

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**DESCRIÇÃO E ESTUDO DE NOVOS ESPÉCIMES DE *PRESTOSUCHUS*
CHINIQUENSIS (ARCHOSAURIA, RAUISUCHIA) DO AFLORAMENTO “SANGA
DA ÁRVORE”, MUNICÍPIO DE SÃO PEDRO DO SUL, REGIÃO DE XINIQUÁ,
ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

MARCEL BAÊTA LACERDA

ORIENTADOR - Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

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

**DESCRIÇÃO E ESTUDO DE NOVOS ESPÉCIMES DE *PRESTOSUCHUS*
CHINIQUENSIS (ARCHOSAURIA, RAUISUCHIA) DO AFLORAMENTO “SANGA
DA ÁRVORE”, MUNICÍPIO DE SÃO PEDRO DO SUL, REGIÃO DE XINIQUÁ,
ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

MARCEL BAÊTA LACERDA

ORIENTADOR - Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Julia B. Desojo– Museu Argentino de Ciências Naturales

Profa. Dr. Sergio A. A. K. Azevedo –Museu Nacional / UFRJ

Prof. Dr. José Eduardo F. Dornelles – Universidade Federal de Pelotas/ UFPel

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito
parcial para a obtenção do título de Mestre em Ciências.

Porto Alegre – 2012

Lacerda, Marcel Baêta

Descrição e estudo de novos espécimes de *Prestosuchus Chiniquensis* (Archosauria, Rausuchia) do afloramento "Sanga Da Árvore", município de São Pedro Do Sul, região de Xiniquá, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. / Marcel Baêta Lacerda. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2012.

[157 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2012.

Orientação: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

1. Paleontologia. 2. Rausuchia. 3. *Prestosuchus Chiniquensis*.
4. Formação Santa Maria. 5. Archosauria. I. Título.

Catalogação na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS

Renata Cristina Grun CRB 10/1113

Aos meus pais, Vivan e Mauro

AGRADECIMENTOS

Com o mestrado, eu aprendi que, mesmo sendo o foco deste processo a elaboração de uma dissertação, a vivência, o conhecimento e a experiência adquirida durante esta jornada são tão relevantes quanto o resultado do trabalho em si. Ao longo desta época, tive importante apoio da minha família, principalmente de minha mãe, Vivian, que sempre apoiou meu interesse pela paleontologia e a ciência, e de meu pai, Mauro, que entre outras coisas, me ensinou a gostar do ambiente acadêmico. Infelizmente, está além das minhas capacidades poder expressar o quão grato eu sou pelo apoio e a importância deles na minha vida. Eu agradeço também aos meus avôs, Ney e Mauro, e minhas avós, Éclair e Ana Maria, por me apoiarem de sua maneira e pelo carinho que eles sempre me demonstraram, independente do caminho profissional que eu escolhi. Também sou muito grato apoio de meus padrinhos, irmãos, tios e primos. Sem todo este apoio e suporte, eu tenho certeza que não teria conseguido realizar esta etapa de meu sonho profissional.

Eu agradeço a CAPES pelo incentivo financeiro, através da bolsa de mestrado, que permitiu me dedicar integralmente a pesquisa e elaboração desta dissertação.

Eu agradeço ao meu orientador Dr. Cesar Schultz pelo apoio, discussões e encorajamento ao longo do processo de elaboração desta dissertação. Eu sou muito grato à Dra. Bianca Mastrantonio pela amizade, ajuda e as discussões que surgiram ao longo da elaboração desta dissertação. Sou grato também a Dra. Marina Bento Soares pelo apoio e o convívio.

Eu sou muito grato às pessoas que conheci na paleontologia que contribuíram para minha formação. Agradeço ao prof. Fernando Sedor e ao Dr. Eliseu Dias, que sempre serão meus professores e, mais importante, meus amigos. Agradeço aos meus amigos do museu da UFPR e hoje, colegas de profissão, David, Victor e Renata, pelo convívio e pelo apoio tanto na paleontologia quanto na vida. Sou muito grato ao Alexandre Liparini e ao Marco Aurélio França, pela ajuda com moradia quando eu me mudei para Porto Alegre e pela amizade derivada desde então. Sou muito grato pelos colegas e amigos que conheci na paleontologia no Rio Grande do Sul, principalmente a Emilia, Felipe, Paula, Leonardo, Daniel, Ana, Alessandra e Marcel Neves.

Também agradeço meus amigos André, Rodrigo, Thomas, Gustavo, Denis, Guilherme, William, Vicente, Gustavo Pagode, Juliane, Cláudia, Ana Modesto, Ricardo, Alexandre e Gabriela pela amizade ao longo de mais de 15 anos de incontáveis histórias e momentos que nunca vou esquecer, muitos dos quais me fazem rir até hoje.

“Eu me encontrava na situação de um homem a quem haviam dado os restos incompletos, misturados e mutilados de várias centenas de esqueletos que deviam pertencer a uns vinte e pouco tipos de animais, onde cada osso deveria ser retornado junto a aqueles com quem normalmente se associava, era quase como uma ressurreição em pequena escala, e eu não possuía a trombeta todo-poderosa, mas as leis imutáveis que regem os seres vivos a substituiu, e, então, quando a anatomia comparada falou, cada osso, cada fragmento de osso, foi para seu devido lugar...”

- Barão George Cuvier, 1834

RESUMO

Uma assembleia fóssil foi descoberta no início dos anos noventa no afloramento “Sanga da Árvore”. Este afloramento consiste em uma série de ravinas que expõe camadas pelíticas vermelhas da Formação Santa Maria e está localizado na região de Xiniquá (=Chiniquá), entre os Municípios de São Pedro do Sul e Mata, no Estado do Rio Grande do Sul. Esta assembleia é formada por elementos do esqueleto axial e apendicular de espécimes com diferentes morfologias. Uma parte desta assembleia, designada CPEZ-239a, foi descrita como *Archeopelta arborensis*, uma nova espécie de Doswelidae, enquanto a outra foi designada como CPEZ-239b. Esta última é composta por dois crânios incompletos e desarticulados, além de materiais pós-cranianos na maioria desarticulados, abrangendo uma série incompleta de vértebras cervicais, ossos dos apêndices locomotores, da cintura escapular e vários osteodermas que estão ainda em posição de articulação com as respectivas vértebras. O presente trabalho visa à descrição detalhada e a determinação dos espécimes da assembleia CPEZ-239b, com base em comparações com espécimes depositados em coleções científicas e figurados na literatura. Este estudo resultou na determinação de CPEZ-239b como pertencendo à espécie *Prestosuchus chiniquensis*, um rauissúquio. Esta hipótese foi corroborada por análise filogenética. As variações encontradas entre os espécimes estudados em comparação com os materiais descritos para este táxon são discutidas do ponto de vista da variação ontogenética e intraespecífica, contribuindo com o conhecimento sobre este táxon.

ABSTRACT

A fossil assemblage was discovered in early nineties at the “Sanga da Árvore” outcrop. This outcrop consists of a series of ravines that display the red peletic layers of the Santa Maria Formation and is located in the Xiniquá (=Chiniquá) region, between the cities of São Pedro do Sul and Mata, in the Rio Grande do Sul State. This assemblage is composed of axial and apendicular elements that are morphologically different. Part of this assemblage, designated CPEZ-239a, was described as *Archeopelta arborensis*, a new species of Doswelidae, while the other part was designated CPEZ-239b. This part is composed of two incomplete and disarticulated skulls, with mostly disarticulated post cranial elements, that consists of a incomplete series of cervical vertebra, limb and griddle elements and osteoderms that are still articulated with their respective vertebrae. Here we present a detailed description and the taxonomic determination of the specimens of the CPEZ-239b assemblage, based on comparative studies using specimens in scientific collections and described in the literature. This study established that CPEZ-239b belonged to the species *Prestosuchus chiniquensis*, a rauisuchian. This hypothesis corroborated when tested using phylogenetic analysis. The variations encountered among the studied specimens and the ones described in the literature are also discussed, with consideration on ontogenetic and intraspecific variation, contributing to the knowledge on this táxon.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Mapa paleogeográfico indicando a distribuição de algumas espécies de “rauissuquídeos”..... | 13 |
| Figura 2. Listagem dos diferentes “rauissúquios” descritos até o momento..... | 15 |
| Figura 3. Esquema indicando a evolução do tarso em arcossauros..... | 21 |
| Figura 4. Proposta filogenética de Gauthier (1986)..... | 23 |
| Figura 5. Proposta filogenética de Benton & Clark (1988)..... | 24 |
| Figura 6. Proposta filogenética de Parrish (1993)..... | 26 |
| Figura 7. Proposta filogenética de Juul (1994)..... | 27 |
| Figura 8. Proposta filogenética de Gower (2002)..... | 31 |
| Figura 9. Proposta filogenética de Nesbitt (2003)..... | 32 |
| Figura 10. Proposta filogenética de Gower e Nesbitt (2006)..... | 34 |
| Figura 11. A árvore de consenso dos dois cladogramas mais parcimoniosos da análise de Weinbaum & Hungerbühler (2007)..... | 35 |
| Figura 12. Proposta filogenética de Nesbitt (2007)..... | 36 |
| Figura 13. Análise filogenética de consenso estrito proposta por Brusatte <i>et al.</i> (2010) | 40 |
| Figura 14. Proposta filogenética de Gauthier <i>et al.</i> (2011)..... | 43 |
| Figura 15. Proposta filogenética de Nesbitt (2011)..... | 44 |
| Figura 16. Porção do rosto de vários arcossauros em vista lateral esquerda, indicando a variação das aberturas adicionais..... | 47 |
| Figura 17. Mapa indicando a área da Bacia do Paraná na América do Sul..... | 48 |
| Figura 18. Tabela comparativa apresentando as seis propostas estratigráficas para o Triássico brasileiro..... | 50 |
| Figura 19. Síntese da Bioestratigrafia e Litoestratigrafia dos estudos sobre o Triássico do Brasil e da Argentina..... | 52 |
| Figura 20. Mapa indicando a localidade entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata onde está o afloramento “Sanga da Árvore” | 55 |

| | |
|---|----|
| Figura 21. Foto do afloramento com a árvore de Timbaúva no centro..... | 56 |
| Figura 22. Foto do afloramento tirado alguns metros atrás da borda da elevação..... | 57 |
| Figura 23. Foto e ilustração do crânio e mandíbula de UFRGS-PV-0156- T..... | 59 |
| Figura 24. Reconstrução do esqueleto de <i>Rauisuchus tiradentes</i> (Lautenschlager, 2008)..... | 60 |
| Figura 25. Foto e ilustração do crânio de <i>Decuriasuchus quartacolonía</i> e reconstrução do esqueleto..... | 62 |
| Figura 26. Elementos preservados de <i>Archeopelta arborensis</i> (Desojo <i>et al.</i> , 2011)..... | 64 |
| Figura 27. Foto de um exemplo do dano devido ao ácido combinado com a presença de muitas concreções no material estudado..... | 65 |
| Figura 28. Tabela com todos os elementos presentes em CPEZ-239b..... | 66 |
| Figura 29: Desenho composto com todos os ossos presentes na assembléia CPEZ-239b..... | 67 |
| Figura 30. Foto e ilustração do conjunto A em vista dorsal..... | 69 |
| Figura 31: Detalhe da porção anterior do rosto do Conjunto A em vista lateral direita..... | 70 |
| Figura 32: Fotos e ilustrações dos ossos do Conjunto A em vista lateral direita e esquerda..... | 71 |
| Figura 33. Foto e Ilustração do Conjunto B em vista dorsal..... | 75 |
| Figura 34. Foto e Ilustração do Conjunto B em vista lateral direita..... | 77 |
| Figura 35. Foto (e ilustração) do Conjunto B em vista latero-ventral esquerda..... | 79 |
| Figura 36. Foto e Ilustração do Conjunto B em vista occipital..... | 80 |
| Figura 37. Fotos e Ilustrações do maxilar esquerdo desarticulado..... | 81 |
| Figura 38. Fotos e Ilustrações do maxilar direito desarticulado..... | 82 |
| Figura 39. Fotos e Ilustrações dos maxilares direito e esquerdo isolados em vista dorsal..... | 83 |
| Figura 40. Fotos do nasal direito e esquerdo desarticulados em vista dorsal..... | 84 |
| Figura 41. Foto em vista ventral de um conjunto de vértebras cervicais com o lacrimal e pré-frontal esquerdo associado..... | 85 |
| Figura 42. Fotos e ilustrações do ramo mandibular direito incompleto..... | 86 |
| Figura 43. Fotos e ilustrações do ramo mandibular esquerdo incompleto..... | 87 |

| | |
|--|-----|
| Figura 44. Hemi-mandíbula esquerda desarticulada com detalhe da área com o dente não eclodido..... | 88 |
| Figura 45. Fotos e ilustração da porção posterior incompleta da uma mandíbula esquerda..... | 89 |
| Figura 46. Vértex e costelas cervicais presentes em CPEZ-239b, separadas em 3 conjuntos diferentes... 90 | |
| Figura 47. Fotos e ilustrações dos dois conjuntos contendo apenas os dois conjuntos de vértebras cervicais..... | 91 |
| Figura 48. Fotos e ilustrações apenas da vértebra C6 em vista anterior e de apenas a vértebra C8 em vista posterior..... | 93 |
| Figura 49. Outras vértebras incompletas da assembleia CPEZ-239b..... | 94 |
| Figura 50. Duas costelas cervicais esquerdas isoladas em vista lateral..... | 95 |
| Figura 51. Fragmento de um coracóide+escápula, estando preservado toda a área da fossa glenóide e um fragmento de lâmina escápula em vista lateral..... | 97 |
| Figura 52. Uma porção ventral de um ísquio esquerdo e fragmento de um processo anterior do ílio direito..... | 98 |
| Figura 53. Fotos e ilustração do úmero direito..... | 100 |
| Figura 54. Fotos e ilustrações do fêmur esquerdo..... | 101 |
| Figura 55. Fragmento distal de um fêmur direito..... | 102 |
| Figura 56. Porção proximal incompleta de uma ulna direita..... | 103 |
| Figura 57. Fotos e ilustrações da tíbia esquerda..... | 104 |
| Figura 58. Foto do ramo mandibular desarticulado direito com falanges associadas, antes da etapa de preparação mecânica..... | 105 |
| Figura 59. Foto das falanges depois de preparadas..... | 105 |
| Figura 60. Foto do quinto metatarsal direito..... | 106 |
| Figura 61. Pré-maxilares de alguns táxons de “rauissuquídeos”..... | 108 |
| Figura 62. Ilustração apresentando a reconstrução hipotética dos processos do nasal, do pré-maxilar esquerdo e indicando a possível posição original do pré-maxilar direito em relação ao maxilar direito..... | 110 |
| Figura 63. Foto do pré-maxilar e maxilar esquerdos de <i>Prestosuchus chiniquensis</i> UFRGS-PV0629T em vista lateral..... | 110 |

| | |
|--|-----|
| Figura 64. Ossos maxilares de diferentes táxons de “rauissuquídeos” | 112 |
| Figura 65. Ossos nasais de alguns táxons de “rauissuquídeos” | 113 |
| Figura 66. Lacrimais e pré-frontais de alguns táxons de “rauissuquídeos” | 114 |
| Figura 67. Hemi-mandíbulas de diferentes táxons de “rauissuquídeos” | 116 |
| Figura 68. Vértèbras cervicais de alguns táxons de “rauissuquídeos”. | 117 |
| Figura 69. Osteodermes de diferentes “rauissuquídeos” | 119 |
| Figura 70. Úmeros de algumas espécies de “rauissuquídeos”: | 120 |
| Figura 71. Fêmures de algumas espécies de “rauissuquídeos” | 121 |
| Figura 72. Tíbias e fíbulas de alguns táxons de “rauissuquídeos” | 122 |
| Figura 73. Árvore de consenso de regra da maioria obtida da análise filogenética de CPEZ-239b..... | 124 |

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 13 |
| 2. ESTADO DA ARTE..... | 17 |
| 2.1. Histórico das pesquisas acerca dos “Rauissúquios” | 17 |
| 2.2. Características mais usadas para definir os “rauissuquídeos” | 45 |
| 2.2.1. Abertura adicional no crânio..... | 45 |
| 3. GEOLOGIA..... | 47 |
| 3.1. Contexto estratigráfico..... | 47 |
| 3.2. A litoestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul..... | 49 |
| 3.3. A bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul..... | 50 |
| 3.4. Horizonte estratigráfico..... | 54 |
| 4. OS “RAUISSUQUÍDEOS” DA FORMAÇÃO SANTA MARIA..... | 57 |
| 5. OBJETIVOS..... | 62 |
| 5.1. Objetivo principal..... | 62 |
| 5.2. Objetivos secundários..... | 63 |
| 6. Materiais e Métodos..... | 63 |
| 6.1 A assembleia CPEZ-239b..... | 64 |
| 6.2. Preparação do Material..... | 64 |
| 6.3. Desenhos..... | 65 |
| 6.4. Descrição Osteológica..... | 66 |
| 6.5. Estudo morfológico comparativo e análise filogenética..... | 67 |
| 6.5.1. Espécimes da coleção da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS descritos para “Rauisuchia” | 67 |
| 6.5.2. Espécimes descritos na literatura..... | 67 |

| | |
|--|------------|
| 6.5.3. Análise filogenética..... | 68 |
| 7. OSTEOLOGIA..... | 68 |
| 7.1. Esqueleto Axial..... | 68 |
| 7.1.1. Conjunto A..... | 68 |
| 7.1.2. Conjunto B..... | 74 |
| 7.1.3. Elementos desarticulados do crânio..... | 81 |
| 7.1.4. Coluna vertebral..... | 89 |
| 7.2. Esqueleto Apendicular..... | 95 |
| 7.2.1. Cinturas..... | 95 |
| 7.2.2. Elementos da cintura pélvica..... | 97 |
| 7.2.3. Elementos dos propódios..... | 98 |
| 7.2.4. Elementos dos epipódios..... | 102 |
| 7.2.5. Elementos dos autopódios..... | 104 |
| 7.2.6. Elementos não identificados..... | 106 |
| 8. RESULTADOS..... | 106 |
| 8.1. Análise taxonômica..... | 106 |
| 8.2. Estudo Morfológico Comparativo..... | 107 |
| 8.2.1.: Esqueleto Axial..... | 107 |
| 8.2.2. Esqueleto Apendicular..... | 119 |
| 8.3. Análise Filogenética..... | 123 |
| 8.3.1. Resultado da Análise filogenética..... | 124 |
| 9. DISCUSSÃO..... | 125 |
| 10. CONCLUSÃO..... | 129 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 131 |
| APÊNDICE 1..... | 143 |

| | |
|----------------------|-----|
| ANEXO 1 | 146 |
| ANEXO 2 | 154 |

1. INTRODUÇÃO

Os “rauisúquios” representam um grupo não muito bem entendido de arcossauros pseudosúquios restritos do Meso até o Neotriássico (NESBITT, 2011). Historicamente, as formas maiores tem sido interpretados como os grandes predadores de topo de cadeia do Triássico, ocupando um nicho que, a partir do Jurássico, pertenceria aos grandes dinossauros terópodes (e.g. CHATTERJEE, 1985; GOWER, 2000). Entretanto, descobertas mais recentes evidenciam a grande diversidade morfológica deste grupo, incluindo predadores quadrúpedes de grande porte (e.g. *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*) que formariam o clado dos “rauisuquídeos”, enquanto que formas cursoriais similares a dinossauros (e.g. *Effigia*, *Poposaurus*), táxons com “velas dorsais” (*Arizonasaurus*, *Ctenosauriscus*) e até formas possivelmente adaptadas ao ambiente marinho (*Qianosuchus*) formariam o grupo dos “poposaurídeos” (WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007; BRUSATTE *et al.* 2010; NESBITT, 2011).

Fósseis deste grupo não foram encontrados, até o momento, apenas na Oceania e na Antártica (BENTON, 1986) (Figura 1). Na América do Sul, os “rauisúquios” são encontrados apenas na Argentina e no Brasil, mais especificamente na porção média da Formação Santa Maria (Bacia do Paraná) do Estado do Rio Grande do Sul (Figura 2).

