoxy resin. The sample was thin sectioned following the methods adopted by Chinsamy & Raath (1992). Imaging and measurements were made using a petrographic polarized microscope Carl Zeiss Microscope GmbH and photographs were obtained using an AxioCam ERc 5s microscope camera. Cortical thickness was calculated as the ratio between the cross sectional bone wall thickness and the cross sectional radius of the bone, and expressed as a percentage. Employed histological terminology follows Francillon-Vieillot *et al.* (1990), Reid (1996), and Starck & Chinsamy (2002).

RESULTS

Description

The tibia (Figure 1) is 110 mm long (proximodistally) and is slightly damaged by superficial fractures. More significant taphonomic damages are observed in the craniomedial surface of the proximal quarter of the bone, where the outer structure collapsed resulting in a conspicuous depression on the medial surface. The proximal articulation of the tibia is flat, with a triangular outline (Figure 1E). This morphology differs from that of most dinosauriform tibiae, but resembles that of a particular specimen (ZPAL Ab III 460/3) of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003, which is itself quite distinct from other tibiae referred to that taxon. It is possible, however, that the proximal end of MMACR-PV-028-T is distorted, following the deformation on its medial margin. The lateral (fibular) condyle is more cranially set (Figures 1B, E) than the medial condyle, as in early sauropodomorphs, ornithischians (Langer & Benton, 2006), *Marasuchus lilloensis* (Romer, 1972) and *Pseudolagosuchus major* Arcucci, 1987. This morphology contrasts with that observed in lagerpetids, many silesaurids (*e.g.* *Asilisaurus kongwe* Nesbitt *et al.*, 2010, *Silesaurus opolensis*, and *Sacisaurus agudoensis*), herrerasaurids, and theropods, in which both condyles are positioned at the caudal margin of the proximal end of the tibia (Dzik, 2003; Langer & Benton, 2006; Nesbitt *et al.*, 2010; Langer & Ferigolo, 2013). A shallow intercondylar notch (Figures 1C, E) separates both condyles of MMACR-PV-028-T caudally. The cnemial crest is poorly developed (Figures 1A-B, E), differing from that of most dinosaurs and resembling more that of other dinosauromorphs (Langer & Benton, 2006). It is marked by a very faint transverse groove that is continuous to an equally faint incisura tibialis on the lateral surface of the bone. The cnemial crest seems to have been directed craniolaterally, but this may be an artifact of preservation. In lateral view, it does not surpass the height of

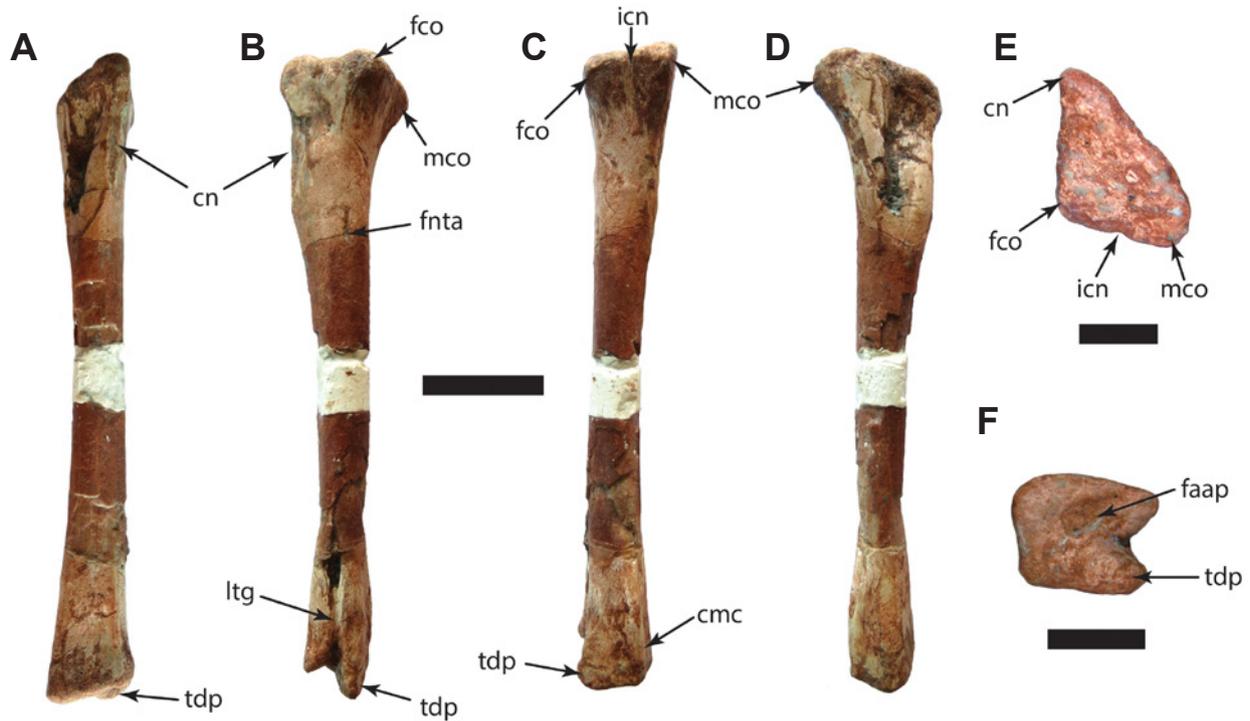


Figure 1. MMACR-PV-028-T, left tibia in cranial (A), lateral (B), caudal (C), medial (D), proximal (E), and distal (F) views. White area corresponds to the thin sectioned portion. **Abbreviations:** cmc, caudomedial crest; cn, cnemial crest; faap, articular facet for the astragalar ascending process; fco, fibular condyle; fnta, foramen for the nutritive tibial artery; icn, intercondylar notch; ltg, lateral tibial groove; mco, medial condyle; tdp, tibial descending process. Scale bars: A–D = 20 mm; E–F = 10 mm.

the proximal condyles. It neither extends far distally, being restricted to the proximal quarter of the tibial proximodistal length. The lateral margin of the fibular condyle is rounded (Figure 1E). There is no evidence of a fibular crest on the lateral surface of the tibia, differing from the condition seen in most early dinosaurs. A distinct foramen perforates the lateral surface of the bone (Figure 1B), probably related to the nutritive tibial artery (Baumel, 1993; Langer, 2003). It is located ventral to the fibular condyle, at the level of distalmost extent of the cnemial crest. The tibial shaft is significantly narrower than the proximal extremity of the bone, and is circular in cross-section. Its mediolateral width increases slightly towards the distal end, resulting in a sub-rectangular distal outline (Figure 1F), as seen in early sauropodomorphs such as *Eoraptor lunensis* Sereno *et al.*, 1993, *Panphagia protos* Martínez & Alcober, 2009, or *Saturnalia tupiniquim* (see Langer, 2003; Martínez & Alcober, 2009; Sereno *et al.*, 2013). The cranio-lateral corner of the distal end of the tibia is sloped proximally, forming an articular surface that accommodated the ascending process of the astragalus (Figure 1F). Conversely, the caudolateral portion of that articulation forms a distinct flange, the tibial descending process (Figures 1B–C, F), that caudally covered the ascending process of the astragalus. This process is slightly projected laterally, possibly touching, although not caudally covering, the fibula when articulated. A faint depression separates the caudal descending process from the articular facet for the ascending process of the astragalus. This is contiguous to a marked groove at the lateral surface of

the tibial shaft, the proximal extension of which is obliterated by a fractured portion of the bone (Figure 1B). In caudal view, the distal portion of the tibia bears a sharp crest (Figure 1C) that extends along the caudomedial corner of the bone, from the distal extremity along one-fifth of the total tibial length.

Histology

The transverse section of the tibial mid-shaft (Figure 2) shows a large free medullary cavity, with a well-defined boundary, surrounded by a narrow cortex with 1.4 to 1.8 mm in thickness (about 34% of the relative radius of the bone). The cortex is composed of a fibrolamellar bone tissue of woven-fibered bone associated with primary osteons (Figures 3A–D). The bone tissue is highly vascularized, and globular osteocyte lacunae are randomly distributed among the primary osteons. In the inner cortex, the primary osteons are large and longitudinally oriented, with few radial and circumferential anastomoses. The outer cortex bears more circumferential anastomoses, with the primary osteons forming a laminar arrangement (Figure 3B). No decrease in vascularization is seen towards the external surface of the cortex. Growth marks [lines of arrested growth (LAGs), or annuli] are absent. There are also no secondary osteons, and therefore, no indication of secondary bone reconstruction.

Phylogenetic analysis

The search resulted in 27 most parsimonious trees (Consistency Index = 0.44; Retention Index = 0.62) of 781 steps, the strict consensus of which (Figure 4A) shows

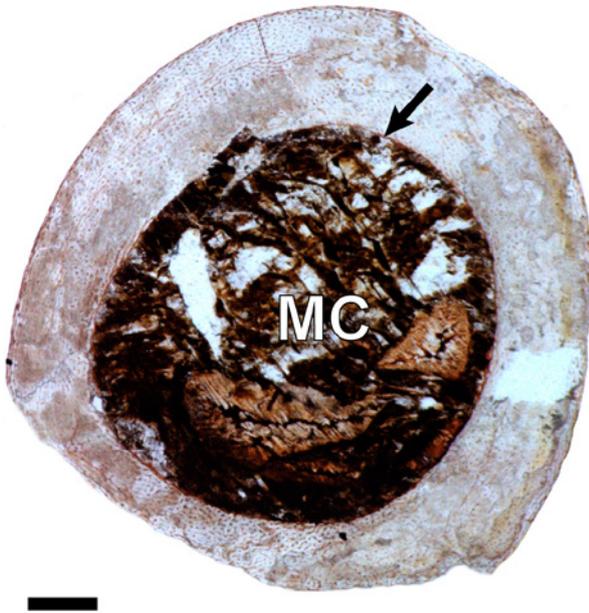


Figure 2. General view of the complete cross-section of the tibia of MMACR-PV-028-T at midshaft. The medullary cavity (MC) has a well-defined boundary (black arrow). Scale bar = 1 mm.

several collapsed nodes, as in the original analysis performed by Bittencourt *et al.* (2014). This was mostly caused by the unstable positions of *Pseudolagosuchus major* and *Guaibasaurus candelariensis*, as identified by the application of IterPCR method (Pol & Escapa, 2009). Pruning those taxa, as performed by Bittencourt *et al.* (2014), resulted in a better resolved reduced consensus tree (Figure 4B). In both trees, MMACR-PV-028-T is well nested within Sauropodomorpha, closely related to *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837.

DISCUSSION AND CONCLUSION

The phylogenetic analysis recovered MMACR-PV-028-T within Sauropodomorpha. Yet, although some morphological aspects of the specimen are, indeed, reminiscent of the condition seen in early sauropodomorphs (*e.g.* the cranially set fibular condyle and the sub-quadrangular shape of the distal tibia), these traits also have a broader distribution among dinosauriforms. The faint cnemial crest resembles that of early dinosauriforms (Langer & Benton, 2006), but it is possible that it results from the poor ossification of the extremities, as expected for a not fully ontogenetically developed individual. This hypothesis is consistent with

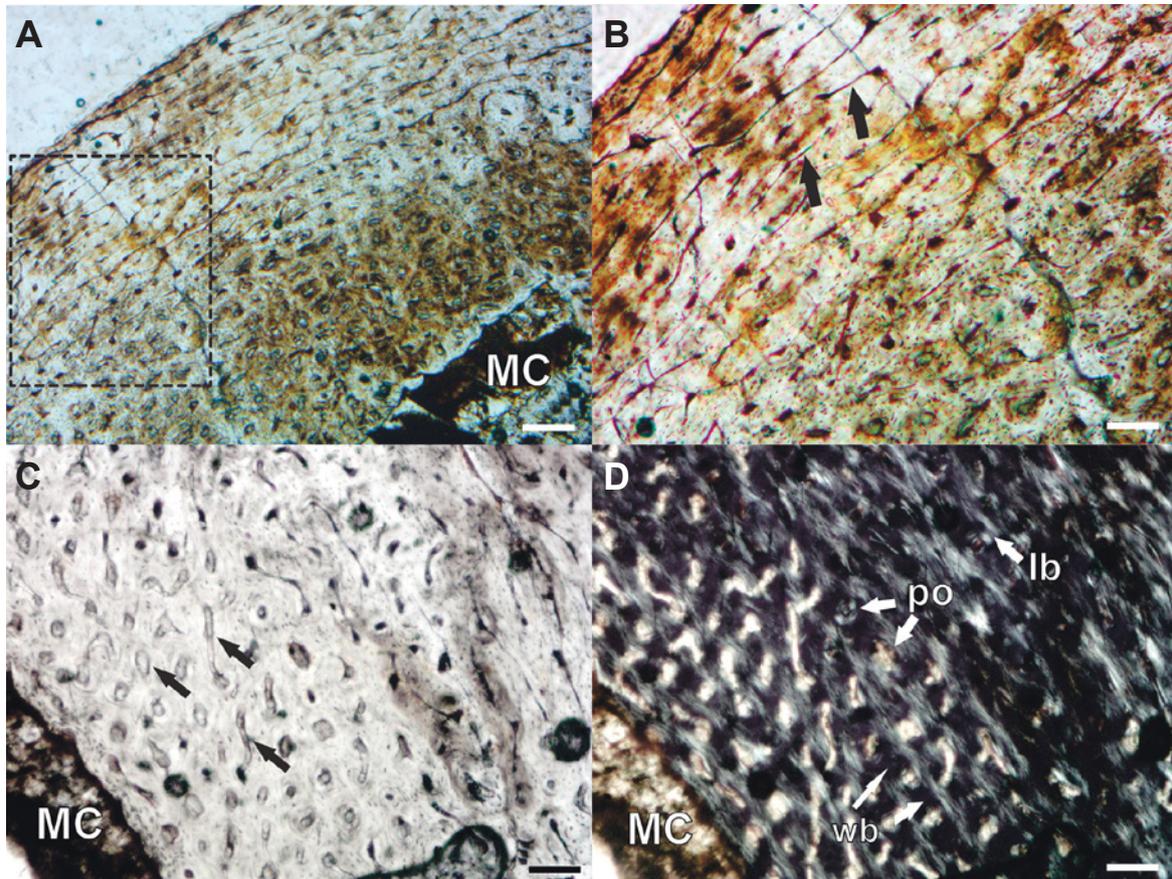


Figure 3. Transverse sections showing the bone histology of the tibia of MMACR-PV-028-T. **A**, general view of the cortex showing abundant vascular canals. **B**, higher magnification of the cortex (box inset in **A**) showing primary osteons with circumferential anastomoses (black arrows). **C**, perimedullary region with enlarged primary osteons (black arrows). **D**, same section shown in **C** under polarized light. Note the deposition of lamellar bone around the primary osteons. **Abbreviations:** mc, medullary cavity; lb, lamellar bone; po, primary osteons; wb, woven bone. Scale bars: A = 0,2 mm; B–D = 0,1 mm.

the faintness of both the notch that separates the fibular and medial condyles caudally and the proximal transverse groove of the tibia. This poor ossification may also explain the absence of a fibular crest in the lateral surface of the tibia, a structure typically present among early dinosaurs, including several early sauropodomorphs. In the sampled OTUs of our phylogenetic analysis, a fibular crest is also absent only in *Plateosaurus engelhardti*. This surely helped to enforce their close affinity (Figure 4), which is probably not so strongly constrained.

The sub-quadrangular distal articulation of the tibia of our specimen is reminiscent of that seen in early sauropodomorphs, including *Eoraptor lunensis*, *Panphagia protos*, *Saturnalia tupiniquim*, *Adeopapposaurus mognai* Martínez, 2009, *Unaysaurus tolentinoi*, *Efraasia minor* (von Huene, 1907-1908), and *Plateosaurus engelhardti* (Langer, 2003; Leal *et al.*, 2004; Langer & Benton, 2006; Martínez, 2009; Martínez & Alcober, 2009; Sereno *et al.*, 2013). Among the sampled OTUs, the tibia of MMACR-PV-028-T resembles that of many early dinosaurs (*e.g.* *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963, *S. tupiniquim*, *P. protos*) for its sub-quadrangular shape (Novas, 1993; Langer, 2003; Martínez & Alcober, 2009). Many dinosauriforms, including some early dinosaurs (*e.g.* *Asilisaurus kongwe*, *Silesaurus opolensis*, *Marasuchus lilloensis*, *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970, *Tawa hallae* Nesbitt *et al.*, 2009), bear an elliptical to sub-circular distal tibia outline (Sereno & Arcucci, 1994; Dzik, 2003; Langer

& Benton, 2006; Bittencourt & Kellner, 2009; Nesbitt *et al.*, 2009, 2010). However, it is noteworthy that, additional to the subquadrangular shape, the tibia of MMACR-PV-028-T bears a subtle mediolateral expansion, similar to the observed in *Plateosaurus engelhardti*. Notwithstanding, the tibia of MMACR-PV-028-T is not expanded at the same extent as in *Plateosaurus engelhardti*, being rather an intermediate between the condition seen in that taxon and early dinosaurs. Early ornithischians (*e.g.* *Lesothosaurus diagnosticus* Galton, 1978 and *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861) and theropods (*e.g.* *Liliensternus liliensterni* (Huene, 1934) and *Syntarsus rhodesiensis* Raath, 1969) also have a transversely wider distal tibia articulation, but much more marked than in *P. engelhardti* and MMACR-PV-028-T (Langer & Benton, 2006).

The analysis of the microstructure of MMACR-PV-028-T revealed a highly vascularized, uninterrupted fibrolamellar bone tissue with a predominantly laminar arrangement, which is characteristic of rapid bone deposition and growth (Amprino, 1947; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Chinsamy-Turan, 2005). This tissue and the vascular arrangement pattern resemble those of other dinosaurs (Padian *et al.*, 2001; Chinsamy-Turan, 2005) including sauropodomorphs, such as *Massospondylus carinatus* Owen, 1854, *Thecodontosaurus antiquus* Morris, 1843, *Plateosaurus engelhardti*, *Saturnalia tupiniquim*, and *Mussaurus patagonicus* Bonaparte & Vince, 1979 (Chinsamy, 1993a; Klein & Sander, 2007; Stein & Langer, 2009; Cerda *et al.*, 2014). Some of these studies

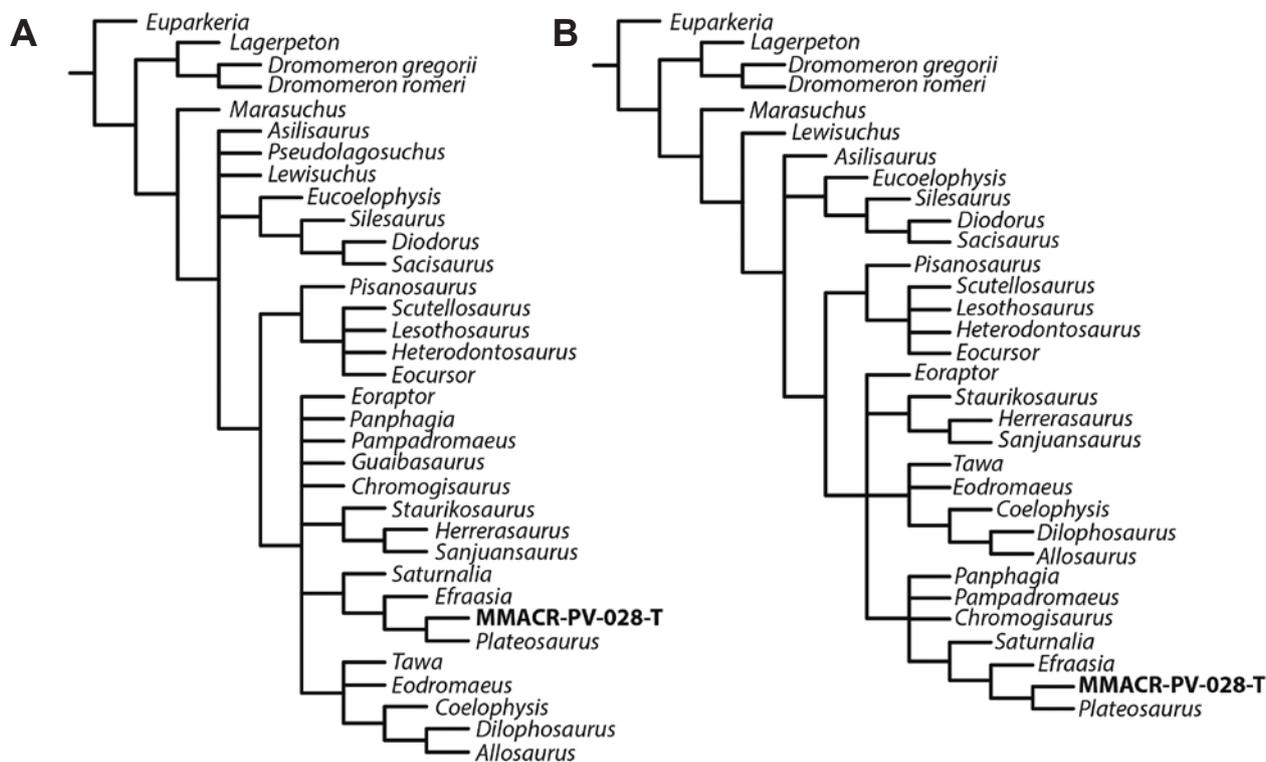


Figure 4. Phylogenetic relationships of MMACR-PV-028-T, based on the data matrix of Bittencourt *et al.* (2014). **A**, strict consensus of the 27 most parsimonious trees (tree length = 781; CI = 0.44; RI = 0.62). **B**, reduced consensus derived from the application of IterPCR method of Pol & Escapa (2009), resulting in the exclusion of *Pseudolagosuchus major* and *Guaibasaurus candelariensis*.

on early sauropodomorph histology also reported a cortex cyclically interrupted by growth marks (LAGs), which indicate a periodical reduction in bone growth rate, probably due to seasonal stress (Padian & Lamm, 2013).

The bone cortex of MMACR-PV-028-T, in contrast, lacks growth marks. Indeed, it resembles specimens of *Mussaurus patagonicus* described by Cerda *et al.* (2014). Those authors attributed the absence of LAGs to the ontogenetic stage of the sample and assumed the specimens to consist of small (femur length between 111–120 mm), juvenile individuals, which died before the first year of life. Such interpretation also applies to MMACR-PV-028-T. Assuming the seasonality of growth marks, a short lifespan would prevent the formation of the first LAG, which should appear only in older immature and adult individuals. Additional to the absence of LAGs, other histological features support the hypothesis of the early ontogenetic stage of MMACR-PV-028-T. The woven-fibered bone matrix is indicative of young age, as it represents the earliest stage of fibrolamellar bone formation; commonly found in immature animals with high growth rates (Chinsamy-Turan, 2005; Padian & Lamm, 2013). Additionally, there is no decrease in vascularization towards the outer cortex, which suggests that the specimen was growing at fast rate prior to death. In general, vascularization and growth rate decrease throughout life (Chinsamy, 1993a; Curry, 1999; Horner *et al.*, 2000). The absence of remodeling processes and secondary osteons is also typical of young individuals. The replacement of primary bone by remodeling and the deposition of secondary bone tend to increase with age, as well as the density of secondary osteons (Klein & Sander, 2007, 2008). Finally, the specimen lacks an inner circumferential layer (ICL). The ICL is an endosteal deposition of lamellar bone that occurs as a result of the enlargement and remodeling of the medullary cavity. It is reported in several dinosaurs (see Chinsamy-Turan, 2005) and indicates ontogenetic maturity (Reid, 1997).

The young ontogenetic stage of MMACR-PV-028-T, supported by its small size and histological features, can explain the faint ossification of the proximal end of the tibia, and would also be responsible for the lack of some osteological traits, such as the fibular crest. Additionally, recognized as such, MMACR-PV-028-T is the first juvenile dinosaur specimen reported for the Brazilian Triassic.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank C.N. Rodrigues (curator of MMACR), who made the specimen available for study on the specimen, and B. Stefanello, who discovered the material. We are also thankful to L.A. Hartmann, I. Cerda, and an anonymous reviewer, for helpful comments on the manuscript. This study was partially funded by grants provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) to FAP (process 140743/2012-0) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) to MCL (process number 2014/03825-3).

REFERENCES

- Amprino, R. 1947. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie*, **58**:315–330.
- Araújo, D.C. & Gonzaga, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOSTRATIGRAFÍA, 2; CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 1, 1980. *Actas*, Buenos Aires, p. 159–174.
- Arcucci, A.B. 1987. Un nuevo Ligosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la fauna de Los Chañares (Edad Reptil Chanarensis, Triasico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **24**:89–94.
- Baumel, J.J. 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Cambridge, Nuttall Ornithological Club, 779 p. (Publications 23).
- Bittencourt, J. de S.; Arcucci, A.B.; Marsicano, C.A. & Langer, M.C. 2014. Osteology of the Middle Triassic archosaur *Lewisuchus admixtus* Romer (Chañares Formation, Argentina), its inclusivity, and relationships amongst early dinosauromorphs. *Journal of Systematic Palaeontology*, **13**:189–219. doi:10.1080/14772019.2013.878758
- Bittencourt, J. de S.; da Rosa, Á.A.S.; Schultz, C.L. & Langer, M.C. 2012a. Dinosaur remains from the “Botucaraí Hill” (Caturrita Formation), Late Triassic of south Brazil, and their stratigraphic context. *Historical Biology*, **25**:81–93. doi:10.1080/08912963.2012.694881
- Bittencourt, J. de S. & Kellner, A.W.A. 2009. The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Zootaxa*, **2079**:1–56.
- Bittencourt, J. de S.; Leal, L.A.; Langer, M.C. & Azevedo, S.A.K. 2012b. An additional basal sauropodomorph specimen from the Upper Triassic Caturrita Formation, southern Brazil, with comments on the biogeography of plateosaurids. *Alcheringa*, **36**:269–278. doi:10.1080/03115518.2012.634111
- Bonaparte, J.F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande Do Sul State, Brazil. In: Y. Tomida; T.H. Rich & P. Vickers-Rich (eds.) *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, Tokyo, National Science Museum of Tokyo, p. 89–109 (Monographs 15).
- Cabreira, S.F.; Schultz, C.L.; Bittencourt, J. de 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*, **98**:1035–1040. doi:10.1007/s00114-011-0858-0
- Cerda, I.A.; Pol, D. & Chinsamy, A. 2014. Osteohistological insight into the early stages of growth in *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Historical Biology*, **26**:110–121. doi:10.1080/08912963.2012.763119
- Chinsamy, A. 1993a. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology*, **18**:319–329.
- Chinsamy, A. & Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana*, **29**:3–44.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The Microstructure of Dinosaur Bone*. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 195 p.
- Colbert, E. H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, **2405**:1–60.

- Curry, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**:654–665. doi:10.1080/02724634.1999.10011179
- 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*, **15**: 131–136. doi:10.1016/j.gr.2008.07.002
- 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. *Ciência & Natura*, **12**: 99–101.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the Early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**:556–574. doi:10.1671/A1097
- Ferigolo, J. & Langer, M.C. 2007. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology*, **19**:23–33. doi:10.1080/08912960600845767
- Francillon-Vieillot, H.; de Buffrénil, V.; Castanet, J.; Geraudie, J.; Meunier, F.J.; Sire, J.Y.; Zylberberg, L. & de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: J.G. Carter (ed.) *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Van Nostrand Reinhold, p. 471–548.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**:774–786. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x
- Horn, B.L.D.; Melo, T.P.; Schultz, C.L.; Philipp, R.P.; Kloss, H.P. & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, **55**:123–132. doi:10.1016/j.jsames.2014.07.007
- Horner, J.R.; Ricqlès A. de & Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:109–123. doi:10.1671/0272-4634(2000)020[0115:LBHOT H]2.0.CO;2
- Kischlat, E.E.; & Lucas, S.G. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**:464–467. doi:10.1671/0272-4634(2003)023[0464:APFTU T]2.0.CO;2
- Klein, N. & Sander, P.M. 2007. Bone histology and growth of the prosauropod *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology*, **77**:169–206.
- Klein, N. & Sander, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, **34**:247–263. doi:10.1666/0094-8373(2008)034[0247:OSITLB]2.0.CO;2
- Langer, M.C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios*, **23**:1–40.
- Langer, M.C. 2005a. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**:205–218. doi:10.1016/j.jsames.2005.04.003
- Langer, M.C. 2005b. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**:219–239. doi:10.1016/j.jsames.2005.04.002
- 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 Paris*, **329**:511–517.
- Langer, M.C. & Benton, M.J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology*, **4**:309–358. doi:10.1017/S1477201906001970
- Langer, M.C. & Ferigolo, J. 2013. The Late Triassic dinosauriform *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. *Geological Society, London, Special Publications*, **379**:353–392. doi: 10.1144/SP379.16
- Leal, L.A.; Azevedo, S.A.K.; Kellner, A.W.A. & da Rosa, Á.A.S. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa*, **690**:1–24.
- Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**:142–164. doi:10.1671/039.029.0102
- Martínez, R.N. & Alcober, O.A. 2009. A Basal Sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the Early Evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE*, **4**:e4397. doi:10.1371/journal.pone.0004397
- Müller, R.T.; da Rosa, Á.A.S.; da Silva, L.R.; Aires, A.S.S.; Pacheco, C.P.; Pavanatto, A.E.B. & Dias-da-Silva, S. 2015. Wachholz, a new exquisite dinosaur-bearing fossiliferous site from the Upper Triassic of southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **61**:120–128. doi:10.1016/j.jsames.2014.10.009
- Müller, R.T.; Langer, M.C.; Aires, A.S.S. & Dias-da-Silva, S. 2014. New dinosauriform (Ornithodira, Dinosauromorpha) record from the Late Triassic of Southern Brazil. *Paleontological Research*, **18**:118–121. doi:10.2517/2014PR012
- Müller, R.T.; Langer, M.C.; Cabreira, S.F. & Dias-da-Silva, S. 2016. The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil. *Historical Biology*, **28**:656–665. doi:10.1080/08912963.2015.1004329
- Nesbitt, S.J.; Sidor, C.A.; Irmis, R.B.; Angielczyk, K.D.; Smith, R.M.H. & Tsuji, L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, **464**:95–98. doi:10.1038/nature08718
- Nesbitt, S.J.; Smith, N.D.; Irmis, R.B.; Turner, A.H.; Downs, A. & Norell, M.A. 2009. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. *Science*, **326**:1530–1533. doi:10.1126/science.1180350
- 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**:400–423. doi:10.1080/02724634.1994.10011523
- Padian, K. & Lamm, E.T. 2013. *Bone histology of fossil tetrapods*. Berkeley, University of California Press, 285 p.
- Padian, K.; Ricqlès, A. de & Horner, J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, **412**:405–408. doi:10.1038/35086500
- Pol, D. & Escapa, I.H. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: Identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, **25**:515–527. doi:10.1111/j.1096-0031.2009.00258.x
- Pretto, F.A.; Schultz, C.L. & Langer, M.C. 2015. New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Candelária Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa*, **39**:264–273. doi:10.1080/03115518.2015.994114
- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction to bone tissues. *Geology Studies*, **41**: 25–71.



A new dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Brazil provides insights on the evolution of sauropodomorph body plan

Journal:	<i>Zoological Journal of the Linnean Society</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Keywords:	Upper Triassic < Palaeontology, Dinosauria < Taxa, Sauropodomorpha < Taxa
Abstract:	<p>A new sauropodomorph dinosaur from the Late Triassic Santa Maria Formation, south Brazil, <i>Bagualosaurus agudoensis</i> gen. et sp. nov., helps filling a morphological gap between the previously known Carnian members of the group and latter sauropodomorphs. The skull, lower jaw, and dental anatomy of the new taxon approaches that seen in Norian forms like <i>Pantydraco caducus</i>, <i>Efraasia minor</i>, and <i>Plateosaurus engelhardti</i>. On the contrary, the post-cranial skeleton is broadly reminiscent of coeval, early dinosaurs. Although not reaching the size of most Norian and younger sauropodomorphs, <i>B. agudoensis</i> is significantly larger when compared to coeval forms. The new data thus suggests that modifications in skull anatomy, possibly related to more efficient herbivorous habits, appeared early in sauropodomorph evolution, along with a moderate increase in size, followed in post-Carnian times by further increase in size, accompanied by more radical changes in post-cranial anatomy.</p> <p>ADDITIONAL KEYWORDS: Candelária Sequence - Early dinosaurs - Late Triassic - Santa Maria Formation - Sauropodomorpha</p>

INTRODUCTION

Sauropodomorphs are an iconic component of Mesozoic faunas, with some representatives (grouped within Sauropoda) achieving the largest body sizes ever recorded among land vertebrates (Sander & Clauss, 2008; Sander *et al.*, 2011). The oldest sauropodomorphs are Late Triassic (Carnian) in age (Langer *et al.*, 1999; Martínez & Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Cabreira *et al.*, 2011; Sereno, Martínez, & Alcober, 2013), a time when the group experienced a rapid increase in diversity, becoming regarded as the most diverse Triassic dinosaurian clade (Irmis, 2011). Nonetheless, during the pre-Norian stages of their evolution, sauropodomorphs (as well as other dinosaur groups) were relatively rare in the fossil record. Carnian sauropodomorphs come from deposits of the Candelária Sequence (Santa Maria Formation) in southern Brazil including *Saturnalia tupiniquim*, *Pampadromaeus barberenai*, and *Buriolestes schultzi* (Langer *et al.*, 1999; Cabreira *et al.*, 2011, 2016); and from the Ischigualasto Formation of northwestern Argentina, with *Eoraptor lunensis*, *Panphagia protos*, and *Chromogisaurus novasi* (Sereno *et al.*, 1993, 2013; Martínez & Alcober, 2009; Ezcurra, 2010). In both geological units, the group is a minor component of vertebrate faunas, and is represented by taxa of relatively modest body size (Martínez *et al.*, 2013; Sereno *et al.*, 2013; Pretto, Schultz, & Langer, 2015). Apart from the size, these sauropodomorphs lack many anatomical traits shared by post-Carnian members of the group (*e.g.* teeth with large denticles, robust hindlimbs, fully perforated acetabulum), rather displaying a mosaic of plesiomorphic features and even putative theropod characteristics (Cabreira *et al.*, 2011, 2016; Sereno *et al.*, 2013; Langer, 2014).

Here we present the remains of a new sauropodomorph from the Late Triassic of southern Brazil. The specimen, apart from possessing a combination of characters distinct from those of coeval Carnian dinosaurs, shows several traits known until now only in Norian (or younger) sauropodomorphs, most of them regarding the skull and dentition. The new

1
2
3 specimen not only increases the sauropodomorph diversity during the first stages of dinosaur
4 evolution, but partially fills a morphological gap between the earliest sauropodomorphs and
5 the Norian members of the group. The recognition of a new sauropodomorph in early Late
6 Triassic times agrees with the idea that, prior to their ecological dominance, the group
7 experimented a period of low abundance and high diversification (Ezcurra, 2010; Irmis, 2011).
8
9
10
11
12
13
14
15
16

17 INSTITUTIONAL ABBREVIATIONS: MCN-PV: Vertebrate Paleontology collection at Museu de
18 Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Brazil; ULBRA-PVT: Vertebrate
19 Paleontology collection at Universidade Luterana do Brasil, Canoas, Brazil; UFRGS-PV:
20 Vertebrate Paleontology collection at Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.
21
22
23
24
25
26
27
28
29

30 GEOLOGICAL SETTINGS

31
32
33 The holotype material of the new taxon (see below) was found at the Janner outcrop,
34 about 2 km of the town of Agudo, Rio Grande do Sul, Brazil. The lithology of the site (Figure
35 1A) comprises massive red beds, including siltstones and very thin sandstones, that locally
36 incorporate mud inclusions and sporadic rhythmic intervals. These strata are interpreted as
37 representative of a distal floodplain accumulation, and a cross-bedded sandstone preserved at
38 the top of the exposure represents a river channel. An important set of vertebrate fossils has
39 been already collected from the site. These include the type-materials of the early
40 sauropodomorph *Pampadromaeus barberenai* (Cabreira *et al.*, 2011) and the carnivorous
41 cynodont *Trucidocynodon riograndensis* (Oliveira, Soares, & Schultz, 2010). The predominant
42 taxon at the site is the herbivorous traversodontid *Exaeretodon riograndensis*, but
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
326
327
328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523
524
525
526
527
528
529
530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556
557
558
559
560
561
562
563
564
565
566
567
568
569
570
571
572
573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635
636
637
638
639
640
641
642
643
644
645
646
647
648
649
650
651
652
653
654
655
656
657
658
659
660
661
662
663
664
665
666
667
668
669
670
671
672
673
674
675
676
677
678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726
727
728
729
730
731
732
733
734
735
736
737
738
739
740
741
742
743
744
745
746
747
748
749
750
751
752
753
754
755
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769
770
771
772
773
774
775
776
777
778
779
780
781
782
783
784
785
786
787
788
789
790
791
792
793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822
823
824
825
826
827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852
853
854
855
856
857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884
885
886
887
888
889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915
916
917
918
919
920
921
922
923
924
925
926
927
928
929
930
931
932
933
934
935
936
937
938
939
940
941
942
943
944
945
946
947
948
949
950
951
952
953
954
955
956
957
958
959
960
961
962
963
964
965
966
967
968
969
970
971
972
973
974
975
976
977
978
979
980
981
982
983
984
985
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000

1
2
3 been reported for the site (Oliveira et al., 2007; Liparini et al., 2013; Müller et al., 2014; Pretto
4
5 et al., 2015).

6
7
8 The presence of hyperodapedontid rhynchosaurs (*Hyperodapedon* sp.) together with
9
10 *Exaeretodon riograndensis* allows a biostratigraphic correlation of the Janner site with the
11
12 *Hyperodapedon* Assemblage Zone, part of the Candelária Sequence of the Santa Maria
13
14 Formation (Abdala, Ribeiro, & Schultz, 2001; Horn et al., 2014). The *Hyperodapedon* AZ
15
16 correlates to the late Carnian deposits of the Ischigualasto Formation in Argentina (Langer,
17
18 2005; Martínez et al., 2013), which provided radiometric dates (Rogers et al., 1993; Martinez
19
20 et al., 2011). Interestingly, the upper portion of that unit also shows a prevalence of
21
22 *Exaeretodon* (Cabrera, 1943; Martínez et al., 2013), following a decline in hyperodapedontid
23
24 rhynchosaurs (*Scaphonyx sanjuanensis*) abundance, suggesting that it might be directly
25
26 correlated with the Janner outcrop (Langer, 2005; Liparini et al., 2013; Pretto et al., 2015).
27
28
29
30
31
32

33 SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

34
35
36 Dinosauria Owen 1842 *sensu* Padian and May (1993)

37
38
39 Saurischia Seeley 1888 *sensu* Gauthier (1986)

40
41
42 Sauropodomorpha von Huene (1932)

43
44
45 *Bagualosaurus agudoensis* gen. et sp. nov.
46
47
48

49 HOLOTYPE

50
51
52 UFRGS-PV-1099-T, a semi-articulated skeleton including partial skull and mandible,
53
54 trunk vertebrae, sacrum and isolated caudal vertebrae, fragmented ribs, gastralia, isolated
55
56 haemal arches, both ilia, right pubis, femora, tibiae, fibulae and partial left pes. (Figure 1B, C).
57
58
59
60

ETYMOLOGY

The generic name is derived from the term “Bagual”, a term employed regionally in southern Brazil to refer to an animal or person of strong build or valor, plus “saurus”, Latin, meaning lizard; the specific name makes allusion to the town of Agudo, where the holotype was collected.

TYPE LOCALITY AND HORIZON

Reddish mudstone at the mid portion of the strata exposed at the Janner site (53°17'34.20" W, 29° 39' 10.89" S), Agudo municipality, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Horn *et al.*, 2014).

DIAGNOSIS

A gracile medium-sized sauropodomorph with an unique combination of features, including (* = autapomorphies): a short skull, with less than 2/3 of femoral length; premaxillary and dentary teeth retreated from the rostral margin of the snout; first premaxillary tooth at least as high as the highest tooth in the maxillary row; absence of a subnarial gap or diastema; most teeth lanceolate with coarse serrations along the carinae; ventral acetabular margin of the ilium straight; dorsal surface of the iliac acetabulum straight, with the supracetabular crest not overhanging the acetabulum ventrally*; lateromedially widened pubic peduncle, with no dorsal crest; pubic tubercle with a distinct longitudinal sulcus*; femoral length subequal to the length of tibia/fibula; absence of a marked fibular crest on tibia; distal tibia with a conspicuous caudomedial notch; gracile metatarsals.

DESCRIPTION

TAPHONOMIC REMARKS

The holotype of *Bagualosaurus agudoensis* consists of a partial, semi articulated skeleton (Figure 1B). The material was collected from a small ravine, and some of its elements were eroded prior to discovery. This includes most of the skull roof and the distal part of the

1
2
3 hindlimbs, some elements of which (*e.g.* left tibia, fibula and pes) were recovered close to the
4
5 main block containing the articulated portions. The initial exposure of the specimen revealed
6
7 that it was buried lying on its back, an unusual situation among archosaurs (Cambra-Moo &
8
9 Buscalioni, 2003). The positioning of the hind-limbs is equally uncommon, as the legs were
10
11 preserved extended parallel to the main trunk axis, with their distal portions facing cranially.
12
13 The recovered vertebrae were preserved in three separate segments (two including vertebrae
14
15 from the front and rear part of the trunk and a third one with the sacrum and neighboring
16
17 elements), but most ribs were disarticulated or fragmented. The ilia were preserved close to
18
19 the sacrum, but slightly displaced cranially. The right pubis was also close to its original
20
21 position. The skull and mandible remains were preserved in articulation, with various elements
22
23 missing due to recent erosion. They were buried close to their expected original position (as
24
25 suggested by the articulation of the skull and jaw elements), but there are no remains of
26
27 cervical vertebrae nearby.
28
29
30

31
32 Most elements of the holotype show evidences of weathering. This is particularly clear
33
34 in thin elements, like the neural spines of the vertebrae, which show a brittle, flaked surface.
35
36 Indeed, most vertebrae have incomplete neural spines and transverse processes, and the
37
38 matrix surrounding them was packed with small bone splinters, still embedded in the
39
40 sediment. The same is seen in the caudal portion of the lower jaw. These evidences allow the
41
42 categorization of the specimen somewhere between Weathering Stages 2 and 3 of
43
44 Behrensmeyer (1978), suggesting a long-term exposure prior to final burial. Most elements are
45
46 significantly worn at the articular extremities, where cancellous bone was predominant.
47
48 Several elements show evidence of osteophagic activity in these areas, possibly related to the
49
50 action of insects or other invertebrates (Paes Neto *et al.*, 2016). Such alterations include tunnel
51
52 excavation in the bones, etching, and deep furrows along the bone surfaces. It is also possible
53
54 that the loss of elements (*e.g.* forelimb), as well as the unusual position of the carcass as
55
56 preserved, may be the result of the activity of vertebrate scavengers, but unequivocal
57
58
59
60

1
2
3 evidences of tooth marks were not found. Some bones were also deformed by diagenetic
4 processes, including compression (*i.e.* left femur), or a slight disruption of the bone surface
5 caused by the early formation of calcite and its subsequent volumetric expansion during
6 crystallization (Holz & Schultz, 1998). Calcite concretions are also common within bone
7 cavities, and their hardness made preparation unfeasible in some portions where the bone
8 was fragile.
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

20 SKULL

21 The skull of *Bagualosaurus agudoensis* (Figure 2) is slender and relatively short, with
22 less than two-thirds of the femoral length. As better seen in right lateral view, the orbit is
23 large, with a preserved diameter about one third of the total skull length. The antorbital fossa,
24 although not fully preserved, seems to have a similar rostrocaudal length, as inferred based on
25 both sides of the skull. Most of the dorsal elements of the skull were eroded prior to the
26 discovery of the specimen, and the caudal portion of the skull is equally damaged. The right
27 side is overall better preserved, but the following description reflects, unless otherwise
28 mentioned, a general agreement between the information provided by both counterparts.
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

40 **Premaxilla.** The premaxilla of *Bagualosaurus agudoensis* has a subrectangular body in
41 lateral view, and a single neurovascular foramen pierces its rostral portion. This corresponds to
42 the anterior premaxillary foramen of Sereno (1991), and is located dorsal to the first
43 premaxillary tooth (right side), or between the first and second premaxillary teeth (left side). A
44 very faint dorsal concavity marks the premaxillary contribution to the narial fossa. The
45 rostradorsal process of the premaxilla is broken at its base, and the rostralmost portion of the
46 external naris is positioned caudal to the mid-length of the premaxillary body. The caudodorsal
47 process probably had a minor contribution to the caudal margin of the external naris. The
48 caudal margin of the premaxillary body bears a distinct notch, with a similar counterpart in the
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 cranial portion of the maxilla, which together form the subnarial foramen. The premaxillary
4
5 tooth row of *Bagualosaurus agudoensis* is caudally displaced, so that the bone has a rostral
6
7 portion that lacks teeth, with a length equivalent to at least one tooth position.
8
9

10 **Maxilla.** The maxilla is incomplete in both sides of the skull, but the combined
11
12 preserved counterparts encompass most of its anatomy. The rostral process of the bone
13
14 articulates with the premaxilla, and contributes to the caudal margin of the subnarial foramen.
15
16 There is no subnarial gap, nor diastema, and the tooth row is continuous between the
17
18 premaxilla and maxilla. The maxillary rostral process is ventrorostrally tapering, with a rounded
19
20 rostral margin. The narial fossa does not excavate the lateral surface of the maxillary rostral
21
22 process. At least three foramina perforate the lateral side of the left maxilla, their disposition
23
24 resembling that of other sauropodomorphs (*e.g.*, Sues et al., 2004; Cabreira et al., 2011;
25
26 Prieto-Márquez and Norell, 2011; Sereno et al., 2013). The right maxilla preserved the remains
27
28 of the last foramen of the row, which is large and opens caudally, forming a shallow groove.
29
30 The rostral portion of the antorbital fossa is formed by a recessed lamina of the ascending
31
32 process of the maxilla, but most of both structures are missing. Two shallow oval pouches are
33
34 seen within the antorbital fossa, but these are not perforating. The maxilla contributes to most
35
36 of the ventral margin of the antorbital fossa and the ventral limit of the latter is marked by a
37
38 sharp longitudinal crest that extends along the lateral surface of the maxillary caudal ramus.
39
40 The floor of the antorbital fossa bears a marked groove, perforated by a dorsally opening
41
42 neurovascular foramen. The caudal ramus of the maxilla is long and straight, with dorsal and
43
44 ventral margins that are parallel for most of its length. The ramus tapers only in its caudalmost
45
46 portion, where the maxilla is laterally overlapped by the jugal. The slender extremity of the
47
48 caudal ramus of the maxilla extends ventral to that bone, and almost reaches the midpoint of
49
50 the orbit, caudally.
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 **Lacrima**. Only the ventral ramus of the right lacrimal is preserved. It slopes rostrally as
4
5 it extends dorsally, and its caudal margin forms the rostral margin of the orbit. It has a lateral
6
7 excavation at its rostral margin, the caudal margin of which is slightly everted. It expands
8
9 ventrally forming a triangular depression, which represents the caudoventral portion of the
10
11 antorbital fossa. The ventral ramus of the lacrimal rests in a broad contact with the maxilla and
12
13 jugal. In the caudal portion of this contact, the lacrimal overlaps the jugal and, rostral to that,
14
15 the lacrimal rests in a trough of the maxilla, effectively isolating the jugal from the internal
16
17 antorbital fenestra.
18
19

20
21 **Jugal**. Parts of the rostral and dorsal processes of the right jugal are preserved. From
22
23 the left jugal, only a fragment of the caudal process remained. The rostral process is slightly
24
25 dorsally expanded at its tip, with an articular facet that is overlapped by the caudal portion of
26
27 the ventral ramus of the lacrimal. The tip of the rostral process reaches the antorbital fossa,
28
29 but not the internal antorbital fenestra. A marked crest, an extension of the longitudinal crest
30
31 of the maxilla, extends along the lateroventral surface of the rostral process of the jugal.
32
33 Ventral to that, a deep longitudinal excavation accommodates the caudal extremity of the
34
35 maxilla, which laterally covers most of the ventral surface of the preserved rostral process of
36
37 the jugal. The dorsal margin of the rostral process is concave, forming the ventral border of the
38
39 orbit. On the contrary, the dorsal process is nearly excluded from the orbit by the postorbital.
40
41 The lateral surface of the small fragment of the caudal process of the left jugal is apparently
42
43 plain and featureless.
44
45

46
47 **Postorbital**. Only part of the ventral process of the right postorbital is preserved. In
48
49 lateral view, its ventral portion is gently curved rostrally, where it contacts the dorsal process
50
51 of the jugal. Its cranial margin is concave, and forms most of the caudal margin of the orbit.
52
53

54
55 **Quadratojugal**. Caudal to the orbits, the skull is badly preserved, with most of its
56
57 elements missing. Indeed, the quadratojugal is preserved in both sides of the skull only as
58
59
60

1
2
3 fragments. On the left side, it is disarticulated from the quadrate, a taphonomic condition
4
5 commonly reported for sauropodomorphs (Sereno *et al.*, 2013). The caudal portion of the
6
7 bone is lateromedially expanded. Both the jugal and the quadratojugal project ventrally, fitting
8
9 the caudodorsal outline of the surangular and suggesting that *Bagualosaurus agudoensis* had a
10
11 ventrally deflected jaw joint.
12

13
14 **Palatine.** The right palatine is fragmentary, but its rostradorsal flange and rostral
15
16 process are exposed in lateral view through the right antorbital fenestra. Some fragments
17
18 preserved medial to the caudal portion of the left maxilla may represent the left palatine, but
19
20 their preservation hampers a clear identification. The most prominent feature preserved in the
21
22 right palatine is the rostradorsal flange. Only the area surrounding its base was preserved,
23
24 showing a rostradorsally bowed caudal ridge, and a slender lamina that projects further
25
26 rostrally, but the complete extent of the palatine cannot be assessed. The slender rostral
27
28 process projects from the base of the rostradorsal flange, and contacts the maxilla laterally.
29
30
31

32 **Vomer.** Both vomera can be observed interposed between the maxillae. Their
33
34 footplates are not exposed, but their dorsal laminae are clearly seen. They form two broad
35
36 sheets of bone contacting one another medially. The dorsal lamina of the vomer is slightly
37
38 sloped, and its craniodorsal rim is more robust than the rest of the lamina. The caudal portion
39
40 of the vomera is badly preserved, and it is not possible to infer the presence of a caudal
41
42 contact with the palatine.
43
44
45

46 **Fragmentary and indeterminate skull elements.** Several preserved bone fragments
47
48 might be related to palatal elements. At the right side of the skull, close to the midpoint of the
49
50 ventral rim of the orbit, a small fragmentary portion of the right ectopterygoid can be
51
52 observed. It contacts the medial surface of the jugal, but is probably displaced dorsally. On the
53
54 left side, some fragments located mediodorsally to the caudal portion of the maxilla might
55
56 represent displaced parts of the pterygoid, but they are too poorly preserved to allow the
57
58
59
60

1
2
3 identification of any anatomical features. An element exposed in the left side of the skull is
4
5 putatively identified as the left quadrate. Interpreted as such, this element is displaced from its
6
7 original position, and rotated almost 180 degrees, with its medial surface facing laterally, and
8
9 the ventral portion facing dorsally. Its craniodorsal tip is not exposed, but the caudal margin of
10
11 the element is rostrally bowed, and the inferred condyle area is obscured by additional
12
13 fragmentary elements of indeterminate identity.
14
15
16
17
18

19 MANDIBLE

20
21 Both hemimandibles are preserved in articulation, but the articulation with the skull is
22
23 missing. The mandibles are exposed in lateral view. Assuming they are in natural position, the
24
25 rostral tip of the dentary is ventral to the space between the first and second premaxillary
26
27 teeth. As a whole, the mandible is slender, rostrocaudally elongated, and dorsoventrally low,
28
29 probably with a ventrally deflected articular region, as inferred from the curvature seen in the
30
31 surangular.
32
33
34

35 **Dentary.** The dentary is the longest mandibular element, exceeding half the total
36
37 inferred length of the lower jaw. Its rostral portion is perforated by several foramina, most of
38
39 them aligned near the dorsal surface of the bone, and opening either dorsally or rostrally. A
40
41 longitudinal groove starts caudal to this line of foramina and extends along the entire length of
42
43 the bone, ventral to its dorsal margin. The rostral tip of the dentary is rounded and its dorsal
44
45 margin is slightly sloped ventrally. As in the premaxilla, it also lacks teeth, as the tooth row is
46
47 caudally displaced one tooth position away from the rostral edge of the bone. The ventral
48
49 margin of the dentary is slightly concave in lateral view, but the dorsal margin is straight.
50
51 Caudally, the dentary is forked into dorsal and ventral processes. The ventral surface of the
52
53 former forms the rostradorsal margin of the mandibular fenestra, and its dorsal surface is
54
55 overlapped by the surangular. The ventral process seems to be shorter, but its limits are
56
57
58
59
60

1
2
3 difficult to define. It is inferred to overlap the angular and not to contribute to the mandibular
4
5 fenestra.
6
7

8 **Surangular.** The surangular is preserved in both hemimandibles, but its caudal tip,
9
10 including the area of the retroarticular process, is missing. The bone overlaps the caudodorsal
11
12 margin of the dentary and possesses a long rostral process that fits in the dorsal dentary
13
14 groove. This portion of the surangular also shows a slight longitudinal groove that ends close
15
16 to the midpoint of the mandibular fenestra. At this point, the surangular is perforated by a
17
18 foramen that opens rostrolaterally. Ventral to the surangular groove and extending along the
19
20 entire preserved portion of the bone, a conspicuous longitudinal crest is seen, which is more
21
22 prominent caudally. The rostral, fainter portion of this crest is better seen in the left bone,
23
24 whereas its caudal, sharpest portion, is more evident in the right side. The dorsal margin of the
25
26 surangular is convex, and its caudal portion is ventrally deflected. The surangular contributes
27
28 to the caudodorsal and caudal margins of the mandibular fenestra, and contacts the angular
29
30 ventrally.
31
32
33

34 **Angular.** The angular is an arched element, with a dorsally concave margin that forms
35
36 the ventral border of the mandibular fenestra. It is preserved in both hemimandibles, but the
37
38 right element lacks its entire caudal portion. The bone is overlapped rostrally by the dentary
39
40 and contacts the surangular at its caudodorsal portion, where it is excluded from the caudal
41
42 margin of the mandibular fenestra.
43
44
45

46 **Prearticular.** The lateral surface of the prearticular is partially exposed in both
47
48 hemimandibles through the mandibular fenestra, but little can be said about their
49
50 morphology.
51
52

53 DENTITION

54
55 The tooth rows are incomplete both in the upper and lower jaws. There are four
56
57 premaxillary teeth and at least 23 maxillary teeth, as inferred from the preserved portions of
58
59
60

1
2
3 both sides. The more complete left dentary tooth row has 18 preserved teeth, but this does
4
5 not represent the full series. The presence of palatal teeth is uncertain. As already stated, the
6
7 first premaxillary tooth is inset from the rostral margin of the premaxilla. Although broken at
8
9 their bases, the rostralmost dentary teeth of *Bagualosaurus agudoensis* are also clearly inset
10
11 from the rostral tip of the dentary. The last preserved maxillary tooth is located below the
12
13 orbit. The upper tooth row seems continuous along the premaxilla and maxilla, with no
14
15 evidence of a diastema. At least two teeth (the 3rd and 6th maxillary teeth) show signs of
16
17 replacement, given their shorter crowns and sharper denticles.

18
19
20
21 Most teeth show a slight caudal curvature, including the last teeth in the upper
22
23 and lower rows. All teeth show some lateral expansion, more evident in the bulbous teeth of
24
25 the caudal part of the maxillae. Additionally, all teeth bear a basal constriction, as to achieve a
26
27 lanceolate crown shape. This constriction is not evident in newly erupting teeth, because it is
28
29 hidden by the alveolar margin, and seems to be less marked in the rostralmost preserved
30
31 teeth, both in the premaxillae and the dentaries.

32
33
34 The denticles are generally large, with a density of 3-5 denticles per millimeter.
35
36 They are obliquely set relative to the crown margin, and those in the mesial carina seem larger
37
38 than those in the distal one. The denticles apparently extend further towards the crown base
39
40 in the distal carina, whilst the denticles of the mesial carina are usually restricted to its apical
41
42 third. The denticles are commonly worn away in the mesial carina of older teeth. There is also
43
44 no evidence of denticles in the premaxillary teeth and the rostralmost dentary elements. The
45
46 reason for this absence, whether due to anatomy, tooth wear, of taphonomy, is uncertain.

47
48
49
50 **Premaxillary teeth.** The premaxillary teeth are less lanceolate than other teeth in the
51
52 upper row. The ventral alveolar margin of the premaxilla is almost straight, only slightly sloped
53
54 ventrally towards the tip. The first premaxillary tooth is as high as any of the maxillary tooth
55
56 crowns, but the second and third premaxillary teeth are slightly higher.
57
58
59
60

1
2
3 **Maxillary teeth.** The fourth and fifth teeth are the highest in the maxillary series.

4
5 Caudal to those, the tooth crowns progressively reduce in height. Some maxillary tooth crowns
6
7 show signs of wearing, identified by the partial absence of denticles in the mesial carina. This is
8
9 more evident in left maxillary teeth 1, 2, 4, and 7.

10
11 **Dentary teeth.** Dentary teeth mostly resemble the general conditions of the upper jaw
12
13 teeth. The rostralmost preserved teeth (at least up to the 7th element) do not show evident
14
15 crown base constriction. They also have no evidence of denticles, but those are either
16
17 obscured by concretions, or worn away. Nonetheless, the denticles are clearly present in teeth
18
19 from the middle of the dentary tooth series, and in more distal elements.

20 21 22 23 24 AXIAL SKELETON

25
26 The axial skeleton is preserved in three main articulated groups of vertebrae (Figure
27
28 1B, 3E, 4), comprising elements from the trunk series and the sacrum. Two disarticulated mid-
29
30 caudal vertebrae (one lacking the centrum), scattered haemal arches, and fragmented ribs are
31
32 also referred to the holotype. The sacral and pre-sacral vertebrae were preserved with the
33
34 ventral surface of the centra facing upwards, and the neural arches and spines of all elements
35
36 were severely fragmented and worn prior to burial.

37
38 **Trunk vertebrae.** The trunk vertebrae were preserved in three semi-articulated
39
40 segments (Figure 1B, 3E, 4). The caudalmost of those consists of two vertebrae associated to
41
42 the sacrum. Assuming *a priori* that *Bagualosaurus agudoensis* originally had 15 trunk
43
44 vertebrae, as reported to other sauropodomorphs (Huene, 1926; Galton, 1973; Sereno *et al.*,
45
46 2013), these can be identified as trunk vertebrae 14 and 15. More cranially, there is a gap
47
48 corresponding to at least two vertebrae, and then a segment consisting of three trunk
49
50 elements. These are tentatively identified as trunk vertebrae 9-11. The cranialmost segment is
51
52 composed of four vertebrae, displaced from their original position prior to burial. Their
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 anatomy is similar to that of trunk vertebrae 9-10, but their position is more uncertain, and
4
5 they are referred as trunk vertebrae A-D.
6
7

8 All preserved trunk centra are spool-shaped (Figure 3) and amphicoelous, with gently
9
10 concave articular surfaces. All centra have a pair of lateral depressions, or fossae, one on each
11
12 side, and these become more evident as the trunk series approaches the sacrum. They show
13
14 no apertures or any feature that could characterize them as pneumatic (Wedel, 2007). No
15
16 keels or depressions are seen in the ventral surface of any of the trunk vertebrae. Compared to
17
18 other sauropodomorphs (Cooper, 1981; Martínez, 2009; Sereno *et al.*, 2013), this suggests that
19
20 the preserved vertebrae do not belong to the cranialmost part (2-3 first elements) of the trunk
21
22 series. Regarding their relative proportions, trunk vertebrae located more cranially tend to be
23
24 lateromedially slenderer. Indeed, “trunk vertebra A” is the slenderest of all preserved
25
26 elements with c. 45% the transverse width of trunk vertebra 15 (measured at the midpoint of
27
28 their centra). The minimum width of the centrum increases in the succeeding vertebrae, with a
29
30 percentage of c. 70% in “trunk vertebra B”, “C”, “D”, 9, 10, and 11. Trunk vertebra 14 has
31
32 about the same width of trunk vertebra 15. The centrum is also proportionally higher in trunk
33
34 vertebrae 14 and 15, as their height (measured laterally from the ventral tip of the articular
35
36 surface to the neurocentral junction) reaches about 75% of the craniocaudal length of the
37
38 centrum. In the other preserved trunk elements, this ratio is c. 45%.
39
40
41
42

43 Neurocentral sutures are closed in all preserved trunk vertebrae, but most elements
44
45 show the contact between the neural arch and the centrum fractured at least in one side.
46
47 Indeed, the thin lateral walls of the neural canal, as well as the delicate transverse processes
48
49 and neural spines were severely affected both by biostratinomic agents (*e.g.* weathering) prior
50
51 to burial. The preserved trunk vertebrae prezygapophyses extend cranially, surpassing the
52
53 cranial margin of the centrum and contacting the postzygapophyses of the preceding vertebra
54
55 by a dorsomedially facing articular surface. The orientation of the prezygapophyses articular
56
57
58
59
60

1
2
3 facets slightly varies along the trunk series, with the caudalmost elements apparently showing
4
5 a less oblique articulation relative to the horizontal plane. Yet, the interpretation of such angle
6
7 is hampered by the taphonomic distortion suffered by the vertebrae. A lateral, sharp ridge
8
9 extends along the lateral surface of each prezygapophysis, reaching to the transverse process.
10
11 This corresponds to the prezygodiapophyseal lamina (PRDL of Wilson, 1999). The
12
13 postzygapophyses possess ventrolaterally oriented articular surfaces, matching their
14
15 respective prezygapophyses. Therefore, the postzygapophyses of the last trunk vertebrae also
16
17 have less oblique articular surfaces. In an analogue way to the PRDL, the postzygapophyses of
18
19 each trunk vertebrae also possess a lateral lamina connected to the transverse process, i.e. the
20
21 postzygodiapophyseal lamina (PODL of Wilson, 1999). Between the postzygapophyses, there is
22
23 a ventrally descending sheet of bone that forms the hyposphene. It is not preserved in all trunk
24
25 vertebrae, but it is unambiguously visible in the 9th element and is probably also present in
26
27 subsequent ones. The hyposphene presence cannot be determined in more cranial trunk
28
29 vertebrae. Though the presence of an hypantrum is inferred by the presence of the
30
31 hyposphene, it is obscured or was not preserved in any vertebrae.
32
33
34
35

36 No trunk vertebra has preserved complete parapophyses, diapophyses, or transverse
37
38 processes. Yet, some of the laminae that buttress the ventral surface of the transverse
39
40 processes can be observed, although partially crushed or deformed in some elements. These
41
42 laminae are present in all preserved trunk vertebrae, except for the 15th element. The more
43
44 robust of those laminae is the caudal centrodiaepophyseal lamina (PCDL of Wilson, 1999), which
45
46 extends ventrocaudally towards the neurocentral suture. The excavated area bounded dorsally
47
48 by the PODL and ventrally by the PCDL forms the caudal chonos. Caudal to the PCDL, and
49
50 ventral to the PODL, there is an accessory, almost vertical lamina that extends towards the
51
52 neurocentral suture and effectively divides the caudal chonos in two. Cranial to the PCDL and
53
54 caudal to the PRDL, there is a very thin lamina that originates from the ventral surface of the
55
56 transverse process, and extends cranioventrally towards the neurocentral suture. It is much
57
58
59
60