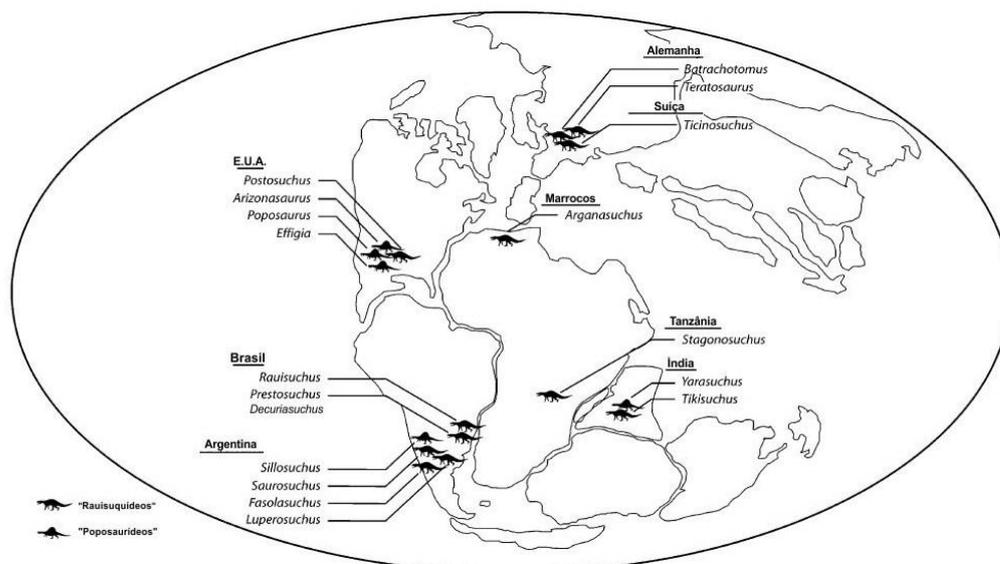


Figura 1. Mapa paleogeográfico indicando a distribuição de algumas espécies de “rauisúquios”. Modificado de Lautenschlager e Desojo (2011).

Fora do Rio Grande do Sul, o único registro seria de uma pegada atribuída à icnoespécie *Isochirotherium* sp. por Leonardi (1980) que foi originalmente atribuída a formas raiisuquianas, mas foi posteriormente reinterpretada como sendo duas pegadas sobrepostas da icnoespécie *Grallator*, atribuída a uma forma dinossauriana bípede (LEONARDI & CARVALHO, 2000).

Atualmente, não há um consenso sobre a definição taxonômica de “Rauisuchia” e quais famílias fariam parte deste grupo. Esta questão é abordada em propostas como a de Brusatte *et al.* (2010), onde são utilizados os termos “rauissuquídeos” e “rauissúquios” entre aspas porque se referem a todos os táxons que são comumente considerados membros deste grupo (Figura 2), independente de formarem ou não um clado monofilético, enquanto que Rauisuchia se refere especificamente a um clado composto por todos os táxons de “rauissuquídeos”. Estes autores utilizam esta designação porque muitas análises filogenéticas resultam em um Rauisuchia monofilético (*e.g.* Nesbitt, 2003; Brusatte *et al.* 2010) mas outros autores utilizam “rauissuquídeos” com uma conotação parafilética (WEINBAUM & HUNGERBÜHLER, 2007, GAUTHIER *et al.*, 2011, NESBITT, 2011) e recomendam seu desuso devido a este fator (NESBITT, 2011).

O problema da interpretação taxonômica deste grupo deve-se, em parte, à condição fragmentária e incompleta da grande maioria dos espécimes descritos para este grupo, o que gera muita divergência nas filogenias. Na literatura, existem hipóteses que interpretam os Rauisuchia como um grupo monofilético, polifilético ou parafilético. Estas incertezas motivaram alguns pesquisadores a pedir cautela quanto às propostas filogenéticas deste grupo, argumentando que o conhecimento da morfologia e o material até o momento descrito para “rauissúquios” ainda não era o apropriado para efetuar, de forma ideal, uma interpretação filogenética (GOWER, 2000).

Como esta questão nomenclatural não adentra o problema abordado nesta dissertação, o presente trabalho seguirá o padrão discutido por Brusatte *et al.* (2010) onde os termos “rauissuquídeos” e “rauissúquios” são usados entre aspas para se referir a todas as formas comumente atribuídas a este grupo, incluindo táxons considerados poposaurídeos. A separação é necessária em alguns casos devido à atribuição taxonômica, mas isto será indicado conforme necessário. A designação Rauisuchia não terá aspas conforme o discutido acima.

| TAXON | AUTOR | HORIZONTE ESTRATIGRÁFICO | IDADE | LOCALIZAÇÃO |
|-------------------------------------|----------------------------------|---|------------------------------|-------------------------|
| <i>Teratosaurus suevicus</i> | V. Meyer 1861 | Stubensandstein | Noriano | S Alemanha |
| <i>Poposauros gracilis</i> | Mehl 1915 | Fm. Popo Agie | Meso-Neocarniano à Eonoriano | SW Estados Unidos |
| <i>Stagonosuchus nyassicus</i> | Huene 1938b | Fm. Manda | Anisiano | Tanzânia |
| <i>Rauisuchus tiradentes</i> | Huene 1942 | Fm. Santa Maria (Cenozona de Rhynchosauria) | Carniano | S Brasil |
| <i>Prestosuchus chiniquensis</i> | Huene 1942 | Fm. Santa Maria (Cenozona de Therapsida) | Ladiniano | S Brasil |
| <i>Prestosuchus loricatus</i> | Huene 1942 | Fm. Santa Maria (Cenozona de Therapsida) | Ladiniano | S Brasil |
| <i>Procerosuchus celer</i> | Huene 1942 | Fm. Santa Maria (Cenozona de Therapsida) | Ladiniano | S Brasil |
| <i>Hoplitosuchus rauli</i> | Huene 1942 | Fm. Santa Maria (Cenozona de Rhynchosauria) | Carniano | S Brasil |
| <i>Saurosuchus galilei</i> | Reig 1959 | Fm. Ischigualasto | Carniano | NW Argentina |
| <i>Fenhosuchus cristatus</i> | Young 1964 | Fm. Ehrmaying superior | Triássico Médio | China |
| <i>Ticinosuchus ferox</i> | Krebs 1965 | “Grenzbitumenhorizont” e equivalentes | Anisiano/Ladiniano | Suíça N Itália |
| <i>Luperosuchus fractus</i> | Romer 1971 | Fm. Los Chañares | Ladiniano | NW Argentina |
| <i>Lotosaurus adentus</i> | Zhang 1975 | Fm. Batung | Triássico Médio | China |
| <i>Fasolasuchus tenax</i> | Bonaparte 1978 | Fm. Los Colorados (La Esquina) | Neonoriano | NW Argentina |
| <i>Heptasuchus clarki</i> | Dawley, Zawiskie & Cosgriff 1979 | Fm. Popo Agie | Meso-Neocarniano | Wyoming, Estados Unidos |
| <i>Vjushkovisaurus berdjanensis</i> | Ochev 1982 | Donguz Svita | Anisiano-Eoladiniano | W Russia |
| <i>Bromsgroveia walkeri</i> | Galton 1985 | Fm. Bromsgrove Sandst. | Anisiano | Inglaterra |
| <i>Postosuchus kirkpatricki</i> | Chatterjee 1985 | “Dockum Group +” | Mesocarniano-Noriano | SW Estados Unidos |
| <i>Jushatyria vjushkovi</i> | Kalandadze & Sennikov 1985 | Bukobay Svita | Meso-Neoladiniano | W Russia |
| <i>Energosuchus garjainovi</i> | Ochev 1986 | Bukobay Svita | Meso-Neo Ladiniano | W Russia |
| <i>Tikisuchus romeri</i> | Chatterjee & Majumdar 1987 | Fm. Tiki | Carniano | Índia Central |
| <i>Vytshgedosuchus zhesartensis</i> | Sennikov 1988 | U. Yarenga Horizont | Neo-Olenekiano | W Russia |
| <i>Dongusuchus efremovi</i> | Sennikov 1988 | Donguz Svita | Anisiano-Eoladiniano | W Russia |
| <i>Tsylmosuchus jakovlevi</i> | Sennikov 1990 | U. Vetluga Super-Horizont | Olenekiano | W Russia |

| | | | | |
|--|---------------------------|---|---------------------------|-----------------------------------|
| <i>Tsylimosuchus samariensis</i> | Sennikov 1990 | U. Vetluga Super-Horizont | Olenekiano | W Russia |
| <i>Tsylimosuchus donensis</i> | Sennikov 1990 | Yarenga Horizont | Olenekiano | W Russia |
| <i>Jaikosuchus magnus</i> | Sennikov 1990 | Yarenga Horizont | Olenekiano | W Russia |
| <i>Lythrosuchus langstoni</i> | Long & Murry 1995 | Dockum Group | ? Meso Carniano | Texas, Estados Unidos |
| <i>Chatterjeea elegans</i> | Long & Murry 1995 | Dockum Group | Eo/Mesocarniano-Eonoriano | SW Estados Unidos |
| <i>Sillosuchus longicervix</i> | Alcober & Parrish 1997 | Fm. Ischigualasto | Carniano | NW Argentina |
| <i>Batrachotomus kupferzellensis</i> (“Kupferzeller Rausisuchier”) | Gower 1999 (Wild 1980) | Lettenkeuper | Neoladiniano | S Alemanha |
| <i>Polonosuchus silesiacus</i> | (Sulej, 2005) | Krasiejów | Neocarniano | Polônia |
| <i>Yarasuchus deccanensis</i> | Sen, 2005 | Fm. Yerrapalli | Anisiano | Índia |
| <i>Arizonasaurus babbitti</i> | Welles 1947 | Fm. Moenkopi | Eo/Meso Triássico | Arizona, Estados Unidos |
| <i>Arganasuchus dutuiti</i> | Jalil & Peyer, 2007 | Fm. Timezgadiouine | Carniano | Marrocos |
| <i>Postosuchus alisonae</i> | Peyer <i>et al.</i> 2008 | Associação de litofacies II | Neocarniano – Eonoriano | Carolina do norte, Estados Unidos |
| <i>Decuriasuchus quartacolonia</i> | França <i>et al.</i> 2011 | Cenozona de <i>Dinodontosaurus</i> , Fm Santa Maria | | S Brasil |

Figura 2. Listagem dos diferentes “rauissúquios” e popossaurídeos descritos até o momento. (modificado de Gower (2000)).

O presente trabalho trata da descrição, análise e atribuição taxonômica de parte de uma assembléia fóssil descoberta no início dos anos noventa na região de Xiniquá, Triássico Médio do Rio Grande do Sul. Estes fósseis apresentam características que permitiram sua atribuição preliminar aos “rauissúquios”, mas que não haviam sido descritos formalmente. A descrição destes novos espécimes de “rauissúquios” contribui com conhecimento deste grupo com novas características e apresenta possíveis variações ontogenéticas ou de dimorfismo neste táxon.

2. ESTADO DA ARTE:

2.1: Histórico das pesquisas acerca dos “Rauissúquios”

Apesar da existência de alguns restos ósseos mais antigos, os quais apenas recentemente passaram a ser interpretadas como “rauissúquios” (*Teratosaurus suevicus*, Meyer 1861 e *Poposauris gracilis*, Mehl 1915) e de alguns icnofósseis (*Chirotherium Barthii* Kaup, 1835, re-interpretado por Soergel em 1925 como marcas de “tecodontes pseudossúquios” [BUFFETAUT, 1987]), podemos considerar que o estudo dos “rauissúquios” teve realmente início com os trabalhos do paleontólogo alemão Frederich von Huene, que publicou uma série de artigos, sob forma de fascículos, entre 1935 até 1942. Destes fascículos, aquele publicado em 1938 (HUENE, 1938) apresenta a descrição dos materiais de arcossauros coletados em expedições efetuadas entre os anos de 1928 e 1929 no interior do Estado do Rio Grande do Sul, incluindo os novos táxons: *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Procerosuchus celer*, *Rauisuchus tiradentes*, *Hoplitosuchus raui*, *Rhadinosuchus gracilis* e *Spondylosoma abscoditum*.

Em outra publicação (1938b), Huene criou a Família Rauisuchidae, que seria composta pelos táxons *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus* e *Procerosuchus celer*, todos da região de Xiniquá (às vezes escrito como Chiniquá) próxima ao município de São Pedro do Sul, e ainda *Rauisuchus tiradentes* e *Hoplitosaurus (=Hoplitosuchus) raui*, da região de Santa Maria. Esta família foi incluída, na ocasião, dentro da Ordem Pseudosuchia.

Charig (1956) descreveu “*Mandasuchus*” da Formação Manda da Tanzânia em sua tese de doutorado. Esta espécie permaneceu descrita apenas naquela tese, o que não a tornaria válida segundo a nomenclatura zoológica internacional, fazendo com que fosse considerada *nomen nudum*. Apesar disso, um ano depois, Charig (1957), propôs a família Prestosuchidae, que seria composta dos táxons “*Mandasuchus*”, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus* e *Spondylosoma*.

Romer (1956) propôs que *Procerosuchus*, *Rauisuchus* e ambas as espécies de *Prestosuchus* estariam incluídos na Família Ornithosuchidae, dentro da Subordem Pseudosuchia. Porém, este autor não mencionou a Família Rauisuchidae e incluiu um sinal de interrogação [?] antes do nome dos táxons mencionados, não apresentando, entretanto, nenhum argumento justificando estas decisões.

Em 1959, Reig descreveu *Saurosuchus galilei* (Formação Ischigualasto, Argentina) e o inseriu dentro da Família Ornithosuchidae. Esta proposta foi revisada pelo mesmo pesquisador (Reig, 1961) dois anos depois, onde a Família Ornithosuchidae seria composta por *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus* e *Saurosuchus*. Este autor concordou com a proposta de Romer (1956) igualmente separando os “rauissuquídeos” dos estagonolepidídeos, mas Reig (1959) divergiu da proposta de Romer (1956) ao colocar diversas formas, que na época haviam sido descritos como “rauissuquídeos”, dentro da Família Ornithosuchidae.

Krebs (1963) descreveu a estrutura dos tarsos de *Rauisuchus tiradentes* e de *Ticinosuchus ferox*, um novo “rauissúquideo” do Triássico da Suíça, mas deixou a descrição deste último para uma publicação futura (Krebs 1965) onde incluiu esta espécie dentro da Família Rauisuchidae, junto com *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus* e *Stagonosuchus*. Adicionalmente, propôs que os “rauissúquios” apresentavam afinidades que os colocariam próximos a Subordem Pseudosuchia (*sensu* Romer, 1956).

Romer (1966) apresentou a primeira proposta de divisão da Ordem Thecodontia em quatro subordens: Proterosuchia, Pseudosuchia, Aetosauria e Phytosauria. Nesta proposta, foi estabelecida a Família Prestosuchidae (dentro da Subordem Pseudosuchia), que seria composta por *Prestosuchus*, *?Procerosuchus*, “*Mandasuchus*” e *Stagonosuchus*. *Rauisuchus* e *Saurosuchus* foram posicionados, com dúvida (indicado por um “?”), fora de Prestosuchidae e dentro de Erythrosuchidae. Porém, o autor não apresentou uma definição ou uma diagnose para as famílias Prestosuchidae e Erythrosuchidae, não justificando, também, a escolha dos táxons componentes de cada uma.

Reig (1970), baseando-se em trabalhos anteriores, dissertou sobre a importância dos Proterosuchia para a evolução dos arcossauros e concordou com a proposta de Romer (1956) onde táxons considerados “rauissúquios” teriam evoluído a partir de formas similares a *Euparkeria*.

Bonaparte (1971) utilizou como base para sua proposta, a classificação de Romer (1966) e justificou que a Subordem Pseudosuchia teria tido origem a partir de Proterosuchia. Bonaparte (1971), porém, usou a designação Família Rauisuchidae (que seria igual à Prestosuchidae), que seria composta por *Ticinosuchus*, *Fenhosuchus*, *Prestosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Shansisuchus*, *Stagnosuchus*, *Mandasuchus* e inseriu esta família dentro da Subordem Ornithosuchia.

A espécie *Luperosuchus fractus* foi descrita por Romer (1971) baseada em um grande crânio incompleto da Formação Chañares, (Triássico da Argentina) sendo interpretada como mais avançada que os proterossúquios. Este táxon foi descrito como um pseudossúquio da Família Rausuchidae (=Prestosuchidae) e foi ali incluído junto com os gêneros *Rausuchus*, *Prestosuchus*, *Ticinosuchus*, além de, com dúvidas, *Fenhosuchus*, *Shansishuchus*, *Stagonosuchus* e “*Mandasuchus*”. Neste trabalho, Romer também discutiu a hipótese de evolução dos “rauissúquios” proposta por Reig (1970) e levantou três hipóteses para a evolução deste grupo, onde: 1) Teriam evoluído paralelamente a partir dos proterossúquios; 2) Seriam uma linhagem que não deixou descendentes e 3) Que eram aparentados aos ancestrais dos Prosaurópodes ou dos Sauropoda. O autor não discutiu estas propostas em detalhe e concluiu afirmando que esperava que novas informações fossem apresentadas em um trabalho futuro (ver SILL, 1974).

Romer (1972), apesar de ter indicado previamente que as famílias Rausuchidae e Prestosuchidae poderiam ser sinônimas (ROMER, 1971), mostrou preferência pela designação Prestosuchidae, argumentando que Rausuchidae era baseado em um gênero pouco conhecido. Também voltou a argumentar a possibilidade deste grupo ser heterogêneo e abordou novamente a hipótese de que a linhagem Eritrosuchidae – Prestosuchidae estaria aparentada aos precursores dos saurópodes. Em sua designação dos táxons, *Spondylosoma*, anteriormente considerado um dinossauro (HUENE 1938b) foi duvidosamente colocado dentro da Família Prestosuchidae e o Gênero *Procerosuchus* foi inserido dentro da Família Proterochampsidae.

Sill (1974) descreveu o táxon argentino *Saurosuchus galilei* e o colocou dentro da Família Rausuchidae (segundo este autor, a família Rausuchidae teria prioridade sobre a família Prestosuchidae). Neste trabalho, o autor também argumentou que não existem boas evidências que indiquem que os rauissúquios teriam dado origem aos dinossauros, contrariando a hipótese de Romer (1971 e 1972).

Krebs (1974) corroborando a hipótese de classificação dos arcossauros baseada em características do tornozelo e da pélvis proposta por Charig (1972) discutiu que os Pseudossúquios seriam aparentados com os Crocodylia. Também criou o grupo “Suchia” (que seria composto por pseudossúquios e crocodilianos como grupos irmãos) com base no tipo de articulação do tornozelo. O único “rauissúquio” apresentado neste trabalho foi *Ticinosuchus* e foi considerado como um pseudossúquio.

Bonaparte (1975), propôs a evolução dos “rauissuquídeos” a partir dos eritrossúquios, e criou as famílias Rausuchidae e Erythrosuchidae, as inseriu dentro da Subordem Proterosuchia.

Quando Huene (1938) propôs a família Rausuchidae, ele não atribuiu espécimes-tipo para cada táxon descrito. Com base nisso, Krebs (1976) designou lectótipos e paralectótipos para cada uma das espécies descritas por Huene, discutindo também que a Família Rausuchidae seria muito abrangente. Outra questão seria que a espécie chinesa *Fenhosuchus cristatus* Young 1964 não era um Rausuchidae e que as espécies *Prestosuchus chiniquensis* e *Prestosuchus loricatus* seriam sinônimos, mas que seria necessária uma revisão de ambas para uma conclusão mais definitiva.