1
2
3 damaged in all preserved trunk vertebrae of *Bagualosaurus agudoensis*, and referred here as
4
5 the cranial (anterior) centrodiapophyseal lamina (ACDL of Wilson, 1999), as observed in trunk
6
7 vertebrae 9 and 10 (Figure 3A). The deep ventral chonos is bounded cranially by this lamina
8
9 and caudally by the PCDL. Although deep, the ventral chonos does not perforate the neural
10
11 arch, so that there is no evidence of pneumaticity in the trunk vertebrae of *B. agudoensis*. The
12
13 cranial chonos is bounded caudally by the ACDL and dorsally by the PRDL. It is relatively
14
15 shallow compared to the other chonoe.
16
17

18
19 All preserved trunk vertebrae have incomplete neural spines. They are craniocaudally
20
21 long, spanning about 80-90% of the respective centrum length, with the more caudal elements
22
23 having craniocaudally shorter spines, which tend to dislocate caudally in vertebrae closer to
24
25 the sacrum. On the contrary, the height of the neural spines cannot be established for any of
26
27 the trunk vertebrae. Caudally, the base of the neural spines is excavated by a medial groove
28
29 that separates the postzygapophyses from one another, which is more evident in the last trunk
30
31 vertebrae. Again, given the incompleteness of the preserved neural spines, the dorsal extent of
32
33 this groove cannot be fully established.
34
35

36
37 **Sacral vertebrae and ribs.** The sacrum of *Bagualosaurus agudoensis* is composed of
38
39 two primordial sacral vertebrae, plus one additional caudosacral vertebra (Figure 4). The
40
41 sacrum and ilia are associated in UFRGS-PV-1099-T, but not in their original position (Figure
42
43 1B). As with the trunk vertebrae, the sacral elements are much damaged and their transverse
44
45 processes, ribs, and neural spines are significantly worn. The last trunk vertebra was preserved
46
47 in articulation with the sacrum, but did not contact the ilium. Indeed, the preserved base of
48
49 the transverse process of trunk vertebra 15 indicates that it was very slender, like that of the
50
51 preceding vertebrae. In contrast, the first and second sacral vertebrae bear massive transverse
52
53 processes and ribs, which formed a broad pelvic articulation. The first caudal vertebra is firmly
54
55 associated with the second primordial sacral vertebra, and located within the limits of the
56
57
58
59
60

1
2
3 postacetabular ala of the ilium. Although broken at their bases, its transverse processes seem
4
5 massive compared to those of the trunk vertebrae, suggesting that at least the first tail
6
7 vertebra was recruited into the sacrum, i.e. a caudosacral.
8
9

10 The first primordial sacral centrum is craniocaudally long, slightly surpassing the length
11
12 of the last two trunk centra. Other than that, it resembles that of trunk vertebra 14 in general
13
14 proportions. On the contrary, the second sacral vertebra has a transversely widened and
15
16 dorsoventrally low centrum. It is also craniocaudally long; indeed, it is the longest preserved
17
18 centrum of UFRGS-PV-1099-T. The caudosacral centrum is, by contrast, the shortest. The
19
20 ventral surface of both primordial sacral vertebrae bears a very faint longitudinal groove,
21
22 which is apparently absent in the caudosacral element. The lateral surface of the sacral centra
23
24 shows no sign of the lateral depressions shared by the trunk vertebrae. The articular surfaces
25
26 of the two primordial sacral centra are elliptical and dorsoventrally flattened, as is the cranial
27
28 articular surface of the caudosacral centrum. Yet, its caudal articular surface is subcircular, as
29
30 those of the trunk vertebrae. There is no evidence of fusion between any of the sacral
31
32 elements.
33
34
35

36 The preserved pre- and postzigapophyses of the primordial sacral vertebrae and the
37
38 caudosacral element have slightly oblique articular surfaces, resembling those of the last two
39
40 trunk vertebrae. The neural spines are dorsally incomplete, but the preserved bases show that
41
42 they were narrow, like those of the preceding vertebrae. The first sacral and the caudosacral
43
44 vertebrae have craniocaudally short neural spines. Comparatively, they are shorter than those
45
46 of any of the preserved trunk vertebrae, and are restricted to the caudal half of the vertebrae.
47
48 The second sacral vertebra, on the contrary, has a craniocaudally long neural spine that spans
49
50 along most of the vertebral length.
51
52
53

54 The most distinctive features of the sacral vertebrae are related to the complex
55
56 structure of their transverse processes and ribs, modified by the articulation to the pelvis.
57
58
59
60

1
2
3 These structures were significantly damaged prior to burial, but some anatomical traits were
4 preserved. The transverse process of the first sacral vertebra is a dorsoventrally thin sheet of
5 bone that projects laterally from the neural arch. Only the caudal part of the left transverse
6 process was preserved, which was lost in the right side. As a whole, the transverse process
7 spans from the lateral surface caudal to the prezigapophysis to roof the intercostals space
8 adjacent to the vertebra, but its entire lateral extent cannot be determined. Yet, the caudal
9 margin of the process arches caudally. Most of the first sacral ribs were worn away, only some
10 parts remaining on the right side. The rib was massively built, spanning from the cranial two-
11 thirds of the lateral surface of the neural arch/centrum to describe an arch as it extends
12 ventrally and caudally. The centrum/rib contact of the first sacral vertebra is clearly seen
13 ventrally, suggesting that both elements were not completely coossified in UFRGS-PV-1099-T.
14 The exact shape of the articular facet that contacted the ilium is unclear, but a splinter of
15 bone, still attached to the medial surface of the preacetabular ala of the ilium, apparently
16 represents a fragment of the first sacral vertebra (Figure 6B).
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

34 The transverse process of the second sacral vertebra is partially preserved in both
35 sides. It also consists of a dorsoventrally thin sheet of bone, caudally tapering in dorsal view.
36 Its rib is more massive than that of the preceding vertebra, but its articulation with the
37 centrum is also incompletely fused. As seen in ventral view, the second sacral rib projects
38 laterally and cranially, and its cranial margin probably contacted the first sacral centrum. It is
39 ventrally bowed as seen laterally, extending from the cranial portion of the centrum and
40 reaching the transverse process at the midlength of the vertebra. However, much of the lateral
41 portion of the second sacral ribs, including the articular facets, is significantly damaged. The
42 transverse processes of the caudosacral vertebra are mostly missing, but their preserved bases
43 show that they were robust. Although placed well within the limits of the postacetabular ala,
44 its relation to the ilia is uncertain.
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 **Caudal vertebrae.** The caudal series of *Bagualosaurus agudoensis* is represented by
4
5 two vertebrae, one mostly complete (Figure 5A) and the other lacking the centrum. Both
6
7 vertebrae are similar in size, the incomplete element being only slightly shorter. The transverse
8
9 processes of both vertebrae project and taper laterocaudally and are not ventrally buttressed
10
11 by laminae. The dorsally tapering neural spines are also caudally sloped. The prezygapophyses
12
13 are incomplete in both elements, and the postzygapophyses are placed high into the neural
14
15 spine, with nearly horizontal articular facets. There is no evidence of hyposphene and the
16
17 preserved centrum is amphicoelic and spool shaped, with some lateral compression (possibly
18
19 a post-burial alteration). A shallow groove extends along its lateral surface, similar to those
20
21 seen in trunk vertebrae. The cranial and caudal surfaces of the centrum are slightly beveled
22
23 ventrally, creating the articular surfaces that received the haemal arch. The neurocentral
24
25 suture is completely closed and, contrasting with the trunk vertebrae, the boundary between
26
27 the centrum and the neural arch is not clear in the more complete caudal vertebra.
28
29

30
31 **Haemal arches.** Two disarticulated haemal arches (Figure 5B, C) were preserved in
32
33 UFRGS-PV-1099-T. Their proximal portions are lateromedially expanded, forming the articular
34
35 surface. Judging from the shape of the articular facets, the preserved haemal arches were
36
37 probably slightly inclined caudally. The haemal canal is dorsally closed. When observed in
38
39 cranial/caudal views, the haemal arch tapers towards the distal tip, but its craniocaudal width
40
41 is relatively constant. They are slightly bowed caudally, as seen in lateral view, and its caudal
42
43 surface bears a distinct longitudinal groove that extends distally from the distal portion of the
44
45 haemal canal. Both haemal arches lack their distal tips, so that their total length cannot be
46
47 assessed.
48
49

50
51 **Trunk ribs.** Trunk ribs are poorly preserved in UFRGS-PV-1099-T, represented only by
52
53 fragments. These are mostly subcircular in section, some preserving signs of a shallow caudal
54
55 longitudinal groove. The ribs become progressively more flattened towards their distal end. A
56
57
58
59
60

1
2
3 single rib shows parts of its two-headed proximal portion. It was preserved close to the
4
5 cranialmost trunk series, but bears no signs of articulation with the vertebrae. It also bears a
6
7 longitudinal groove, which extends ventral to the proximal portion, and gradually shifts to a
8
9 caudoventral position.
10

11
12 **Gastralia.** Several thin, rod-like elements were preserved in a v-shaped orientation.
13
14 They are interpreted as part of the gastralia, and referred to the specimen. Yet, it is important
15
16 to notice that they were not preserved close to their anatomical position, although the distal
17
18 portions of at least three disarticulated trunk ribs were preserved close to these elements. The
19
20 gastral rods have less than 25% of the width of the trunk ribs, and are nearly straight for all
21
22 their preserved length.
23
24

25 26 PELVIC GIRDLE

27
28 The pelvic girdle of *Bagualosaurus agudoensis* is represented by the two ilia and a
29
30 partial pubis. The right ilium is more complete than the left element, but both lack most of the
31
32 dorsal lamina. The left ilium bears a large rounded bore in the acetabular wall. It is 18 mm in
33
34 diameter and its morphology is incompatible with chambers produced by invertebrates. This
35
36 perforation might be pathological, but further analyses are necessary to fully assess its origin.
37
38 The pubis was preserved slightly displaced, covering the ventral portion of the right ilium
39
40 (**Figure 1B**). The thin medial lamina that formed the pubic apron was mostly lost during
41
42 collection.
43
44

45
46 **Ilium.** The ilium (Figure 6) is craniocaudally elongated, approximately as long as four
47
48 and a half vertebral centra. The dorsal iliac lamina is medially arched, creating a lateral
49
50 concavity (Figure 6B) that houses the origin area of *m. iliofemoralis cranialis* (Langer, 2003).
51
52 The deepest point of this concavity is located caudal to the craniocaudal midpoint of the
53
54 supracetabular crest. The preacetabular ala is very short resembling, as preserved, the
55
56 “western saddle horn” shape reported for *Guaibasaurus candelariensis* (Langer, Bittencourt, &
57
58
59
60

1
2
3 Schultz, 2011). The perception of this morphology is reinforced by the taphonomic loss of part
4
5 of the thin dorsal iliac lamina, which also occurs in specimens of *Guaibasaurus candelariensis*
6
7 (UFRGS-PV-0725-T) and *Silesaurus opolensis* (see Piechowski et al., 2014). The preacetabular
8
9 ala is laterally buttressed by a strong and broad iliac preacetabular ridge, which is cranially
10
11 curved as it extends dorsally. The preacetabular ridge laterally bounds a marked excavation in
12
13 the cranioventral surface of the preacetabular ala. This may be correspondent to the
14
15 preacetabular fossa (Hutchinson, 2001a), as recognized in other early dinosaurs (Langer, 2003;
16
17 Langer et al., 2011). The craniocaudally long postacetabular ala corresponds to 45% of the
18
19 total iliac length, and is dorsocaudally sloped. In dorsal view, it is also gently bent laterally. Its
20
21 lateral surface bears a robust brevis shelf that separates the origin area of *m. iliofemoralis*
22
23 *cranialis*, dorsally, from the brevis fossa, which is well developed and extends along most of
24
25 the ventral surface of the postacetabular ala. Medially, the brevis fossa is limited by a vertical
26
27 bone wall, which spans from the caudal margin of the ischiadic peduncle and tapers towards
28
29 the caudal end of the postacetabular ala. Its ventral margin corresponds to the ventral margin
30
31 of the ala in taxa that lack a well-developed brevis shelf. Most of the brevis fossa is exposed in
32
33 lateral view, except for its caudalmost portion, which is overlapped by a ventrolateral
34
35 expansion of the brevis shelf. This expansion is contiguous to a rough surface, related to the
36
37 attachment area of *mm. iliotibialis* and *flexor tibialis* (Langer, 2003; Langer et al., 2011).
38
39
40
41

42 The pubic peduncle is elongated, and extends further cranially than the preacetabular
43
44 ala. It is cranioventrally directed, forming a 25° angle to the inferred horizontal plane. The
45
46 peduncle is mediolaterally wide, and its dorsal surface is gently convex. There is no keeled
47
48 surface dorsal to the pubic peduncle. The articular facet for the pubis is badly preserved. It
49
50 faces cranioventrally, but it is impossible to assess its precise slope. A strong supracetabular
51
52 crest extends caudally from the pubic peduncle, separating the dorsal iliac lamina from the
53
54 acetabulum. Its lateral expansion is sub-equal to the dorsoventral depth of the iliac portion of
55
56 the acetabulum. Its lateral expansion is sub-equal to the dorsoventral depth of the iliac portion of
57
58 the acetabulum. The cranial portion of the crest is sharp and ventrally sloped, following the
59
60

1
2
3 cranial margin of the acetabulum. The portion of the crest dorsal to the acetabulum is almost
4
5 parallel to the horizontal plane, and the preserved lateral rim of the acetabular crest does not
6
7 fold ventrally over the acetabulum. The iliac part of the acetabulum is about twice longer than
8
9 deep, and has a smooth and gently concave medial wall. Its surface texture does not allow
10
11 distinguishing the main articulation for the femoral head from the remainder of the
12
13 acetabulum (see Langer, 2003). Its ventral margin, as preserved, is straight above the
14
15 puboischial junction. The ischiadic peduncle is short and robust, and its cranial portion is
16
17 dominated by the antitrochanter. The articular facet for the ischium faces ventrally, and is
18
19 mostly positioned ventral to the antitrochanter. It is partially worn in both ilia, but its ventral
20
21 outline, as preserved, is sub-rectangular with a rounded lateral margin.
22
23

24
25 **Pubis.** Part of the right pubis (Figure 7) is preserved in UFRGS-PV-1099-T. The proximal
26
27 portion is complete, but much of the pubic apron was lost. The pubis/ilium articular surface is
28
29 incomplete in both bones, hampering the inference of the exact slope of the pubic axis.
30
31 Although lacking much of the obturator plate, the proximal pubic body preserved the small
32
33 caudal process that articulate with the ischium, separated from the main pubic body by a
34
35 distinct ischio-acetabular groove that perforates the lateral wall of the bone. The caudal
36
37 process exhibits a subtriangular articular facet for the ischium. A sharp crest on the
38
39 ventromedial surface of the pubic caudal process marks the lateral border of the obturator
40
41 foramen. The dorsocranial surface of the pubic body is very robust, forming a strong buttress,
42
43 where a set of longitudinal rugosities suggest muscle attachments and a slight concavity
44
45 excavates the lateral surface of the pubic body. Ventral to this, and somewhat contiguous to
46
47 the rugosities of the cranial buttress, there is a strongly striated, knob-like bone swelling. This
48
49 corresponds to the pubic tubercle, or “*ambiens* process” (Hutchinson, 2001a; Langer, 2003),
50
51 which is frequently associated with the origin of *m. ambiens*. The pubic tubercle of
52
53 *Bagualosaurus agudoensis* is notable for a deep longitudinal groove along its surface. This is
54
55 ventrolaterally concave, fitting the inferred orientation of *m. ambiens* (Hutchinson, 2001a;
56
57
58
59
60

1
2
3 Langer, 2003). Nevertheless, as discussed by Hutchinson (2001a), the correlation of soft tissues
4
5 to the pubic tubercle is not so simple, and several pubic ligaments, as well as abdominal
6
7 muscles, could also have attached to that area. There is also the possibility that *m. ambiens*
8
9 had a double head (as in crocodiles), with a dorsal attachment in the rugosities of the cranial
10
11 buttress, and a second ventrolateral fixation in the pubic tubercle (see discussion in Langer,
12
13 2003). Most of the pubic shaft, particularly the medial pubic lamina, is missing. It is straight in
14
15 lateral view, and its cross section is lacrimiform, with the slenderer portion forming the thin
16
17 medial lamina or “pubic apron”. A slight rugosity extends ventral from the pubic tubercle,
18
19 marking part of the lateral margin of the pubic shaft. It may be related with the attachment of
20
21 part of the part 1 of *m. pubo ischio femoralis externus*, which was inferred for *Saturnalia*
22
23 *tupiniquim* (Langer, 2003) to have its most proximal extension bounded by the pubic tubercle
24
25 and the longitudinal ridge at the lateroventral portion of the pubic body.
26
27
28

29 PELVIC LIMB

30
31 The hindlimb elements of *Bagualosaurus agudoensis* are slender and elongated. Both
32
33 femora are nearly complete, but tibia and fibula are more completely preserved only in the left
34
35 side, which also includes part of the foot. The preservation of these structures is variable. The
36
37 right femur is less distorted than its counterpart, and serves as the base for most anatomical
38
39 interpretations. Information on the epipodial elements is based on both sides, as their
40
41 preservational conditions complement one another. As estimated based on the complete left
42
43 fibula, the epipodium is subequal in length to the femur.
44
45
46

47
48 **Femur.** The proximal and distal extremities of both femora are partially worn away
49
50 (Figure 8). The right bone shows evidence of osteophagic activity (Paes Neto *et al.*, 2016),
51
52 which may have contributed, at least in part, to the loss at its extremities. As a whole, the
53
54 femur has a slender and sigmoid profile. The femoral head is craniomedially oriented, but
55
56 other than that, all anatomical information about the proximal articulation of the bone was
57
58
59
60

1
2
3 lost. The cranial trochanter is small, blunt and fully attached to the shaft. It is located at the
4
5 proximal quarter of the femur, on its craniolateral surface. The adjacent trochanteric shelf
6
7 extends caudoventrally from the cranial trochanter and both structures, despite easily
8
9 identifiable, are not particularly prominent. A small rough bump corresponds to the
10
11 dorsolateral trochanter. It is located dorsal to the trochanteric shelf, in the caudolateral margin
12
13 of the proximal part of the femur. The fourth trochanter occupies the caudomedial surface of
14
15 the femur. It forms a very robust flange that extends proximodistally for about one-fifth of the
16
17 total femoral length. Its midpoint is located at about one-third of the preserved femoral length
18
19 from its proximal tip, and corresponds to the more expanded point of the fourth trochanter,
20
21 measured perpendicularly from the shaft. The outline of the fourth trochanter differs between
22
23 the right and left femora. In the right bone, the trochanter appears symmetrical, gently sloped
24
25 both proximally and distally. In the left element, its proximal portion is crushed and deformed,
26
27 but the distal portion shows a more abrupt, somewhat pendant corner. The morphology of the
28
29 left fourth trochanter is more consistent with that of early sauropodomorphs, whereas the
30
31 symmetrical outline of the right element may be the result of overpreparation or
32
33 taphonomical distortion. The fourth trochanter rim shows extensive scarring, indicating the
34
35 insertion area of *m. caudofemoralis brevis*, whereas a marked cranial bump marks the
36
37 insertion of *m. caudofemoralis longus* (Hutchinson, 2001b; Langer, 2003). The intermuscular
38
39 lines were partially worn away, and only the proximal, more prominent portions of the cranial
40
41 and caudolateral lines (Langer, 2003) are clearly seen. The cranial intermuscular line starts
42
43 distal to the cranial trochanter and, from its craniolateral proximal portion, it extends obliquely
44
45 across the cranial surface of the femur, towards its distal end. Although the distalmost portion
46
47 of the that intermuscular line cannot be confidently assessed, it apparently ends at the
48
49 craniomedial portion of the distal third of the bone. The caudomedial crest can be traced from
50
51 the distalmost part of the trochanteric shelf, extending distally along the caudomedial margin
52
53 of the shaft and forming an edged surface. Likewise the cranial line, the caudolateral line can
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 be traced only until the distal third of the femur. The distal portion of the femoral shaft is
4
5 slightly expanded lateromedially and its cranial surface is flat and featureless as preserved.
6
7 Little can be said about the distal margin of the femur, as this area was severely damaged in
8
9 both sides. The popliteal fossa is restricted to the distal quarter of the femur, and separates
10
11 both condyles in the caudal surface of the bone.
12

13
14 **Tibia.** Both tibiae (Figure 9A-D) are preserved, but incomplete. The left bone is
15
16 represented by both proximal and distal extremities, lacking a shaft segment estimated in at
17
18 least 5 cm (the total length of the bone can be inferred from the complete left fibula). The
19
20 right tibia lacks the distal portion, and is somewhat damaged, especially at its lateral surface.
21
22 Both tibiae lack the proximal articular surface, but the preserved proximal portion is
23
24 lateromedially compressed in proximal view, with a medial margin that is convex in the right
25
26 element and straight in the left. The cnemial crest is craniolaterally projected, and caudally
27
28 bound, at the lateral surface, by a gentle longitudinal depression. This separates the cnemial
29
30 crest from the fibular articular facet, which is not strongly marked in the bone surface. The
31
32 fibular and the internal condyles are separated by a shallow caudal groove. Although poorly
33
34 preserved, the fibular condyle seems to be larger than the internal condyle. The midshaft cross
35
36 section is oval, with a more angled cranial margin and more rounded caudal surface. The bone
37
38 wall is thick, with the medullary cavity occupying about 50% of the diameter of the shaft.
39
40 Towards the distal end, the cross section of the shaft becomes sub-circular, and the tibia is
41
42 slightly lateromedially expanded at its distal portion. The distal outline of the tibia is
43
44 subquadrangular and the cranial portion of the distal articulation is much damaged, hampering
45
46 to understand its relation to the astragalus. Its caudal portion is better preserved, with the
47
48 descending process projecting distally to articulate to the caudal part of the astragalus
49
50 proximal surface. The lateral projection of the descending process is very reduced and surely
51
52 did not overlap the fibula caudally. The lateral surface of the distal part of the tibia bears a
53
54 longitudinal groove. The caudomedial corner of the tibia appears to be rounded, and there is
55
56
57
58
59
60

1
2
3 no evident crested corner. On the contrary, it is excavated by a conspicuous caudomedial
4
5 notch.
6

7
8 **Fibula.** The fibula (Figure 9E, F) is a long and thin bone, partially preserved in both
9
10 sides. The left element preserves most of its length, but is somewhat deformed, especially at
11
12 the proximal portion. The right bone lacks its distal quarter, but shows a better-preserved
13
14 surface. Like other long bones, both fibulae have severely worn proximal and distal
15
16 extremities. As preserved, the proximal part of the fibula is craniocaudally expanded, medially
17
18 flat, with a convex lateral surface. The medial surface shows some scarring extending distally
19
20 along the proximal quarter of the bone, starting at its mediocaudal surface and reaching the
21
22 cranial margin. When in articulation to the tibia, this area is contiguous to the fibular articular
23
24 facet on that bone, although the distalmost portions of these areas did not contact one
25
26 another. Such rugosities may indicate the presence of ligaments that helped strengthening the
27
28 tibiofibular articulation. The cranial margin of the fibula bears a faint ridge, starting at one-
29
30 fourth the length from its proximal extremity. It extends distally and becomes progressively
31
32 fainter, reaching the midpoint of the fibula. This crest corresponds to the insertion of *m.*
33
34 *iliofibularis* (Langer, 2003), and also marks the portion where the fibula suffers a lateral kink.
35
36 The fibular shaft is straight for most of its length. The area where the distal part of the fibula
37
38 contacted the tibia has no distinctive scarring apart from two very faint ridges at the cranial
39
40 and caudal margins.
41
42
43
44

45
46 **Metatarsus.** No tarsal elements were preserved, but much of the left pes was
47
48 recovered (Figure 10). It includes all metatarsals, but with worn away proximal portions. Some
49
50 phalanges of digits I-IV were also preserved, in articulation to the respective metatarsus. The
51
52 five metatarsals that compose the pes of *Bagualosaurus agudoensis* are relatively gracile and
53
54 were preserved in tight association. Metatarsals I and V are the shortest on the series, with
55
56 metatarsals II-IV being significantly longer; the third metatarsal is the longest of them.
57
58
59
60

1
2
3 As preserved, the proximal portion of metatarsal I is lateromedially compressed, with a
4 slight craniocaudal expansion. This creates a broad medial contact with metatarsal II.

5
6
7 Metatarsal I is subcircular in cross section at midshaft, and the distal end is also slightly
8 expanded. It is slightly rotated relative to the rest of the bone, so that the medial condyle is
9 positioned more caudally than the lateral. The distal end of the craniomedial surface shows a
10 cleft that separates the distal articulation in craniolateral and caudomedial surfaces. Proximal
11 to this cleft, a slightly scarred surface marks the extensor depression, which is not excavated as
12 in the other metatarsals. The collateral pit is well developed in the mediocaudal surface of the
13 medial condyle, but the presence of its counterpart in the lateral condyle cannot be assessed,
14 as this area is covered by metatarsal II.
15
16
17
18
19
20
21
22
23

24
25 Assuming that the three central metatarsals were not disarticulated prior to burial, and
26 that their proximal ends are proximally aligned, metatarsal II is, as preserved, the shortest of
27 the triplet. Its proximal end is conspicuously expanded craniocaudally, whereas its
28 mediolateral width is virtually the same along the entire bone. As such, the bone has a
29 subrectangular proximal outline. Its distal end is slightly rotated, but not as strongly as that of
30 metatarsal I, so that the extensor depression faces craniomedially and the medial condyle
31 projects further caudally. The extensor depression of metatarsal II is markedly excavated and
32 strongly striated, with its margins slightly raised. The distal end of the bone has a minor
33 craniocaudal expansion, and almost neglectable mediolateral expansion. The medial surface of
34 the medial condyle shows a subcircular pattern of striations, but its collateral pit is not as
35 excavated as in metatarsals I, III, and IV. The lateral surface of the lateral condyle cannot be
36 assessed, as it is covered by metatarsal III.
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

51 Metatarsal III is the longest of the series. Its proximal portion is lateromedially
52 narrower than that of metatarsal II, but has a similar craniocaudal expansion. The cranial
53 surface of the shaft is flat, so that the transverse section is subquadrangular. As in metatarsal
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 II, the distal end is only slightly expanded. Its cranial surface is marked by a very deep extensor
4 depression, which forms a deep, extensively scarred lateromedially expanded groove. Proximal
5 to that, there is a second, less marked excavation. It corresponds to a densely scarred
6 subcircular pit, the bone surface of which is very similar to that of the extensor depression.
7
8 This suggests that the pit corresponds to an anatomical, rather than taphonomical feature. To
9 our knowledge, such a pit is unique among early dinosaurs, but further data is required to
10 define if it represents an autapomorphy of *Bagualosaurus agudoensis*, or just an aberrant
11 condition of this particular element. The condyles of metatarsal III appear to be symmetrical,
12 but most of their caudal surfaces are obscured by a hard concretion, as well as by metatarsals
13 II and IV. The medial condyle bears a very shallow collateral pit, mainly recognized by its rough,
14 scarred surface. The lateral condyle shows a more conspicuously excavated pit, comparable to
15 that of the medial condyle of metatarsal I, but more densely scarred.

16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29 As preserved, metatarsal IV is only slightly more distally projecting than metatarsal II. It
30 is gently bowed medially, creating a concave lateral profile for the shaft. Its proximal surface is
31 the most damaged of all metatarsals, but it is conspicuously expanded lateromedially. The
32 caudolateral corner of the bone bears a concave, proximal surface, which lodged the reduced
33 metatarsal V. Of the three central metatarsals, metatarsal IV shows the least lateromedially
34 expanded distal end. It retains the same midshaft width, with only a slight craniocaudal
35 swelling. The extensor depression is shallower than that of metatarsal II, but the collateral pit
36 of lateral condyle is the deepest of all metatarsals. The medial condyle is hidden by the
37 phalanges and metatarsal III, but it seems only slightly less developed than the lateral condyle.

38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49 Metatarsal V is the smallest of all metatarsals, with less than half the length of
50 metatarsal IV. It is severely damaged, with the loss of some portions. Although worn, the
51 proximal surface shows a conspicuous mediocaudal process, that produces an L-shaped
52 proximal outline. This flange tapers distally, not reaching the midshaft of the bone. The
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 craniomedial surface of metatarsal V is flat, matching the caudolateral concavity of the
4
5 proximal end of metatarsal IV. As preserved, the metatarsal V shaft is lateromedially flattened,
6
7 and tapers distally. There is no evidence of a distal articular surface, indicating that the fifth
8
9 digit of *Bagualosaurus agudoensis* had no phalanges.
10

11
12 **Pedal phalanges.** Proximal phalanges of pedal digits I-IV are preserved, but none
13
14 preserved the full phalangeal formula. The first phalanx of digit I is severely crushed. Based on
15
16 the shape of the distal articular facet of metatarsal I, the digit movements were probably
17
18 oblique to the craniocaudal axis, rather describing a craniomedial to caudolateral movement.
19
20 The medial collateral pit can be readily identified, forming a circular depression. Only the
21
22 proximal portion of the unguis phalanx of digit I was preserved. It is strongly lateromedially
23
24 compressed, and possesses a well-developed dorsoproximal prong related to the extensor
25
26 musculature of the digit. This is the only unguis preserved for *Bagualosaurus agudoensis*.
27
28
29

30
31 The first phalanx of digit II is elongated, reaching 37% of the length of its respective
32
33 metatarsal. Its proximal articular surface is subtriangular and the dorsoproximal corner slightly
34
35 scarred. The mid-section of the bone is elliptical, and the distal end slightly expanded, with
36
37 rounded and well-marked collateral pits. A deep extensor depression occupies the dorsal
38
39 surface of the distal end of the bone. The second phalanx of digit II is incomplete. It also has a
40
41 triangular proximal articular surface, and the cross section is sub-circular. The cross-section
42
43 shows no hollow spaces within the bone, which seems very compact at mesoscopic
44
45 observation. The first phalanx of digit III is also incomplete. It resembles the first phalanx of
46
47 digit II in all aspects, but is much more robust. Digit IV preserved the first two phalanges, plus a
48
49 fragment of the third. These phalanges are significantly shorter than the proximal phalanges of
50
51 other digits. They also show a marked extensor depression at the dorsal portion of the distal
52
53 end, with well-marked collateral pits. The dorsal surface of the proximal end also shows some
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 scarring, developed as a short prong in the second and third phalanges, probably related to the
4
5 attachment of extensor musculature.
6
7
8
9

10 11 PHYLOGENETIC ANALYSIS 12

13
14 A phylogenetic analysis was conducted based on a modified version of the data matrix
15
16 of Cabreira et al. (2016). Data on *Bagualosaurus agudoensis* was added to the matrix along
17
18 with seven characters not present in the original analysis (see Supplementary Material). No
19
20 further modifications were included apart from that, and the analysis was conducted in TNT
21
22 1.1 (Goloboff, Farris, & Nixon, 2008), following the same protocols employed by Cabreira et al.
23
24 (2016), i.e. 'Traditional search' (RAS + TBR); random seed = 0; 5,000 replicates; hold = 10. The
25
26 search resulted in 18 most parsimonious trees of 877 steps (CI = 0.347, IR = 0.637). The strict
27
28 consensus (Figure 11) shows *B. agudoensis* well-nested within Sauropodomorpha, occupying a
29
30 position between the Carnian and Norian sauropodomorphs scored in the data matrix.
31
32
33
34
35
36
37
38
39

40 41 DISCUSSION 42

43
44 *Bagualosaurus agudoensis* shows a unique combination of characters that allows its
45
46 differentiation from all known coeval sauropodomorphs, as well as from other representatives
47
48 of the group. Apart from showing several synapomorphies that are widely shared among
49
50 Sauropodomorpha, the new taxon has a combination of plesiomorphic traits that are retained
51
52 only in early members of the group (i.e., Carnian taxa) with traits that were thought to appear
53
54 only in later (post- Carnian) sauropodomorphs.
55
56
57
58
59
60

One of the main differences of *Bagualosaurus agudoensis* relative to coeval
sauropodomorphs is the significantly larger body size of the new taxon. With a femoral length
of at least 215 millimeters, *B. agudoensis* is at least 25-50% larger than any other Carnian

1
2
3 sauropodomorph (Langer, 2003; Ezcurra, 2010; Cabreira *et al.*, 2011, 2016; Sereno *et al.*,
4
5 2013). It shares with *Saturnalia tupiniquim* a subequally long femur and epipodium, a feature
6
7 retained among Norian sauropodomorphs. This contrasts to other early sauropodomorphs
8
9 that reportedly have plesiomorphic elongated epipodials. The relative reduction in epipodial
10
11 length appears to be related to an increased body size, both in post-Carnian sauropodomorphs
12
13 and large theropods (Nesbitt, 2011). Yet, as recognized by Nesbitt (2011), this is certainly not
14
15 the case of *S. tupiniquim*. Therefore, it is reasonable to assume that, at least in
16
17 sauropodomorphs, the relative shortening of the epipodium evolved prior to the acquisition of
18
19 a large body mass. Indeed, the hindlimbs of both *S. tupiniquim* and *B. agudoensis* are
20
21 composed of gracile bones, resembling more those of early sauropodomorphs than of more
22
23 advanced members of the group.
24
25

26
27 Among Sauropodomorpha, the skull of *Bagualosaurus agudoensis* shows a
28
29 combination of plesiomorphic and derived features that is consistent with its intermediary
30
31 phylogenetic position between coeval Carnian sauropodomorphs and Norian forms (Figure
32
33 11). The first premaxillary tooth of *Bagualosaurus agudoensis* has a relatively high crown, as
34
35 better observed in the left side of the skull of the holotype (Figure 2) and no teeth along the
36
37 maxillary series surpasses the crown height of that tooth. Among the sauropodomorphs
38
39 sampled for the phylogenetic analysis, this trait is reported only for *Pantyraco caducus*,
40
41 *Efraasia minor*, and *Plateosaurus engelhardti* (Galton, 1985; Yates, 2003a,b), also occurring in
42
43 *Massospondylus carinatus* (Sues *et al.*, 2004) and possibly *Adeopapposaurus mognai*
44
45 (Martínez, 2009). In the coeval sauropodomorphs *Pampadromaeus barberenai*, *Eoraptor*
46
47 *lunensis*, and *Buriolestes schultzi* (Cabreira *et al.*, 2011, 2016; Sereno *et al.*, 2013), the first
48
49 premaxillary tooth has a short crown, much smaller than the succeeding premaxillary teeth,
50
51 and never reaching the height of the highest maxillary tooth. Another notable feature is that
52
53 the first premaxillary tooth of *Bagualosaurus agudoensis* is caudally retreated, leaving an
54
55 edentulous rostral portion on the upper jaw. Among the sauropodomorphs sampled for the
56
57
58
59
60

1
2
3 phylogenetic analysis, this seems to be shared only with some specimens of *P. engelhardti*
4
5 (Galton, 1984; Yates, 2003a; Prieto-Márquez & Norell, 2011), but this characteristic is also
6
7 present in the ornithischians *Lesothosaurus diagnosticus* and *Heterodontosaurus tucki* (Serenó,
8
9 1991, 2012; Norman *et al.*, 2011), in which the premaxilla is interpreted to be covered by a
10
11 keratinous rhamphotheca. Indeed, the presence of a rhamphotheca was already proposed for *P.*
12
13 *engelhardti* (Serenó, 1997, 2007) based on the presence of a great concentration of foramina
14
15 and/or parasagittal ridges along the rostral portion of the premaxilla, as also seen in
16
17 *Riojasaurus incertus*, *Adeopapposaurus mognai*, and *Mussaurus patagonicus* (Bonaparte &
18
19 Plumares, 1995; Pol & Powell, 2007; Martínez, 2009). Several foramina are also reported along
20
21 the tooth row of *M. carinatus* (Sues *et al.*, 2004), but the authors reject the hypothesis of a
22
23 beak for the taxon, given the proximity of the first premaxillary tooth and the rostral margin of
24
25 the premaxilla. Although the premaxillary teeth of *B. agudoensis* are retracted from the
26
27 rostralmost portion of the premaxilla, resembling the condition of some specimens of *P.*
28
29 *engelhardti* (Galton, 1984; Prieto-Márquez & Norell, 2011), the absence of ridges or additional
30
31 foramina in the premaxillary body implies the absence of a rhamphotheca in the taxon.
32
33
34 Indeed, as discussed by Yates (2003b), the morphology of this region varies among
35
36 sauropodomorphs, and the putative presence of a premaxillary beak is still controversial. In
37
38 any case, other Carnian sauropodomorphs lack retracted premaxillary teeth (Cabreira *et al.*,
39
40 2011, 2016; Sereno *et al.*, 2013) suggesting that they belong to earlier divergences relative to
41
42 *B. agudoensis*.
43
44
45

46
47 Another feature of the skull of *Bagualosaurus agudoensis* that approaches the
48
49 condition of post-Carnian sauropodomorphs, differing from that of coeval forms, is the
50
51 relatively straight and continuous alveolar margin at the premaxilla-maxilla articulation.
52
53 Although not all early sauropodomorphs show a subnarial gap, at least a diastema is present
54
55 between the premaxillary and maxillary tooth rows of *Eoraptor lunensis*, *Pampadromaeus*
56
57 *barberenai*, and *Buriolestes schultzi* (Cabreira *et al.*, 2011, 2016; Sereno *et al.*, 2013). Such
58
59
60

1
2
3 diastemas seem to be related to the opening of the subnarial foramen, which is located close
4
5 to the alveolar margin. This is clear in the holotypes of *E. lunensis* and *Bu. schultzi*, in which the
6
7 subnarial foramen perforates the rostral tip of the cranial process of the maxilla, and is
8
9 directed rostroventrally towards the tooth gap. In *Ba. agudoensis*, the subnarial opening is
10
11 positioned more dorsally distant from the alveolar margin. Additionally, its rim is marked by
12
13 notches in both the premaxilla and the maxilla. In post-Carnian sauropodomorphs, the
14
15 subnarial foramen is located even more dorsally (Yates, 2003a, 2007; Sues *et al.*, 2004;
16
17 Martínez, 2009; Prieto-Márquez & Norell, 2011), and as in *Ba. agudoensis* both the premaxilla
18
19 and the maxilla contribute to its margins.
20
21

22
23 Despite the above discussed features, several characteristics of the skull of
24
25 *Bagualosaurus agudoensis* are reminiscent of earlier forms. The rostral process of the maxilla
26
27 is sloped like in *Eoraptor lunensis*, *Pampadromaeus barberenai*, and *Buriolestes schultzi*, not
28
29 assuming the typical subquadrangular shape seen in post-Carnian forms like *Plateosaurus*
30
31 *engelhardti*, *Adeopapposaurus mognai*, *Coloradisaurus brevis*, and *Massospondylus carinatus*
32
33 (Galton, 1984; Sues *et al.*, 2004; Martínez, 2009; Apaldetti *et al.*, 2014). *Ba. agudoensis* also
34
35 shows a marked longitudinal ridge that extends parallel to the ventral margin of the maxillary
36
37 portion of the antorbital fossa. This is seen in all Carnian sauropodomorphs with a preserved
38
39 maxilla (*Eo. lunensis*, *Pa. barberenai*, and *Bu. schultzi*), but not in most post-Carnian taxa
40
41 (Galton, 1984; Bonaparte & Plumares, 1995; Yates, 2003b, 2007; Martínez, 2009; Apaldetti *et*
42
43 *al.*, 2014). Additionally, the ventral portion of the antorbital fossa of *Ba. agudoensis* extends
44
45 along the entire dorsal margin of the caudal process of the maxilla, resembling *E. lunensis*,
46
47 whereas in post-Carnian taxa (*e.g.*, *Pl. engelhardti*, *Efraasia minor*, *Riojasaurus incertus*) the
48
49 fossa only extends up to the midpoint of that process, as also likely reported for *Pa. barberenai*
50
51 (Galton, 1984; Bonaparte & Plumares, 1995; Yates, 2003a; Cabreira *et al.*, 2011). Furthermore,
52
53 *Ba. agudoensis* has a longitudinal groove in the dorsal surface of the ventral margin of the
54
55 antorbital fossa that resembles the neurovascular sulcus recognized by Witmer (1997) for *Pl.*
56
57
58
59
60

1
2
3 *engelhardti* and other sauropodomorphs, which is apparently absent in early forms like *Eo.*
4 *lunensis* and *Pa. barberenai*. By contrast, the jugal of *Ba. agudoensis* is excluded from the
5
6 antorbital fossa, differing from the condition seen in post-Carnian taxa. This is achieved partly
7
8 due to the development of the antorbital fossa at the ventral ramus of the lacrimal, as also
9
10 seen in *Eo. lunensis* (Serenó *et al.*, 2013). *Pantydraco caducus* also shows a wide contribution
11
12 of the lacrimal to the caudoventral portion of the antorbital fossa (Yates, 2003b), resembling
13
14 *Ba. agudoensis* and *Eo. lunensis*, but it is not clear if this structure excluded the jugal from the
15
16 antorbital fenestra.
17
18

19
20
21 The lower jaw of *Bagualosaurus agudoensis* also shows typical sauropodomorph
22
23 features, like the edentulous, ventrally sloped rostral tip and the probable ventrally displaced
24
25 articulation. The dentary of *Bagualosaurus agudoensis* is relatively high relative to its length, a
26
27 feature that resembles more the condition of taxa like *Pantydraco caducus*, *Plateosaurus*
28
29 *engelhardti*, and *Efraasia minor* (Galton, 1984; Benton *et al.*, 2000; Yates, 2003a,b), than of
30
31 coeval early sauropodomorphs, which have a relatively lower and longer dentary. Additionally,
32
33 like in post-Carnian taxa, the caudoventral process of the dentary of *B. agudoensis* may be
34
35 shorter than the caudodorsal. The caudoventral process of *Eoraptor lunensis*, *Panphagia*
36
37 *protos*, and *Pampadromaeus barberenai* has been interpreted as longer, but this condition is
38
39 somewhat ambiguous in the holotypes of *Eo. lunensis* (Serenó *et al.*, 2013) and *B. agudoensis*.
40
41

42
43 Differing from post-Carnian sauropodomorphs, the dentary of *Bagualosaurus*
44
45 *agudoensis* does not possess a buccal emargination, with the tooth row placed at the same
46
47 level of the lateral margin of the dentary. Additionally, *B. agudoensis* shares with *Panphagia*
48
49 *protos* a prominent shelf in the surangular (Martínez & Alcober, 2009), absent in other
50
51 sauropodomorphs.
52

53
54
55 Contrasting to the skull and mandible, the postcranial skeleton of *Bagualosaurus*
56
57 *agudoensis* resembles more that of early sauropodomorphs, sharing few anatomical features
58
59
60

1
2
3 with post-Carnian taxa. The relative length of the ilium resembles that of other early dinosaurs
4
5 like *Eoraptor lunensis*, *Saturnalia tupiniquim*, and *Herrerasaurus ischigualastensis* (Novas,
6
7 1993; Langer, 2003; Sereno *et al.*, 2013). Also, the straight ventral margin of the iliac
8
9 acetabulum is similar to that of other early sauropodomorphs (Langer, 2003; Martinez &
10
11 Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Sereno *et al.*, 2013; Cabreira *et al.*, 2016). On the contrary, post-
12
13 Carnian sauropodomorphs have a distinctly concave ventral margin on the iliac acetabular wall
14
15 (Huene, 1926; Galton, 1973; Cooper, 1981; Yates, 2003b; Martínez, 2009). The position of the
16
17 widest portion of the supracetabular crest also resembles that of early sauropodomorphs,
18
19 located at the midpoint of the acetabulum (Yates, 2003b). Among sauropodomorphs, the
20
21 pubis of *B. agudoensis* is reminiscent of that of early forms like *E. lunensis* and *S. tupiniquim*
22
23 (Langer, 2003; Sereno *et al.*, 2013) given the presence of a marked pubic tubercle, a structure
24
25 lost in post-Carnian forms like *Efraasia minor*, *Plateosaurus engelhardti*, and *Massospondylus*
26
27 *carinatus* (Huene, 1926; Galton, 1973; Cooper, 1981). Additionally, the pubic tubercle of *B.*
28
29 *agudoensis* is remarkable by the presence of a longitudinal sulcus, not seen in any other taxon
30
31 among the OTUs. This is here interpreted as an autapomorphic feature of the taxon, also seen
32
33 in another dinosaur specimen from the Janner site, UFRGS-PV-1240-T (Pretto *et al.*, 2015),
34
35 suggesting that it might represent a second specimen of *B. agudoensis*, even larger than the
36
37 holotype.
38
39
40
41

42 The craniomedially set femoral head of *Bagualosaurus agudoensis* represents a
43
44 plesiomorphic feature present in most early dinosaurs (Carrano, 2000; Hutchinson, 2001b).
45
46 The same is true for the sigmoid shape of the bone, which is widespread among early
47
48 dinosaurs (Novas, 1993; Langer, 2003; Martinez *et al.*, 2011; Cabreira *et al.*, 2011, 2016;
49
50 Sereno *et al.*, 2013). The faintness of the trochanteric shelf and cranial trochanter of *Ba.*
51
52 *agudoensis* is uncommon among coeval sauropodomorphs (*e.g.*, *Eoraptor lunensis*, *Saturnalia*
53
54 *tupiniquim*, *Pampadromaeus barberenai*, and *Buriolestes schultzi*). Indeed, these structures
55
56 become progressively less developed in latter sauropodomorphs, like *Plateosaurus*
57
58
59
60

1
2
3 *engelhardti*, *Efraasia minor*, *Adeopapposaurus mognai*, and *Massospondylus carinatus* (Huene,
4
5 1926; Galton, 1973; Cooper, 1981; Martínez, 2009), but were also shown to be highly
6
7 dependent on ontogeny and possibly sexual dimorphism (Nesbitt *et al.*, 2009; Piechowski *et*
8
9 *al.*, 2014). The surface that received the insertion of *m. caudofemoralis longus* is also subject
10
11 to some variation among early sauropodomorphs. The slight bump cranial to the fourth
12
13 trochanter of *Ba. agudoensis* is similar to the strong rugosity observed in *Bu. schultzi*, *Pa.*
14
15 *barberenai*, and *Eo. lunensis* (PVSJ 559). In *S. tupiniquim* and *Chromogisaurus novasi*, by
16
17 contrast, the insertion area of the *m. caudofemoralis longus* is marked by a well-defined oval
18
19 fossa (Langer, 2003; Ezcurra, 2010). In post-Carnian sauropodomorphs (*e.g.*, *A. mognai*, *Pl.*
20
21 *engelhardti*, *Ef. minor*), there is no marked concavity, nor a conspicuous raised bump or
22
23 muscular scar, although the muscular attachment is indicated in some specimens by a different
24
25 texture on the bone.
26
27

28
29 The fibular articular facet on the lateral tibia is slightly scarred in *Baqualosaurus*
30
31 *agudoensis*, resembling the condition in *Panphagia protos*, but not other coeval
32
33 sauropodomorphs. In *Eoraptor lunensis*, *Chromogisaurus novasi*, and *Saturnalia tupiniquim*,
34
35 this area is marked by a strong rugosity (Langer, 2003; Ezcurra, 2010; Sereno *et al.*, 2013),
36
37 which may also occur in *Buriolestes schultzi*. This seems to be one of the few postcranial
38
39 features shared by *Ba. agudoensis* and post-Carnian sauropodomorphs, including *Pantyraco*
40
41 *caducus*, *Efraasia minor*, *Plateosaurus engelhardti*, and *Adeopapposaurus mognai* (Huene,
42
43 1926; Galton, 1976; Yates, 2003b; Martínez, 2009). On the contrary, the subquadrangular
44
45 distal tibia is reminiscent of the condition in coeval early sauropodomorphs and other early
46
47 dinosaurs (*e.g.* *Herrerasaurus ischigualastensis*). In Norian sauropodomorphs like *Pa. caducus*,
48
49 *Ef. minor*, and *Pl. engelhardti*, the distal tibia is lateromedially expanded, assuming a
50
51 subrectangular shape.
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 The most distinctive feature of the distal tibia of *Bagualosaurus agudoensis* is,
4
5 however, its well-marked caudomedial notch. This feature is absent in all early
6
7 sauropodomorphs, and strongly resembles the condition shown by *Zupaysaurus rougieri*
8
9 (Ezcurra & Novas, 2007), also widespread among neotheropods and present in *Guaibasaurus*
10
11 *candelariensis* (Langer *et al.*, 2011). The presence of the caudomedial notch in the distal tibia
12
13 of *B. agudoensis* indicates that the distribution of this character is more complex than
14
15 previously thought. Indeed, the possibility that *G. candelariensis* corresponds to an early
16
17 saurischian (Cabreira *et al.*, 2016) rather than a theropod, as previously suggested (Langer *et*
18
19 *al.*, 2011), might indicate that this character is plesiomorphic in the group.
20
21
22

23 The pes of *Bagualosaurus agudoensis* is gracile, differing from the robust construction
24
25 of larger forms, like *Plateosaurus engelhardti* (Huene, 1926; Galton, 1976). The marked
26
27 extensor depressions in most metatarsals and phalanges resemble those of early
28
29 sauropodomorphs like *Eoraptor lunensis*, *Buriolestes schultzi*, and *Saturnalia tupiniquim*
30
31 (Langer, 2003; Sereno *et al.*, 2013; Cabreira *et al.*, 2016). These are not evident in post-Carnian
32
33 forms like *Pantyraco caducus*, *Efraasia minor*, *Pl. engelhardti*, or occur as slight scars, as in
34
35 *Adeopapposaurus mognai* (Huene, 1926; Galton, 1973; Yates, 2003b; Martínez, 2009).
36
37
38
39
40
41
42
43

44 FINAL REMARKS

45 *Bagualosaurus agudoensis* represents the largest known Carnian sauropodomorph.
46
47 Indeed, if the material described by Pretto *et al.* (2015) is regarded as a second specimen of
48
49 the taxon, its body size would rival that of many other Carnian taxa (*e.g.* rhynchosaurs and
50
51 cynodonts, at least from Brazilian faunas). Despite that, *B. agudoensis* is far from achieving the
52
53 large body sizes of most post-Carnian sauropodomorphs. Indeed, most traits related to the
54
55 large body masses (as robust hindlimbs, specially the pes) are not yet present in *B. agudoensis*,
56
57 and most traits it shared with post-Carnian sauropodomorphs seem to be related to the skull
58
59
60

1
2
3 and mandible. This suggests that modification in the skull anatomy, possibly related to more
4
5 efficient herbivorous habits, appeared earlier in the evolution of sauropodomorphs than their
6
7 further increase in size.
8

9
10 The discovery of *Bagualosaurus agudoensis* adds to the known dinosaur diversity
11
12 during the Carnian. It also reinforces the idea that sauropodomorphs show an initial moment
13
14 of high diversification, prior to their increase in abundance, which would be achieved during
15
16 the Norian and continued afterwards, when the group starts to represent a dominant
17
18 component of many paleoenvironments (Brusatte *et al.*, 2010; Langer *et al.*, 2010; Ezcurra,
19
20 2010; Irmis, 2011).
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

REFERENCES

- 1
2
3
4
5 **Abdala F, Ribeiro AM, Schultz CL. 2001.** A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa
6 Maria Formation (Middle-Late Triassic), Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und*
7 *Paläontologie, Monatshefte* 2001 **11**: 669–687.
8
9
10
11
12 **Apaldetti C, Martinez RN, Pol D, Souter T. 2014.** Redescription of the skull of *Coloradisaurus*
13 *brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of
14 the Ischigualasto-Villa Union Basin, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate*
15 *Paleontology* **34**: 1113–1132.
16
17
18
19
20
21 **Behrensmeyer AK. 1978.** Taphonomic and ecologic information from bone weathering.
22 *Paleobiology* **4**: 150–162.
23
24
25
26
27 **Benton MJ, Juul L, Storrs G, Galton PM. 2000.** Anatomy and systematics of the prosauropod
28 dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of southwest England.
29 *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**: 77–108.
30
31
32
33
34 **Bonaparte JF, Plumares JA. 1995.** Notas sobre el primer craneo de *Riojasaurus incertus*
35 (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triasico Superior de La Rioja,
36 Argentina. *Ameghiniana* **32**: 341–349.
37
38
39
40
41 **Brusatte SL, Nesbitt SJ, Irmis RB, Butler RJ, Benton MJ, Norell MA. 2010.** The origin and early
42 radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* **101**: 68–100.
43
44
45
46 **Cabreira SF, Kellner AWA, Dias-da-Silva S, Silva LR, Bronzati M, Marsola JC de A, Müller RT,**
47 **Bittencourt J de S, Batista BJ, Raugust T, Carrilho R, Brodt A, Langer MC. 2016.** A unique
48 Late Triassic dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet.
49 *Current Biology* **26**: 3090–3095.
50
51
52
53
54
55 **Cabreira SF, Schultz CL, Bittencourt J de S, Soares MB, Fortier DC, Silva LR, Langer MC. 2011.**
56 New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil.
57
58
59
60

1
2
3 *Naturwissenschaften* **98**: 1035–1040.

4
5
6 **Cabrera A. 1943.** El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. *Notas del Museo de La*
7 *Plata, Paleontología* **8**: 317–331.

8
9
10
11 **Cambra-Moo O, Buscalioni AD. 2003.** Biostratigraphic patterns in archosaur fossils: influence of
12 morphological organization on dispersal. *Journal of Taphonomy* **1**: 247–268.

13
14
15
16 **Carrano MT. 2000.** Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* **26**:
17 489–512.

18
19
20
21 **Cooper MR. 1981.** The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from
22 Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of*
23 *the National Museums and Monuments of Rhodesia, Series B, Natural Sciences* **6**: 689–
24 840.

25
26
27
28
29
30 **Ezcurra MD. 2010.** A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic
31 of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic*
32 *Palaeontology* **8**: 371–425.

33
34
35
36
37 **Ezcurra MD, Novas FE. 2007.** Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus*
38 *rougieri* from NW Argentina. *Historical Biology* **19**: 35–72.

39
40
41
42 **Galton PM. 1973.** On the anatomy and relationships of *Efraasia diagnostica* (Huene) n. gen., a
43 prosauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Triassic of Germany.
44
45 *Paläontologische Zeitschrift* **47**: 229–255.

46
47
48
49 **Galton PM. 1976.** Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla* **169**:
50 1–98.

51
52
53
54 **Galton PM. 1984.** Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the
55 Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from
56
57
58
59
60

1
2
3 Trossingen/Württemberg, with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* **18**:
4
5 139–171.
6

7
8 **Galton PM. 1985.** Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the
9
10 Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and
11
12 details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* **19**: 119–159.
13

14
15 **Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis.
16
17 *Cladistics* **24**: 774–786.
18

19
20 **Holz M, Schultz CL. 1998.** Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization
21
22 mode and implications for morphological studies. *Lethaia* **31**: 335–345.
23

24
25 **Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. 2014.** A new third-order
26
27 sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande
28
29 do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South*
30
31 *American Earth Sciences* **55**: 123–132.
32

33
34 **Huene F von. 1926.** Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen
35
36 Keuper. *Geologie und Paläontologie Abhandlungen, Neue Folge* **15**: 139–179.
37

38
39 **Hutchinson J. 2001a.** The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant
40
41 birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**: 123–168.
42

43
44 **Hutchinson J. 2001b.** The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant
45
46 birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**: 169–197.
47

48
49 **Irmis RB. 2011.** Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and*
50
51 *Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **101**: 397–426.
52

53
54 **Langer MC. 2003.** The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia*
55
56 *tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* **23**: 1–40.
57
58
59
60

- 1
2
3 **Langer MC. 2005.** Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The
4
5 Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences*
6
7 **19:** 219–239.
8
9
- 10 **Langer MC. 2014.** The origins of Dinosauria: much ado about nothing. *Palaeontology* **57:** 469–
11
12 478.
13
14
- 15 **Langer MC, Abdala F, Richter M, Benton MJ. 1999.** A sauropodomorph dinosaur from the
16
17 Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences ,*
18
19 *Paris* **329:** 511–517.
20
21
- 22 **Langer MC, Bittencourt J de S, Schultz CL. 2011.** A reassessment of the basal dinosaur
23
24 *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil.
25
26 *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **101:** 301–
27
28 332.
29
30
- 31 **Langer MC, Ezcurra MD, Bittencourt J de S, Novas FE. 2010.** The origin and early evolution of
32
33 dinosaurs. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **85:** 55–110.
34
35
- 36 **Liparini A, Oliveira TV, Pretto FA, Soares MB, Schultz CL. 2013.** The lower jaw and dentition of
37
38 the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the
39
40 Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone).
41
42 *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* **37:** 1–7.
43
44
- 45 **Martínez RN. 2009.** *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria:
46
47 Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal*
48
49 *of Vertebrate Paleontology* **29:** 142–164.
50
51
- 52 **Martinez RN, Alcober OA. 2009.** A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the
53
54 Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha.
55
56 *PLoS ONE* **4:** e4397.
57
58
59
60

- 1
2
3 **Martínez RN, Apaldetti C, Alcober OA, Colombi CE, Sereno PC, Fernandez E, Malnis PS, Correa**
4
5 **GA, Abelin D. 2013.** Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of*
6
7 *Vertebrate Paleontology* **32**: 10–30.
8
9
- 10 **Martinez RN, Sereno PC, Alcober OA, Colombi CE, Renne PR, Montañez IP, Currie BS. 2011.** A
11
12 basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* **331**:
13
14 206–210.
15
16
- 17 **Müller R, Langer MC, Aires A, Dias-da-Silva S. 2014.** New dinosauriform (Ornithodira,
18
19 Dinosauromorpha) record from the Late Triassic of Southern Brazil. *Paleontological*
20
21 *Research* **18**: 118–121.
22
23
- 24 **Nesbitt SJ. 2011.** The early evolution of archosaurs : relationships and the origin of major
25
26 Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **352**: 1–292.
27
28
- 29 **Nesbitt SJ, Irmis RB, Parker WG, Smith ND, Turner AH, Rowe T. 2009.** Hindlimb osteology and
30
31 distribution of basal dinosauromorphs from the Late Triassic of North America. *Journal of*
32
33 *Vertebrate Paleontology* **29**: 498–516.
34
35
- 36 **Norman DB, Crompton AW, Butler RJ, Porro LB, Charig AJ. 2011.** The Lower Jurassic
37
38 ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton & Charig, 1962: cranial
39
40 anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the*
41
42 *Linnean Society* **163**: 182–276.
43
44
- 45 **Novas FE. 1993.** New information on the systematics and postcranial skeleton of
46
47 *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto
48
49 Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**: 400–423.
50
51
- 52 **Oliveira TV de, Schultz CL, Soares MB. 2007.** O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon*
53
54 *riograndensis* Abdala et al. (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista*
55
56 *Brasileira de Paleontologia* **10**: 79–94.
57
58
59
60

- 1
2
3 **Oliveira TV de, Soares MB, Schultz CL. 2010.** *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp.
4
5 nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria
6
7 Formation). *Zootaxa* **2382**: 1–71.
8
9
- 10 **Paes Neto VD, Parkinson AH, Pretto FA, Soares MB, Schwanke C, Schultz CL, Kellner AW.**
11
12 **2016.** Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil.
13
14 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **453**: 30–41.
15
16
- 17 **Piechowski R, Tañanda M, Dzik J. 2014.** Skeletal variation and ontogeny of the Late Triassic
18
19 Dinosauriform *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**: 1383–1393.
20
21
- 22 **Pol D, Powell JE. 2007.** Skull anatomy of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria:
23
24 Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Patagonia. *Historical Biology* **19**: 125–144.
25
26
- 27 **Pretto FA, Schultz CL, Langer MC. 2015.** New dinosaur remains from the Late Triassic of
28
29 southern Brazil (Candelária Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa: An*
30
31 *Australasian Journal of Palaeontology* **39**: 264–273.
32
33
- 34 **Prieto-Márquez A, Norell MA. 2011.** Redescription of a nearly complete skull of *Plateosaurus*
35
36 (Dinosauria : Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany).
37
38 *American Museum Novitates* **3727**: 1–58.
39
40
- 41 **Rogers RR, Swisher III CC, Sereno PC, Monetta AM, Forster CA, Martínez RN. 1993.** The
42
43 Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of
44
45 dinosaur origins. *Science* **260**: 794–797.
46
47
- 48 **Sander PM, Christian A, Clauss M, Fechner R, Gee CT, Griebeler EM, Gunga HC, Hummel J,**
49
50 **Mallison H, Perry SF, Preuschoft H, Rauhut OWM, Remes K, Tütken T, Wings O, Witzel U.**
51
52 **2011.** Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological reviews of*
53
54 *the Cambridge Philosophical Society* **86**: 117–55.
55
56
- 57 **Sander PM, Clauss M. 2008.** Sauropod gigantism. *Science* **322**: 200–201.
58
59
60

- 1
2
3 **Sereno P. 1991.** *Lesothosaurus*, 'Fabrosaurids,' and the early evolution of Ornithischia. *Journal*
4 *of Vertebrate Paleontology* **11**: 168–197.
5
6
7
8 **Sereno PC. 1997.** The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Reviews of Earth and Planetary*
9 *Sciences* **25**: 435–489.
10
11
12 **Sereno PC. 2007.** The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report.
13 *Historical Biology* **19**: 145–155.
14
15
16
17 **Sereno PC. 2012.** Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of
18 heterodontosaurid dinosaurs. *ZooKeys* **226**: 1–225.
19
20
21
22 **Sereno PC, Forster CA, Rogers RR, Monetta AM. 1993.** Primitive dinosaur skeleton from
23 Argentina and the early evolution of the Dinosauria. *Nature* **361**: 64–66.
24
25
26
27 **Sereno PC, Martínez RN, Alcober OA. 2013.** Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria,
28 Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 83–179.
29
30
31
32 **Sues HD, Reisz RR, Hinic S, Raath MA. 2004.** On the skull of *Massospondylus carinatus* Owen,
33 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Elliot and Clarens formations (Lower
34 Jurassic) of South Africa. *Annals of Carnegie Museum* **73**: 239–257.
35
36
37
38 **Wedel M. 2007.** What pneumaticity tells us about 'prosauropods', and vice versa. *Special*
39 *Papers in Palaeontology* **77**: 207–222.
40
41
42
43
44 **Wilson JA. 1999.** A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian
45 dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 639–653.
46
47
48
49 **Witmer LM. 1997.** The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue
50 reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity.
51 *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 1–76.
52
53
54
55
56
57 **Yates AM. 2003a.** The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the
58
59
60

1
2
3 Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology* **46**: 317–337.

4
5
6 **Yates AM. 2003b.** A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia:
7
8 Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *Journal of*
9
10 *Systematic Palaeontology* **1**: 1–42.

11
12
13 **Yates AM. 2007.** The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton
14
15 (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* **77**: 9–55.