Barberena (1978) descreveu preliminarmente um grande sínclânio (UFRGS-PV-0156-T), coletado próximo ao Município de Candelária, no Estado do Rio Grande do Sul, concluindo que pertenceria à espécie *Prestosuchus chiniquensis*. Sua proposta seria que esta espécie estaria em uma posição intermediária entre *Luperosuchus* e *Saurosuchus*. Este autor concordou com a proposta de Krebs (1976) de designar *Prestosuchus chiniquensis* como espécie-tipo para o Gênero *Prestosuchus* e que *Prestosuchus loricatus* seria sinônimo de *P. chiniquensis*.

O táxon *Heptasuchus clarki* foi descrito por Dawley *et al.* (1979) a partir de material do Triássico Superior dos Estados Unidos (Popo Agie Formation do Wyoming). Este foi incluído dentro da Família Rausuchidae, junto com *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Luperosuchus*, *Rausuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*.

Bonaparte (1981) descreveu *Fenhosuchus tenax* (Formação Los Colorados, Neonoriano da Argentina), argumentando, porém, que esta espécie seria problemática devido ao seu estado de preservação e à morfologia dos osteodermas. O novo táxon foi incluído na Família Rausuchidae segundo classificação proposta anteriormente por esse autor (BONAPARTE, 1975), junto com *Poposaurus gracilis*, *?Heptasuchus*, *Saurosuchus*, *Rausuchus*, *?Teratosaurus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, o “rauissúquio de Kupferzell” (citado por Wild [1980], Galton [1985] e posteriormente descrito como *Batrachotomus kupferzellensis* por Gower [1999]) o exemplar de Warwick (descrito como *Bromsgroveia walkeri* por Galton [1985]). Neste artigo, o autor propôs o termo Rausuchia, composto pelas famílias Rausuchidae e Erythrosuchidae, sob a forma de uma infraordem dentro de Proterosuchia.

Chatterjee (1982) apresentou uma classificação dos arcossauros baseada no padrão de articulação do tornozelo, apresentando quatro tipos básicos: 1) metatarsal primitiva (MP), “crocodilo normal” (CN); “crocodilo reversa” (CR) e mesotarsal avançada (MA) (Figura 3). Este autor identificou que a Infraordem Rauisuchia, sendo representada pelas famílias Rauisuchidae (formados pelos táxons propostos em Krebs [1965] e Sill [1974]) e Poposauridae, teria uma articulação “crocodilo normal”. Entretanto, não apresentou referências aos trabalhos de Bonaparte (1975, 1981, 1982).

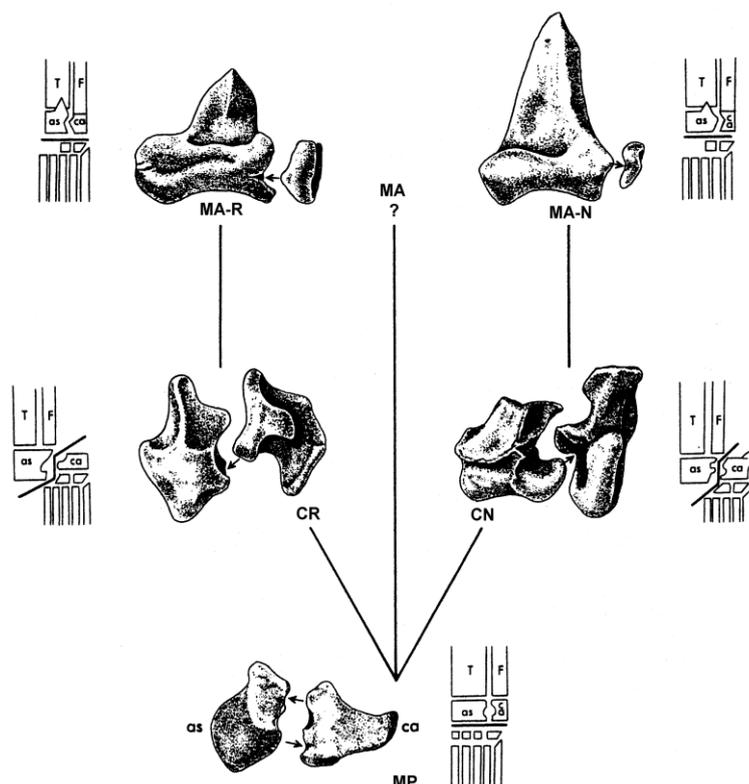


Figura 3. Esquema indicando a evolução do tarso em arcossauros. **MP**, articulação mesotarsal primitiva (ex.: *Proterosuchus*); **CN**, articulação “crocodilo-normal” (ex.: poposaurídeos); **CR**, articulação “crocodilo-reversa” (ex.: *Riojasuchus*); **MA**, articulação mesotarsal avançada (dinossauros); **MA-R**, articulação mesotarsal-reversa avançada (*Allosaurus*); **MA-N**, articulação mesotarsal-normal avançada (ex.: *Albertosaurus*). Legendas: (**as**) astrágalo; (**ca**) calcâneo; (**T**) tibia; (**F**) fibula (Modificado de Chatterjee, 1982).

A primeira análise cladística sobre os arcossauros foi efetuada por Benton (1985), na qual, porém, nenhum “rauissúquio” foi estudado na análise. No mesmo ano, Gauthier e Padian (1985) apresentaram uma proposta similar à de Benton (1985), na qual haveria duas grandes linhagens dentro de Archosauria: um clado pró-aviano,

denominado Ornithosuchia, e um clado pró-crocodiliano, denominado Pseudosuchia. Nesta proposta, Rausuchia é monofilético e estaria inserido em Pseudosuchia, com um arranjo similar às definições de Bonaparte (1981) e Krebs (1967). No entanto, os autores não citaram as espécies que comporiam o grupo.

A espécie *Postosuchus kirkpatricki* (Grupo Dockum, Triássico Superior - Estados Unidos) foi descrito por Chatterjee (1985) como um predador de médio porte incluso dentro dos Podosauridae, a partir de material composto por 12 indivíduos, sendo dois de maior porte considerados adultos e os demais interpretados como formas juvenis. Neste trabalho, o autor argumentou sobre similaridades entre esta espécie com os outros membros da Família Podosauridae e propôs que a família Tyrannosauridae teria evoluído a partir dos Podosauridae, baseando-se em semelhanças do crânio, cintura pélvica e estrutura do tornozelo.

Galton (1985) reavaliou o material da espécie *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 (do Stubensandstein, Eonoriano, Alemanha) e o reinterpretou como um “rauisúquio”, redescrivendo o holótipo (maxilar direito com dentes) e apresentando um ílio que havia sido coletado no mesmo nível que o holótipo. Este ílio era bem verticalizado e apresentava de um processo supra-acetabular que seria característico da Família Podosauridae. Descreveu também *Bromsgroveia walkeri* (Formação “Bromsgrove Sandstone”, Warwick – Inglaterra) como um novo “rauisuchidae”.

Gauthier (1986) ampliou sua análise cladística de 1985 e discutiu sobre as propostas de Chatterjee (1985), reconhecendo as similaridades apontadas por aquele autor entre os poposaurídeos e os carnossauros, mas considerou isto como um caso de convergência. No artigo em questão, não foi citado quais espécies comporiam Rausuchia, mas o autor concluiu que este clado seria agrupado com Crocodylomorpha (Figura 4).

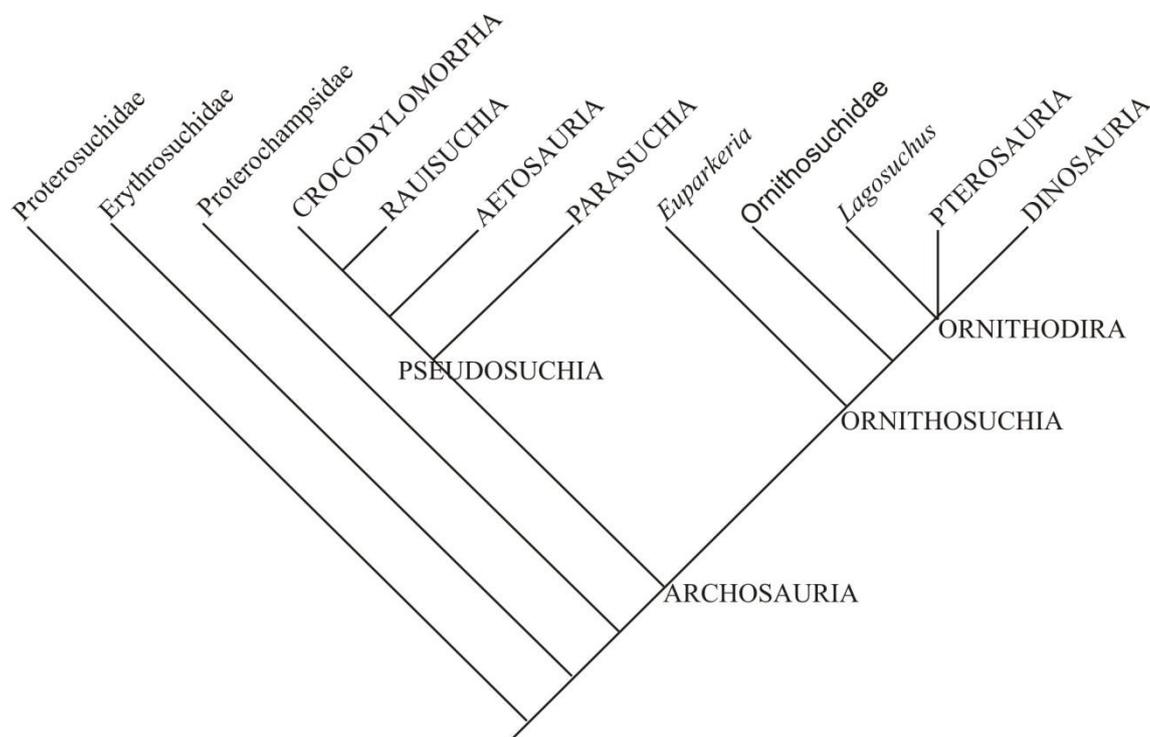


Figura 4. Proposta filogenética de Gauthier (1986) onde arcossauros são divididos em duas linhagens, uma pró-crocodiliana (Pseudosuchia) e outra pró-aviana (Ornithosuchia).

Benton (1986) fez uma nova análise da espécie *Teratosaurus suevicus* e assegurou que o crânio do holótipo pertenceria a um “rauisuquídeo”, enquanto que os materiais de pós-crânio associados seriam de um dinossauro prossaurópode. Apresentou, ainda, uma argumentação de que os Pseudosuchia não teriam relação com a história evolutiva dos dinossauros.

Chatterjee e Majunbar (1987) descreveram *Tikisuchus romeri* (Formação Tiki, Índia), sendo este considerado o primeiro “rauisuquídeo” da Ásia. Naquele trabalho, Rausuchia foi composto por duas famílias: Poposauridae (incluindo formas gráceis e bípedes) e Rausuchidae (composta por formas mais robustas e quadrúpedes), sendo que *Tikisuchus* foi inserido nesta última.

Benton e Clark (1988), em uma extensa análise dos arcossauros, propuseram que o clado Pseudosuchia seria composto por apenas duas famílias: os Stagonolepididae (aetossauros) e os Rausuchidae, estes últimos constituindo um agrupamento Parafilético. Também criaram o termo Crocodylotarsi (= Pseudosuchia *lato sensu*, Gauthier & Padian, 1985; Gauthier, 1986) para a linhagem pró-crocodiliana, que incluiria Phytosauridae (=Parasuchia), Crocodylomorpha, Stagonolepididae (aetossauros), Rausuchidae e Poposauridae (Figura 5).

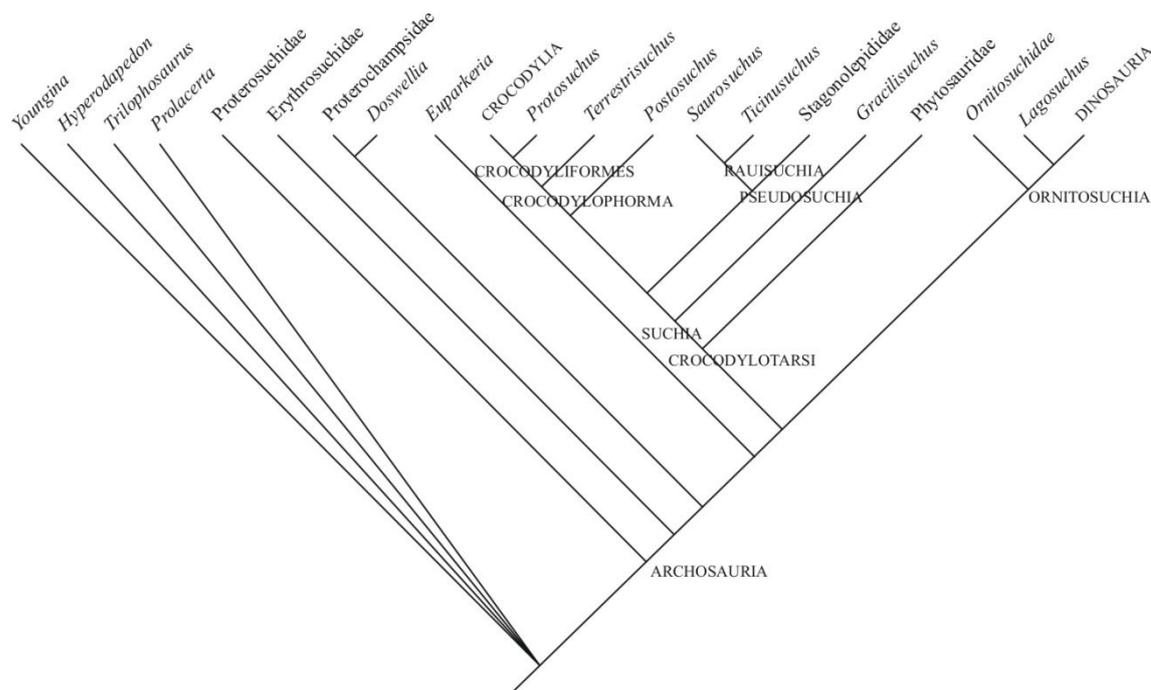


Figura 5. Proposta filogenética de Benton & Clark (1988) onde a linhagem pró-crocodiliana dentro de Archosauria foi renomeada como Crocodylotarsi.

Long e Murray, (1989) avaliaram *Postosuchus* como um “rauissúquio”, ao contrário de Chatterjee (1985) e propuseram, preliminarmente, que a parte do material originalmente descrita como formas juvenis constituiria uma espécie nova: *Chatterjeea elegans*, um Poposaurídeo, mas estes autores não apresentaram nenhuma proposta filogenética para corroborar a sua hipótese.

Sennikov (1990) descreveu diversos táxons atribuídos a Rauisuchia provenientes do oeste da Rússia, pouco conhecidos pelos pesquisadores ocidentais da época, apresentando um novo Gênero *Tsylomosuchus* e material adicional de *Vytshegdosuchus zheshartensis* e *Dongusuchus efremovi*. O autor apresentou a linhagem dos rauissúquios dividida em dois grupos: um composto por formas mais robustas, com o acetábulo dirigido ventralmente (e.g. *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Stagonosuchus*) e outro, mais derivado, constituído por formas mais gráceis, com pescoço mais alongado e com o acetábulo dirigido mais lateralmente (e.g. *Tsylomosuchus*, *Vytshegdosuchus*, *Dongusuchus*, *Energosuchus* e “*Mandasuchus*”).

Serenio e Arcucci (1990) apresentaram uma revisão dos trabalhos acerca das relações dos arcossauros e propuseram mudanças de nomenclatura para a linhagem pró-crocodiliana, designando esta como Crurotarsi e considerando que a mesma seria

composta por formas com a estrutura do tarso tipo crocodilo reversa e crocodilo normal, mas que poderiam não constituir um agrupamento monofilético.

Sereno (1991) identificou que o clado Suchia (formado por *Gracilisuchus stipanicorum*, Aetosauria, Rausuchia, Poposauridae, Crocodylomorpha e todos os descendentes de seu ancestral comum) seria definido apenas por uma sinapomorfia craniana (previamente citada em Benton & Clark, 1988): uma barra temporal formada pelo pós-orbital e o esquamosal. Com isso, o crânio descrito por Barberena (1978) foi retirado de Suchia porque não apresentava esta sinapomorfia. Esta proposta foi considerada problemática por Mastrantônio (2010) porque o autor se baseou apenas no material de UFRGS-PV-0156-T e não discutiu a região temporal de qualquer outro “rauissuquídeo” para comparação, sendo que *Heptasuchus clarki* e *Saurosuchus galilei* já haviam sido descritos e seria subentendido que estes táxons estariam inseridos dentro do seu clado Rausuchia, mesmo apresentando uma fenestra ventro-temporal com formato similar à de *Prestosuchus chiniquensis*.

Azevedo (1991), em sua tese de doutorado não publicada, apresentou uma descrição mais detalhada do sínocrânio do espécime UFRGS–PV-0156-T, originalmente publicado por Barberena (1978), incluindo material associado ao mesmo, composto de 21 vértebras pré-sacrais (incluindo quatro vértebras cervicais mais o atlas e o axis, com a quinta cervical ausente), 11 vértebras caudais e diversos osteodermas. O autor efetuou ainda uma análise paleoecológica acerca do material estudado, que constituiu-se na única parte desta tese até hoje ública (AZEVEDO, 1995).

Parrish (1993), em uma análise mais inclusiva, apresentou os “rauissúquios” como um grupo polifilético sob a designação “Rausuchia”, composto pelas famílias Rausuchidae (*Rausuchus*, *Fasolasuchus*, *Lotosaurus* e Material de Kupferzell), Poposauridae (*Poposaurus*, *Postosuchus*, *Teratosaurus* e *Bromsgroveia*) e Prestosuchidae (*Prestosuchus*, *Ticinosuchus* e *Saurosuchus*), além de alguns táxons isolados (Figura 6). Reuniu sob o nome *Prestosuchus* o crânio descrito por Barberena (1978) e o holótipo de Huene (1938, 1942), mas os codificou separadamente. Também argumentou que *Prestosuchus loricatus* seria sinônimo de *Prestosuchus chiniquensis*. Porém, esta proposta apresentava problemas na definição e polarização de alguns caracteres, que foram abordados por autores subsequentes (Juil, 1994; Kishlat 1996, Gower e Wilkinson 1996).

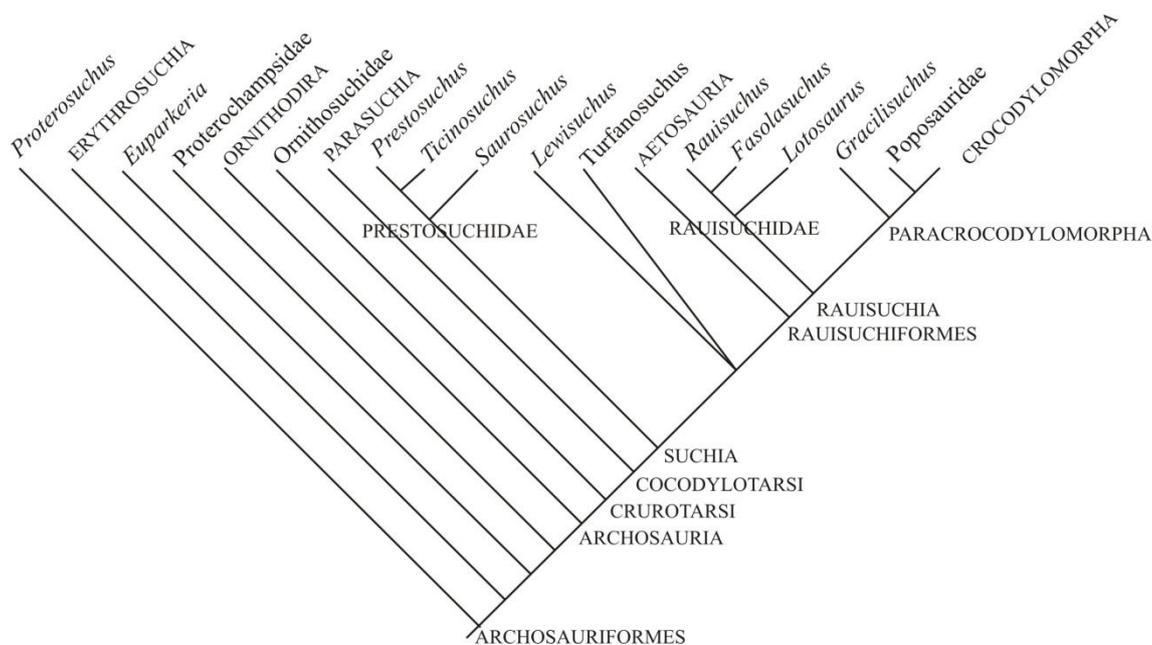


Figura 6. Proposta filogenética de Parrish (1993) onde Prestosuchidae e Rausuchidae estão separado e apenas este último estaria incluída em Rausuchia.