16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

For Review Only

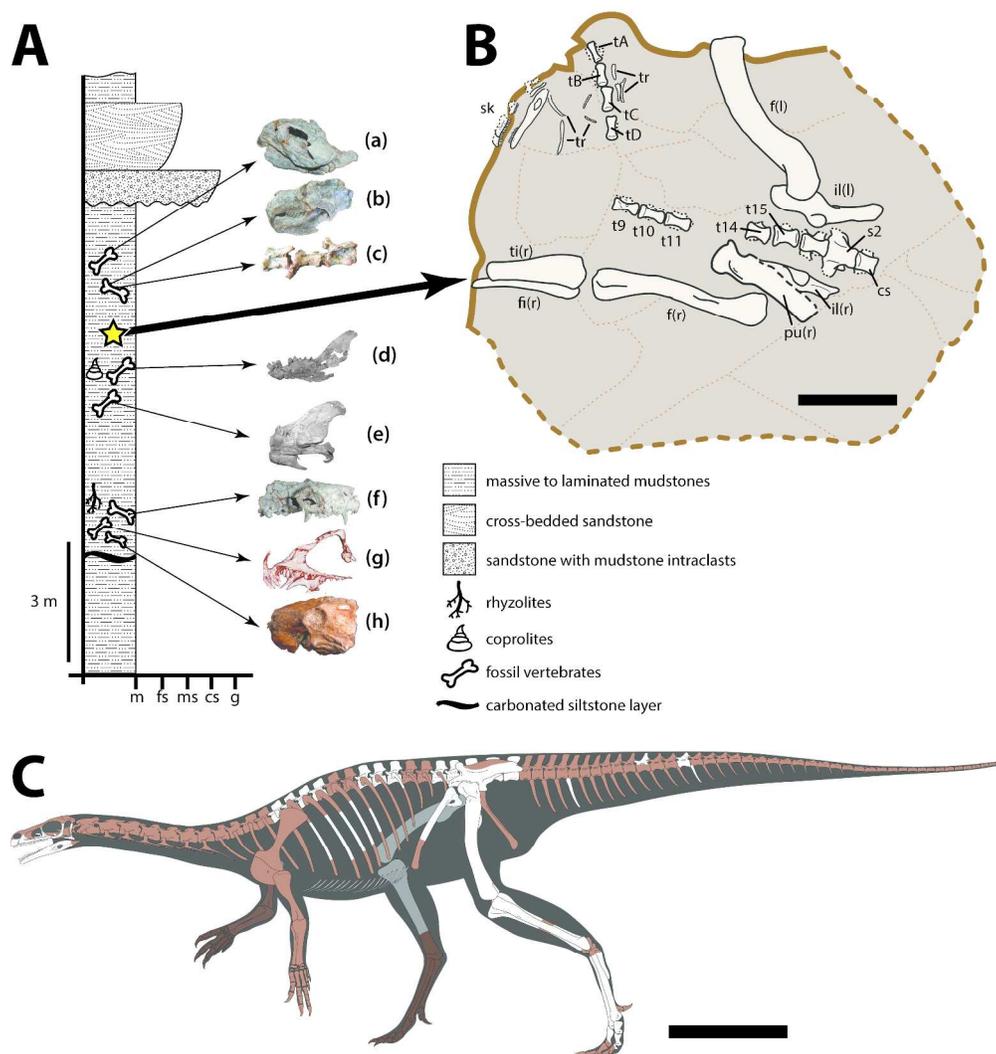


Figure 1: (A) Stratigraphic section of the Janner outcrop (Candelária Sequence, Late Triassic, Brazil), with the position of selected specimens (specimen photographs not to scale). (a) *Hyperodapedon* sp., MCN-PV-3509; (b, d, e) *Exaeretodon riograndensis*, respectively UFRGS-PV-0715-T, 1096-T and 1177-T; (c) *Dinosauria* indet., UFRGS-PV-1240-T; (f) *Trucidocynodon riograndensis*, UFRGS-PV-1051-T; (g) *Pampadromaeus barberenai*, ULBRA-PVT-016; (h) juvenile *traversodontid* (possibly *E. riograndensis*), UFRGS-PV-1160-T. Star indicated the provenance of the holotype of *Bagualosaurus agudoensis*. (B) Schematic drawing of UFRGS-PV-1099-T, as originally preserved. Left tibia, fibula and foot were displaced from their original position prior to collection and are not shown, as well as several unidentified fragments. Information on the exact location of the gastralia, caudal vertebrae and haemal arches within the matrix block was not recovered. Solid brown line marks the original surface that exposed the specimen in the field; dashed brown line indicates the limits of the collected block. Abbreviations: cs, caudosacral; f, femur; fi, fibula; il, ilium; pu, pubis; s, sacral vertebra; sk, skull and lower jaw t, truncal vertebra; ti, tibia; tr, fragmented truncal ribs. Scalebar: 10 cm. (C) Schematic drawing of *Bagualosaurus agudoensis*. Preserved elements indicated in white (grey for the right side). Missing elements represented in dark brown. The preserved right pubis is mirrored in the image. Scale bar: 20 cm.

279x298mm (300 x 300 DPI)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

For Review Only

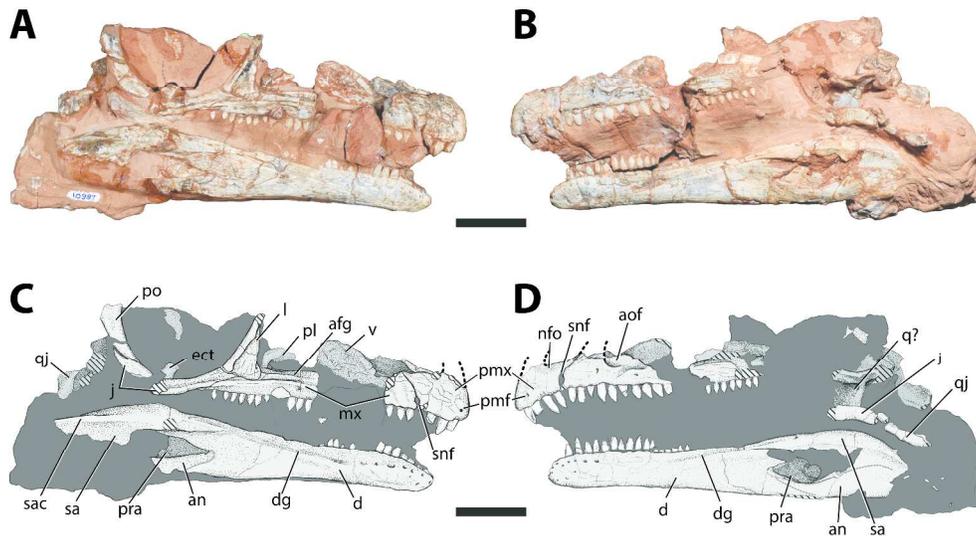


Figure 2: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the skull and mandible in right lateral view (A, C) and left lateral view (B, D). Hatched surfaces indicate missing portions. Dashed lines show reconstructions of bone outline, and dark grey areas represent the sediment. Abbreviations: afg, groove at the floor of antorbital fossa; aof, antorbital fossa; an, angular; d, dentary; dg, dentary groove; ect, ectopterygoid; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxilla; pl, palatine; pmf, premaxillary foramen; pmx, premaxilla; po, postorbital; pra, prearticular; q, quadrate; qj, quadratojugal; sa, surangular; sac, crest on surangular; snf, subnarial foramen; v, vomer. Scale bars: 2 cm.

593x324mm (300 x 300 DPI)

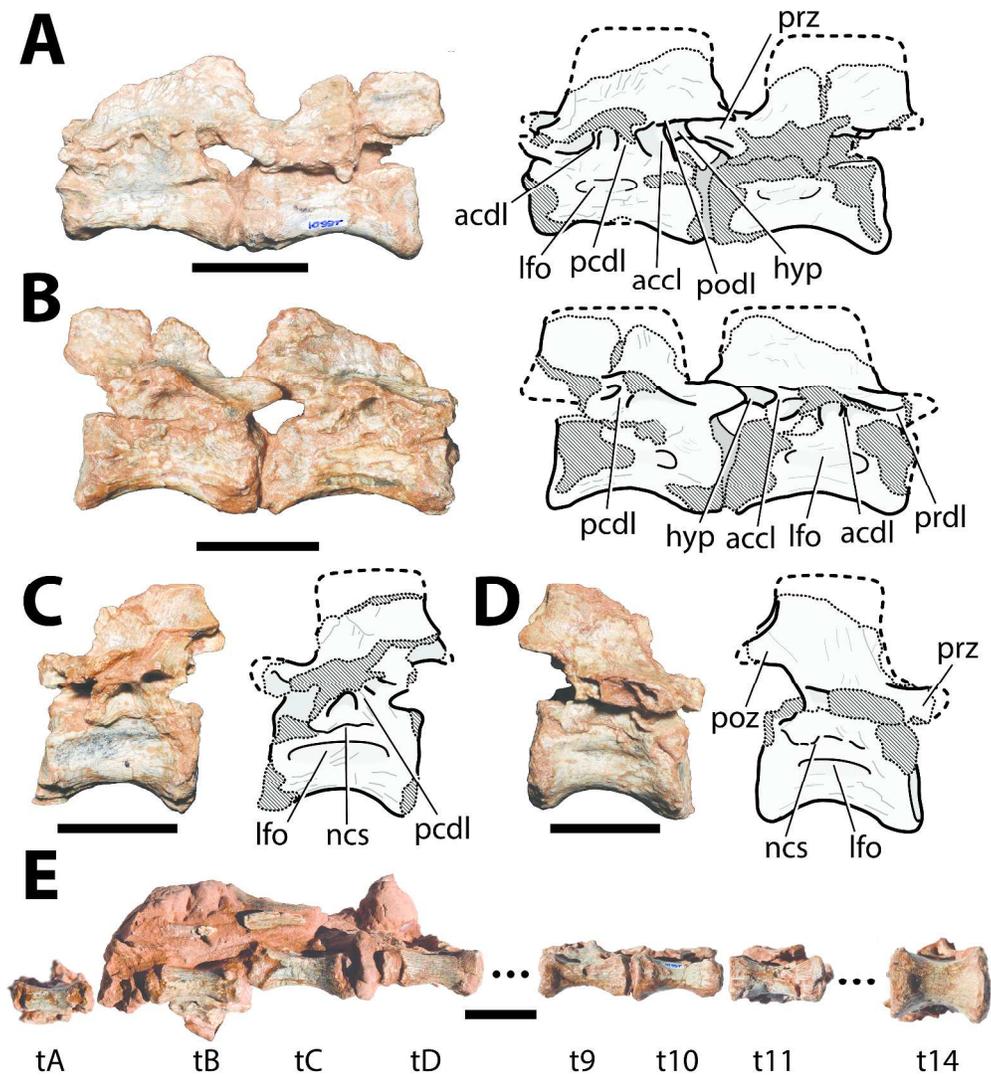


Figure 3: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of trunk vertebrae 9 and 10 in left (A) and right (B) lateral views; and trunk vertebra 14 in left (C) and right (D) lateral views, respectively. (E), sequence of trunk vertebrae, from trunk vertebra A to trunk vertebra 14. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Abbreviations: accl, accessory lamina; acdl, cranial centrodiapophyseal lamina; hyp, hyposphene; lfo, lateral fossa; ncs, neurocentral suture line; pcdl, caudal centrodiapophyseal lamina; poz, postzygapophysis; prdl, prezygodiapophyseal lamina; prz, prezygapophysis; t, truncal vertebra. Scalebars: 2cm.

491x536mm (300 x 300 DPI)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

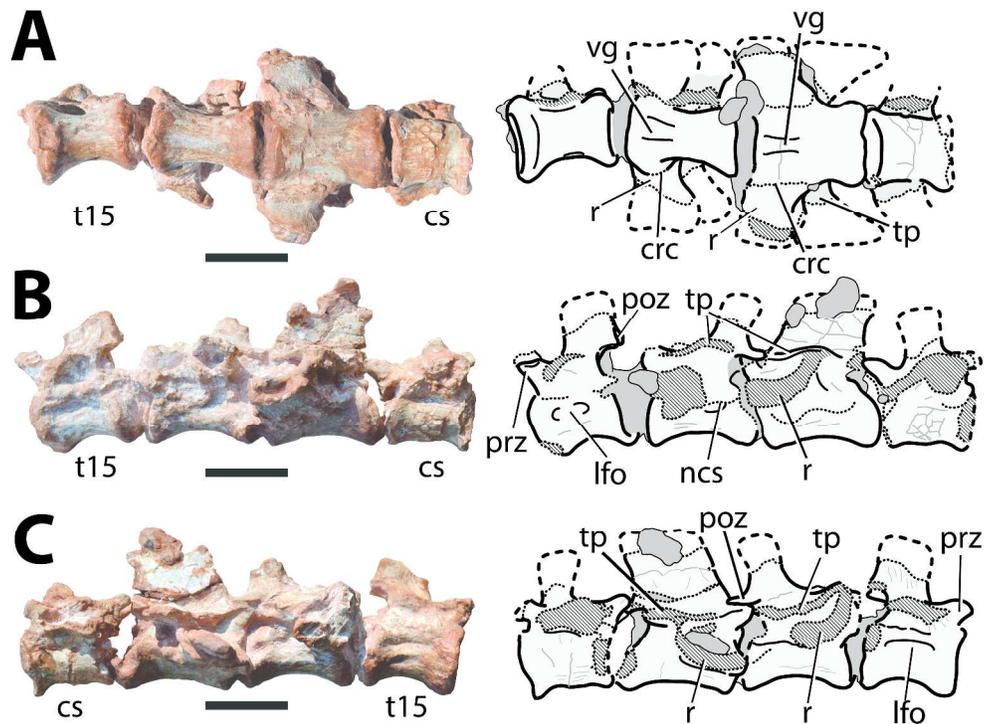


Figure 4: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of trunk vertebra 15 and sacral vertebrae in ventral (A) left lateral (B) and right lateral (C) views. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Dark grey areas represent the sediment or concretion. Abbreviations: crc, contact between sacral rib and its respective vertebral centrum; cs, caudossacral; lfo, lateral fossa; ncs, neurocentral suture line; poz, postzygapophysis; prz, prezygapophysis; vg, ventral groove; t15, trunk vertebra 15; tp, transverse process; r, rib. Scalebars: 2cm.

584x437mm (300 x 300 DPI)

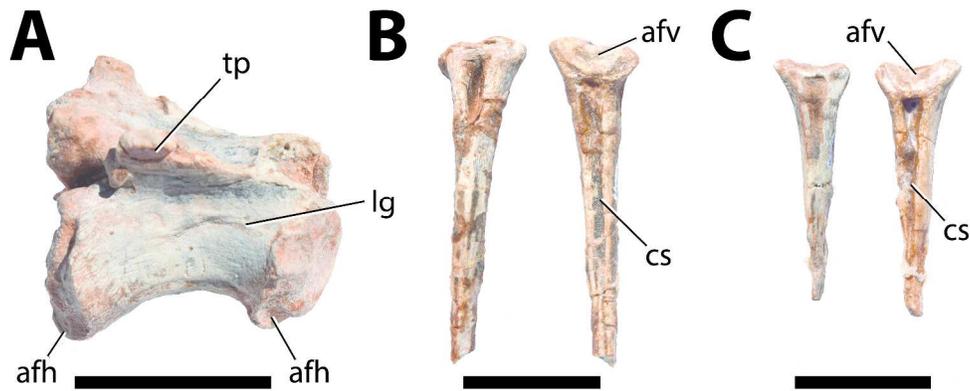


Figure 5: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs of a caudal vertebra in right lateral view (A) and haemal arches (B, C) in cranial (left) and caudal (right) views. Abbreviations: afh, articular facet for haemal arches on vertebra; afv, articular facet for the vertebral centrum on haemal arch; cs, caudal sulcus; lg, lateral groove on the centrum; tp, transverse process. Scalebars: 2cm.

600x242mm (300 x 300 DPI)

Review Only

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

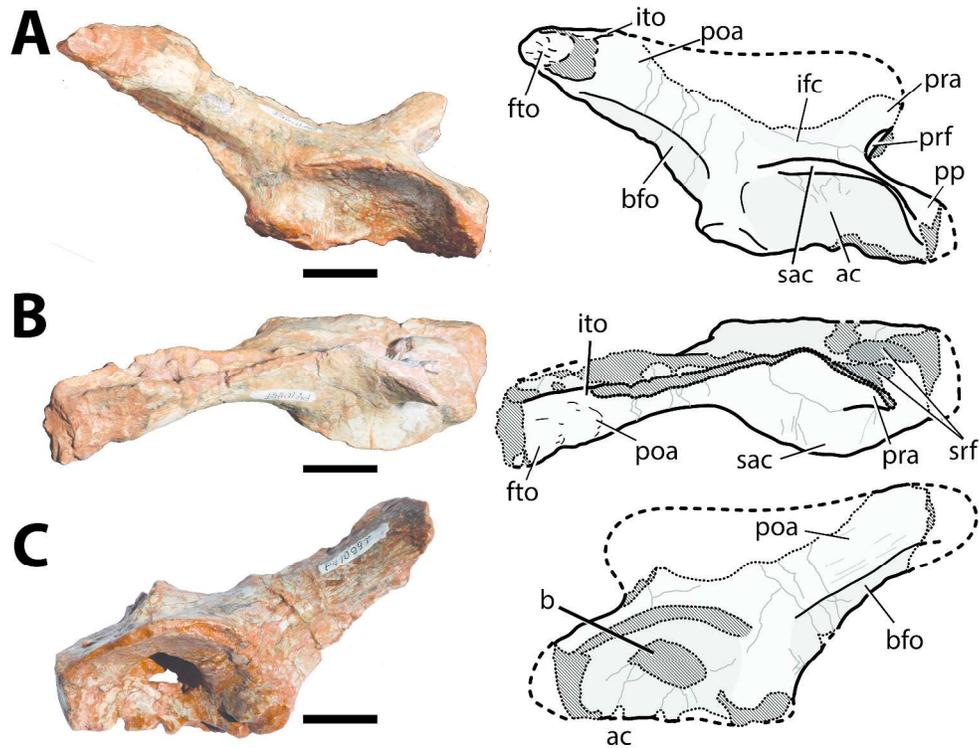


Figure 6: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the right ilium in lateral (A) and dorsal (B) views; and left ilium in lateral view (C). Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Abbreviations: ac, acetabular surface; b, bore in the acetabulum; bfo, brevis fossa; fto, area of origin of m. femorotibialis; ifc, area of origin of m. iliofemoralis cranialis; ito, area of origin of m. iliotibialis; poa, postacetabular ala; pp, pubic peduncle; pra, preacetabular ala; prf, preacetabular fossa; sac, supracetabular crest; srf, sacral rib fragment. Scalebars: 2 cm.

584x445mm (300 x 300 DPI)

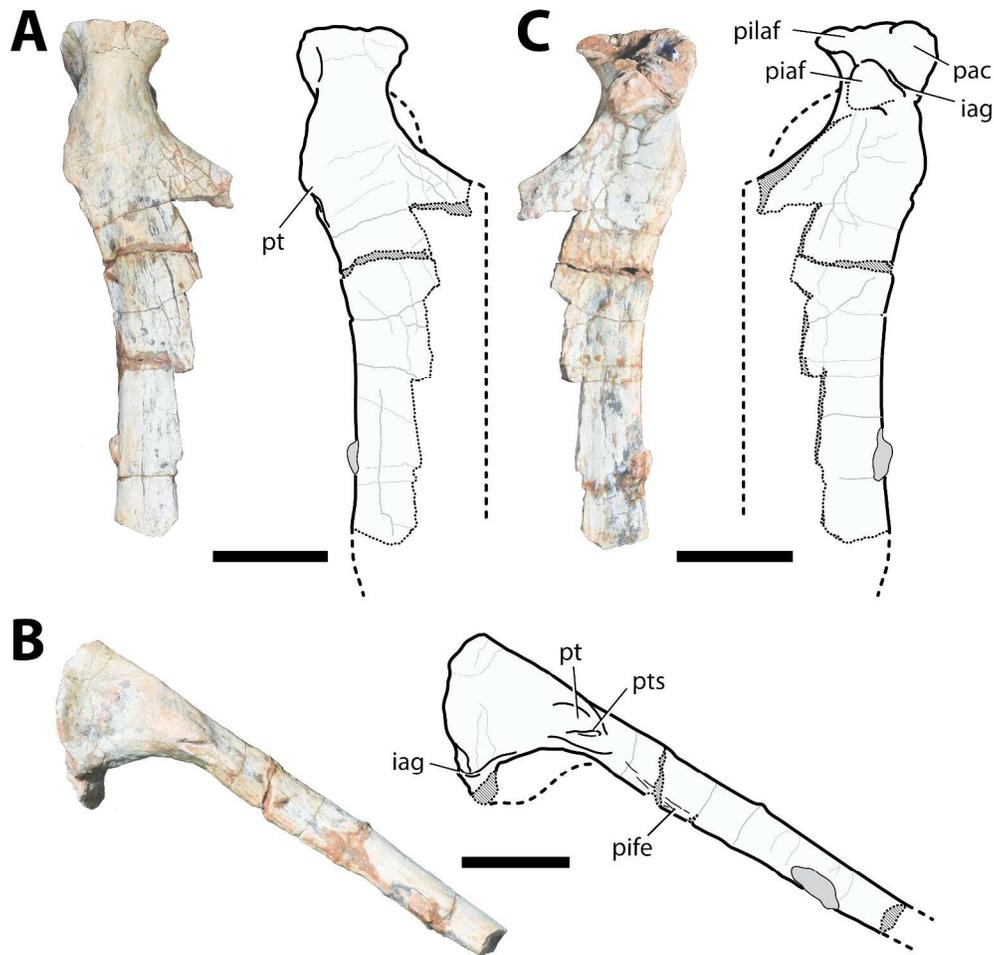


Figure 7: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the right pubis in cranial (A), lateral (B) and caudal (C) views. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Dark grey areas represent the sediment or concretion. Abbreviations: iag, ischio-acetabular groove; pac, acetabular surface of the pubis; piaf, articular facet for the ischium on pubis; pilaf, articular facet for the ilium on pubis; pt, pubic tubercle; pts, sulcus on the pubic tubercle. Scalebars: 2 cm.

524x520mm (300 x 300 DPI)

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

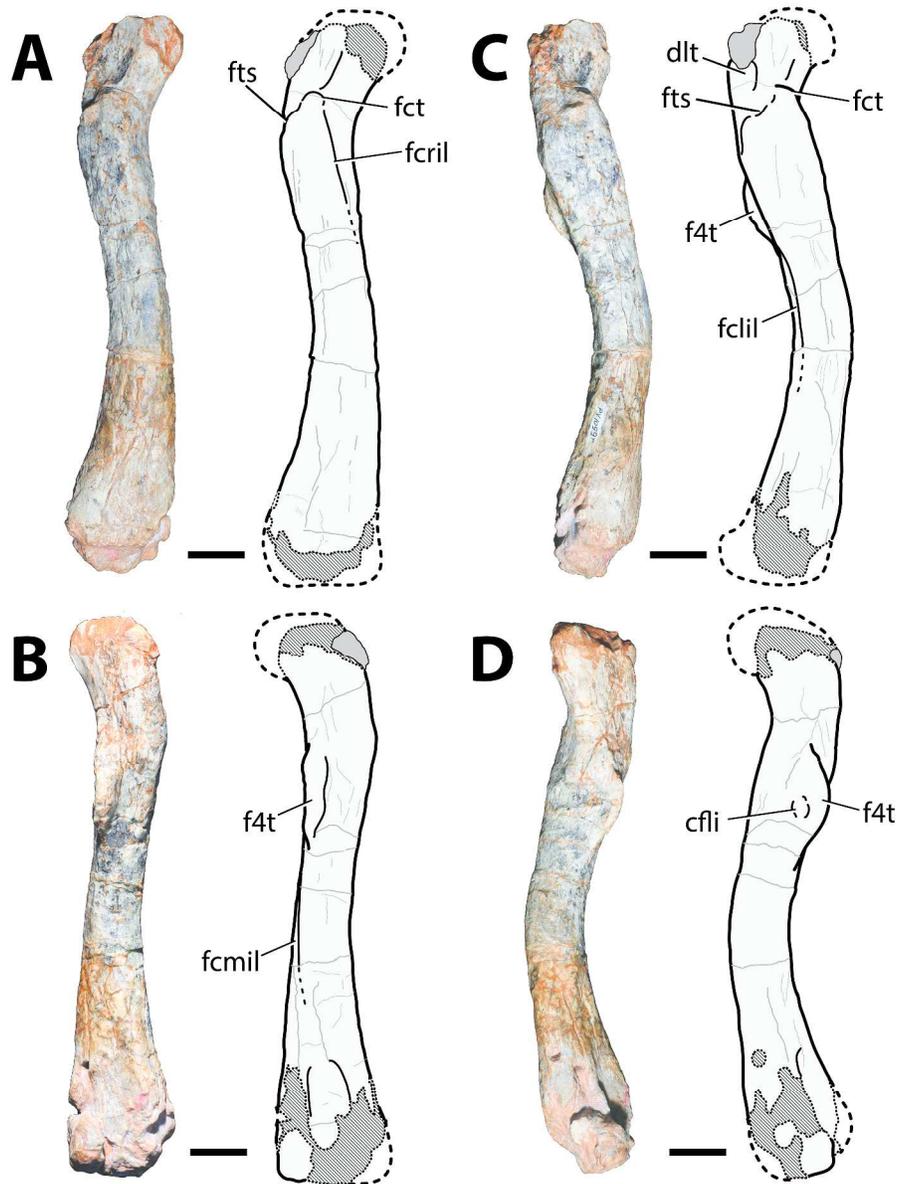


Figure 8: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the right femur in cranial (A), caudal (B), lateral (C) and medial (D) views. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Dark grey areas represent the sediment or concretion. Abbreviations: cfi, raised surface for the insertion of *m. caudofemoralis longus*; dlt, dorsolateral trochanter; f4t, fourth trochanter of the femur; fclil, caudolateral intermuscular line; fcmil, caudomedial intermuscular line; fcril, cranial intermuscular line; fct, cranial trochanter of the femur; fts, trochanteric shelf. Scalebars: 2 cm.

449x592mm (300 x 300 DPI)

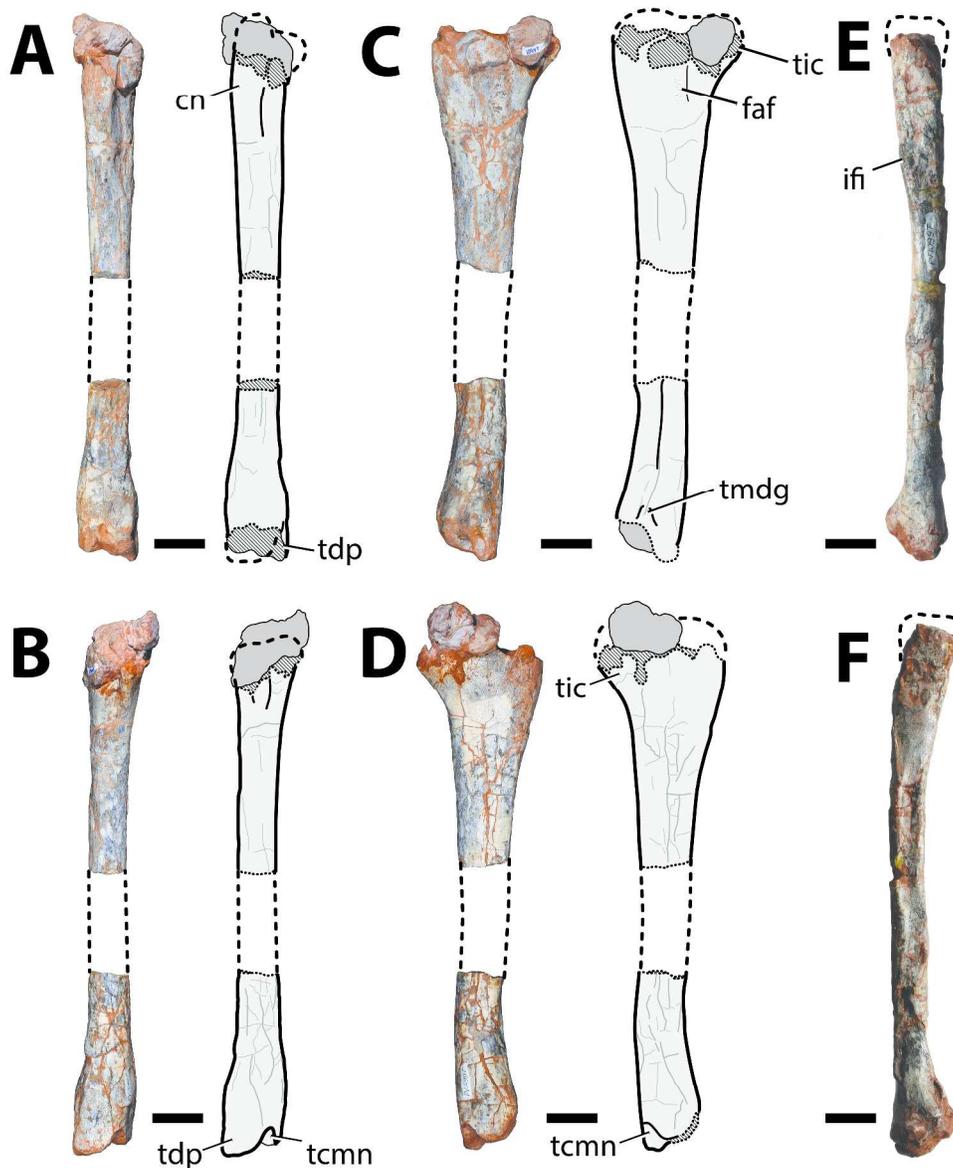


Figure 9: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the left tibia in cranial (A), caudal (B), lateral (C) and medial (D) views; and left fibula in lateral (E) and medial (F) views. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Dark grey areas represent the sediment or concretion. Abbreviations: cn, cnemial crest of tibia; faf, articular facet for the fibula; ifi, insertion area for the *m. iliofibularis*; tcmn, caudomedial notch of distal tibia; tdp, descending process of distal tibia; tic, internal condyle of tibia; tmdg, longitudinal groove at distal tibia. Scalebars: 2 cm.

462x550mm (300 x 300 DPI)

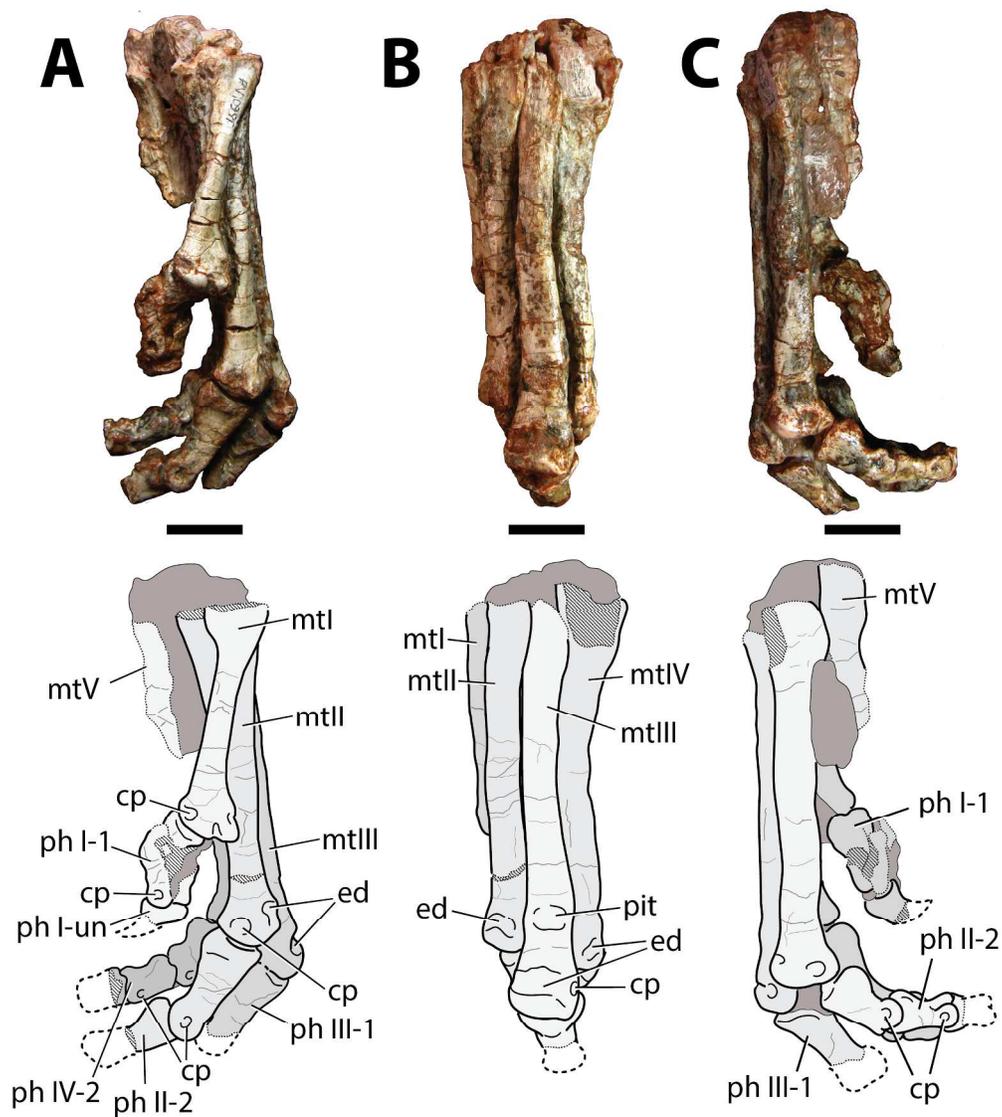


Figure 10: *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), photographs and interpretive drawings of the left pes in medial (A), cranial (B) and lateral (C) views. Hatched surfaces indicate missing portions, and dashed lines show reconstructions of bone outline. Dark grey areas represent the sediment or concretion. Abbreviations: cp, collateral pit; ed, extensor depression; mt, metatarsal; ph, phalanx; pit, additional pit in metatarsal III; un, ungueal. I-V, metatarsals or digits I-V. Phalanges indicated by numbers. Scalebars: 2cm.

447x508mm (300 x 300 DPI)

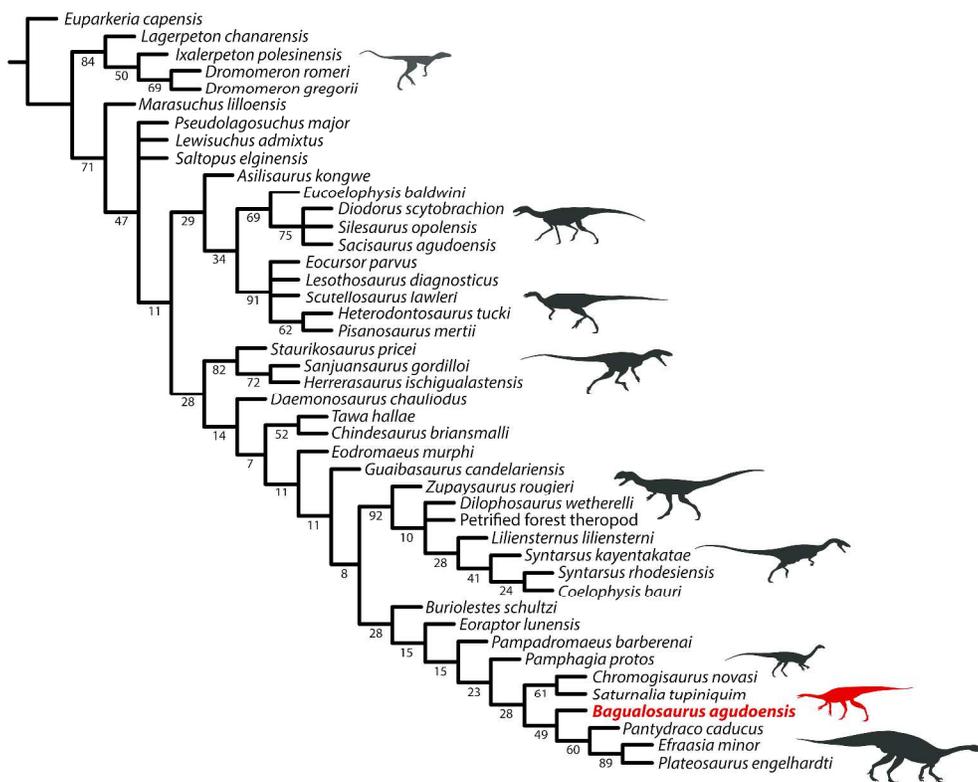


Figure 11: Strict consensus of the 18 most parsimonious trees recovered in the phylogenetic analysis based on a modified version of the data matrix of Cabreira et al. (2016). Results show *Bagualosaurus agudoensis* nested within Sauropodomorpha, in an intermediary position between Carnian and Norian sauropodomorphs. Bootstrap values indicated at the nodes. Best score = 878 Steps; CI = 0.347; IR = 0.637.

550x446mm (300 x 300 DPI)

SUPPLEMENTARY INFORMATION:

A new dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Brazil provides insights on the evolution of sauropodomorph body plan

Contents:

1. Additional images from the collection site and the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T)
2. Osteological measurements for the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T)
3. List of characters added to the dataset of Cabreira *et al.* (2016)
4. Scoring of *Bagualosaurus agudoensis* on the modified dataset
5. Scoring of the added characters for all the taxa in the dataset

1. Additional images from the collection site and the holotype of *Bagualosaurus agudoensis*



Figure S1: General view of the rock exposure at the Janner outcrop. Dashed line indicates the limit of the lower, non-fossiliferous area (nfa), and the middle main fossiliferous area (fa). The lighter-coloured sediment at the top is interpreted as a river canal (rc). Yellow arrow indicates the level where the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T) was collected.

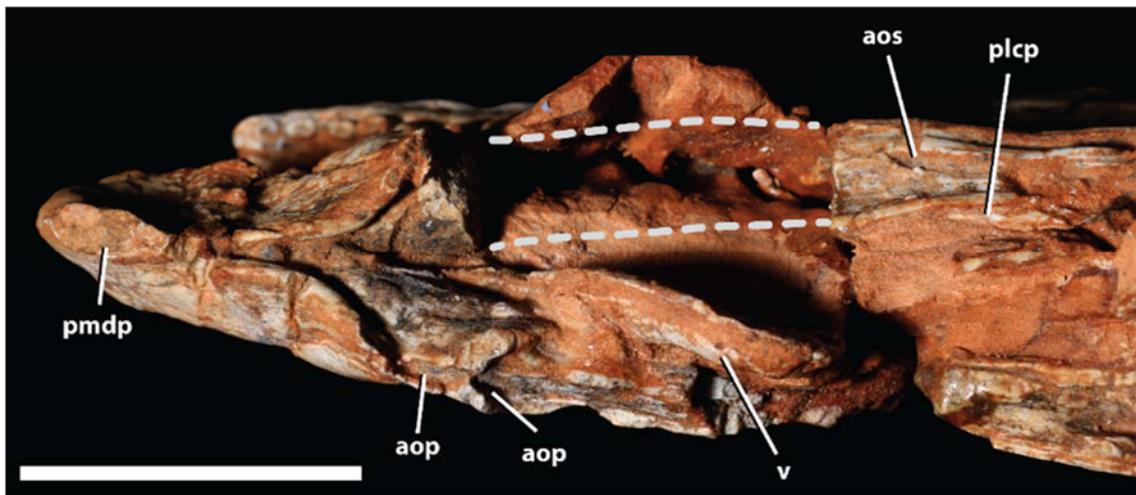


Figure S2: Detail of the dorsal view of the skull of the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). Dashed line reconstructs the lateral and medial outline of the maxilla. Abbreviations: aop, pouches on the cranial corner of the antorbital fossa; aos, dorsal sulcus on the floor of the antorbital fossa; plc, cranial process of the palatine; pmdp, broken base of the premaxillary dorsal process; v, vomera. Scalebar: 2cm.

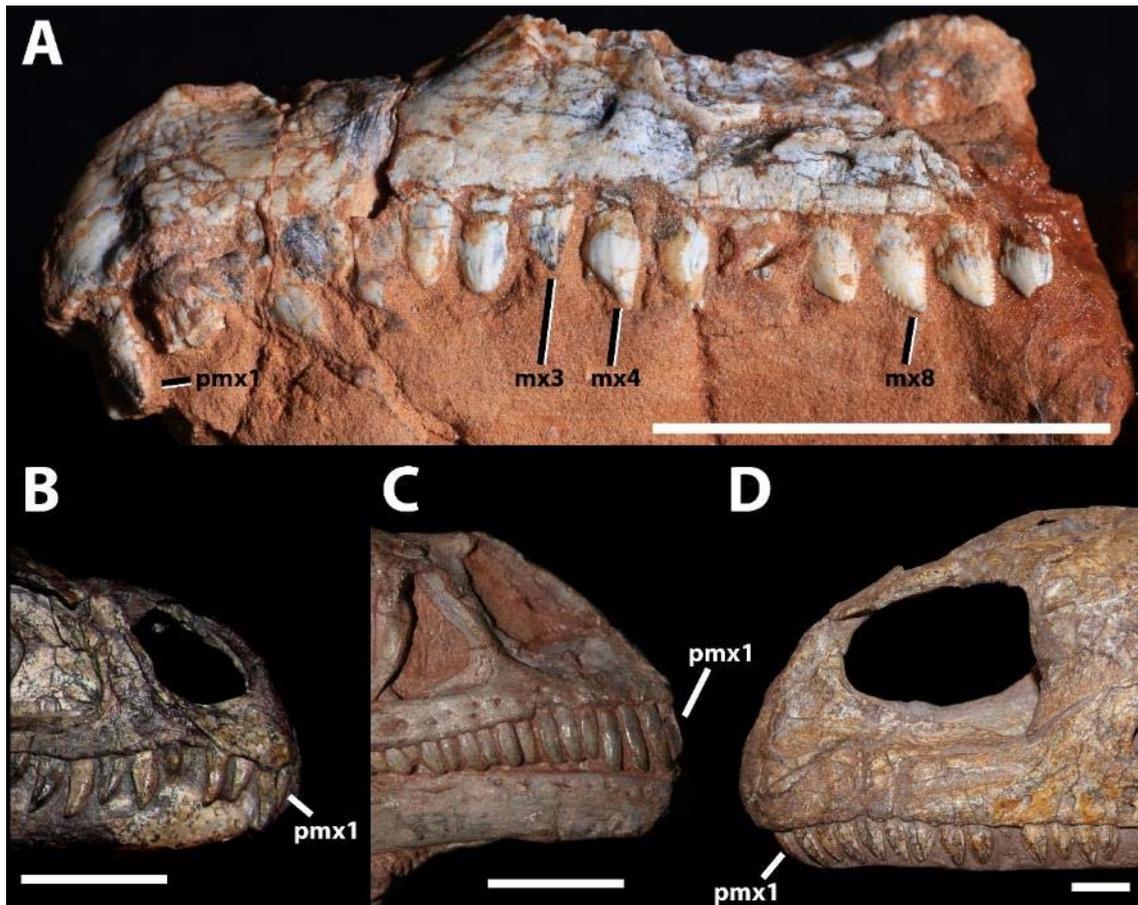


Figure S3: A, detailed view of the left side of the skull of the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T), showing some details of the dentition. In the image it is possible to observe the first premaxillary tooth with its high crown, and its position, retreated from the rostral corner of the premaxilla. Image also shows the third maxillary tooth, in process of eruption, and the fourth maxillary tooth with its worn mesial carina. In the eighth maxillary tooth, it is possible to observe the coarse, large denticles of the tooth (especially on the mesial carina), and their oblique orientation. B, *Eoraptor lunensis* holotype (PSJ512), detail of the right side of the snout, showing the smaller first premaxillary tooth, positioned close to the rostral apex. C, *Massospondylus carinatus* (juvenile specimen), BP/1/4376, showing the tall first premaxillary tooth, positioned close to the rostral apex. D, *Plateosaurus engelhardti* (SMNS 13200), showing the tall first premaxillary tooth, retreated from the rostral apex. Abbreviations: mx, maxillary tooth; pmx, premaxillary tooth. Scalebars: 2 cm.

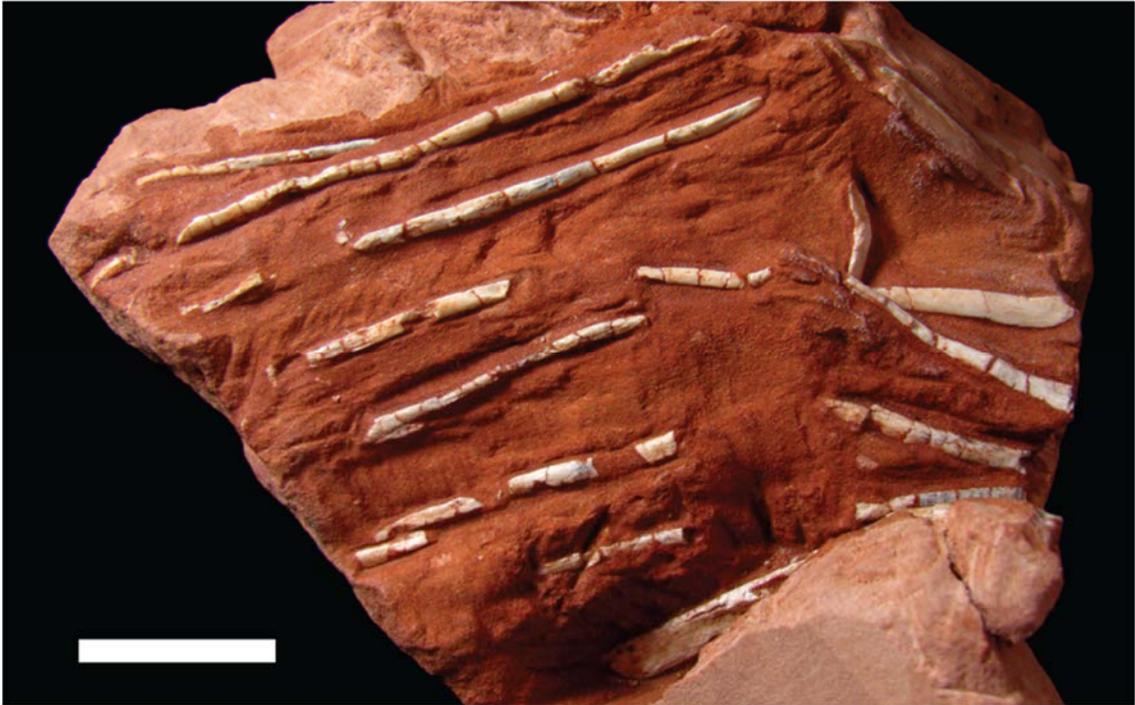


Figure S4: Elements of the gastralia attributed to the holotype of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). Scalebar: 2cm.

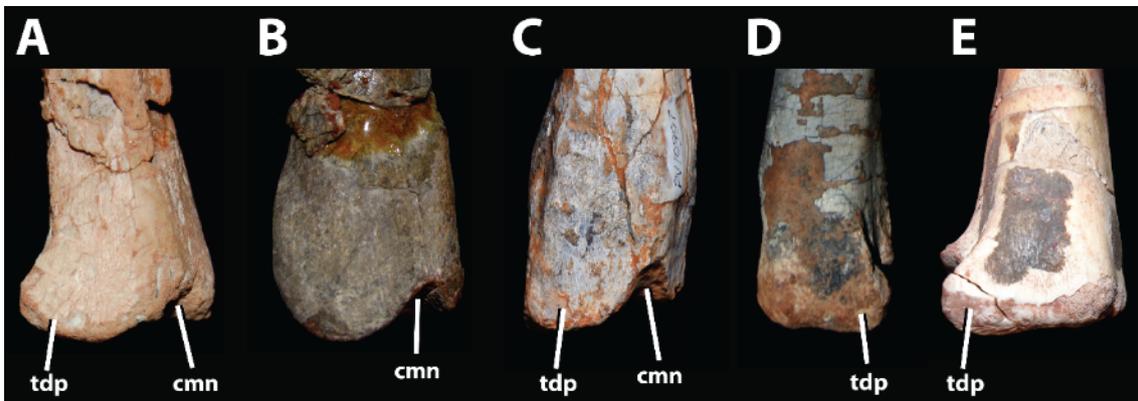


Figure S5: Comparative of dinosaur tibiae, showing the variation of the caudomedial surface and the presence of a caudomedial notch. A, *Guaibasaurus candelariensis* (MCN-PV2356) in caudal view; B, *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076) in medial view; C, *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T) in caudal view; D, *Saturnalia tupiniquim* (MCP 3844-PV) in caudal view; E, *Adeopapposaurus magnai* (PVSJ610) in caudal view. All specimens represented by the left tibia, at the exception of C and D. Abbreviations: cmc, caudomedial corner; cmn, caudomedial notch. Specimens not to the same scale.

2. Osteological measurements for the holotype of *Bagualosaurus agudoensis*

Table S1: Measurements (in mm) of the skull and mandible of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). L = left element; R = right element; *estimated measurement

Dimension	Measurement (mm)
Skull, craniocaudal length	125.40
Preorbital skull length	65.46 (R)
Maximum preserved craniocaudal length of the orbit	38.68 (R)
Maximum length of the antorbital fossa	44.81*
Dentary, maximum height	16.40 (L) / 17.08 (R)
Dentary, maximum length	77.45*
Premaxillary tooth 1, crown height	5.65 (L)
Maxillary tooth 4, crown height	5.63 (L)
Lateral mandibular fenestra, craniocaudal length	24.15 (L)

Table S2: Measurements (in mm) of the vertebrae of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). Length measurements taken craniocaudally. C. width = centrum width; *estimated measurement.

Vertebra	Centrum length	Centrum height	C. width (min/máx)	Neural spine length
Trunk vertebra A	26.76*	10.34*	6.40/9.28	14.36*
Trunk vertebra B	28.73	13.26	9.18/14.85	---
Trunk vertebra C	30.94	11.67*	9.71/14.50	---
Trunk vertebra D	30.85	12.01	8.41/12.67	14.18*
Trunk vertebra 9	31.07	14.99	8.72/14.73	27.46
Trunk vertebra 10	31.40	16.44	9.59/17.26	24.77
Trunk vertebra 11	32.29	15.73	9.76/14.9	24.90
Trunk vertebra 14	29.62	19.96	12.99/22.94	21.13
Trunk vertebra 15	26.53	20.46	13.47/23.19	16.48
Sacral vertebra 1	29.96	16.51	13.39/22.70	11.13
Sacral vertebra 2	33.15	15.33	20.71/24.15	27.79
Caudossacral	25.27	17.91	17.27/20.25	13.57*
Isolated Caudal	22.07	15.29	6.07/13.23	---

Table S3: Measurements (in mm) of the right ilium of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). *estimated measurement

Dimension	Measurement
Maximum length	127.48
Maximum height	65.42
Supracetabular lamina length ¹	111.99
Supracetabular lamina height	38.66
Pubic peduncle distal width	31.22
Acetabulum craniocaudal length	37.25
Acetabulum height	29.74

¹ Measured from pre- to postacetabular ala

Table S4: Measurements (in mm) of the hindlimb elements of *Bagualosaurus agudoensis* (UFRGS-PV-1099-T). L = left element; R = right element; *estimated measurement

Dimension	Measurement
Femur	
Proximodistal length	225.79 (L) / 224.58 (R)
Fourth trochanter proximodistal length	30.99 (L) / 37.36 (R)
Midshaft craniocaudal diameter	22.86 (R)
Midshaft lateromedial diameter	22.50 (R)
Distal end, maximum lateromedial width	41.55 (R)
Distal end, maximum craniocaudal length	33.84
Tibia	
Proximodistal length	217.19 (L)*
Proximal end, craniocaudal length	53.06 (L) / 49.16 (R)
Proximal end, lateromedial width	19.88 (L) / 25.89 (R)
Midshaft craniocaudal diameter	22.25 (L) / 23.03 (R)
Midshaft lateromedial diameter	16.14 (L) / 16.10 (R)
Distal end, maximum lateromedial width	25.08 (L)
Distal end, maximum craniocaudal length	25.15 (L)
Fibula	
Proximodistal length	214.12 (L)
Proximal end, craniocaudal length	20.35 (L) / 23.41 (R)
Proximal end, lateromedial width	12.48 (L) / 13.28 (R)
Midshaft craniocaudal diameter	13.31 (L) / 14.89 (R)
Midshaft lateromedial diameter	8.33 (L) / 8.86 (R)
Distal end, maximum lateromedial width	15.78 (L)
Distal end, maximum craniocaudal length	25.52 (L)

5. Scoring of the added characters for all the taxa in the dataset

Table S5: Scoring of the seven characters added to the dataset of Cabreira *et al.* (2016) for all the analyzed taxa.

Taxon	#257	#258	#259	#260	#261	#262	#263
<i>Euparkeria capensis</i>	0	0	?	0	0	0	0
<i>Lagerpeton chanarensis</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Dromomeron gregorii</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Dromomeron romeri</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Ixalerpeton polesinensis</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Marasuchus lilloensis</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Saltopus elginensis</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Lewisuchus admixtus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudolagosuchus major</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Asilisaurus kongwe</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Diodorus scytobrachion</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Eucoelophysis baldwini</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Silesaurus opolensis</i>	0	?	?	0	0	0	1
<i>Sacisaurus agudoensis</i>	?	?	?	0	0	0	0
<i>Pisanosaurus mertii</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scutellosaurus lawleri</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Lesothosaurus diagnosticus</i>	1	1	?	0	0	0	0
<i>Eocursor parvus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Heterodontosaurus tucki</i>	1	0	?	0	0	0	0
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Staurikosaurus pricei</i>	?	?	?	?	?	?	1
<i>Sanjuansaurus gordilloi</i>	?	?	?	?	?	?	1
<i>Panphagia protos</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eoraptor lunensis</i>	0	0	0	?	0	1	0
<i>Pampadromaeus barberenai</i>	0	0	?	0	0	1	0
<i>Buriolestes schultzi</i>	0	0	0	?	1	0	0
<i>Saturnalia tupiniquim</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Chromogisaurus novasi</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Bagualosaurus agudoensis</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pantyraco caducus</i>	0	1	1	1	0	0	?
<i>Efraasia minor</i>	0	1	1	?	?	?	2
<i>Plateosaurus engelhardti</i>	1	1	1	1	1	1	4
<i>Chindesaurus briansmalli</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Guaibasaurus candelariensis</i>	?	?	?	?	?	?	1
<i>Tawa hallae</i>	0	0	?	0	?	?	0
<i>Eodromaeus murphi</i>	?	?	?	?	?	?	0
<i>Coelophysis bauri</i>	0	0	?	0	?	?	0
<i>Liliensternus liliensterni</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Syntarsus rhodesiensis</i>	?	?	?	?	?	?	1
<i>Syntarsus kayentakatae</i>	0	0	0	0	?	?	1
<i>Zupaysaurus rougeiri</i>	0	0	?	?	?	?	?
<i>Daemonosaurus chauliodus</i>	0	1	?	?	?	?	?
<i>Petrified forest teropod</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dilophosaurus wetherelli</i>	?	?	?	?	?	?	3

List of References for the Supplementary Material

- Ezcurra MD. 2010.** A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* **8**: 371–425.
- Witmer LM. 1997.** The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 1–76.
- Yates AM. 2004.** *Anchisaurus polyzelus* Hitchcock: the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism amongst sauropodomorph dinosaurs. *Postilla* **230**: 1–58.
- Yates AM. 2007.** The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* **77**: 9–55.
- Yates AM, Kitching JW. 2003.** The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London B* **270**: 1753–1758.

5. Dinossauros da Sequência Candelária: visão integrada

A discussão apresentada nesta seção está centrada nos três artigos que compõem o corpo da tese, de forma a integrar e expandir os dados por eles apresentados. Dois dos artigos já se encontram publicados em periódicos científicos, e um deles atualmente está em processo de avaliação. Em conjunto, os trabalhos apresentam e discutem novos registros de dinossauros para a Sequência Candelária, contribuindo especialmente para o conhecimento acerca dos primeiros sauropodomorfos.

Sauropodomorpha é uma das três principais linhagens de Dinosauria e, assim como Ornithischia e Theropoda, já estava claramente estabelecida em estratos do Ischigualastense (Carniano), época da qual provêm os registros mais antigos de Dinosauria. Como reconhecido por autores como Ezcurra (2010) e Irmis (2011), sauropodomorfos são o clado mais diverso dentre os dinossauros carnianos. Ainda assim, eles são um componente pouco expressivo no contexto faunístico no qual estavam inseridos (assim como os demais dinossauromorfos), apresentando pouca abundância de espécimes quando comparados a táxons coevos (Ezcurra 2010; Martínez et al. 2013b). De fato, como discutido por Ezcurra (2010) e Irmis (2011), o primeiro pulso de diversificação de Sauropodomorpha e o incremento na abundância representativa do grupo foram eventos diácronos. Adicionalmente, pode-se inclusive afirmar, com base nas evidências presentes, que a dispersão geográfica eventualmente alcançada pelo grupo também ocorreu separadamente de seu aumento de diversidade, uma vez que a primeira diversificação do grupo, durante o Carniano, restringiu-se a uma porção restrita do Gondwana e só a partir do Noriano o grupo passou a ocupar o restante da Pangea (Langer et al. 2010; Brusatte et al. 2010; Irmis 2011; Kent et al. 2014; Whiteside et al. 2015).

Os sauropodomorfos registrados no Carniano (doravante denominados “sauropodomorfos basais”) são formas relativamente pequenas. Nesse sentido, seu comprimento femoral varia entre 140 mm e 160 mm (Langer 2003; Martinez & Alcober 2009; Ezcurra 2010; Cabreira et al. 2011; 2016; Sereno et al. 2013; Müller et al. 2015a) e estimativas de seu comprimento corporal ficam aquém de dois metros (da extremidade rostral à extremidade distal da cauda). De forma geral, esses sauropodomorfos apresentam uma mescla de características plesiomórficas e

sinapomorfias que permitem reconhecê-los como membros de Sauropodomorpha, como apresentado ao longo da seção 2.3.

Do Noriano em diante, começam a surgir no registro fóssil os primeiros sauropodomorfos de grande porte, como *Riojasaurus*, *Anchisaurus* e *Plateosaurus*, por exemplo, com alguns espécimes ultrapassando a marca dos seis metros de comprimento (Huene 1926; Galton 1976; Bonaparte & Plumares 1995; Yates 2004). Com efeito, essas formas também começam progressivamente a exibir características relacionadas à graviportalidade, como o quadrupedalismo e o aumento na robustez dos membros, cada vez mais similares aos membros colunares que caracterizam os Sauropoda (Yates & Kitching 2003; McPhee et al. 2014; McPhee et al. 2015). Da mesma maneira, a dentição de sauropodomorfos, do Noriano em diante, começa a perder muitas das características típicas de uma dieta animalívora/onívora (como a curvatura da coroa e as carenas finamente serrilhadas). Do contrário, os dentes passam a exibir uma morfologia lanceolada (que, apesar de presente em algumas formas basais, era aliada a uma curvatura distal) e as serrilhas se tornam mais esparsas e maiores, tomando a forma de dentículos bem evidentes (Cabreira et al. 2016). Como argumentado por Galton (1984), esses aspectos evidenciariam uma dieta herbívora. Ainda, vários sauropodomorfos mais avançados que as formas do Carniano (e.g., *Plateosaurus*, *Massospondylus*, possivelmente *Pantyraco*) apresentam os dentes da porção mais rostral (tanto do premaxilar quanto do dentário) com coroas altas (Galton 1984; Yates 2003a; 2003b; Sues et al. 2004; Prieto-Márquez & Norell 2011). Nesses espécimes, esses dentes tendem a ser de fato os mais elevados da série dentária, e é possível que atuassem como incisiviformes, auxiliando a remover a folhagem.

Algumas dessas características podem ser observadas no espécime apresentado em um dos artigos que compõem o corpo da tese (Pretto et al. no prelo). O espécime UFRGS-PV-1099-T (Figura 56) apresenta uma mescla de caracteres típicos de dinossauros basais, ao mesmo tempo em que exibe características até então só reconhecidas em alguns sauropodomorfos pós-carnianos. Isso levou a proposição de que o espécime, além de representar um novo táxon, também preenchesse uma lacuna morfológica entre sauropodomorfos basais e formas mais avançadas.

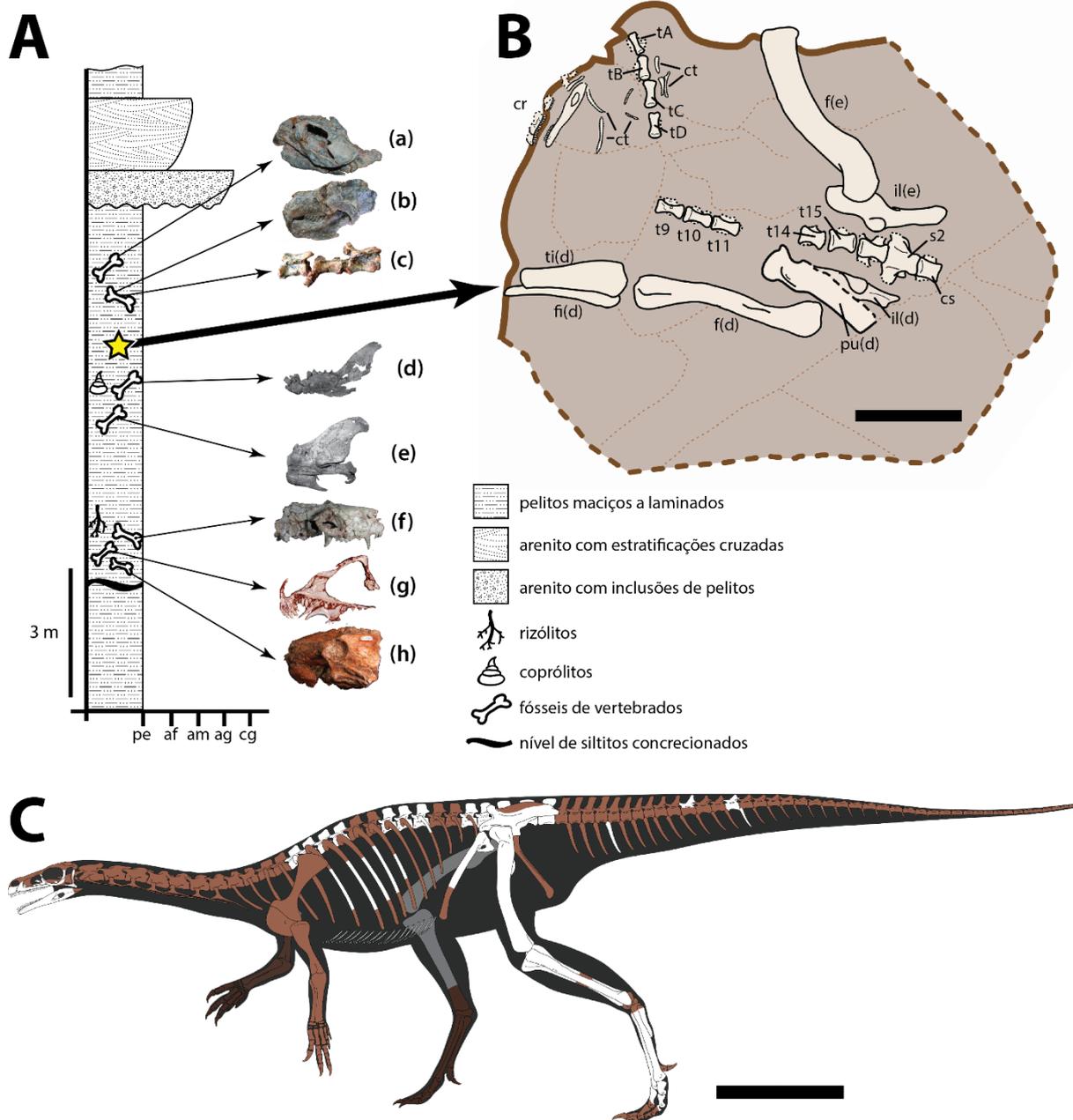


Figura 56: Espécime UFRGS-PV-1099-T, proveniente do Sítio Janner, Sequência Candelária. Em A, seção estratigráfica do afloramento, assinalando os níveis de onde foram coletados alguns espécimes (fotografias fora de escala). (a) *Hyperodapedon* sp., MCN-PV-3509; (b, d, e) *Exaeretodon riograndensis*, respectivamente UFRGS-PV-0715-T, 1096-T e 1177-T; (c) Dinosauria indet., UFRGS-PV-1240-T; (f) *Trucidocynodon riograndensis*, UFRGS-PV-1051-T; (g) *Pampadromaeus barberenai*, ULBRA-PVT-016; (h) traversodontídeos juvenil (possivelmente *E. riograndensis*), UFRGS-PV-1160-T. A estrela amarela e a seta maior indicam a proveniência do espécime UFRGS-PV-1099-T. Em B, desenho esquemático do espécime, como preservado no afloramento. O epipódio e o pé esquerdo foram omitidos, uma vez que não estavam em sua posição original quando coletados. A posição exata das vertebrae caudais, hemapófises e gastrália também não foi registrada. Abrev.: cr, crânio e mandíbula; cs, caudossacral; ct, costelas trunciais; f, fêmur; fi, fíbula; il, ílio; pu, púbis; s, vértebra sacral; t, vértebra truncal; ti, tíbia. Escala: 10 cm. Em C, desenho esquemático do espécime UFRGS-PV-1099-T, com os elementos preservados indicados em branco (cinza para os elementos do lado direito). Elementos não-preservados indicados em marrom. Na imagem, o púbis direito foi representado de forma espelhada. Escala: 20 cm.