Juul (1994) apresentou uma análise para Archosauria utilizando 74 caracteres para 17 arcossauros, com 3 táxons servindo de grupo externo (Figura 7). Os caracteres usados foram retirados de trabalhos anteriores (Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1988; Benton & Clark, 1988; Benton, 1990; Sereno, 1991; Novas, 1992; Sereno & Novas, 1992 e Parrish, 1992, 1993) mas a maioria dos mesmos foi modificada para esta análise. Em relação aos “rauissúquios”, o autor apresentou Prestosuchidae como um grupo monofilético, cujo conteúdo não foi, porém especificado, tendo Stagonolepididae (=aetossauros) como grupo-irmão, mas sem esclarecer porque Rausuchidae estava ausente na análise.

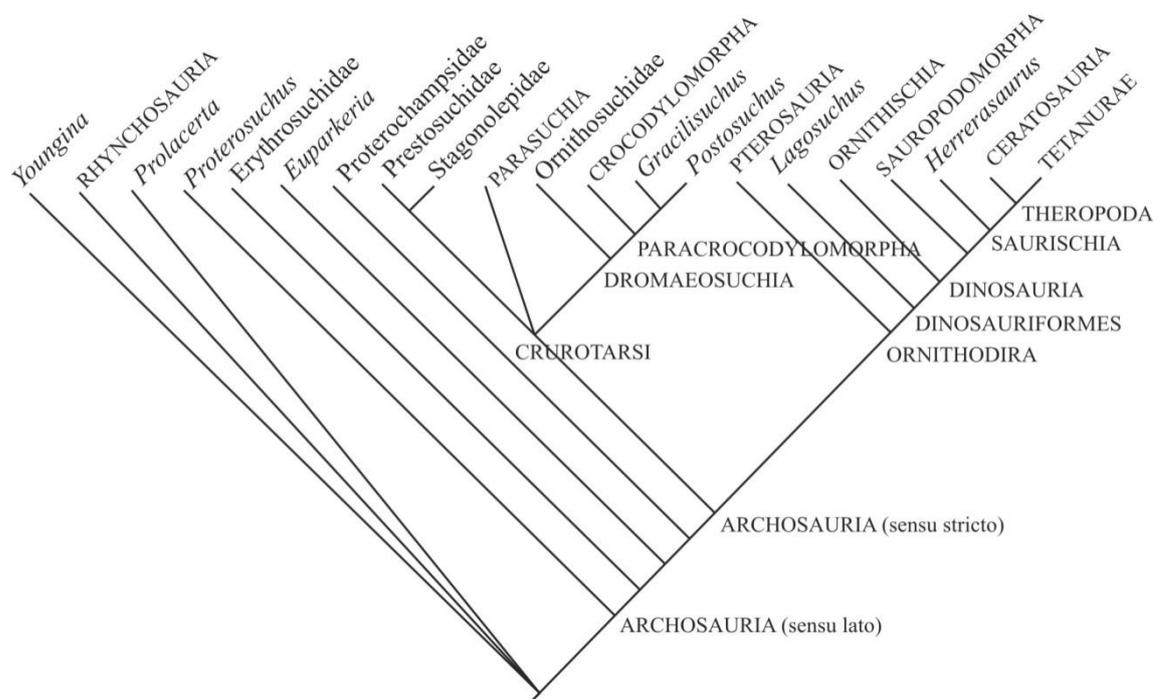


Figura 7. Proposta filogenética de Juul (1994).

Long e Murray (1995) propuseram que a espécie *Postosuchus kirkpatricki*, descrita por Chatterjee (1985), seria, na realidade, composta de outras espécies distintas. Alguns pequenos elementos de pós-crânio que foram atribuídos a *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE, 1985) seriam uma nova espécie de “rauisúquio” *Chatterjeea elegans* e o inseriram em uma nova Família Chatterjeeidae Long & Murray 1995. Estes autores argumentaram que o crânio de *Shuvosaurus inexpectatus*, descrito como um dinossauro por Chatterjee (1993), talvez pretencesse ao pós-crânio de *Chatterjeea elegans*. Os autores também descreveram um novo popossaurídeo *Lythrosuchus langstoni* com base em espécimes fragmentários depositados no Museu Memorial do Texas, que também havia sido referido a *P. kirkpatricki* (CHATTERJEE, 1985). Neste estudo, os autores consideraram Rausuchia como sendo monofilético, porém não descartaram a possibilidade deste ser parafilético. Entretanto, esta proposta não foi testada com metodologia filogenética e foi posteriormente criticada por outros autores (BENTON & GOWER, 1997; GOWER, 1999).

Azevedo (1995) efetuou dois estudos paleoambientais, baseados em sua tese de doutorado (1991) e concluiu que *Prestosuchus chiniquensis* seria o maior carnívoro-predador das paleofaunas de Pinheiro e Xiniquá. O autor também questionou a procedência do lectótipo de *Rausuchus tiradentes*, cuja localidade exata de coleta é desconhecida, argumentando que esta forma seria grande demais para ocupar um

ambiente árido, com presas de pequeno porte (no caso, a porção superior da Formação Santa Maria).

Sennikov (1995) em sua proposta da classificação dos arcossauros basais incorporou diversos táxons provenientes da Rússia. Apesar de o autor apresentar um grupo *Rauisuchia* composto pelas famílias *Rauisuchidae* e *Poposauridae*, Gower (2000) argumentou que a sua classificação seguiria os moldes de Long e Murray (1995) havendo uma ausência de discussão dos dados apresentados.

Em uma análise comparativa de quatro estudos filogenéticos prévios (Serenó & Arcucci, 1990; Sereno, 1991, Parrish, 1993, Juul, 1994), Gower e Wilkinson (1996) obtiveram uma árvore de consenso (“semi-strict RCC”) onde *Prestosuchidae* (*Saurosuchus* + *Ticinosuchus* + *Prestosuchus*) apresentava um posicionamento incerto mas que seria distante do agrupamento formado por *Rauisuchus*, *Fasolasuchus* e *Batrachotomus*.

Benton e Gower (1997) revisaram o material originalmente descrito como *Bromsgroveia walkeri* por Galton (1985) e o redescreveram, discutindo que o holótipo deste táxon (um fíio direito) apresentaria afinidades com o gênero *Poposaurus*.

Alcobar e Parrish (1997) descreveram *Sillosuchus longicervix*, da Formação Ischigualasto (Carniano) da Argentina, a partir de vários fragmentos de esqueleto pós-craniano.

Gower (1999) descreveu o “material de Kupferzell”, originalmente citado por Wild (1980) e depois por Galton (1985), como *Batrachotomus kupferzellensis*. Apenas o sincrânio foi descrito, sem a caixa craniana e foram propostas duas potenciais autapomorfias para este táxon: 1) Narina mais larga que a fenestra pré-orbital e 2) Presença de uma depressão ventral na superfície lateral do pós-orbital. Nesta descrição, Gower (op.cit.) usou o termo *Rausuchia* para se referir a todos os táxons que geralmente são classificados pertencendo a este grupo, independente desta linhagem ser ou não monofilética.

Kischlat e Barberena (1999) publicaram, em forma de resumo de congresso, uma breve reavaliação do material descrito por Barberena (1978) e Azevedo (1995) junto com o paralectótipo de *P. chiniquensis* e “materiais adicionais” (que não foram especificados) como um novo táxon. Este novo táxon recebeu a denominação de “*Crurotarsi indeterminata*” com base em diferenças morfológicas na mandíbula, calcâneo e fêmur dos três espécimes em relação ao lectótipo de *P. chiniquensis*.

Esta proposta seria discutida mais adiante por Kischlat (2000), em um capítulo de livro onde este tratou dos arcosauros fósseis do Rio Grande do Sul. O autor apresentou três linhagens para Rauisuchia: sob as denominações informais de “prestossúquios”, “teratossúquios” e “popossáurios”. Os “prestossúquios” (e.g. *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Saurosuchus* e *Stagonosuchus*) seriam um grupo constituído por formas planígradas, robustas e de pescoço curto, com um acetábulo ventralmente direcionado e com a lâmina do ílio orientada quase horizontalmente. *Procerosuchus celer* foi interpretado como sendo um “prestossúquio” e possivelmente uma forma juvenil de *P. chiniquensis*. Os “teratossáurios” (e.g., *Teratosaurus*, *Batrachotomus*, *Rauisuchus*, *Postosuchus*, *Fasolasuchus*, *Ticinosuchus* e *Tikisuchus*) representariam formas gráceis, de pescoço alongado, um fêmur com uma curvatura sigmoidal distinta e uma pelve mais delgada, com um acetábulo voltado mais lateralmente e os “popossáurios” (e.g. *Bromsgroveia*, *Heptasuchus*, *Lythrosuchus*, *Chatterjeea* e *Sillosuchus*) seriam compostos por formas mais leves, de pescoço muito alongado e com uma cintura pélvica derivada, com o púbis alongado, o ísquio curto e o acetábulo aberto.

Aqui, este autor citou, pela primeira vez, o nome “*Karamuru vorax*”, que seria o táxon com base no material UFRGS-PV-0156-T (descrito anteriormente por Barberena [1978] e Azevedo [1991]), no paralectótipo de *P. chiniquensis* e em parte do material de *P. loricatus*. Este táxon estava inserido dentro de “prestossúquios” e diferiria de *Prestosuchus* por apresentar uma fraca sínfise mandibular (composta pelo dentário e o esplenial), calcâneo mais estreito, com uma tuberosidade mais alongada e um fêmur quase retilíneo, com uma torção similar à das encontradas em crocodilianos. Kischlat (2000) relatou ter usado esta denominação em um trabalho prévio (Kischlat & Barberena, 1999), porém, este não foi caso. Desse modo, não ficou claro se “*Karamuru*” corresponderia ao que foi mencionado como “*Crurotarsi indeterminata*”.

Alcober (2000) descreveu um novo material craniano de *Saurosuchus galilei* Reig 1959 e o interpretou como pertencente a uma forma juvenil. Este crânio apresentava um neurocrânio bem preservado, o que revelou várias estruturas anatômicas que não haviam sido documentadas antes. O autor considerou que Rauisuchidae seria formado por: *Saurosuchus*, *Prestosuchus*, *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus*, *Tilosuchus* e *Rauisuchus*, qualificando *Postosuchus* como um popossaurídeo basal. Em sua proposta, considerou preliminarmente que a Rauisuchidae apresentaria cinco sinapomorfias cranianas: 1) Órbita alta, com forma de buraco de fechadura (“keyhole shaped”),

apresentando uma barra posterior formada pelo pós-orbital e o jugal; 2) Fenestra sub-narinal localizada entre o pré-maxilar e o maxilar; 3) Abertura da fenestra pré-orbital estreitada rostralmente (Benton & Clark, 1988); 4) Presença de um processo rostral no ramo ventral do esquamosal; 5) Tubérculo basal mais largo que o côndilo occipital. Para Alcober (*op.cit.*), a falta de uma fenestra sub-narinal em *Prestosuchus* poderia ser explicada por fatores ontogenéticos.

Gower (2000) efetuou um trabalho de revisão e crítica sobre a sistemática dos “rauissúquídeos”, apresentando uma das melhores compilações do conhecimento científico disponível sobre este grupo até aquela data. O autor ressaltou que a definição de *Rauisuchia* é pobre e que, devido à falta de um consenso sobre quais táxons iriam compor este grupo, não haveria certeza se seria mono, para ou polifilético. Parte do problema seria devido à falta de informações mais completas sobre alguns táxons descritos a partir de material muito incompleto, cujo único consenso seria que estes estariam relacionados à linhagem pró-crocodiliana dos arcossauros.

Benton & Walker (2002), em sua redescrição de *Erpetosuchus*, em uma análise filogenética de 14 clados da linhagem pró-crocodiliana, assumiram que os “rauissúquios” seriam formado por *Ticinosuchus*, *Batrachotomus*, *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Fasolasuchus*, retirando *Poposaurus* deste grupo. O resultado deste estudo foi similar a trabalhos prévios (Benton e Clark, 1988; Benton, 1990; Parrish, 1993; Olsen et. al. 2000) onde *Postosuchus* seria mais relacionado com *Crocodylomorpha* do que com *Rauisuchia*.

Gower (2002) apresentou uma descrição da caixa craniana de *Bratrachotomus kupferzellensis* 1999, comparando-os com o neurocrânio dos “rauissúquios” *Postosuchus*, *Saurosuchus* e *Tikisuchus* (sem apresentar justificativa para esta seleção) e com outros arcossauros (Figura 8). A filogenia resultante deste trabalho indicou que os aetossauros seriam mais relacionados com os crocodilomorfos do que com os “rauissúquios”, e este último seria um grupo parafilético.

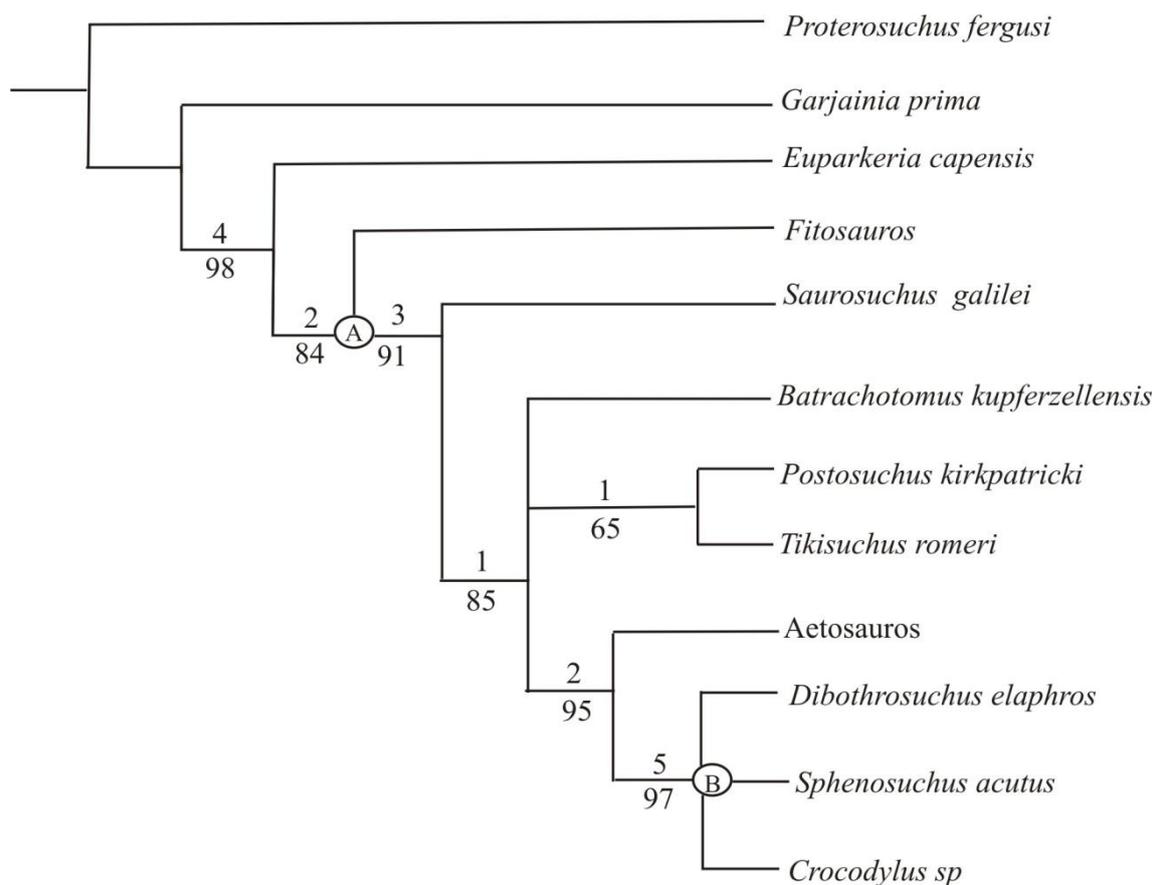


Figura 8. Proposta filogenética de Gower (2002) onde os “rauíssúquios” seriam parafiléticos. No esquema acima, A representa Crurotarsi e B representa Crocodylomorpha. (Retirado de Gower, 2002)

Weinbaum (2002), em sua dissertação de mestrado, reexaminou o material de *Postosuchus kirkpatricki*, propondo que este táxon seria mais próximo aos “rauíssuquídeos” do que aos “puposaurídeos”, e que os táxons *Chatterjea elegans* e *Lythrosuchus langstoni*, descritos por Long & Murray (1995), seriam válidos, mas não apresentou uma justificativa para esta escolha ou uma análise filogenética.

Em sua tese de doutorado não publicada, Kischlat (2003) alterou a composição do material que iria compor “*Karamuru vorax*” para UFRGS-PV-0156-T [o material previamente descrito como *Prestosuchus chiniquensis* por Barberena (1978) e Azevedo (1995)] e um fêmur esquerdo isolado (UFRGS-PV-0472-T), além do paralectótipo de *P. chiniquensis*. Adicionalmente, propôs o novo gênero “*Abaporu*” para *Prestosuchus loricatus*, dando este nome ao táxon baseado em um hábito canibal completamente especulativo. Ambas as propostas apresentam problemas com as regras da nomenclatura zoológica, porque não foram publicadas formalmente, apenas em um capítulo de livro

ou em resumos de simpósio. Ademais, também apresentam divergências com outras publicações do mesmo autor, o que torna tais propostas inválidas.

Renesto *et al.* (2003) descreveram um dente de carnívoro, coletado em 1978, da Formação Gorno (Lombardi – Itália – Mesocarniano e a atribuíram-no a um “*Rauisuchia indet*”.

Nesbitt (2003) redescreveu *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947 com base em material mais completo (o holótipo deste táxon é composto por uma maxila esquerda incompleta, que já apresentou diversas designações) (Figura 9). Neste trabalho os Rauisuchia se mostraram monofiléticos, mas incluindo apenas *Postosuchus*, *Saurosuchus* e Puposauria (*Arizonasaurus*, *Chatterjeea* e *Poposaurus*, formando uma politomia).

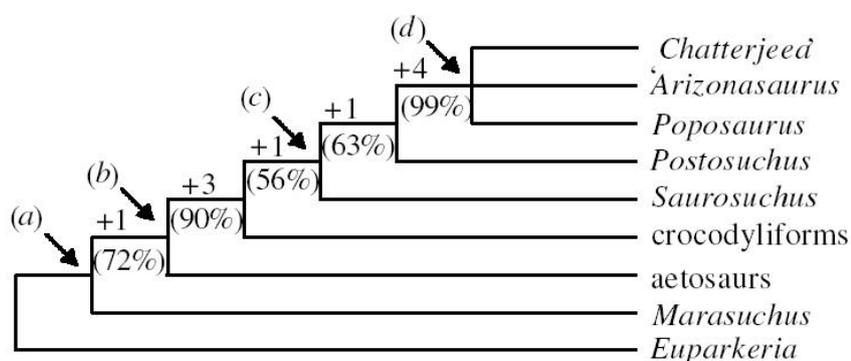


Figura 9. Proposta de Nesbitt (2003). (a) Archosauria; (b) Pseudosuchia; (c) Rauisuchia; (d) Puposauria.

Benton (2004) apresentou uma análise filogenética, utilizando 22 táxons de Avesuchia (arcossauros *stricto sensu*) e seis táxons comumente considerados “rauissúquios”, incluindo *Ticinosuchus ferox* (Krebs 1965), *Prestosuchus chiniquensis* (Huene 1942; Barberena 1978), *Saurosuchus galilei* (Sill 1974; Alcober 2000), *Fasolasuchus tenax* (Bonaparte 1981), *Gracilisuchus stipanicorum* (Romer 1972; Brinkman 1981) e *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee 1985; Long & Murry 1985). O resultado foi uma politomia, designada Prestosuchidae (formada por *Ticinosuchus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus*) tendo *Fasolasuchus* como grupo externo e excluindo *Postosuchus*.

Sen (2005) descreveu *Yarasuchus deccanensis* (Formação Yerrapalli, Triássico da Índia) como sendo um novo Prestosuchidae, similar a “*Mandasuchus*” e *Ticinosuchus*.

Sulej (2005) descreveu um novo indivíduo do Gênero *Teratosaurus*, com base em um sincrânio incompleto e diversas vértebras de um único indivíduo. A nova

espécie foi denominada *Teratosaurus silesiacus*, sendo inserida na família Raulisuchidae, com base na morfologia de suas vértebras cervicais.

Nesbitt (2005) efetuou um estudo adicional de *Arizonasaurus babbitti*, apresentando duas novas autapomorfias para esta espécie (a presença de uma fossa profunda na parede postero-ventral do processo ascendente do maxilar e uma pequena protuberância no lacrimal) e o comparou com um número maior de táxons de “rauissúquios”. O autor discerniu um grupo (denominado de “Grupo X”) com base em 10 caracteres, que incluiria *Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Poposaurus*, “*Chatterjea*” e *Silesuchus*, mas não apresentou nenhuma análise filogenética testando esta hipótese.

Nesbitt e Norell (2006) descreveram *Effigia okeeffeae* (Formação Chinle – Triássico Superior do Novo México, EUA), classificando este novo táxon como um Suchia, mas com a diferença marcante de não apresentar uma dentição. Este espécie também apresenta muitas similaridades morfológicas com os dinossauros terópodes, atribuídas a convergências. Devido a isso, os autores interpretaram que o Neotriássico seria marcado por uma grande diversidade de formas que apresentavam planos corporais com características convergentes com formas da linhagem pró-aviana, enquanto alguns táxons da linhagem pró-crocodiliana ocupariam zonas adaptativas similares àquelas futuramente ocupadas pelos dinossauros. Em sua análise phylogenética, estes autores utilizaram uma matriz que apresentava poucos táxons de “rauissúquios” não poposaurídeos.

Gower e Nesbitt (2006) descreveram o neurocrânio de *Arizonasaurus* e efetuaram uma análise filogenética baseada em 27 caracteres do neurocrânio que haviam sido descritos em um trabalho prévio de Gower (2000), obtendo como resultado um estado parafilético para os “rauissúquios” (diferente do apresentado em NESBITT, 2003 e NESBITT & NORELL, 2006) onde *Arizonasaurus* teria uma posição mais basal no cladograma em relação à *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Saurosuchus* e *Tikisuchus* (Figura 10).

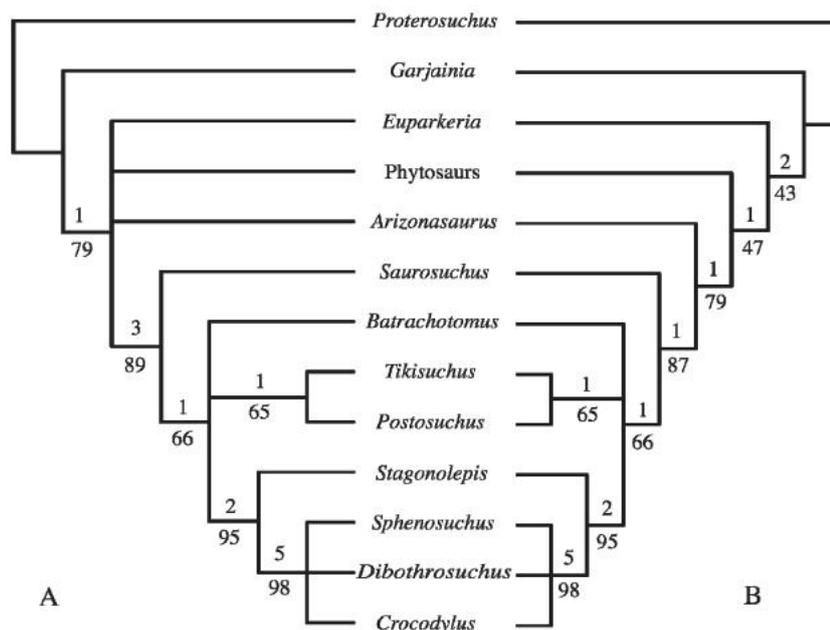


Figura 10. Análise filogenética de Gower e Nesbitt (2006) apresentando o consenso dos três cladogramas mais parcimoniosos. **A)** Consenso de 15 MPTs (L _ 40; CI _ 0.77; RI 0.86) obtidas de uma análise com 2 caracteres ordenados. **B)** Consenso de 5 MPTs (L 39; CI 0.77; RI 0.86) obtidas de uma análise com todos os caracteres desordenados.

Weinbaum e Hungerbühler (2007) descreveram um novo material do gênero *Poposaurus* e efetuaram uma revisão deste mesmo gênero. O táxon “*Lythrosuchus langstoni*” foi interpretado como sendo sinônimo júnior de *Poposaurus*, sendo esta proposta contrária à de Long e Murray (1995), que nomearam este material a partir de um ílio incompleto - que havia sido originalmente designado como o parátipo de *Poposaurus* por Chatterjee (1985) - e sinonimizaram *Lythrosuchus langstoni* como *Poposaurus langstoni*, mantendo seu epíteto específico. Naquela proposta filogenética, foram usados 34 caracteres, o que resultou em um grupo monofilético para o táxon denominado Puposauroidae, formado por um ctenossaurídeo (*Arizonasaurus*) e três Puposaurídeos (*Poposaurus*, *Shuvosaurus* e *Sillosuchus*) devido às seguintes sinapomorfias: 1) Perda de osteodermas; 2) Acetábulo com uma incipiente perfuração; 3) Presença de três ou mais vértebras sacrais; 4) A porção anterior do centro vertebral é alongada antero-posteriormente; 5) As apófises neurais das vértebras cervicais são mais alongadas do que altas; 6) As costelas sacrais são gráceis; 7) A superfície de articulação das costelas sacrais com o ílio é projetada lateralmente; 8) A área supra-acetabular apresenta uma crista que se estende anteriormente. Os “rauisuquideos” (“rauisuchids”) seriam compostos por *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus* e *Teratosaurus*. Estes

táxons formariam um agrupamento parafilético, que foi posicionado como grupo-externo a Crocodylomorpha (Figura 11).

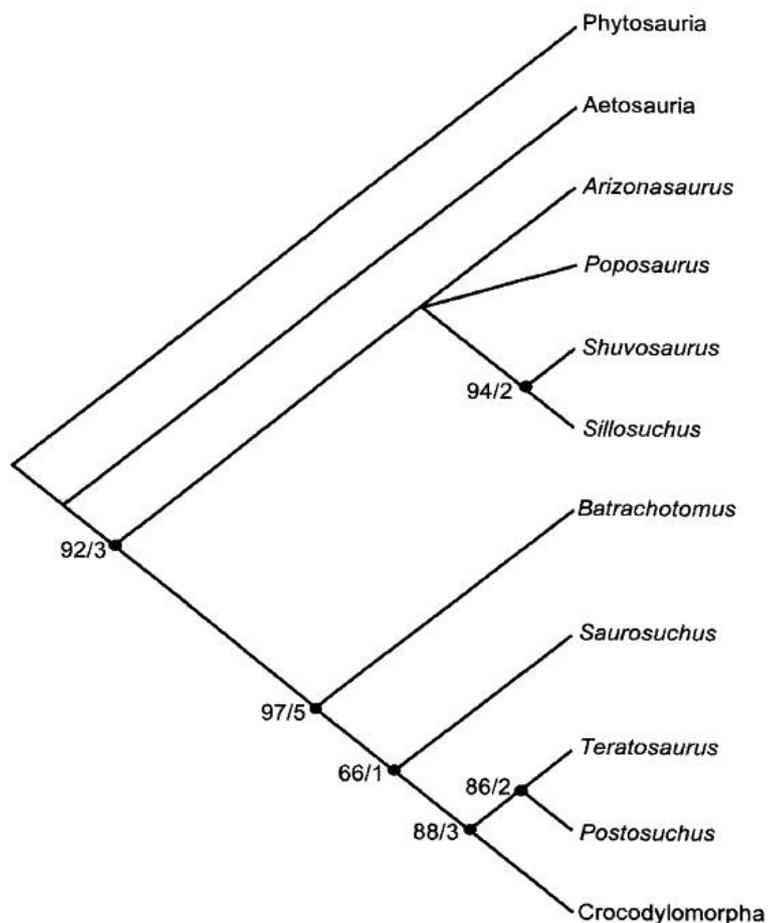


Figura 11. A árvore de consenso dos dois cladogramas mais parcimoniosos da análise de Weinbaum & Hungerbühler (2007).

Nesbitt (2007) redescreveu *Effigia okeeffeae* Nesbitt e Norell 2006 e apresentou uma análise filogenética utilizando a mesma matriz de dados publicada em Nesbitt e Norell (2006), com a adição do táxon *Sillosuchus longicervix* e dois caracteres novos, somando 83 caracteres e 21 táxons, mas os resultados obtidos não diferem muito dos apresentados na proposta de Nesbitt e Norell (*op.cit.*) que consideraram “rauissúquios” como monofilético. Esta análise também apresentou um clado formado por *Saurosuchus* e *Postosuchus* como o grupo-irmão de *Arizonasaurus* e outros poposaurídeos (Figura 12).

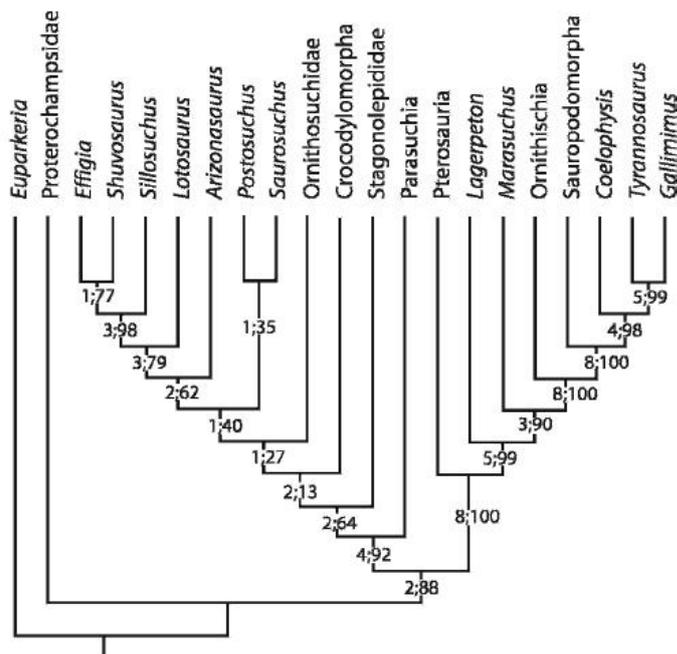


Figura 12. Proposta de Nesbitt (2007) para o posicionamento de *Effigia okeeffeae* dentro dos arcossauros basais.

Jalil e Peyer (2007) descreveram *Arganasuchus dutuiti*, uma espécie de “rauíssúquio” descoberta no Marrocos (Bacia de Argana – Triássico Superior) que anteriormente havia sido classificado como um espécime do táxon europeu *Ticinosuchus ferox*.

Peyer *et al.* (2008) descreveram *Postosuchus alisonae*, que seria a segunda espécie do gênero *Postosuchus*. Este táxon se diferenciaria dos outros “rauíssúquios” por cinco caracteres. Na análise comparativa, os autores reconheceram que o Gênero *Postosuchus* apresentaria uma relação mais estreita com *Batrachotomus*, mas não foi feita uma análise filogenética.

Desojo e Rauhut (2008) apresentaram, sob a forma de resumo, uma reavaliação dos táxons de “rauíssúquios” do sul do Brasil, baseados no material originalmente coletado por Huene (1942). Sua proposta seria que a espécie *Prestosuchus chiniquensis*, mesmo sendo erguida a partir de material incompleto, seria uma espécie válida (com base em características como: um entalhe anterior entre a escápula e o coracóide, uma crista longitudinal na face dorsal do ísquio). “*Prestosuchus*” *loricatus*, por sua vez, corresponderia a um gênero distinto de “rauíssúquios” por apresentar muitas características diferentes em comparação com *P. chiniquensis* (apófises neurais das vértebras cervicais apresentam formato triangular em vista lateral, processo acessório

nas vértebras caudais, uma concavidade (pit) no terço anterior da porção posterior do ísquio). Ademais, o material atribuído a *Procerosuchus* e o paralectótipo de *Prestosuchus loricatus* pertenceriam a *P. chiniquensis*, sendo o primeiro espécime citado pertencente a uma forma juvenil, enquanto que o lectótipo de *P. loricatus* representaria um gênero diferente. Finalmente, *Hoplitosuchus* seria *nomen dubium* porque seu holótipo consistiria de ossos de impossível identificação.

O material-tipo para a espécie *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938 foi revisado por Lautenschlager (2008) em sua dissertação de mestrado, não publicada. O autor propôs que o material seria composto de dois indivíduos de diferentes tamanhos e excluiu um ílio e um arco neural do material-tipo por não ter sido possível atribuir tais elementos para esta espécie com certeza. Em sua análise filogenética, utilizou a matriz modificada de Nesbitt (2007) com a adição dos táxons *Batrachotomus*, *Stagonosuchus* e *Ticinosuchus*. A análise resultou em um Rauisuchia monofilético, caracteres, formado por 2 subclados: Rauisuchidae e Pposauridae com *Rauisuchus*.

França *et al.* (2008) apresentaram, em forma de resumo, uma possível nova espécie de “rauissúquio” (que seria formalmente publicada em um trabalho posterior) para o Triássico do Rio Grande do Sul, coletado em Dona Francisca, que não foi denominado. Este material seria uma assembléia fóssil composta por oito esqueletos incompletos, com três crânios completos. Uma nova espécie (não nominada) foi definida com base em uma autopomorfia: a barra posterior da fenestra infra-temporal, em vista lateral, apresentaria um processo anterior que seria formado pela porção ventral do esquamosal e a porção dorsal do jugal. Esta assembléia seria reavaliada, um ano depois, pelos mesmos autores (FRANÇA *et al.*, 2009), sendo que o número de espécimes ali presente foi aumentado de 8 para 10 indivíduos e a associação de vários indivíduos foi interpretada pelos autores como sendo evidência de hábito social. Este resumo adicionou mais quatro novas autopomorfias a este táxon, que continuou sem denominação.

Gower e Schoch (2009) apresentaram uma descrição de material pós-craniano de *Batrachotomus kupferzillensis* e discutiram sobre o problema dos “rauissúquios”, mas não apresentaram nenhuma nova proposta.

Desojo e Rauhut (2009) apresentaram, em forma de resumo, uma versão ampliada de sua proposta de 2008 (op.cit.) repetindo suas conclusões sobre os gêneros brasileiros e abordando a taxonomia e filogenética de *Prestosuchus*. Estes autores apresentaram um clado Rauisuchia monofilético, composto por dois clados:

Rauisuchidae (incluindo *Prestosuchus*, *Stagonosuchus*, *Saurosuchus* e *Postosuchus* como gêneros mais basais e tendo *Batrachothomus*, *Ticinosuchus* e *Rauisuchus* como os gêneros mais derivados) e Poposauridae (formado por *Arizonasaurus*, *Lotosaurus*, *Poposaurus*, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*).

Lautenschlager (2009) propôs, em forma de resumo, análise similar à sua publicação anterior (LAUTENSCHLAGER, 2008), mas com uma diferença na interpretação dos caracteres nos gêneros que iriam compor os Rauisuchia, sendo Poposauridae caracterizado por: 1) 3 ou mais vértebras sacrais; 2) Presença de uma crista supra-acetabular no ílio; 3) Perda de osteodermas, enquanto Rauisuchidae apresentaria: 1) Fenestra sub-narinal. 2) Vértebras cervicais com apófises neurais de formato tabular; 3) Presença de osteodermas.

Brusatte *et al.* (2009) apresentaram uma redescrição do holótipo de *Teratosaurus suevicus* (um maxilar) e o material de *Teratosaurus silesiacus*. Os autores consideraram apenas duas das quatro diferenças apontadas no trabalho de Sulej (2005) como sendo válidas (uma fossa dentaria conectando as áreas de substituição de dente na face medial do maxilar e a orientação das foraminas de substituição de dentes) e identificaram outras quatro diferenças morfológicas nos ossos maxilares e do palato que distinguem *T. suevicus* de *T. silesiacus*. Estes fatores, combinados com diferenças de tamanho e posicionamento estratigráfico, fizeram os autores concluir que não existiria justificativa para que estas duas espécies fossem atribuídas ao mesmo gênero. Assim, removeram *Teratosaurus silesiacus* de *Teratosaurus* e propuseram o novo gênero *Polonosuchus silesiacus*.

Butler *et al.* (2009) descreveram *Hypselohraschis mirabilis*, com base em uma vértebra truncanal com uma apófise neural muito alongada, proveniente da Formação Manda (Tanzânia – Triássico Médio (?)-Superior da África). Esta espécie seria similar a outros rauissuquídeos que apresentam apófises neurais alongadas (*Arizonasaurus*, *Ctenosauricus* e *Lotosaurus*), podendo formar com estes um clado denominado Ctenosauridae, que estaria dentro de Rauisuchia, porém esta proposta não foi testada filogeneticamente e estes autores usaram a definição de “Rauisuchia” proposta por Gower (2000), com a inclusão das famílias Shuvosauridae e Ctenosauridae.

Desojo e Arcucci (2009) descreveram um novo espécime atribuído a *Luperosuchus fractus* Romer 1971. Este material foi interpretado como sendo pertencente a uma forma juvenil, devido ao seu menor tamanho, redução na ornamentação e padrão das suturas. As autoras consideraram este táxon como sendo um

“rauissuquídeo” baseadas em características como: 1) Um crânio largo e estreito, com uma órbita em forma de “buraco de fechadura” (“*keyhole-shaped*”); 2) Uma fenestra sub-narinal em forma de fenda (“*slit-like*”); 3) Uma área de articulação entre o pré-maxilar e o maxilar; 4) Um “nariz romano” formado pela porção rostro-dorsal do nasal; 5) Uma fenestra antero-orbital de formato triangular em vista lateral, que mostra uma estreita angulação rostral; 6) O lacrimal formando a margem dorsal da órbita. Não foi efetuada uma análise filogenética neste trabalho, mas as autoras discutiram não haver evidências para um Rauisuchidae monofilético, sendo que *Postosuchus* e *Teratosaurus* seriam formas próximas a *Luperosuchus*.

Brusatte *et al.* (2010) apresentaram uma proposta filogenética mais abrangente do grupo coronal Archosauria [que seria equivalente a Avesuchia (Benton,1999)] usando 187 caracteres (com 47 caracteres novos) e 52 táxons, com Proterocâmpsidos, Proterossuquídeos e *Euparkeria* formando o grupo externo. O autor concordou com trabalhos prévios que apresentaram Archosauria como o clado que originou uma linhagem pró-aviana e outra pró-crocodiliana, com os rauissúquios inseridos dentro desta última. Os Rauisuchia constituíram um grupo monofilético, baseado em dois caracteres (vértebras truncais que apresentam uma articulação acessória entre hiposfeno e o hipantro e a razão entre o comprimento e a profundidade da lâmina ilíaca, acima do acetábulo, é maior que 4.5) estaria dividido em dois subclados: Rauisuchoidea (Prestosuchidae, Rauisuchidae e formas próximas a *Ticinosuchus*) e Poposauroida (*Shuvosauridae* e demais poposaurídeos). Os Rauisuchoidea seriam definidos com base em duas sinapomorfias (a presença de múltiplos osteodermas dorsais por vértebra e o tubérculo do calcâneo é dorso-ventralmente alinhado com uma depressão em sua porção distal) sendo composto por duas linhagens: Prestosuchidae (composto por *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Prestosuchus*) e Rauisuchidae (formado por *Tikisuchus*, *Rauisuchus*, *Postosuchus* e *Teratosaurus*) que, com a exclusão de *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Arganasuchus* e *Fasolasuchus*, seriam separados por distintas quatro sinapomorfias (Figura 13).