A anatomia do crânio de UFRGS-PV-1099-T apresenta uma série de características que permitem reconhecê-lo como um membro de Sauropodomorpha. A porção rostral da mandíbula é levemente deprimida ventralmente, característica presente desde os sauropodomorfos mais basais (Martínez & Alcober 2009; Cabreira et al. 2011; 2016; Sereno et al. 2013). Ainda, o primeiro dente do dentário está afastado da região mais rostral do osso, outra característica que define o grupo. O crânio curto, com menos de dois terços do comprimento femoral total, também é típico de Sauropodomorpha, embora entre os táxons do Carniano só ocorra possivelmente em *Saturnalia* (Langer et al. 1999), além do espécime UFRGS-PV-1099-T. Do Noriano em diante, contudo, todos os Sauropodomorpha passam a apresentar tal característica.

Entre as características cranianas compartilhadas entre UFRGS-PV-1099-T e formas mais avançadas, está a alta coroa dentária nos dentes do premaxilar. De fato, o primeiro dente do premaxilar de UFRGS-PV-1099-T é mais alto que qualquer dente da série maxilar, como nas formas mencionadas previamente. Ainda, a dentição do premaxilar do espécime encontra-se recuada da porção mais rostral, criando uma área edêntula, similar ao observado no dentário. A própria forma como os dentes se dispõem, de maneira contínua ao longo do premaxilar e do maxilar de UFRGS-PV-1099-T é reminiscente de formas mais avançadas, diferindo de sauropodomorfos basais, que normalmente exibem a linha dentária do premaxilar bastante deprimida e ocasionalmente interrompida no contato entre os dois ossos. Dentre os sauropodomorfos basais que preservam o premaxilar (*Eoraptor*, *Pampadromaeus*, *Buriolestes*), o primeiro dente premaxilar é curto e posicionado no extremo rostral do crânio. Alguns espécimes de *Plateosaurus*, contudo, possuem uma notável retração da série dentária do premaxilar (Galton 1984; Prieto-Márquez & Norell 2011; Yates 2003b), possuindo assim como UFRGS-PV-1099-T, uma área edêntula no dentário. Tal característica também ocorre em ornitíscios como *Lesothosaurus* e *Heterodontosaurus* (Sereno 1991; Norman et al. 2011; Sereno 2012), e para estes infere-se a presença de uma ranfoteca recobrimdo a área edêntula do premaxilar. De fato, Sereno (1997; 2007a) sugeriu que *Plateosaurus* também possuísse um bico córneo recobrimdo o premaxilar, algo também proposto para *Riojasaurus* e *Adeopapposaurus* (Bonaparte & Plumares 1995; Martínez 2009). Yates (2003b) e Sues et al. (2004) contudo, argumentam contra essa proposta e apontam que a presença de tal estrutura é altamente controversa.

À primeira vista, UFRGS-PV-1099-T chama a atenção por se tratar de um animal relativamente grande, quando comparado com quaisquer sauropodomorfos coevos, atingindo um comprimento femoral de pelo menos 215 mm. O maior comprimento femoral registrado até então entre os sauropodomorfos carnianos corresponde a um fêmur incompleto atribuído a *Chromogisaurus*, com um comprimento de cerca de 160 mm (Ezcurra 2010)²³. Apesar de maior, no entanto, UFRGS-PV-1099-T ainda se mantém muito aquém, em termos de tamanho corporal, das formas de grande porte como *Plateosaurus* e *Riojasaurus*.

Outro espécime proveniente do sítio Janner é tema de um dos artigos componentes desta tese (Pretto et al. 2015). Tal qual o espécime previamente discutido, o espécime UFRGS-PV-1240-T também apresenta um comprimento femoral grande (265 mm), quando comparado a maioria dos dinossauros coevos. Embora Pretto et al. (2015) tenham reconhecido o espécime como pertencente a Dinosauria, os autores não conseguiram vincular o espécime a uma linhagem mais específica do grupo, à época da publicação do artigo, provavelmente devido à incompletude do material. Pretto et al. (no prelo), atentam, entretanto, à presença de um sulco no tubérculo púbico do espécime, característica que também ocorre em UFRGS-PV-1099-T e sugerem que talvez os dois espécimes pudessem ser referidos ao mesmo táxon.

Até o momento, só foram registrados para a Zona de Associação de Hyperodapedon (à qual o sítio Janner é correlacionado bioestratigraficamente) dinossauros pertencentes a Herrerasauridae (*Staurikosaurus*) e a Sauropodomorpha (*Saturnalia*, *Pampadromaeus* e *Buriolestes*). UFRGS-PV-1240-T é bastante distinto de herrerasaurídeos com base na morfologia das vértebras preservadas no espécime. A partir das últimas vértebras dorsais, e estendendo-se até as primeiras vértebras da cauda, todos os membros de Herrerasauridae apresentam um forte encurtamento do centro vertebral. Ainda, os espinhos neurais são craniocaudalmente curtos e lateralmente expandidos, possuindo uma seção transversal subquadrangular. As vértebras preservadas em UFRGS-PV-1240-T não possuem o centro tão

²³ O fêmur direito referido ao holótipo de *Chromogisaurus* é incompleto, e pequenas porções, tanto da extremidade proximal quanto da distal não foram preservadas. Dessa maneira, o comprimento real do fêmur do animal seria um pouco maior que 160 mm. Contudo, Os fêmures de UFRGS-PV-1099-T também têm parte das extremidades faltante, de modo que o comprimento real do fêmur do espécime também pudesse ser um pouco maior.

expressivamente encurtado, como em *Herrerasauridae*, e seu espinho neural é lateralmente comprimido, tal qual a condição observada em *Sauropodomorpha* (mas também em dinossauros basais e dinossauros não-dinossaurianos). Embora seja muito provável que o espécime de fato se trata de um sauropodomorfo (possivelmente afim a UFRGS-PV-1099-T), sua incompletude torna tal designação um tanto incerta. No entanto, sendo essa hipótese aceita, isso acarretaria no registro de um porte corporal ainda maior para esse sauropodomorfo (Figura 57).

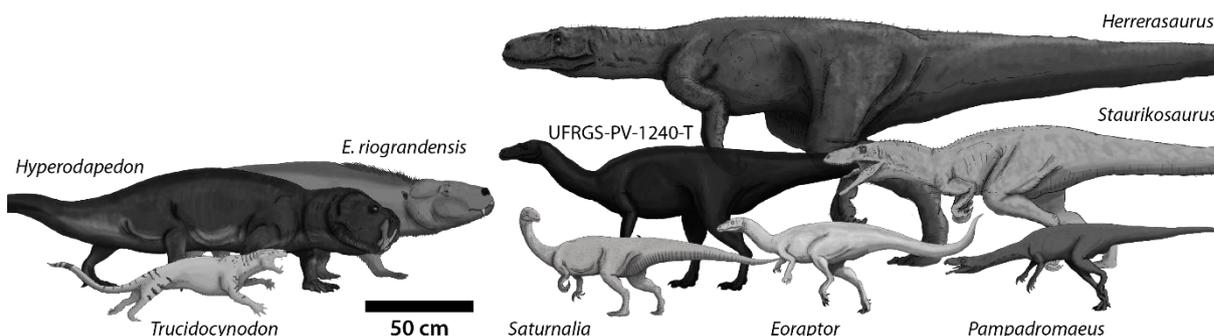


Figura 57: Reconstrução artística comparando o tamanho corporal estimado/observado em alguns táxons de idade Ischigualastense. Tamanho corporal de *Herrerasaurus* interpretado a partir de Sereno & Novas (1992); *Eoraptor* segundo Sereno et al. (2013); *Staurikosaurus* segundo Grillo & Azevedo (2011b); *Saturnalia* interpretado a partir de Langer et al. (1999); *Pampadromaeus* interpretado segundo Cabreira et al. (2011); *Hyperodapedon* baseado em MCN-PV- 3509; *Exaeretodon riograndensis* baseado em UFRGS-PV-0715-T; *Trucidocynodon* a partir de Oliveira et al. (2010). Reconstruções por Voltaire Dutra Paes Neto (UFRGS). Retirado de Pretto et al. (2015).

Independentemente da sua atribuição taxonômica, o espécime descrito por Pretto et al. (2015) indica que, embora dinossauros sejam pouco abundantes no sítio Janner (e na Zona de Associação de *Hyperodapedon* como um todo), alguns espécimes atingiam, em termos de tamanho corporal, um patamar igual ou superior a maioria das formas de vertebrados coevas, como os cinodontes e rincossauros. Tendo em vista que o tamanho corporal de um organismo é tido como um fator-chave para a obtenção de recursos (Brown & Maurer 1986; Hone & Benton 2005; Sookias et al. 2012), poderia se especular que, nesse aspecto, dinossauros já representassem um importante papel ecológico em ecossistemas do Triássico, o que viria a se intensificar pelo resto do Mesozoico.

Com base em UFRGS-PV-1099-T e em UFRGS-PV-1240-T (e assumindo que este último seja referível a *Sauropodomorpha*) é possível inferir que já no Carniano alguns sauropodomorfos começassem a experimentar um aumento relativo no tamanho corporal, ainda que não atingissem o porte de táxons mais avançados

(Figura 58). Ainda, baseado em UFRGS-PV-1099-T, observa-se que as primeiras características-chave típicas de sauropodomorfos (especialmente do Noriano em diante) começaram a aparecer inicialmente no crânio e mais especificamente, na dentição. Embora de maneira bastante especulativa, isto sugeriria que as primeiras alterações morfológicas observadas em sauropodomorfos estivessem relacionados ao hábito alimentar e que posteriormente, com o advento do grande porte e da elevada massa corporal, o pós-crânio desses animais viesse a se modificar de maneira mais evidente. Com efeito, o pós-crânio de UFRGS-PV-1099-T é, na maior parte dos aspectos, muito similar ao de sauropodomorfos coevos que, por sua vez, assemelham-se ao padrão típico de dinossauros basais. Nesse sentido, por exemplo, o ílio de UFRGS-PV-1099-T ainda não é completamente perfurado. O fêmur (tanto de UFRGS-PV-1099-T quanto de UFRGS-PV-1240-T) possui uma estrutura relativamente complexa, com a região do trocânter cranial e da plataforma trocântérica ainda bem desenvolvidos. Em sauropodomorfos mais avançados, estas duas estruturas passam a diminuir progressivamente, a ponto de se tornarem vestigiais. Ainda, os metatarsais de UFRGS-PV-1099-T são bastante delgados e gráceis, diferindo da robustez observada nos táxons mais avançados.

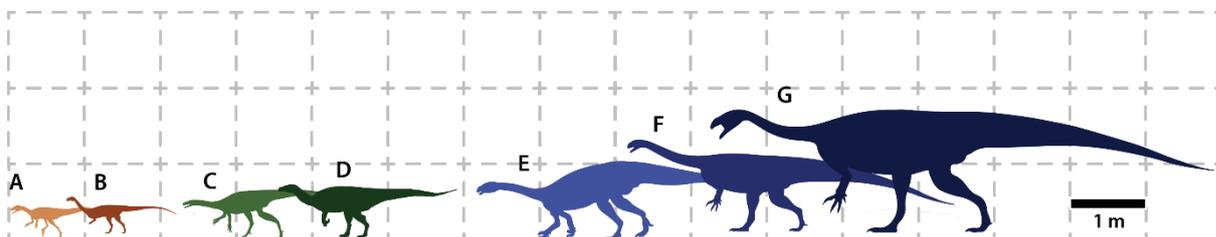


Figura 58: Variação do tamanho corporal em Sauropodomorpha durante o Triássico. Em A, *Eoraptor* (baseado em Sereno et al. 2013); B, *Saturnalia* (baseado em Langer et al. 1999 e Langer 2003); C, UFRGS-PV-1099-T; D, UFRGS-PV-1240-T; E, Sauropodomorpha indet. (baseado em Müller et al. 2015b); F, *Massospondylus* (baseado em Cooper 1981); G, *Plateosaurus* (baseado em Huene 1926).

Muitas dessas características observadas no pós-crânio de Sauropodomorpha, do Noriano em diante, são reflexo do progressivo aumento no comprimento e na massa corporal. De certa maneira, isso é também observável nos registros de Sauropodomorpha do topo da Sequência Candelária, representados por *Unaysaurus* (Leal et al. 2004) além de materiais de sauropodomorfos indeterminados que ainda aguardam descrição formal (Müller et al. 2015). Ainda que estas formas não atinjam o porte observado em táxons como *Riojasaurus*, *Coloradisaurus* ou *Plateosaurus*, elas ainda são, comparativamente, maiores que os sauropodomorfos basais encontrados

em estratos mais antigos, incluindo os espécimes discutidos por Pretto et al (2015; no prelo).

Nesse contexto, um espécime proveniente do afloramento Cerro Botucaraí foge ao padrão geral, devido ao seu tamanho reduzido. O espécime MMACR-PV-028-T, depositado na coleção do Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, consiste de uma tíbia com apenas 110 mm de comprimento proximodistal, o que o tornaria o menor sauropodomorfo recuperado para o topo da Sequência Candelária (e um dos menores sauropodomorfos triássicos). Num dos artigos que compõem o corpo desta tese, Pretto et al. (2016) avaliam o material e estabelecem que o tamanho do espécime, contudo, deve-se à imaturidade ontogenética do indivíduo. Amostras da seção transversal da tíbia foram confeccionadas em lâminas histológicas que permitiram constatar que, além de possuir uma parede óssea muito delgada, o espécime carecia de quaisquer linhas de parada de crescimento, apresentando um tecido ósseo altamente vascularizado. Esses aspectos são comparáveis aos reportados por Cerda et al. (2014) para indivíduos juvenis do sauropodomorfo *Mussaurus*, proveniente do Triássico Superior da Argentina, o que indica que o espécime brasileiro também represente um indivíduo jovem. Essa ideia também é suportada pelo baixo grau de ossificação das extremidades do osso, especialmente em sua porção proximal.

Uma interpretação interessante pode ser feita a partir de MMACR-PV-028-T. Assumindo que as linhas de parada de crescimento são depositadas com um caráter de periodicidade sazonal (Chinsamy 1993; Cerda et al. 2014), a ausência de quaisquer linhas no espécime indica que o indivíduo teria morrido antes de completar o primeiro ano de desenvolvimento. Nesse intervalo de tempo, a tíbia do espécime teria atingido um comprimento de 110 mm. Comparando o material com outros espécimes provenientes do topo da Sequência Candelária (Figura 59), isso corresponderia a pelo menos um terço do tamanho corporal observado nos sauropodomorfos adultos recuperados na unidade (Leal et al. 2004; Müller et al. 2015b; 2016). Há de se ressaltar que o espécime juvenil não preserva informação suficiente para permitir uma vinculação taxonômica aos espécimes já descritos. Contudo, assumindo que esses sauropodomorfos possuísem, quando adultos, um padrão de tamanho corporal similar, e assumindo *a priori* que MMACR-PV-028-T também atingisse tais proporções quando adulto, pode-se especular que um importante incremento no crescimento do espécime se dar-se-ia no primeiro ano de

vida. De fato, a alta vascularização no tecido ósseo do espécime sugere uma rápida taxa de crescimento. Embora o crescimento rápido pareça estar presente em diversos grupos de dinossauros, além de outros arcossauros (de Ricqlès et al. 2003; 2008; Padian et al. 2004; Fostovicz-Frelik & Sulej 2010), em Sauropodomorpha essa característica seria crucial para permitir que o animal atingisse o tamanho adulto em um curto espaço de tempo, ainda que a partir de uma determinada idade as taxas de crescimento pudessem diminuir (Chinsamy 1993; Padian et al. 2001; 2004; Chinsamy-Turan 2005; Cerda et al. 2014). Tal atributo certamente teria um papel-chave para que sauropodomorfos atingissem grandes proporções. De fato, as altas taxas de crescimento corporal foram mantidas ao longo da linhagem, sendo observadas em Sauropoda, e em parte responsáveis pelos portes titânicos atingidos pelos membros do grupo (Curry 1999; Sander 2000; Sander et al. 2004; 2011).

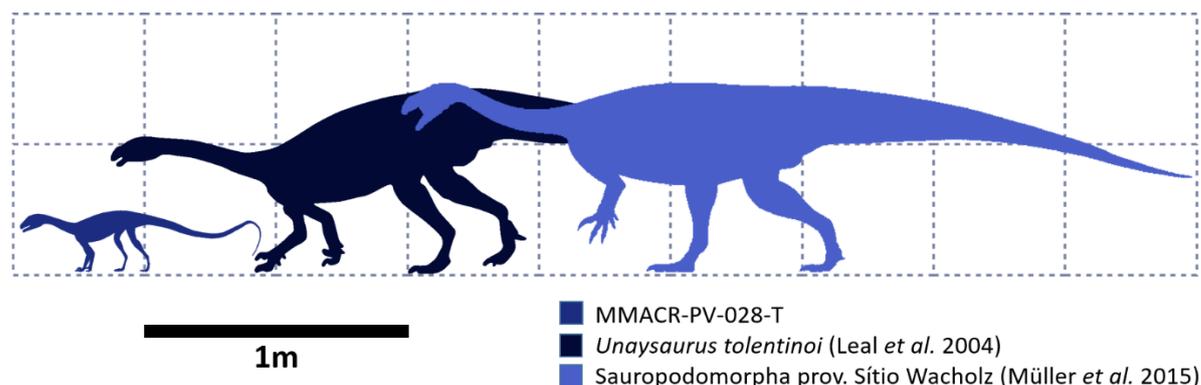


Figura 59: Comparativo do tamanho corporal entre sauropodomorfos do topo da Sequência Candelária, incluindo o espécime juvenil MMACR-PV-028-T (Pretto et al. 2016).

6. Considerações Finais

Em conjunto, os novos dados aportados a partir dos resultados desta tese permitem traçar algumas afirmações com respeito aos dinossauros da Sequência Candelária:

- 1) O reconhecimento de um novo táxon, representado primariamente pelo espécime UFRGS-PV-1099-T reforça as afirmações de Ezcurra (2010) e Irmis (2011), no sentido de que, durante o Carniano, Sauropodomorpha já experimentavam uma sensível taxa de diversificação, previamente ao seu incremento em abundância relativa e sua dispersão geográfica.
- 2) O novo táxon permite inferir algumas informações quanto à sequência de aquisição de caracteres em Sauropodomorpha. Nesse sentido, observa-se que caracteres cranianos e da dentição (alguns possivelmente relacionados à herbivoria) foram adquiridos previamente ao surgimento de novos caracteres pós-cranianos. Ainda, essas características surgiram no grupo antes de se observar um significativo incremento de tamanho corporal, como observado em diversos táxons a partir do Noriano.
- 3) Ainda que o novo táxon não atinja o expressivo porte corporal exibido por sauropodomorfos a partir do Noriano, o espécime UFRGS-PV-1099-T (e o espécime UFRGS-PV-1240-T, possivelmente referível ao táxon) são significativamente maiores que os demais sauropodomorfos coevos. Assim, o táxon não só representa um intermediário anatômico entre sauropodomorfos basais e formas mais avançadas, como também preenche uma lacuna no incremento de tamanho corporal ao longo da linhagem.
- 4) Foi observado que a taxa de crescimento ósseo é elevada em indivíduos imaturos referidos a Sauropodomorpha. Nesse sentido, a análise do espécime juvenil MMACR-PV-028-T concorda com afirmações previamente estabelecidas por outros autores (*e.g.* Chinsamy 1993; Padian et al. 2001; 2004; Chinsamy-Turan 2005; Cerda et al. 2014) de que dinossauros (e em especial Sauropodomorpha) apresentassem um rápido desenvolvimento ao longo da ontogenia, o que permitiria atingir o porte adulto mais rápido. Ainda, o reconhecimento de que o espécime MMACR-PV-028-T se trata de um indivíduo juvenil permite concluir que, até o momento, não há

sauropodomorfos de pequeno porte conhecidos para a Sequência Candelária.

Os resultados apontados por este trabalho atestam que ainda há bastante a ser explorado no que diz respeito aos dinossauros do Triássico do sul do Brasil, e sobretudo, no que tange a origem e evolução de Dinosauria. Nesse sentido, táxons já estabelecidos (como *Saturnalia* e *Pampadromaeus*) ainda aguardam descrições mais detalhadas de seus materiais-tipo. Ainda, se reconhece a existência de materiais inéditos que não foram contemplados ao longo desta tese, e que podem vir a refinar o corpo de dados existente.

A descrição de novos materiais e da redescrição de espécimes já conhecidos permitirá obter uma melhor resolução no reconhecimento de padrões evolutivos (como por exemplo a sequência de surgimento de caracteres-chave) ao longo das linhagens de Dinosauria. Ainda que, num cenário pessimista, novos trabalhos de prospecção não venham a brindar novos táxons, a maioria dos dinossauros do Triássico Superior (especialmente formas de idade Ischigualastense) seguem representados por espécimes incompletos. Isso resulta em uma visão limitada, do ponto de vista filogenético e anatômico, do contexto evolutivo em que estão inseridos. Conclui-se, dessa forma, que ainda há muito potencial a ser desvendado por trabalhos de prospecção, coleta e revisão de espécimes.

Por fim, o incremento na quantidade de espécimes disponíveis para estudo e o progressivo preenchimento de lacunas no conhecimento da anatomia destes dinossauros, aos poucos vai abrindo uma interessante linha de pesquisa a ser explorada, no sentido de buscar compreender aspectos de sua paleobiologia e paleoautoecologia. Estudos como o da histologia, por exemplo, permitem inferir aspectos fisiológicos que ajudam a retratar os primeiros dinossauros de maneira mais completa. Um estudo comparado (e integrado a outras áreas, como a morfologia funcional), permitirão atingir uma compreensão cada vez mais fidedigna dos primeiros passos dados por essas criaturas fascinantes, antes de conquistar os ecossistemas do Mesozoico em nosso planeta.

7. Referências Bibliográficas

- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **286**: 202–217.
- 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. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*: 669–687.
- Alcober, O.A. & Martinez, R.N. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. *ZooKeys* **63**: 55–81.
- Andreis, R.R., Bossi, G.E., Montardo, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In Congresso Brasileiro de Geologia, 31, Balneário de Camboriú, *Anais, vol. 2. Sociedade Brasileira de Geologia*, 659–673.
- Apaldetti, C., Martinez, R.N., Alcober, O.A., & Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), northwestern Argentina. *PloS One* **6**: e26964.
- Arcucci, A.B. 1987. Un nuevo Ligosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la fauna de Los Chañares (Edad Reptil Chañarensis, Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* **24**: 89–94.
- Arcucci, A. B. 1997. Dinosauromorpha. In P. J. Currie & K. Padian, eds. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 179–184.
- Arcucci, A. B. 1998. New information about dinosaur precursors from the Triassic Los Chañares fauna, La Rioja, Argentina. *Journal of African Earth Science*, **27**: 9–10.
- Bakker, R.T. 1968. The superiority of dinosaurs. *Discovery* **3**: 11–22.
- Bakker, R.T. 1975. Dinosaur renaissance. *Scientific American* **232**: 58–78.
- Bakker, R.T. & Galton, P.M. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* **248**: 168–172.

- Barberena, M.C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas* **7**: 111-129.
- Barberena, M.C., Araújo-Barberena, D.C. & Lavina, E.L. 1985. Late Permian and Triassic Tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research* **1**: 5–20.
- Baron, M.G., Norman, D.B., Barrett, P.M. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* **543**: 501–506.
- Barrett, P.M. 2000. Prosauropod dinosaurs and iguanas: speculations on the diets of extinct reptiles. In H. D. Sues, ed. *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, 42–78.
- Barrett, P., Upchurch, P. & Xiao-Lin, W. 2005. Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 806–822.
- Baumel, J.J., & Witmer, L.M. 1993. Osteologia. In J. J. Baumel, A. S. King, J. E. Breazile, H. E. Evans, & J. C. Vanden Berge, eds. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, no. 23, Cambridge, pp. 45–132.
- Benedetto, J.L. 1973. Herrerasauridae, nueva familia de saurísquios triásicos. *Ameghiniana* **10**: 89–102.
- Bennett, S.C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society* **118**: 261–308.
- Benton, M.J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Quarterly Review of Biology*, **58**: 29–55.
- Benton, M.J. 1984. The relationships and early evolution of the Diapsida. *Symposium of the Zoological Society of London* **52**: 575-596.
- Benton, M.J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* **84**: 97–164.

- Benton, M.J. 1986. The Late Triassic tetrapod extinction events. In K. Padian, ed. The beginning of the age of dinosaurs; faunal change across the Triassic-Jurassic boundary. Cambridge University Press, 303–320.
- Benton, M.J. 1988. The origins of the dinosaurs. *Modern Geology* **13**: 41–56.
- Benton, M.J. 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. The Dinosauria. University of California Press, Berkeley, 11–30.
- Benton, M.J. 1993. Late Triassic Extinctions and the Origin of the Dinosaurs. *Science*, **260**: 769–770.
- Benton, M.J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **354**: 1423–1446.
- Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. The Dinosauria (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 7-19.
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology* 3ª edição. Blackwell Publishing, 472 pp.
- Benton, M. J. 2006. The origin of the dinosaurs. In Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, ed. *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 11–19.
- Benton, M.J. & Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In M. J. Benton, ed. *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1: Amphibians and Reptiles*. Clarendon Press, Oxford, 295–338.
- Benton, M.J., Juul, L., Storrs, G., & Galton, P.M. 2000. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of southwest England. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**: 77–108.
- Benton, M.J. & Walker, A.D. 1985. Palaeoecology, Taphonomy and Dating of Permian-Triassic reptiles from Elgin, North-East Scotland. *Palaeontology*, **28**: 207–234.

- Benton, M.J. & Walker, A.D. 2011. *Saltopus*, a dinosauriform from the Upper Triassic of Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **101**: 285–299.
- Bittencourt, J.S., Arcucci, A.B., Marsicano, C.A., & Langer, M.C. 2014. Osteology of the Middle Triassic archosaur *Lewisuchus admixtus* Romer (Chañares Formation, Argentina), its inclusivity, and relationships amongst early dinosauriforms. *Journal of Systematic Palaeontology*. doi:<http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.878758>
- Bittencourt, J.S. & Kellner, A.W.A. 2009. The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Zootaxa* **2079**: 1–56.
- Bonaparte, J.F. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico superior). I Parte. *Opera Lilloana* **22**: 1–183.
- Bonaparte, J.F. 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarenses Inferiores, Triásico Medio de Argentina. *Acta Geológica Lilloana* **13**: 5–90.
- Bonaparte, J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the Origin of Ornithischia. *Journal of Paleontology* **50**: 808–820.
- Bonaparte, J.F. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, **3**: 55–101.
- Bonaparte, J.F. 1982a. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**: 362–371.
- Bonaparte, J.F. 1982b. Classification of the Thecodontia. *Géobios (Mémorial Spéciale)*, **6**: 99–112.
- Bonaparte, J. F. 2007. *Dinosaurios y pterosaurios de América del Sur*. Editorial Albatros, Buenos Aires, 228p.

- Bonaparte, J.F., Brea, G., Schultz, C.L., & Martinelli, A.G. 2007. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology* **19**: 73–82.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M., 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande Do Sul State, Brazil. In Y. Tomida, T. H. Rich, & P. Vickers-Rich, eds. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. Tokyo: National Science Museum Monographs* **15**: 89–109.
- Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.L., & Rubert, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **5**: 5–27.
- Bonaparte, J.F. & Plumares, J.A. 1995. Notas sobre el primer craneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Malanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* **32**: 341–349.
- Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., Soares, M.B., & Martinelli, A.G. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **13**: 233–246.
- Brinkman, D.B. & Sues, H.-D. 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Palaeontology* **30**: 493–503.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* **324**: 248–250.
- Brusatte, S.L., Nesbitt, S.J., Irmis, R.B., Butler, R.J., Benton, M.J., & Norell, M.A. 2010a. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* **101**: 68–100.
- Brusatte, S.L., Benton, M.J., Desojo J.B., & Langer, M.C. 2010b. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology* **8**: 3–47.
- 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.

- Brusatte, S.L., Niedzwiedzki, G. & Butler, R.J. 2011. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic. *Proceedings of the Royal Society B* **278**: 1107–1113.
- Buckland, W. 1824. Notice on the *Megalosaurus* or great Fossil Lizard of Stonesfield. *Transactions of the Geological Society of London* **2-1**: 390–396.
- Butler, R.J. 2005. The “fabrosaurid” ornithischian dinosaurs of the upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa and Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society* **145**: 175–218.
- Butler, R.J., Smith, R.M.H. & Norman, D.B. 2007. A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa , and the early evolution and diversification of Ornithischia. *Proceedings of the Royal Society B* **274**: 2041–2046.
- Cabreira, S.F., Schultz, C.L., Bittencourt, J. de 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* **98**: 1035–1040.
- Cabreira, S.F., Kellner, A.W.A., Dias-da-Silva, S., da Silva, L.R., Bronzati, M., de Almeida Marsola, J.C., Müller, R.T., de Souza Bittencourt, J., Batista, B.J., Raugust, T., Carrilho, R., Brodt, A., Langer, M.C. 2016. A unique Late Triassic dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current Biology* **26**: 3090–3095.
- Carrano, M.T. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* **26**: 489–512.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W. H. Freeman and Company, New York, 698 p.
- Casamiquela, R.M. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisco triásico (*Pisanosaurus mertii*; Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* **4**: 47–64.
- Casamiquela, R.M. 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, **1**: 143–158.