O sub-clado Poposauroida apresentou uma resolução menor que a do seu grupo irmão. Os táxons *Quianosuchus* e *Yarasuchus* seriam formas mais basais em relação a uma politomia formada por *Arizonasaurus*, *Bromsgroveia*, *Lotosaurus*, *Poposaurus*, *Sillosuchus*, *Effigia* e *Shuvosaurus*, com estes dois últimos formando uma monofilia designada Shuvosauridae.

Os autores discutem que os clados estudados não são fortemente suportados, levantando a hipótese de que o grupo não seja monofilético. Segundo os autores, as razões disso poderiam ser a ausência de um rigor metodológico presente no estudo dos “rauisúquios” que existe ao longo da história do estudo deste grupo, que geralmente são representados por poucos táxons ou que tendem a ser considerados um grupo monofilético *a priori*.

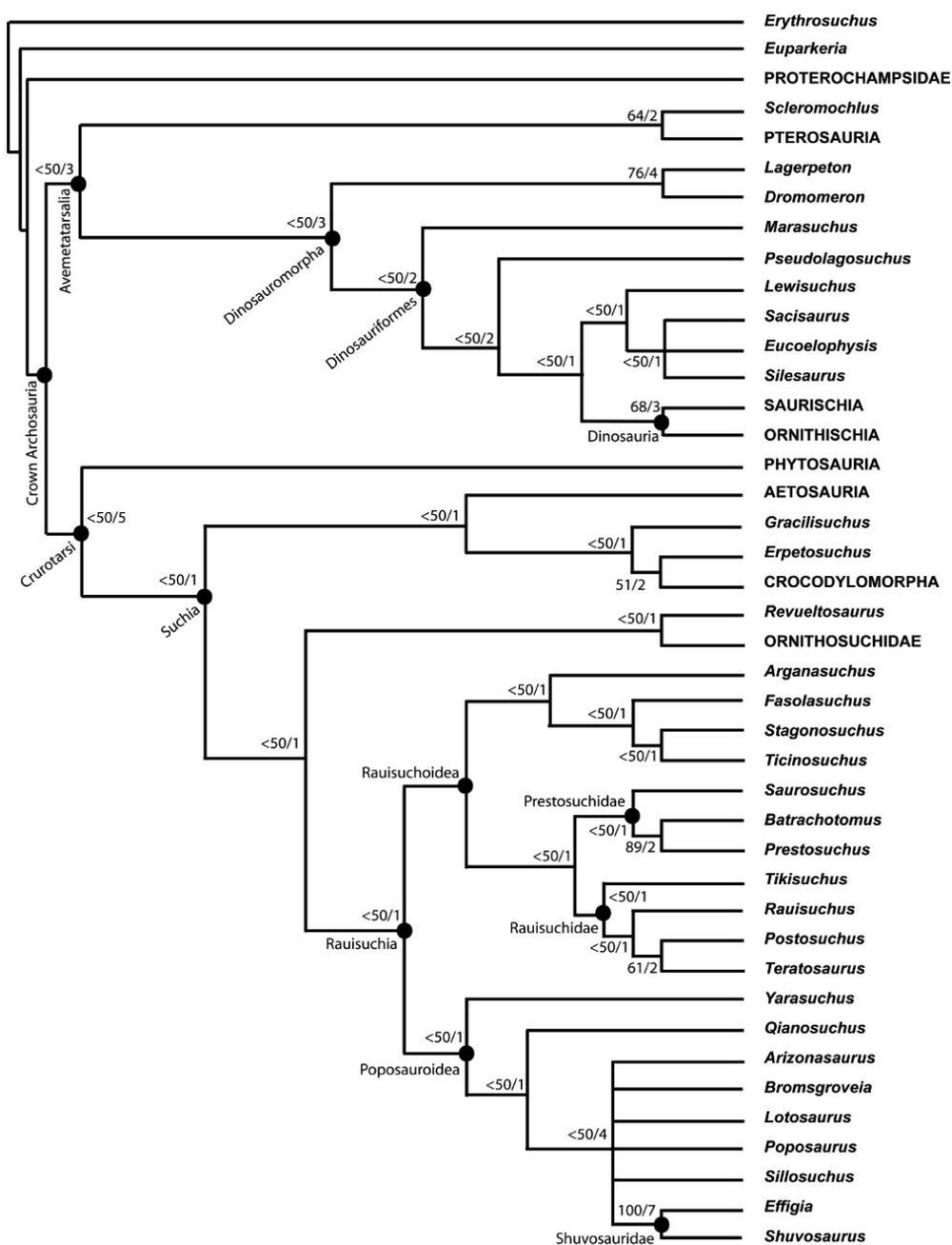


Figura 13. Análise de Brusatte *et al.* (2010) de consenso estrito de 70 árvores mais parcimoniosas (747 passos, CI: 0.31, RI: 0.68). Os números próximos aos clados são as porcentagens de *bootstrap* / valor de suporte de Bremer.

Mastrantonio (2010) descreveu, em sua tese de doutorado, um esqueleto parcialmente completo que foi atribuído pela autora ao táxon *Prestosuchus chiniquensis*, sendo este o material mais completo já descrito para este táxon. Esta análise foi corroborada por dados filogenéticos, utilizando uma matriz modificada de Brusatte *et al.* 2010, na qual foram alterados os estados de 17 caracteres e retirados dois (26 e 47) totalizando 185 dos 187 caracteres da matriz original. A autora também apresentou uma crítica ao trabalho de Brusatte *et al.*(2010), discutindo que a árvore de consenso apresentada não seria a mais parcimoniosa, apresentando uma nova árvore de consenso, onde vários nós desapareceram, especialmente dentro de Rausuchia, mas ressaltando que a resolução das relações internas deste grupo ainda não foi atingida.

Weinbaum (2011) redescreveu o crânio de *Postosuchus kirkpatricki* com base em uma nova preparação do crânio do holótipo originalmente descrito por Chatterjee (1985). Esta nova preparação revelou novas autapomorfias do crânio como: uma crista rugosa proeminente e arredondada na superfície lateral do maxilar e um forame na superfície ventral da fossa triangular na superfície anteromedial do processo ascendente do maxilar. O tamanho da fenestra subnarinal foi revisado, já que o autor afirma que o diâmetro desta havia sido aumentado devido à articulação do pré-maxilar com o maxilar estar imprecisa. O autor não apresentou uma análise filogenética, argumentando a necessidade de dados anatômicos mais detalhados para este fim.

França *et al.* (2011) descreveram o táxon de médio porte *Decuriasuchus quartacolonina* a partir da assembléia de 10 espécimes incompletos com 3 crânios encontrada no município de Dona Francisca. Esta espécie se diferencia de outros “rauissúquios” pelas seguintes autapomorfias: 1) Lacrimal e nasal formam uma expansão lateral que se projeta sobre a maior parte da fenestra anteorbital; 2) A margem dorsal do quadrado-jugal e a margem ventral do esquamosal, em conjunto, formam uma expansão triangular na fenestra temporal. Em sua proposta filogenética, utilizando a matriz de Brusatte *et al.* (2010), *Decuriasuchus* estaria inserido junto a *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Saurosuchus*, dentro de Prestosuchidae.

Lautenschlager e Desojo (2011) apresentaram uma revisão das espécies *Ticinosuchus ferox* e *Stagonosuchus nyassicus*. A redescrição de *Ticinosuchus* apresentou novos elementos cranianos que não haviam sido descritos por Krebs (1965) e uma revisão das cinturas escapular e pélvica, enquanto que a diagnose revisada de *Stagonosuchus* apresentou quatro novas sinapomorfias novas (lâminas

infraprezigapofisiais e infrapozigapofisiais adicionais na oitava vértebra cervical, uma protuberância similar a uma “bossa” (*boss-like*) no processo pós-acetabular da lâmina ilíaca, uma crista dorso-lateral baixa, bem marcada, na porção proximal do ísquio e protuberâncias arredondadas ao longo da margem ventral do ísquio). Os autores também descreveram a presença de processos neurais acessórios em algumas vértebras, a partir da metade da cauda, de alguns “rauissuquídeos” (*e.g. Rauisuchus* e *Ticinosuchus*) e articulação do hiposfeno e hipantrum nas vértebras dorsais, argumentando que estas estruturas sugerem uma especialização na coluna vertebral para uma postura mais ereta ou bípede, e não necessitaria apenas especializações nos apêndices posteriores e na cintura pélvica.

Trotteyn *et al.* (2011) descreveram novos materiais de pós-crânio de *Saurosuchus galilei*. Este material apresentaria uma sequência vertebral composta por uma série cervical formada por um “complexo proatlas-atlas-axis” completo, vértebras truncais e caudais, osteodermes e alguns elementos de cinturas. Os autores apresentam uma descrição detalhada destes elementos e uma comparação com outros táxons, de “rauissúquios”, discutindo a necessidade de análises morfológicas mais detalhadas no estudo deste grupo para a solução de problemas em estudos morfométricos e filogenéticos.

Gauthier *et al.* (2011) efetuaram o estudo da locomoção de *Poposaurus gracilis* a partir de um espécime quase completo. Este estudo foi feito utilizando uma abordagem em 3 etapas: 1) inferir a posição filogenética do táxon estudado; 2) analisar a distribuição dos diferentes modos de locomoção nos diferentes grupos e inferir a sequência de surgimento destes na filogenia, com base na hipótese de que *Poposaurus* apresentava o mesmo modo de locomoção que seus ancestrais e 3) efetuar uma análise morfofuncional, baseada neste novo espécime, a fim de refinar a hipótese de locomoção. A conclusão dos autores foi a de que *Poposaurus* seria uma forma bípede que apresentava características que seriam convergentes com formas da linhagem pró-aviana (ali denominada pan-aviana), mas que o aparecimento destas características foi convergente nestas duas linhagens. O estudo filogenético utilizado pelos autores baseou-se numa análise de Nesbitt (2011) que na época não havia ainda sido publicada. Segundo os autores, os “rauissúquios” corresponderiam a uma antiga linhagem marginal da evolução dos crocodilianos (Figura 14).

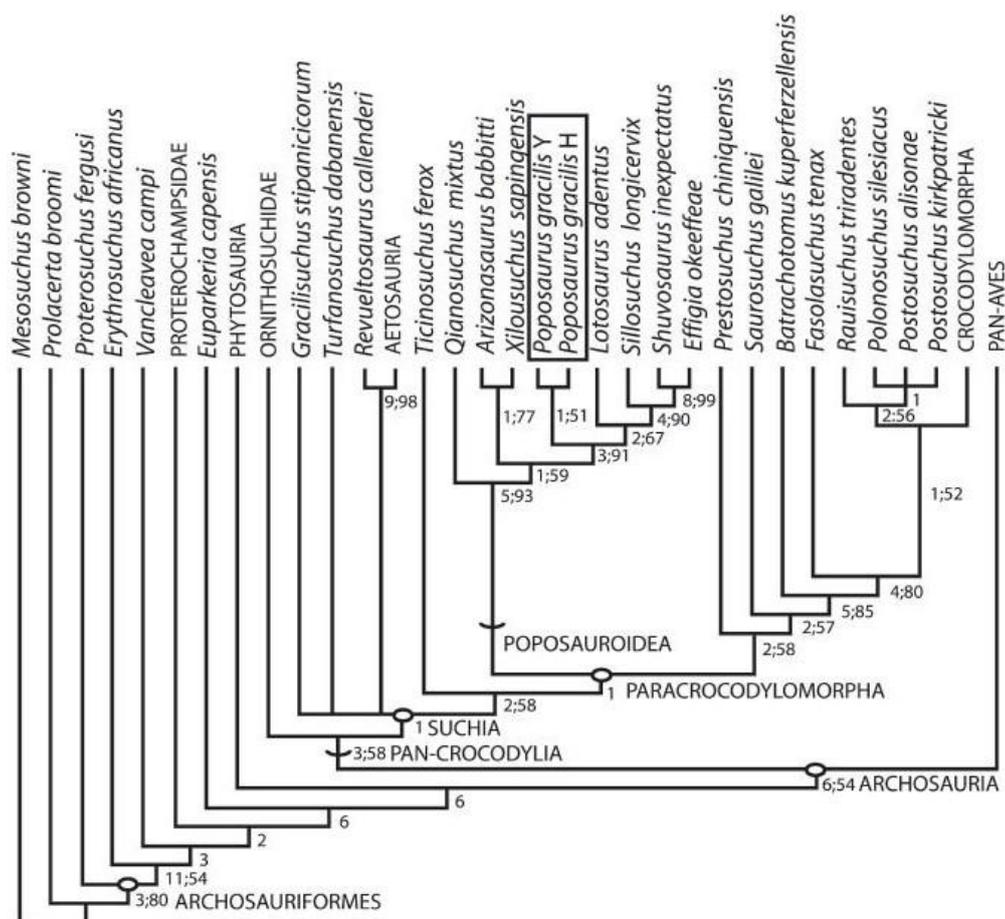


Figura 14. Proposta de Gauthier *et al.* (2011) baseada em Nesbitt (2009, 2011) para o holótipo de *Poposaurus gracilis* (indicado pelo H maiúsculo) e o novo espécime do mesmo táxon. Os números abaixo dos nós são a taxa de suporte de Bremer (na esquerda) e de *bootstrap* (se maiores que 50%, na direita).

Nesbitt (2011) apresentou um amplo estudo filogenético sobre a origem e evolução dos arcosauros, utilizado 412 caracteres, abordando 80 táxons em nível de espécie, distribuídos do Permiano até o início do Jurássico. Este trabalho apresentou o maior número de táxons, em nível de espécie (*Ticinosuchus*, *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Xilosuchus*, *Poposaurus*, *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus*, *Effigia*, *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, *Raulisuchus*, *Postosuchus* e *Polonosuchus*) comumente considerados “rauisúquios” até o presente. Esta análise apresentou um clado Potosauridea monofilético (composto por *Qianosuchus*, *Arizonasaurus*, *Xilosuchus*, dois espécimes de *Poposaurus* ([H]: o holótipo FMNH-357, composto por um espécime incompleto e [Y]: YPM 57100 um espécime quase completo, faltando apenas o crânio), *Lotosaurus*, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus* e *Effigia*) sendo este o grupo irmão de um “Raulisuchia” parafilético (com um Raulisuchidae

composto de *Rauisuchus*, *Polonosuchus*, *Postosuchus alisonae* e *Postosuchus kirkpatricki*, enquanto *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus* e *Fasolasuchus* estariam fora deste agrupamento, sob a designação de Loricata), além de um clado Crocodylomorpha monofilético (Figura 15). Segundo o autor, a única forma de “Rauisuchia” ser monofilético seria se Crocodylomorpha fosse incluído. Devido a esta condição parafilética, o autor propõe o abandono do termo Rauisuchia em análises futuras, já que esta diagnose denotaria uma condição monofilética para um clado contendo Popsauridae, Rauisuchidae e outros “rauissúquios”.

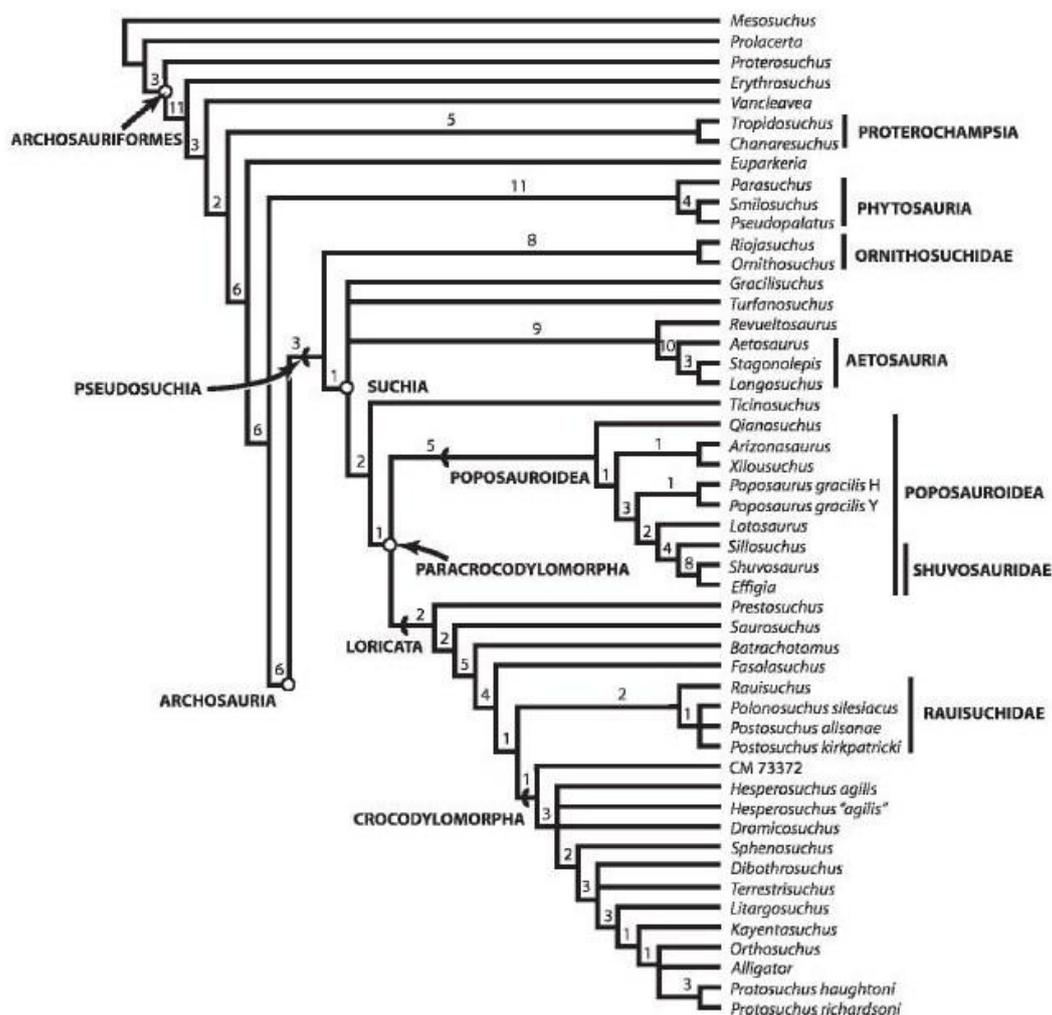


Figura 15. Proposta filogenética de Nesbitt (2011). Os números representam os valores de suporte de Bremer. (Modificado de Nesbitt, 2011).

2.2. Características mais usadas para definir os “rauissúquios”

Segundo Gower (2000), as características comumente usadas para definir os *Rauisuchia* são uma abertura adicional no dermatocrânio, localizada entre o pré-maxilar e o maxilar, e variações morfológicas na cintura pélvica. Aqui, iremos discutir apenas a abertura adicional no dermatocrânio porque esta é a mais relevante para o material estudado, como será abordado adiante, e porque as características da cintura pélvica já foram devidamente abordadas por outros autores (*e.g.* GOWER, 2000; MASTRANTONIO, 2010).

2.2.1. Abertura adicional no crânio

A presença de uma abertura adicional, localizada no contato entre o pré-maxilar com o maxilar dos “rauissúquios”, apresenta diferentes designações na literatura, sendo referida como “fenestra subnarinal” por Chatterjee (1986), Galton (1985) e Parrish (1993) ou “fenestra anterorbital acessória” por Sill (1974), Dawley *et al.* (1979), Benton (1986) e Long e Murry (1995), sendo considerada uma característica filogeneticamente significativa de “rauissuquídeos” em algumas propostas (*e.g.* CHATTERJEE, 1985; BENTON, 1986).