- Cerda, I.A.; Pol, D. & Chinsamy, A. 2014. Osteohistological insight into the early stages of growth in *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Historical Biology* **26**:110– 121.
- Charig, A. 1976. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates: a critical review. In Bellairs, A.A; Cox, B. *Morphology and Biology of Reptiles. Linnean Society Symposium* **3**: 65–104.
- Charig, A.J., Attridge, J. & Crompton, A.W. 1965. On the origin of the sauropods and the classification of the Saurischia. *Proceedings of the Linnean Society of London*, **176**: 197–221.
- Chatterjee, S. 1982. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. *Nature*, **295**: 317- 320.
- Chatterjee, S. 1987. A new theropod dinosaur from India with remarks on the Gondwana-Laurasia connection in the Late Triassic. In G. D. McKenzie, ed. *Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology, and Paleontology. Geophysical Monograph* **41**. American Geophysical Union, Washington, 183–189.
- Chatterjee, S. & Creisler, B.S. 1994. *Alwalkeria* (Theropoda) and *Morturneria* (Plesiosauria), new names for preoccupied *Walkeria* Chatterjee, 1987 and *Turneria* Chatterjee and Small, 1989. *Journal of Vertebrate Paleontology* **14**: 142.
- Chinsamy, A. 1993. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* **18**:319–329.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The Microstructure of Dinosaur Bone*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 195 pp.
- Cohen, K. M., S. C. Finney, P. L. Gibbard, and J.-X. Fan. 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* **36**: 199–204. Atualizado em 2016.
- Colbert, E.H. 1964. Relationships of the saurischian dinosaurs. *American Museum Novitates* **2181**: 1–24.
- Colbert, E.H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* **2405**: 1–39.

- Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum of Northern Arizona Bulletin* **57**: 1–160.
- Cooper, M.R. 1980. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia, Series B, Natural Sciences* **6**: 689–840.
- Cooper, M.R. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana* **25**: 203–231.
- Cooper, M.R. 1985. A revision of the ornithischian dinosaur *Kangnasaurus coetzeei* Haughton, with a classification of the Ornithischia. *Annals of the South African Museum* **95**: 281–317.
- Cope, E.D. 1889. On a new genus of Triassic Dinosauria. *American Naturalist* **23**: 626.
- Crompton, A.W. & Charig, A.J. 1962. A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. *Nature* **196**: 1074–1077.
- Cruickshank, A.R.I. 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science* **75**: 168–178.
- Currie, P.J. & Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* **22**: 207–246.
- Currie, B.S., Colombi, C.E., Tabor, N.J., Shipman, T.C., & Montañez, I.P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* **27**: 74–87.
- Currie, P.J. & Padian, K. 1997. Thecodontia. In *Encyclopedia of Dinosaurs*. P. J. Currie and K. Padian, eds. Academic Press, San Diego, 728.
- Currie, P.J. & Zhao, X.-J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* **30**: 2037–2081.

- Curry, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **19**: 654–665.
- Desojo, J. B., Ezcurra, M. D., & Schultz, C. L. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle-Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society* **161**: 839–871.
- Dodson, P., Forster, C.A. & Sampson, S.D. 2004. Ceratopsidae. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 494–513.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the Early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**: 556–574.
- Dzik, J., & Sulej, T. 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Paleontologia Polonica*, **64**: 3–27.
- Ezcurra, M.D. 2006. 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. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* **8**: 371–425.
- Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* **4**: e1778.
- Ezcurra, M.D. & Cuny, G. 2007. The coelophysoid *Lophostropheus airelensis*, gen. nov.: a review of the systematics of “*Liliensternus*” *airelensis* from the Triassic–Jurassic outcrops of Normandy (France). *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: pp.73–86.
- Ferigolo, J. & Langer, M.C. 2007. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology* **19**: 23–33.

- Flynn, J.J., Nesbitt, S.J., Parrish, M., Ranivoharimanana, L., & Wyss, A. 2008. A new species of basal archosauromorph from the Late Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**: 78A.
- Flynn, J.J., Parrish, J.M., Rakotosamimanana, B., Simpson, W.F., Whatley, R.L., & Wyss, A.R. 1999. A Triassic Fauna from Madagascar, Including Early Dinosaurs. *Science* **286**: 763–765.
- Fostowicz-Frelik, Ł. & Sulej, T. 2010. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. *Lethaia* **43**: 137–148.
- Fraser, N.C., Padian, K., Walkeden, G.M. & Davis, A.L.M. 2002. Basal dinosauriform remains from Britain and the diagnosis of the Dinosauria. *Palaeontology* **45**: 78–95.
- Fraser, N.C. & Sues, H.D. 1995. *In the Shadow of the Dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge , 447p.
- Fraser, N.C. & Sues, H.D. 2010. The beginning of the “Age of Dinosaurs”: a brief overview of terrestrial biotic changes during the Triassic. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **101**: 189–200.
- Galton, P.M. 1972. Classification and evolution of ornithopod dinosaurs. *Nature* **239**: 464–466.
- Galton, P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla* **169**: 1–98.
- 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. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Württemberg, with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* **18**: 139–171.

- Galton PM. 1985a. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stuttgart Beiträge zur Naturkunde (B)* **116**:1–29.
- Galton, P.M. 1985b. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* **19**: 119–159.
- Galton, P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 320-344.
- Galton, P.M. 2000. Are *Spondylosoma* and *Staurikosaurus* (Santa Maria Formation, Middle-Upper Triassic, Brazil) the oldest saurischian dinosaurs? *Paläontologische Zeitschrift* **74**: 393–423.
- Galton, P.M. & Upchurch, P. 2004a. Prosauropoda. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2^a edição). University of California Press, Berkeley, 232-258.
- Galton, P.M. & Upchurch, P. 2004b. Stegosauria. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2^a edição). University of California Press, Berkeley, 343–362.
- Gatesy, S.M., 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology* **16**: 170–186.
- Gauffre, F.-X., 1993. The prosauropod dinosaur *Azendohsaurus laaroussi* from the Upper Triassic of Morocco. *Palaeontology* **36**: 897–908.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian Monophyly and the Origin of Birds. In K. Padian, ed. *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. Memoir of the California Academy of Science, San Francisco **8**: 1–55.
- Gauthier, J. & Padian, K. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In M.K.Hecht, J. H.Ostrom, G. Viohl &

- P.Wellnhofer, eds. *The Beginning of Birds* Freunde des Jura Museums, Eichstätt, 185–197.
- Gordon Jr., M. 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos, DNPM/DGM, Rio de Janeiro* **38**: 1–20.
- Hone, D.W.E. & Benton, M.J. 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 4–6.
- Holtz, T.R., Molnar, R.E. & Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 71–110.
- Holz, M. & Schultz, C.L. 1998. Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia* **31**: 335–345.
- Horn, B.L.D., Melo, T.M., Schultz, C.L., Philipp, R.P., Kloss, H.P., & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* **55**, 123–132.
- Horner, J.R., Weishampel, D.B. & Forster, C.A. 2004. Hadrosauridae. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 438–463.
- Huene, F. von, 1910. Ein primitiver Dinosaurier aus der mittleren Trias von Elgin. *Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **8**: 317–322.
- Huene, F. von, 1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. *Geologie und Paläontologie Abhandlungen, Neue Folge* **13**: 1–53.
- Huene, F. von, 1926. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. *Geologie und Paläontologie Abhandlungen, Neue Folge* **15**: 139–179.
- Huene, F. von, 1942. *Die fossilen Reptilien des sudamerikanischen Gondwanalandes*. C. H. Beck, Munich, 342 p.

- Huene, F. von. 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. Gustav Fischer Verlag, Jena. 716p.
- Hutchinson, J. 2001a. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**: 169–197.
- Hutchinson, J. 2001b. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**: 123–168.
- Irmis, R.B. 2005. The vertebrate fauna of the Upper Triassic Chinle Formation in northern Arizona. In S. J. Nesbitt, W. G. Parker & R. B. Irmis, eds. *Guidebook to the Triassic Formations of the Colorado Plateau in northern Arizona: Geology, Paleontology, and History*. Mesa Southwest Museum Bulletin **9**: 1–26.
- Irmis, R.B. 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **101**: 397–426.
- Irmis, R. B., Nesbitt, S. J., Padian, K., Smith, N. D., Turner, A. H., Woody, D., & Downs, A. 2007a. A Late Triassic dinosauriform assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science* **317**: 358–361.
- Irmis, R. B., Parker, W. G., Nesbitt, S. J., & Liu, J. 2007b. Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record. *Historical Biology* **19**: 3–22.
- Jalil, N.-E. 1996. Les Vertébrés permien et triasiques de la Formation d'Argana (Haut Atlas occidental): liste faunique préliminaire et implications stratigraphiques. In F. Medina, ed. *Le Permien et le Trias du Maroc: état des Connaissances*. Université Sémmlalia, Marrakech, 227–250.
- Jalil, N.-E. & Knoll, F. 2002. Is *Azendohsaurus laaroussii* (Carnian, Morocco) a dinosaur? *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**: 70A.
- Juul, L. 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana* **31**: 1–38.
- Kammerer, C.F., Nesbitt, S.J. & Shubin, N.H. 2012. The first silesaurid dinosauriform from the Late Triassic of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* **57**: 277–284.

- Kent, D.V., Santi Malnis, P., Colombi, C.E., Alcober, O.A., & Martinez, R.N. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**: 7958–7963.
- King, M.J. & Benton, M.J. 1996. Dinosaurs in the Early and Mid Triassic? The footprint evidence from Britain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **122**: 213–225.
- Kitching, J.W. & Raath, M.A. 1984. Fossils from the Elliott and Clarens Formations (Karoo sequence) of the northeastern Cape, Orange Free State and Lesotho and a suggested biozonation based on tetrapods. *Palaeontologia Africana*, **25**: 111–125.
- Klein, N., Remes, K., Gee, C. T., & Sander, P. M. 2011. *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants*. Indiana University Press, Bloomington, 331p.
- Krebs, B. 1974. Die Archosaurier. *Naturwissenschaften* **61**: 17–24.
- Kutty, T.S., Chatterjee, S., Galton, P.M. & Upchurch, P. 2007. Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships. *Journal of Paleontology*, **81**: 1552–1574.
- Langer, M.C., 2001. *Saturnalia tupiniquim* and the early evolution of Dinosaurs. Tese (Doutorado), University of Bristol.
- Langer, M.C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* **23**: 1–40.
- Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 25–46.
- Langer, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences* **19**: 219–239.
- Langer, M.C. 2014. The origins of Dinosauria: much ado about nothing. *Palaeontology* **57**: 469–478.

- 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, Paris* **329**: 511–517.
- Langer, M.C. & Benton, M.J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology* **4**: 309–358.
- Langer, M.C., Bittencourt, J. de S. & Schultz, C.L. 2011. 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.
- Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J. de S., & Novas, F.E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **85**: 55–110.
- Langer, M.C. & Ferigolo, J. 2013. The Late Triassic dinosauriform *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. *Geological Society, London, Special Publications* **379** doi:10.1144/SP379.16.
- Langer, M.C., França, M.A.G. & Gabriel, S. 2007a. The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Upper Triassic, Brazil). *Special Papers in Palaeontology* **77**: 113–137.
- Langer, M. C., Nesbitt, S. J., Bittencourt, J. de S., & Irmis, R. B. 2013. Non-dinosaurian Dinosauriforms. *Geological Society, London, Special Publications* **379** doi:10.1144/SP379.9.
- Langer, M.C., Ribeiro, A.M., Schultz, C.L., & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. In S. G. Lucas & J. A. Spielmann, eds. *The Global Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin **41**: 201–218.
- Langer, M.C. & C.L. Schultz. 2000. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil. *Palaeontology* **43**: 633–652.

- Leal, L.A.; Azevedo, S.A.K.; Kellner, A.W.A. & da Rosa, Á.A.S. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa* **690**: 1–24.
- Lee, M. & Worthy, T. 2011. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biology letters*, doi:10.1098/rsbl.2011.0884.
- Lee, M.S.Y. & Spencer, P.S. 1997. Crown-Clades, Key Characters and Taxonomic Stability: When is an Amniote not an Amniote? In S.S. Sumida & K.L.M. Martin, eds. *Amniote Origins: Completing the Transition to Land*. Academic Press, San Diego, 61–84.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae. Vol. 1. Regnum animale*. 10ª edição. Trustees, British Museum of Natural History, Londres. 823 p.
- Long, R.A. & Murry, P.A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **4**: 1–254.
- Lucas, S.G. 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **143**: 347–384.
- Lucas, S.G., Heckert, A.B. & Huber, P. 1998. *Aetosaurus* (Archosauromorpha) from the Upper Triassic of the Newark Supergroup, eastern United States, and its biochronological significance. *Palaeontology* **40**: 1215–1230.
- Madsen, J.H., & Welles, S.P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology. *Utah Geological Survey Miscellaneous Publication* **00-2**: 1–80
- Mantell, G. 1825. Notice on the *Iguanodon*, a Newly Discovered Fossil Reptile, from the Sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **115**: 179–186.
- Mantell, G. 1827. Illustrations of the geology of Sussex: a general view of the geological relations of the southeastern part of England, with figures and descriptions of the fossils of Tilgate Forest. Fellow of the Royal College of Surgeons, London, 92p.
- Mantell, G. 1833. *The Geology of the South-East of England*. Longman Ltd, London.

- Marsh, O.C. 1889. Notice of gigantic horned Dinosauria from the Cretaceous. *American Journal of Science* **38**: 173–175.
- Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundil, R., & Chemale, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *PNAS*, **113**: 509–513
- Martinez, R.N. & Alcober, O.A. 2009. A Basal Sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the Early Evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* **4**: p.e4397.
- Martinez, R.N., Apaldetti, C. & Abelin, D. 2013a. Basal Sauropodomorphs from the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 51–69.
- Martinez, R.N., Apaldetti, C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A. & Abelin, D. 2013b. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 10–30.
- Martinez, R.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.
- Mayor, A., 2000. *The First Fossil Hunters: Paleontology in Greek and Roman Times*. Princeton University Press, Princeton.
- McPhee, B.W., Yates, A.M., Choiniere, J.N., Abdala, F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): Implications for the origins of Sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society* **171**: 151–205.
- McPhee, B.W., Bonnan M.F., Yates, A.M., Neveling, J., Choiniere, J.N. 2015. A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary? *Scientific Reports* **5**: 13224.
- Morris, J. 1843. *A Catalogue of British Fossils*. British Museum, London, 222p.
- Müller, R., Langer, M.C., Aires, A., & Dias-da-Silva, S. 2014. New dinosauriform (Ornithodira, Dinosauromorpha) record from the Late Triassic of Southern Brazil. *Paleontological Research* **18**: 118–121.

- Müller, R.T., Langer, M.C., Cabreira, S.F., Dias-da-Silva, S. 2015. The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil. *Historical Biology* **19**: 656-665.
- Müller, R.T.; da Rosa, Á.A.S.; Roberto-da-Silva, L.; Aires, A.S.S.; Pacheco, C.P.; Pavanatto, A.E.B.; & Dias-da-Silva, S. 2015b. Wachholz, a new exquisite dinosaur-bearing fossiliferous site from the Upper Triassic of southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **61**: 120–128.
- Müller, R.T.; Langer, M.C.; & Dias-da-Silva, S. 2016. Biostratigraphic significance of a new early sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of southern Brazil. *Historical Biology* **29**: 187–202.
- NAA. 1993. Nomina Anatomica Avium. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* **23**. Cambridge, Massachussets, EUA. 770 pp.
- NAV. 1994. Nomina Anatomica Veterinaria. *World Association of Veterinary Anatomists*. Ghent, Bélgica. 198 pp.
- Nesbitt, S.J. 2011. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **352**: 1–292.
- Nesbitt, S.J., Barrett, P.M., Werning, S., Sidor, C.A., & Charig, A.J. 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biology Letters* **9**: 20120949.
- Nesbitt, S.J & Chatterjee, S. 2008. LateTriassic dinosauriforms from the Post Quarry and surrounding areas, west Texas, USA. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **249**: 143–156.
- Nesbitt, S.J., Irmis, R.B. & Parker, W.G. 2007. A critical re-evaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America. *Journal of Systematic Palaeontology* **5**: 209–243.
- Nesbitt, S.J., Smith, N.D., Irmis, R.B., Turner, A.H., Downs, A., & Norell, M.A. 2009. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. *Science* **326**: 1530–1533.

- Nesbitt, S.J., Sidor, C.A., Irmis, R.B., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H., & Tsuji, L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* **464**: 95–98.
- Nesbitt, S.J., Butler, R.J., Ezcurra, M.D., Barrett, P.M., Stocker, M.R., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H., Sidor, C.A., Niedźwiedzki, G., Sennikov, A.G., Charig, A.J. 2017. The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature* **544**: 484–487.
- Niedźwiedzki, G., Brusatte, S.L., Sulej, T., & Butler, R.J. 2014. Basal dinosauriform and theropod dinosaurs from the middle-late Norian (Late Triassic) of Poland: implications for Triassic dinosaur evolution and distribution. *Palaeontology* **57**: 1121–1142.
- Norman, D.B., Crompton, A.W., Butler, R.J., Porro, L.B., & Charig, A.J. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton & Charig, 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* **163**: 182–276.
- Norman, D.B., Witmer, L.M. & Weishampel, D.B. 2004. Basal Ornithischia. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2^a edição). University of California Press, Berkeley, 325–334.
- Novas, F.E., 1986. Un probable terópodo (Saurischia) de la Formación Ischigualasto (Triásico superior), San Juan, Argentina. In *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza* **2**: 1–6.
- Novas, F.E. 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, incertae sedis) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus. *Journal of Paleontology* **63**: 677–690.
- Novas, F.E., 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology* **35**: 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**: 400–423.

- Novas, F.E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**: 723–741.
- Novas, F.E. 1997. Herrerasauridae. In P. J. Currie & K. Padian, eds. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 303–311.
- Novas, F.E. 2004. *Los dinosaurios de la Argentina*. Buenos Aires, 48 pp.
- Novas, F.E., Ezcurra, M.D., Chatterjee, S., & Kuttu, T.S. 2011. New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **101**: 333–349.
- Olshevsky, G. 1991. A revision of the parainfraclass Archosauria Cope, 1869, excluding the advanced Crocodylia. *Mesozoic Meanderings*, **2**: 1–196.
- Owen, R., 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. *Reports of the British Association for the Advancement of Science* **11**: 60–204.
- Padian, K. & Horner, J.R., 2004. Dinosaur physiology. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 660–671.
- Padian, K.A.; de Ricqlès, A. & Horner, J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature* **412**: 405–408.
- Padian, K., Horner, J.R. & de Ricqlès, A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**: 555–571.
- Padian, K., Hutchinson, J.R. & Holtz Jr, T.R. 1999. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 69–80.
- Padian, K. & May, C.L. 1993. The earliest dinosaurs. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin* **3**: 379–381.
- Parker, W.G., Irmis, R.B. & Nesbitt, S.J., 2006. Review of the Late Triassic dinosaur record from Petrified Forest National Park, Arizona. In W. G. Parker, S. R. Ash,

- & R. B. Irmis, eds. *A Century of Research at Petrified Forest National Park: Geology and Paleontology*. Museum of Northern Arizona Bulletin **62**: 160–161.
- Parrish, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**: 287–308
- Paul, G.S. 1984a. The segnosaurian dinosaurs: relics of the prosauropod-ornithischian transition? *Journal of Vertebrate Paleontology* **4**: 507–515.
- Paul, G.S. 1984b. The archosaurs: a phylogenetic study. In W. E. Reif, & F. Westphal, eds. *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. Attempto Verlag, Tübingen, 175–180.
- Paul, G. S. 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Touchstone, New York, 464 pp.
- Peacock, B.R., Sidor, C.A., Nesbitt, S.J., Smith, R.M.H., Steyer, J.S., & Angielczyk, K.D. 2013. New silesaurid from the upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) demonstrates the rapid diversification of Silesauridae (Avenetatarsalia, Dinosauriformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**: 1127–1137.
- Piechowski, R. & Dzik, J. 2010. The axial skeleton of *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**: 1127–1141.
- Plot, R., 1677. *The natural history of Oxford-shire: being an essay toward the natural history of England*, S. Millers, Londres, 366pp.
- Pretto, F.A., Schultz, C.L. & Langer, M.C., 2015. New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa* **39**: 264–273.
- Pretto, F.A.; Veiga, F.H.; Langer, M.C.; & Schultz, C.L. 2016. A juvenile sauropodomorph tibia from “Botucaraí Hill”, Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **19**: 407–414.
- Prieto-Márquez, A., and M. A. Norell. 2011. Redescription of a Nearly Complete Skull of *Plateosaurus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany). *American Museum Novitates* **3727**: 1–58.

- Raath, M.A. 1969. A new coelurosaurian dinosaur from the Forest Sandstone of Rhodesia. *Arnoldia*, **4**: 1–25.
- Raath, M., 1996. Earliest evidence of dinosaurs from central Gondwana. *Memoirs of the Queensland Museum* **39**: 703-709.
- Raath, M.A. 1990. Morphological variation in small theropods and its meaning in systematics: evidence from *Syntarsus rhodesiensis*. In K. Carpenter & P. J. Currie, eds. *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, 91–106.
- Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropods (Dinosauria, Saurischia). *Special Papers in Palaeontology* **69**: 1–213.
- Rauhut, O.W.M. & Hungerbühler, A. 2000. A review of European Triassic theropods. *Gaia* **15**: 75–88.
- Ray, S. & Chinsamy, A. 2002. A theropod tooth from the Late Triassic of southern Africa. *Journal of Bioscience* **27**: 295–298.
- Reig, O.A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriassico superior) de las Provincias de San Juan y La Rioja (Republica Argentina). *Ameghiniana* **3**: 3–20.
- Remes, K. & Rauhut, O.W.M. 2005. The oldest Indian dinosaur *Alwalkeria maleriensis* Chatterjee revised: a chimera including remains of a basal saurischian. In A. W. A. Kellner, D. D. R. Henriques, & T. Rodrigues, eds. *Boletim de Resumos do II Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados*. Museu Nacional, Rio de Janeiro, Série Livros 12, 218.
- De Ricqlès, A., Padian, K. & Horner, J.R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie* **89**: 67–101.
- De Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., & Horner, J.R. 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: Complimentary histological studies in Triassic archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. *Annales de Paléontologie* **94**: 57–76.

- Riley, H. & Stutchbury, S. 1836. A description of various fossil remains of three distinct saurian animals discovered in the autumn of 1834, in the Magnesian Conglomerate on Durdham Down, near Bristol. *Proceedings of the Geological Society of London*, **2**: 397–399.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A. & May, C.L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaios* **16**: 461–481.
- Rogers, R.R., Swisher III, C.C., Sereno, P.C., Monetta, A.M., Forster, C.A., & Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto Tetrapod Assemblage (Late Triassic, Argentina) and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ Dating of Dinosaur Origins. *Science* **260**: 794–797.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago e Londres, 771 pp.
- Romer, A.S. 1966a. *Vertebrate Paleontology* (3ª edição). University of Chicago Press, Chicago e Londres, 468 pp.
- Romer, A.S. 1966b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. I. Introduction. *Breviora*, 247, pp.1–14.
- Romer, A.S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. *Breviora* **378**: 1–10.
- Romer, A.S., 1972a. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus*, gen. et sp. nov., a further thecodont from the Chañares beds. *Breviora* **390**: 1–7.
- Romer, A.S. 1972b. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. *Breviora* **394**: 1–7.
- Sander, P.M. 1997 Teeth and jaw. In P. J. Currie & K. Padian, eds. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 717–725.
- Sander, P.M. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*. **26**: 466–488.

- Sander, P.M. 2013. An evolutionary cascade model for sauropod dinosaur gigantism - overview, update and tests. *PloS one* **8**: p.e78573.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.-M., Gunga, H.-C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F. Preuschoft, H., Rauhut, O.W.M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O., Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **86**: 117–55.
- Sander, P.M. & Clauss, M. 2008. Sauropod gigantism. *Science* **322**: 200–201.
- Sander, P.M.; Klein, N.; Buffetaut, E.; Cuny, G.; Suteethorn, V.; Loeuff, J.L. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid body size acceleration. *Organisms Diversity & Evolution* **4**: 165–173
- Santa Luca, A.P. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum* **79**: 15–211.
- Schultz, C.L. & Langer, M.C. 2007. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. In I.S. Carvalho, R.C.T. Cassab, C. Schwanke, M.A. Carvalho, A.C.S. Fernandes, M.A.C. Rodrigues, M.S.S. Carvalho, M. Arai, M. E. Q. Oliveira, Eds. *Paleontologia: Cenários de Vida, Volume 1*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, 269–282.
- Schultz, C.L., Scherer, C.M. dos S. & Barberena, M.C. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* **30**: 495–498.
- Seebacher, F. 2006. A new method to calculate allometric length-mass of dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 51–60.
- Seeley, H. G. 1887. On the Classification of the Fossil Animals Commonly Named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, **43**: 165–171.
- Senter, P. 2005. Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology* **31**: 373–381.

- Sereno, P.C. 1991a. Basal Archosaurs: Phylogenetic Relationships and Functional Implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**: 1–53.
- Sereno, P.C. 1991b. *Lesothosaurus*, “fabrosaurids”, and the early evolution of the Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **11**:168–197.
- Sereno, P.C. 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**: 425–450.
- Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **25**: 435–489.
- Sereno, P.C. 1999. The Evolution of Dinosaurs. *Science*, **284**: 2137–2147.
- Sereno, P.C. 2007a. The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report. *Historical Biology* **19**: 145–155.
- Sereno, P.C. 2007b. Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). In P. M. Barrett & D. J. Batten, eds. *Evolution and Paleobiology of Early Sauropodomorph Dinosaurs. Special Papers in Palaeontology* **77**: 261–289.
- Sereno, P.C. 2012. Taxonomy, Morphology, Masticatory Function and Phylogeny of Heterodontosaurid Dinosaurs. *ZooKeys* **226**: 1–225.
- Sereno, P.C. & Arcucci, A.B., 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**: 385–399.
- Sereno, P.C. & Arcucci, A.B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* **14**: 53–73.
- Sereno, P.C., Forster, C.A., Rogers, R.R., & Monetta, A.M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria. *Nature* **361**: 64–66.

- Sereno, P.C., Martínez, R.N. & Alcober, O.A. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 83–179.
- Sereno, P.C. & Novas, F.E. 1992. The Complete Skull and Skeleton of an Early Dinosaur. *Science* **258**: 1137–1140.
- Sereno, P.C. & Novas, F.E. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**: 451–476.
- Soares, M.B., Schultz, C.L. & Horn, B.L.D. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências* **83**: 329–354.
- Sömmerring, S.T. von 1812. Über einen *Ornithocephalus*. *Denkschriften der königlichen bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Physische Klasse* **3**: 89–158.
- Sookias, R.B.; Butler, R.J. & Benson, R.B.J. 2012. Rise of dinosaurs reveals major body-size transitions are driven by passive processes of trait evolution. *Proceedings of the Royal Society B* **279**: 2180–2187.
- Steel, R., 1970. Saurischia. In O. Kuhn, ed. *Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 14*. Fischer-Verlag, Stuttgart , 1–88.
- Stipanovic, P.A. & Marsicano, C.A. 2002. Léxico estratigráfico de la Argentina: Triásico vol. 8. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, 370 pp.
- Sues, H.-D. 1990. Staurikosauridae and Herrerasauridae. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 143-147.
- Sues, H.-D. 1997. Continental tetrapods of the Early Mesozoic. In J. O. Farlow & M. K. Brett-Surman, eds. *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington, 627–643.
- Sues, H.-D., R. R. Reisz, S. Hinic, and M. A. Raath. 2004. On the skull of *Massospondylus carinatus* Owen, 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from

- the Elliot and Clarens formations (Lower Jurassic) of South Africa. *Annals of Carnegie Museum* **73**: 239–257.
- Sues, H.-D. & Fraser, N.C. 2010. *Triassic Life on Land - The Great Transition*, Columbia University Press, New York, 224pp.
- Sullivan, R.M. & Lucas, S.G. 1999. *Eucoelophysis baldwini*, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of *Coelophysis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 81–90.
- Therrien, F. & Henderson, D.M. 2007. My theropod is bigger than yours... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: 108–115.
- Thulborn, R.A. 1971. Origins and evolution of ornithischian dinosaurs. *Nature* **234**: 75–78.
- Thulborn, R.A. 1972. The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology* **15**: 29–60.
- Thulborn, R.A. 1975. Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds. *Australian Journal of Zoology*, **23**: 249–270.
- Tillyard, R.J. 1918. Mesozoic Insects of Queensland. No. 3 Odonata and Protodonata. *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **43**: 417–436.
- Tykoski, R.S. & Rowe, T. 2004. Ceratosauria. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 47–70.
- Tykoski, R. 2005. *Osteology, ontogeny, and relationships of the coelophysoid theropods*. Tese (doutorado), The University of Texas, Austin. 553 pp.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2ª edição). University of California Press, Berkeley, 259–322.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Galton, P.M. 2007. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs.

- In P. M. Barrett & D. J. Batten, eds. *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs*. Special papers in Palaeontology **77**: 57–90.
- Vickaryous, M.K., Maryanska, T. & Weishampel, D.B. 2004. Ankylosauria. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2^a edição). University of California Press, Berkeley, 363–392.
- Walker, A.D. 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **244**: 361–79.
- Walker, A.D. 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **248**: 53–134.
- Walker, A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **257**: 323–72.
- Wang, S.C. & Dodson, P. 2006. Estimating the diversity of dinosaurs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 13601–13605.
- Warrington, G., Audley-Charles, M.G., Elliott, R.E., Evans, W.B., Ivimey-Cook, H.C., Kent, P.E., Robinson, P.L., Shotton, F.W. & Taylor, F.M. 1980. A correlation of Triassic rocks in the British Isles. *Geological Society, London, Special Report No. 13*, 78 pp.
- Weishampel, D.B. & Witmer, L.M. 1990. *Lesothosaurus*, *Pisanosaurus* and *Technosaurus*. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 416–425.
- Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. 2004. Introduction. In D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska, eds. *The Dinosauria* (2^a edição). University of California Press, Berkeley, 1–3.
- Welles, S.P. 1984. *Dilophosaurus wetherelli* (Dinosauria, Theropoda), osteology and comparison. *Palaeontographica, Abteilung A* **185**: 85–180.
- Wellnhofer, P. 1978. Pterosauria. *Handbuch der Palaeo-herpetologie, Teil 19*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 82 pp.

- Wellnhofer, P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica* **187**: 105–182.
- Whiteside, J.H.; Lindström, S.; Irmis, R.B.; Glasspool, I.J.; Schaller, M.F.; Dunlavey, M.; Nesbitt, S.J.; Smith, N.D.; Turner, A. H. 2015. Extreme ecosystem instability suppressed tropical dinosaur dominance for 30 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 7909–7913.
- Woodward, A.S. 1907. On a New Dinosaurian Reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. *Quarterly Journal of the Geological Society* **63**: 140–144.
- Xu, X., Zhou, Z. & Wang, X., 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature* **408**: 705–708.
- Yates, A.M. 2003a. A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* **1**: 1–42.
- Yates, A.M. 2003b. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology*, **46**: 317–337.
- Yates, A.M. 2004. *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism among sauropodomorph dinosaurs. *Postilla* **230**: 1–58.
- Yates, A.M. 2007a. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton. *Historical Biology* **19**: 93–123.
- Yates, A.M. 2007b. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* **77**: 9–55.
- Yates, A.M. & Kitching, J.W. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **270**: 1753–1758.

- Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F., & Chemale, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* **161**: 85–105.
- Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X., & Sullivan, C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* **455**: 1105–1108.