Alguns autores discutem se esta abertura estaria relacionada com alguma forma de cinetismo entre o pré-maxilar e o maxilar (BENTON, 1986; LONG & MURRAY; MASTRANTONIO 2010), ou se estaria de alguma forma relacionada à passagem de vasos ou nervos (GOWER, 2000). Entretanto, a interpretação filogenética desta característica apresenta alguns problemas. Primeiramente, alguns autores (BENTON & CLARK, 1988; PARRISH, 1993, JUUL, 1994) consideram esta estrutura como sendo homoplástica quando *Rauisuchia* não é monofilético. Ademais, uma abertura similar estaria presente em diferentes grupos de “arcossauros coronais e não coronais” (GOWER, 2000), como o eritrossúquio *Shansisuchus shansisuchus*, além de alguns dinossauros (JUUL, 1994), pterossauros (ÖSI *et al.* 2010), sendo que Welman (1998) sugeriu que ela pudesse também estar presente em *Proterosuchus*.

Outro caso seria o de *Herrerasaurus ischigualastensis* (SERENO & NOVAS, 1993) que apresenta um “forame subnarinal” localizado ventralmente à narina e, internamente, ventral ao palato pré-maxilar, além de uma “fenestra pré-maxilar-maxilar” localizada posteriormente à narina e, internamente, dorsalmente ao palato pré-

maxilar). Para estes autores, a “fenestra pré-maxilar-maxilar” seria uma autapomorfia de *Herrerasaurus* e o “forame subnarinal” seria uma sinapomorfia de *Herrerasaurus ischigualastensis* + dinossauros saurísquios que teria evoluído convergentemente em outros táxons como os “rauissúquios” (e.g. *Saurosuchus galilei*). Nesbitt (2011) considerou a abertura acessória como sendo um carácter difícil, citando os problemas discutidos por Gower (2000) e ainda a distorção tafonômica de alguns crânios, considerando que a mesma, em *Saurosuchus*, corresponderia a um artefato tafonômico, mas que ela poderia estar presente em outros táxons, visto que a presença de um forame entre o pré-maxilar e o maxilar é comum em alguns grupos de arcossauros.

A inclusão da espécie *Prestosuchus chiniquensis* (BARBERENA, 1978; AZEVEDO, 1991) entre os “rauissúquios” era vista como problemática e um fator de discrepância, uma vez que se trata de um taxon tradicionalmente inserido no grupo, mas que não apresentaria esta abertura. Porém, a presença desta fenestra no espécime UFRGS-PV-0629-T, descrito por Mastrantonio (2010) como *Prestosuchus chiniquensis*, mudou este panorama (Figura 16). A autora argumentou que o contato “frouxo” entre o pré-maxilar e o maxilar, considerado por Gower (2000) como uma articulação móvel, mesmo que não implicasse necessariamente em algum tipo de cinetismo, poderia interferir na posição de preservação dos dois ossos (mais afastados, caracterizando uma fenestra, ou mais próximos, dando a impressão de uma ausência da mesma) o que teria ocorrido no espécime UFRGS-PV-0156-T.

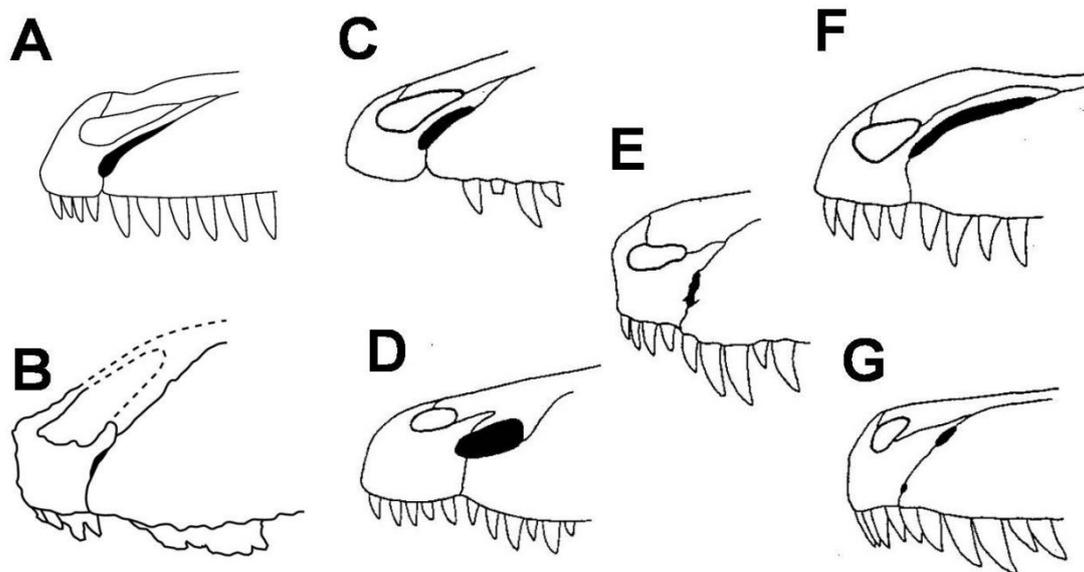


Figura 16. Porção do rosto de vários arcossauros em vista lateral esquerda, indicando a variação das aberturas adicionais, marcadas aqui em cor preta. A) *Decuriasuchus quartacolonias* (Modificado de França *et al.*, 2011); B) *Prestosuchus chiniquensis* (Modificado de Mastrantonio, 2010); C) *Saurosuchus galilei*; D) *Shansisuchus shansisuchus*; E) *Postosuchus kirkpatricki*; F) *Luperosuchus fractus*; G) *Herrerasaurus ischigualastensis*. Modificado de Gower (2000).

3. GEOLOGIA

3.1. Contexto estratigráfico

A Bacia do Paraná é uma bacia intercratônica com cerca de 1.500.000. Km² de extensão que em algumas localidades apresenta 8000m de espessura. Esta bacia é composta de sequências vulcânicas e sedimentares, estando localizada na porção centro-leste da América do Sul (Figura 17). Sua área aproximada ocupa partes do Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai e sua idade abrange do Ordoviciano até o Cretáceo (MILANI *et al.* 2007). Milani *et al.* (2007) também discutem que a Bacia do Paraná não foi continental desde sua origem, mas sim foi gerada como um golfo aberto para o Pantalassa, havendo um fechamento progressivo ao longo do fanerozóico até sua condição de bacia continental.

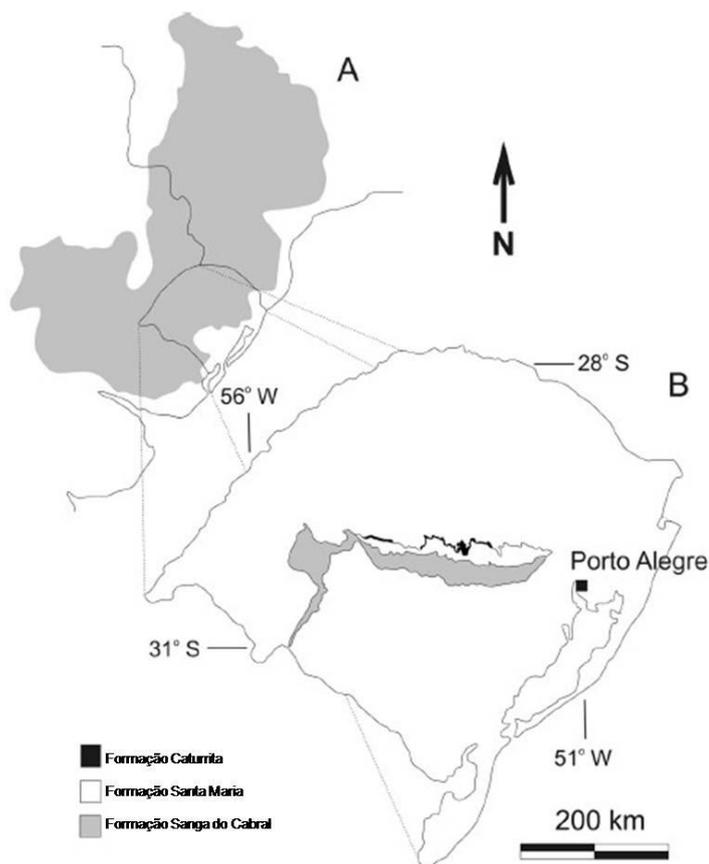


Figura 17. (A) Mapa indicando a área da Bacia do Paraná (em cinza) na América do Sul, salientando o Estado do Rio Grande do Sul. (B) Mapa do Rio Grande do Sul indicando as localidades aflorantes das Formações Caturrita, Santa Maria e Sanga do Cabral. Modificado de Langer *et al.*(2007).

Milani *et al.* (2007) dividiram esta bacia em seis unidades aloestratigráficas de segunda ordem (supersequências), apresentando três supersequências que constituem grandes ciclos transgressivo-regressivos de variação de nível de base (as Supersequências Rio Ivaí [Ordoviciano – Siluriano], Paraná [Devoniano] e Gondwana I [Neocarbonífero-Eotriássico] e três que apresentam sucessões sedimentares continentais com rochas ígneas associadas (Supersequências Gondwana II [Mesotriássico-Neotriássico], Gondwana III [Neojurássico –Eocretáceo] e Bauru [Neocretáceo]).

Destas, a Supersequencia Gondwana II é uma unidade cuja ocorrência é restrita à região central do Estado do Rio Grande do Sul. Ela é também caracterizada pela presença de uma paleofauna de vertebrados distinta, que tem sido um fator importante para os estudos de correlação desta unidade com outras sequências análogas na Argentina e na África (MILANI *et al.* 2007).

3.2. A litoestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul

Os estudos litoestratigráficos no Estado do Rio Grande do Sul tiveram seu início com o trabalho de Huene e Stahlecker (1931) que estudaram afloramentos fossilíferos próximos dos municípios de Santa Maria e São Pedro do Sul e desceveram um espesso pacote de lentes avermelhadas (red beds) compostos de uma “alternância de argilas vermelhas e arenitos vermelhos claros, mais ou menos argilosos” (BELTRÃO & NEUMAER, 1968) que continham fósseis de tetrápodos. Estes autores utilizaram a nomenclatura proposta por White (1908) em seu estudo da geologia do Estado de Santa Catarina, onde todo pacote similar ao descrito acima era denominado “Camadas Vermelhas do Rio do Rasto”.

Para Huene e Stahlecker (1931) estas camadas, no Rio Grande do Sul, estariam divididas em dois membros: Um membro mais inferior e afossilífero, com uma grande quantidade de arenitos de origem fluvial; e outro superior, rico em tetrápodos fósseis e que apresentaria crustáceos em suas camadas mais basais. Acima destas camadas, troncos silificados de *Araucarioxylon* seriam encontrados em uma matriz composta de arenitos e argilitos de origem fluvial e eólica.

Gordon Jr. (1947) propôs a retirada das “Camadas Santa Maria” das do Rio do Rasto, com base em estudos geológicos feitos nos estados da região sul do Brasil e em dados paleontológicos. Este autor propôs então a Formação Santa Maria, de idade triássica e restrita ao Rio Grande do Sul, enquanto que a Formação Rio do Rasto seria de idade Permiana.

Posteriormente, outras propostas litoestratigráficas foram realizadas (e.g. GAMERMANN, 1973; SCHNEIDER *et al.*, 1974; BORTOLUZZI, 1974; ANDREIS *et al.*, 1980) todas segundo os paradigmas da litoestratigrafia clássica.

Faccini (1989) em sua dissertação de mestado (não publicada) foi o primeiro autor a utilizar a metodologia da estratigrafia de sequencias em um estudo da Bacia do Paraná no RS. Este autor dividiu o pacote referente ao intervalo Neopermiano-Eocretáceo em quatro sequencias deposicionais. A sequência I representaria as Formações Rio do Rasto/Sanga do Cabral; a sequência II a Formação Santa Maria; a III o “Arenito Mata” e a IV a Formação Botucatu.

Zerfass (1998) apresentou uma proposta estratigráfica (refinada alguns anos depois, Zerfass *et al.*, 2003) onde descreve as Sequencias Santa Maria 1, 2 e 3, que integrariam uma única Supersequencia Santa Maria.

| | | Gamermann 1973 | Schneider et al. 1974 | Bortoluzzi 1974 | Andreis et al. 1980 | Faccini 1989 | Zerfass et al. 2003 |
|----------------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------------------------|---|----------------------------------|
| My | JUR | Formação Botucatu | Formação Botucatu | Botucatu s.s. Caturrita Mb. | Formação Botucatu | Sequencia IV Botucatu | Formação Guará |
| | | TRIÁSSICO | Formação Rosário do Sul | Membro Santa Maria | Formação Caturrita | Sequencia III Mata | Sequencia Santa Maria 3 |
| Fáceis Santa Maria (fossilífera) | Fáceis Alemoa | | | Sequencia II Santa Maria | | Sequencia Santa Maria 2 | |
| Fáceis Fluviais (afossilífera) | Fáceis Passo das Tropas | | | | Fm. Santa Maria | Fáceis Alemoa | Fáceis Passo das Tropas |
| 228 | PER | Formação Rosário do Sul | Formação Rosário do Sul | Formação Rosário do Sul s.s. | Formação Sanga do Cabral | Sequencia I Rio do Rasto/ Sanga do Cabral | Supersequencia Sanga do Cabral |
| 251,0 | | | Fm. Rio do Rasto | Fm. Rio do Rasto | Formação Sanga do Cabral | Formação Rio do Rasto/ Sanga do Cabral | Formação Rio do Rasto/ Pirambóia |
| | | Grupo Passa Dois | | | | | Supersequencia Santa Maria |

Figura 18. Tabela comparativa apresentando as seis propostas estratigráficas para o Triássico brasileiro. Legenda: (Fm) formação; (JUR) Jurássico; (Mb) membro; (My) milhões de anos; (PER) Permiano; s.s. *sensu stricto*. Retirado de SOARES *et al.* (2011).

3.3. A bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul

A primeira proposta bioestratigráfica para a Formação Santa Maria foi feita por Barberena (1977), baseada em diferenças entre as paleofaunas das regiões de Pinheiros (Candelária), Xiniquá (São Pedro do Sul) e Santa Maria. Neste trabalho, foram propostas três Zonas-Associação (ou Cenozonas) distintas, assim agrupadas da mais antiga para a mais recente: Cenozona de Therapsida (regiões de Pinheiro e Xiniquá) com uma abundância de terápsidos e tecodontes e ausência de rincossauros; Cenozona de *Dicroidium*, composta por uma paleoflora representada apenas pelo Gênero *Dicroidium*, com alguns invertebrados e restos de peixes, não ocorrendo registro de tetrápodes; Cenozona de Rhynchocephalia (Santa Maria), rica em rincossauros e não apresentando dicinodontes, com raras ocorrências de cinodontes.

Alguns anos mais tarde, Barberena *et al.* (1985) propuseram, para o intervalo Permo-Triássico da Bacia do Paraná, sete unidades denominadas “Faunas-Locais” (*sensu* SIMPSON, 1971). Destas sete “Faunas-Locais”, quatro foram atribuídas ao intervalo Mesotriássico-Neotriássico: Fauna-Local de Pinheiros (Ladiniano), Fauna-Local de Xiniquá, Fauna-Local de Alemoa (Carniano) e Fauna-Local de Botucaraí (Neocarniano-Eonoriano).

Subsequentemente, Schultz *et al.* (2000) retomaram o modelo com base em Zonas-Associação proposto por Barberena (1977), mas utilizando apenas as faunas de tetrápodes. Nesse contexto, permaneceu a Cenozona de Therapsida como a unidade mais basal, seguida, em sequência ascendente, pela Cenozona de Rhynchosauria (uma mudança puramente nomenclatural em relação à proposta original) e foi acrescentado o “Nível de *Jachaleria*” que corresponderia ao nível estratigráfico onde este gênero de dicinodonte – que integrava a Fauna-Local de Botucaraí (Barberena *et al.*, 1985) - foi encontrado,

Abdala *et al.* (2001) apresentou uma mudança na nomenclatura das Cenozonas de Therapsida e Rhynchosauria para Biozona de *Dinodontosaurus* e Biozona de *Hyperodapedon*, respectivamente, além de propor uma nova biozona, localizada entre as duas, denominada Biozona de Traversodontídeos. É importante mencionar que, até o momento, nenhum rauissúquídeo foi encontrado nesta última biozona.

O horizonte informal “Nível de *Jachaleria*” recebeu uma designação formal - Zona de Associação de Ictidosauria - a partir do trabalho de Rubert e Schultz (2004), com base em novas evidências estratigráficas e paleontológicas provenientes da porção superior da Formação Santa Maria. Porém, esta designação seria modificada posteriormente por Schultz e Soares (2006) para Cenozona de Mamaliomorpha, em decorrência de questões filogenéticas relativas ao nome do grupo usado na primeira denominação desta cenozona, que caiu em desuso em trabalhos recentes.

Schultz e Langer (2007) compilaram os trabalhos referentes à bioestratigrafia do Rio Grande do Sul (BARBERENA *et al.*, 1993; SCHERER, 1994; SCHULTZ, 1995; SCHULTZ *et al.*, 2000; ABDALA *et al.*, 2001; RUBERT & SCHULTZ, 2004 E SCHULTZ *et al.*, 1994) e reconheceram quatro distintas associações paleofaunísticas para o Triássico do Estado: Cenozona de Therapsida (Mesotriássico – Eoladíniano), Cenozona de Traversodontídeos (Mesotriássico – Neoladíniano/Eocarniano), Cenozona de Rhynchosauria (Neotriássico – Carniano) e Cenozona de Mammaliomorpha (Neotriássico).

A proposta unicamente de nomenclatura mais recente para as designações das diferentes cenozonas, que é a seguida nesta dissertação, foi preliminarmente apresentada por Soares *et al.* (2011), sendo a mesma apresentado na tabela a seguir, com a comparação temporal com as formações argentinas (Figura 19). A seguir, apresenta-se a listagem dos táxons encontrados em cada cenozona.

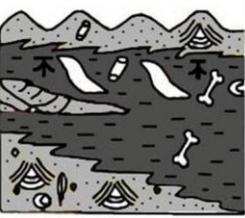
| Sequências Depositionais | | Bioestratigrafia | | Litoestratigrafia | |
|--------------------------|---|------------------------------------|--------------------------|--------------------|---------------------------------|
| Brasil (Zerfass, 2003) | | Triássico Brasileiro | Triássico Argentino | Bacia do Paraná | Bacia Ischigualasto Villa Union |
| Noriano |  | Cenozona de <i>Riograndia</i> | Paleofauna Ischigualasto | Formação Caturrita | Formação Los Colorados |
| | | Cenozona de <i>Hyperodapedon</i> | | Fm. Santa Maria | Formação Ischigualasto |
| Carniano |  | Cenozona de <i>Santacruzodon</i> | Paleofauna Chañares | Fm. Santa Maria | Formação Los Rastros |
| Ladiniano |  | Cenozona de <i>Dinodontosaurus</i> | | | Formação Chañares |

Figura 19. Síntese da Bioestratigrafia e Litoestratigrafia dos estudos sobre o Triássico do Brasil e da Argentina. Modificado de Raugust (2009) com alterações baseadas em Soares *et al.* (2011).

Cenozona de *Dinodontosaurus* (Mesotriássico – Eoladiniano).

Inserida em litologias que correspondem à base da Seqüência II de Faccini (1989) = base da Seqüência Santa Maria I de Zerfass (2003), os táxons atualmente válidos a ela referidos são:

- **Procolofonídeo:** *Candelaria barbouri* (PRICE, 1947);
- **Dicinodontes:** *Stahleckeria potens* (HUENE, 1938); *Dinodontosaurus pedroanum* [(TUPÍ- CALDAS, 1933; ROMER, 1943) = *Dinodontosaurus turpior* Cox, nov. comb., 1965];
- **Cinodontes:** *Massetognathus achagaviae* (BARBERENA, 1981); *Chiniquodon thetonicus* (HUENE, 1938); *Traversodon stahleckeri* (HUENE, 1938); *Luangwa sudamericana* (ABDALA e SÁ-TEIXEIRA 2004); *Protheriodon estudianti* (BONAPARTE *et al.*, 2006);
- **Rincossauros:** Rincossauro de Mariante (SCHULTZ e AZEVEDO 1990);
- **Arcossauriforme:** *Chanaresuchus bonapartei* (ROMER, 1971); *Archeopelta arborensis* (DESOJO *et al.* 2011)

- **Arcossauros:** *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1938); *Barberenasuchus brasiliensis* (MATTAR, 1987); *Spondylosoma absconditum* (HUENE, 1942), *Decuriasuchus quartacolonia* (FRANÇA *et al.*, 2011).

Cenozona de *Santacruzodon* (Mesotriássico = Neoladiniano - Eocarniano).

(ABDALA *et al.* 2001) a Fauna representada nesta Cenozona inclui os seguintes táxons válidos:

- **Cinodontes:** *Santacruzodon hopsoni* (Abdala & Ribeiro 2003); Traversodontídeos indet. (ABDALA *et al.*, 2001);
- **Dicinodonte:** ? *Dinodontosaurus* (Schultz, obs. pess.);
- **Arcosauriforme:** Proterochampsídeo indet., interpretado por Raugust (2009) como *Chanaresuchus bonapartei*].

Cenozona de *Hyperodapedon* (Neotriássico - Carniano).

Está inserida nos níveis referentes ao Membro Alemoa (BORTOLUZZI, 1974), base da Sequência II (FACCINI, 1989) ou porção média da Sequência Santa Maria 2 de Zeffass (2003). Inclui os seguintes táxons válidos:

- **Rincossauros (Archosauromorpha):** *Hyperodapedon mariensis* (TUPI-CALDAS, 1933); *H. sanjuanensis* (Sill, 1970); *H. huenei* (LANGER e SCHULTZ 2000); *Scaphonyx sulcognathus* (AZEVEDO e SCHULTZ 1987);
- **Arcosauriformes:** *Proterochampsia nodosa* (Barberena, 1982); *Cerritosaurus binsfeldi* (Price, 1946); *Rhadinosuchus gracilis* (Huene, 1938);
- **Arcossauros:** *Aetosauroides sp.* (DESOJO e BAEZ 2005); *Rauisuchus tiradentes* (HUENE, 1938); *Staurikosaurus pricei* (COLBERT, 1970); *Saturnalia tupiniquim* (LANGER *et al.*, 1999);
- **Cinodontes:** *Therioherpeton cagnini* (BONAPARTE e BARBERENA 1975); *Prozostrodon brasiliensis* (BARBERENA *et al.*, 1987, BONAPARTE e BARBERENA, 2001); *Gomphodontosuchus brasiliensis* (HUENE, 1928); *Exaeretodon riograndensis* (ABDALA *et al.*, 2002); *Charruodon tetracuspídatu*s (ABDALA e RIBEIRO, 2000).

Cenozona de *Riograndia* (Neotriássico): Incluída na porção basal da Formação Caturrita *sensu* Andreis *et al.*, 1980 (=porção superior da Sequência II de Faccini ou porção superior da Sequência Santa Maria 2 de Zeffass, 2003). Os táxons válidos atualmente conhecidos para esta Cenozona são:

- **Procolofonídeo:** *Soturnia caliodon* (CISNEROS & SCHULTZ, 2003);
- **Esfenodontídeo (Squamata):** *Clevosaurus brasiliensis* (BONAPARTE & SUES 2006);
- **Dicinodonte:** *Jachalera candelariensis* (ARAÚJO & GONZAGA, 1980);
- **Cinodonte:** *Riograndia guaibensis* (BONAPARTE *et al.*, 1999); *Irajatherium hernandezii* (MARTINELLI *et al.*, 2005); *Brasilodon quadrangularis* (BONAPARTE *et al.*, 2003) *Brasilitherium riograndensis* (BONAPARTE *et al.*, 2003);
- **Arcossauros:** Fitossuro indet. (KISCHLAT & LUCAS, 2003); *Guaibasaurus candelariensis* (BONAPARTE *et al.*, 1999); *Unayasaurus tolentinoi* (LEAL *et al.*, 2003); *Sacisaurus agudoensis* (FERIGOLO & LANGER, 2006); Dentes de arcossauros indeterminados (DORNELLES, 1990).

3.4. Horizonte estratigráfico

A assembleia CPEZ-239 foi descoberta no afloramento “Sanga da Árvore” (Figura 20), pertencente à Sequencia Santa Maria 1 (ZERFASS *et al.*, 2003) da Supersequencia Santa Maria (ou dos níveis da base da Formação Santa Maria *sensu* ANDREIS, BOSSI & MONTARDO, 1980). Bioestratigraficamente insere-se na Cenozona de *Dinodontosaurus*, com a fauna da Formação Los Chañares da Argentina (RUBERT & SCHULTZ, 2004; LANGER *et al.*, 2007). Esta unidade (e sua respectiva fauna), por sua vez, tem sido considerada de idade Ladiniano, mas dependendo da proposta cronoestratigrafica utilizada como base (ICS), estretanto esta idade pode se alterar para Ladiniano-Eocarniano, como argumentaram Desojo *et al.* (2011) em sua descrição de *A. arborensis*.

Foi neste mesmo afloramento, na expedição que empreendeu ao Rio Grande do Sul em 1928-29, que Friedrich von Huene coletou os espécimes que resultaram na proposição dos táxons *Stahleckeria potens*, *Prestosuchus chiniquensis* e *Hoplitosuchus raui* (Huene, 1938a), mas os pontos exatos de coleta de cada um destes não são conhecidos (DESOJO *et al.* 2011).

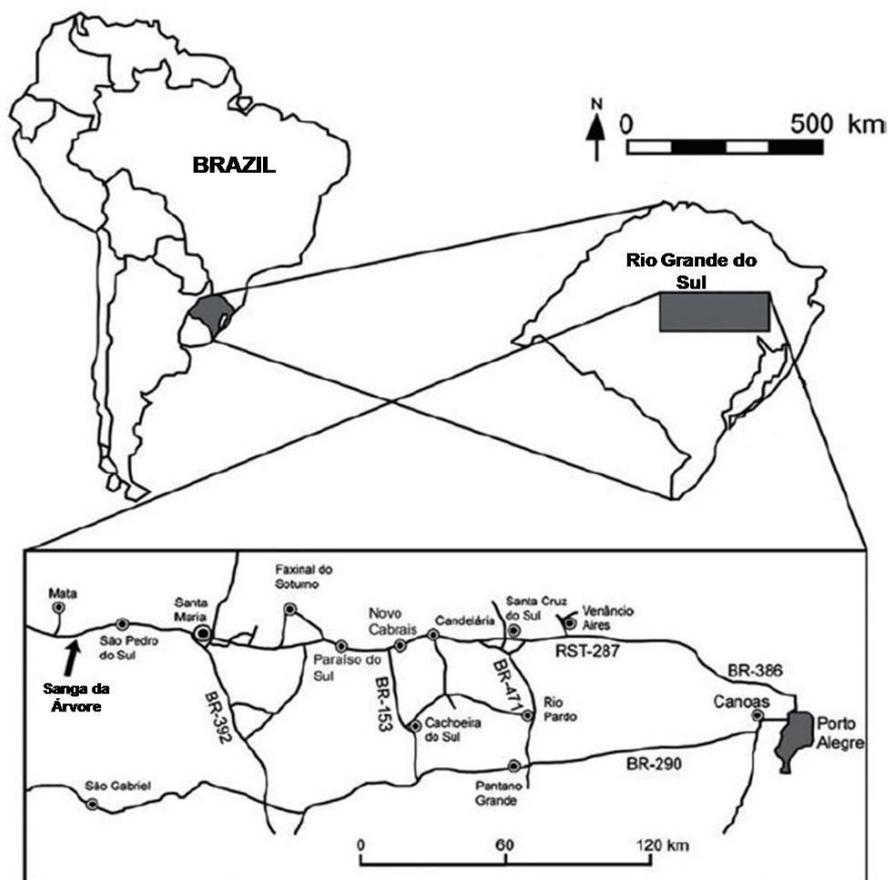


Figura 20. Mapa indicando a localidade entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata onde está o afloramento “Sanga da Árvore”. (Modificado de SCHULTZ & SOARES, 2009).

O nome desta localidade foi cunhado por Huene como “Sanga da Árvore” (= *Baum Sanga*) devido à presença de uma árvore de Timbaúva (*Enterolobium contortisiliquum*), que posteriormente foi queimada ao ser atingida por um raio, sendo que alguns restos da mesma estariam presentes no afloramento até a década de sessenta (BELTRÃO, 1965). A cerca de 10m de distância desta árvore, próxima a elevação da direita na Figura 21, na época da coleta da assembleia CPEZ-239, havia um tronco calcinado de outra árvore de Timbaúva, sendo este o critério que levou à conclusão de que teria sido este o local visitado por Huene. Partes deste tronco ainda estão presentes neste local atualmente.



Figura 21. Foto do afloramento com a árvore de Timbaúva no centro.

Entretanto, não existe uma certeza sobre qual seria o local exato da “Sanga da Árvore” descrita por Huene. Os pontos de referência mencionados por aquele autor são muito imprecisos, enquanto os utilizados no mapa publicado em Beltrão e Neumaier (1968) não podem mais ser encontrados atualmente porque foram cobertos por vegetação ou simplesmente perdidos com o passar das décadas. A busca de informações junto ao dono da propriedade particular onde este afloramento se encontra cuja família é proprietária do local desde a época da expedição de Huene, não esclareceu as dúvidas quanto à localização (Max Langer, *pers. com.*). Da mesma forma, visitas ao local seguindo às indicações descritas por Huene não obtiveram sucesso.

A assembleia foi descoberta em uma elevação localizada um pouco acima da área com a árvore de Timbaúva (Figura 22). Outra característica deste afloramento é a existência de um plano de falha subvertical de orientação sudoeste-nordeste (Figura 24). Embora não seja possível determinar a existência (ou não) de um significativo rejeito vertical entre os blocos dos dois lados da falha, a presença da mesma pode determinar que fósseis encontrados de um lado ou de outro do plano de falha, embora atualmente estejam numa mesma cota topográfica, possam ter sido preservados em estratos de diferentes idades. A hipótese de que exista um rejeito entre os dois blocos é reforçada pela existência de outros afloramentos, nas proximidades, onde o deslocamento relativo dos blocos pode ser claramente observado, com rejeitos da ordem de 5m



Figura 22. Foto do afloramento tirado alguns metros atrás da borda da elevação, com a posição relativa da falha e sua orientação sudoeste-nordeste indicada (A) e o local onde foi descoberto a assembléia CPEZ-239b.

4. Os “rauissuquídeos” da Formação Santa Maria

Como previamente apresentado, na América do Sul, os fósseis deste grupo são encontrados apenas no Triássico da Argentina e no Brasil. No Brasil, ocorrem exclusivamente na Formação Santa Maria (Bacia do Paraná) do Estado do Rio Grande do Sul.

O início das pesquisas sobre os “rauissúquios” começou com a descrição de espécimes coletados e estudados por Huene (1942) do Estado do Rio Grande do Sul. Posteriormente à publicação das descrições destes táxons, houve um hiato de quase 50 anos até um novo material ser descrito, preliminarmente, por Barberena (1978) proveniente do Município de Candelária, o primeiro a ser encontrado em uma localidade em que Huene não havia trabalhado.

Atualmente, são considerados para a Formação Santa Maria os seguintes táxons de “rauissúquios” (modificado de MASTRANTONIO, 2010):

***Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938**

Materiais referidos a este táxon:

- Espécime BSPHG 1933L/1-3,5-6,8-12,28-35 (escavação 34):

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*, (Mesoladiniano), Mesotriássico (BARBERENA *et al.*, 1985; SCHERER *et al.*, 1995; SOARES *et al.*, 2011).

Localidade: “Sanga da Árvore” ou Baum Sanga, como foi originalmente descrita, na propriedade de Abelo Luiz Silva, a oeste da região de Xiniquá, próximo de São Pedro do Sul (Huene, 1942).

Material: Parte do ramo esquerdo e extremidade distal do ramo direito da mandíbula; alguns fragmentos do crânio, algumas vértebras (incluindo cervicais, dorsais, sacrais e caudais), gastrália, cinturas escapular e pélvica, fragmentos do membro anterior, membro posterior esquerdo completo com um *pes*.

- Espécime BSPHG 1933L/7 (Escavação 41):

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*, (Mesoladiniano), Mesotriássico (BARBERENA *et al.*, 1985; SCHERER *et al.*, 1995; SOARES *et al.*, 2011).

Localidade: sanga de Theotônio Béles Xavier, a oeste de Xiniquá.

Material: Duas vértebras sacrais articuladas, fragmentos da última vértebra dorsal e da primeira vértebra caudal, metade dorsal do ílio direito com costelas sacrais e uma série de osteodermas associados às apófises neurais das vértebras.

- Espécime UFRGS-PV-0156-T (Figura 23)

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*, Mesotriássico (BARBERENA *et al.*, 1985; SCHERER *et al.*, 1995; SOARES *et al.*, 2011).

Localidade: Sanga Pascual, na localidade de Pinheiros, município de Candelária, RS.

Material: um grande crânio completo com os ossos em posição de articulação; algumas vértebras associadas e osteodermas.

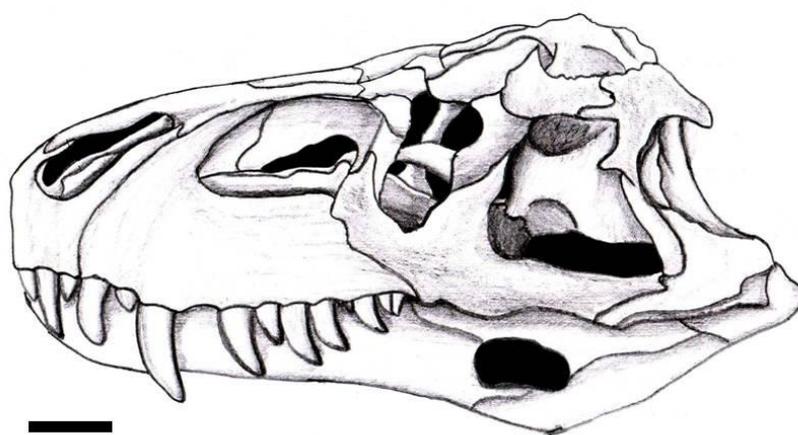


Figura 23. Foto e ilustração do crânio e mandíbula de UFRGS-PV-0156-T (Modificado de BARBERENA, 1978). Escala: 10 cm.

- Espécime UFRGS-PV-0629-T

Horizonte Estratigráfico: Cenozona de *Dinodontosaurus*, Mesotriássico (MORI, 2005; SOARES *et al.* 2011).

Localidade: Afloramento do “Posto de Gasolina”, próximo à entrada do Município de Dona Francisca, RS, à margem da BR 287.

Material: Espécime parcialmente completo, com um crânio completo e desarticulado. Estão faltando algumas vértebras caudais e os elementos distais dos membros locomotores.

Rauisuchus tiradentes Huene, 1938

Materiais atribuídos a este táxon:

- Espécime BSPG 1933L/60-127

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Hyperodapedon*, Neotriássico (SOARES *et al.*, 2011)

Localidade: Segundo Huene (1938a) “O achado provém da escavação 15 da “Sanga dos Dentes”, à margem da estrada que liga Santa Maria a São José, estando incluído em pelitos laminados vermelhos com pouca areia”.

Material: *Rauisuchus tiradentes* é conhecido apenas por quatro exemplares incompletos e mal preservados, contendo restos cranianos, algumas vértebras, ambas as cinturas (pélvica e escapular) incompletas com muitos osteodermas.

Após o original descrito por Huene (1938), nenhum outro material foi referido a este táxon. Apesar de ter sido mencionado por outros autores (*e.g.* Kischlat 2000), Lautenschlager (2008) efetuou uma revisão do material coletado por Huene, redescrivendo o material (Figura 24) o inserindo dentro da Família Rauisuchidae (*Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Postosuchus*, *Batrachotomus*, *Stagonosuchus* e *Ticinosuchus*).

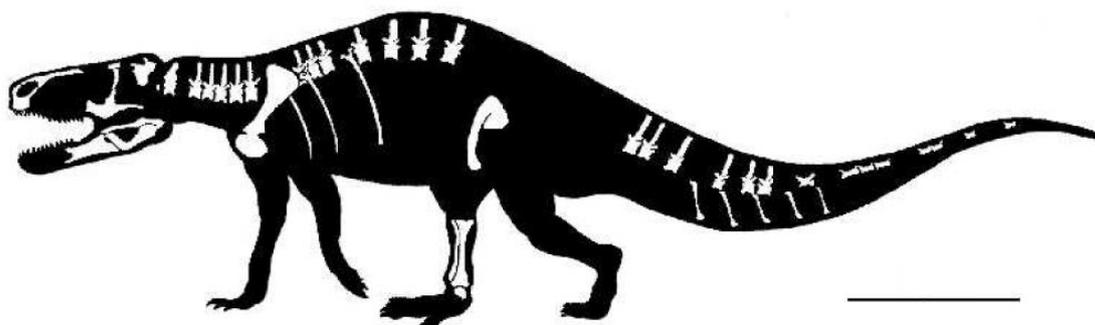


Figura 24. Reconstrução do esqueleto de *Rauisuchus tiradentes* mostrando os lementos preservados (Retirado de LAUTENSCHLAGER, 2008). Escala: 50 cm.

***Procerosuchus celer* Huene, 1938**

Materiais atribuídos a este táxon:

- Espécime BSPG 1933L/131-139

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*. (SOARES *et al.*, 2011)

Localidade: “O achado provém da escavação 37, da parte noroeste da Sanga da Estrada, de Abel Luiz Silva, a oeste de Chiniquá” (HUENE, 1942).

Material: Conhecido apenas por um exemplar, composto por um crânio incompleto, cinturas e membros escapular e pélvico incompletos.

Discussão: Existe apenas um exemplar conhecido. Segundo Kischlat (2000) e Desojo e Rauhut (2008) seria uma forma juvenil de *Prestosuchus chiniquensis*.

***Hoplitosuchus raui* Huene, 1938**

Materiais atribuídos a este táxon:

Espécime sem número de coleção, depositado no **BSPG**, em Munique, Alemanha

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Hyperodapedon*, Neotriássico (Carniano), (SOARES ET AL., 2011)

Localidade: “O achado provém da Sanga Grande da Alemoa, junto de Santa Maria, no horizonte fossilífero II” (HUENE, 1938).

Material: dois osteodermas grandes, com projeções espinhais e alguns elementos pós-cranianos.

Apenas um exemplar composto por material de pós-crânio descritos por Huene (1942). Este material foi interpretado como sendo de um dinossauro saurísquio sob a designação *Teyuwasu* por Kischlat (1999). Atualmente, *Hoplitosuchus* foi considerado como *nomen dubioum* por Desojo e Rauhut (2008) porque o material tipo consiste em ossos impossíveis de identificar enquanto o material referido seria composto por uma mistura de elementos de dinossauro e de “rauissuquídeo”.

***Spondylosoma absconditum* Huene, 1938**

Materiais atribuídos a este táxon:

- Espécime sem número de coleção, depositado no **BSPG**, em Munique, Alemanha.

Horizonte estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*, Mesotriássico (Ladiniano)(SOARES et al., 2011).

Localidade: “Sanga da Árvore, região de Chiniquá, em São Pedro do Sul” (HUENE, 1938).

Material: Duas vértebras cervicais, quatro vértebras dorsais e três sacrais, dentes e fragmentos de úmero, fêmur, cintura escapular e pélvica.

É uma forma com posicionamento filogenético duvidoso, com alguns autores incluindo-o dentro dos dinossauros (HUENE, 1942; ROMER, 1956; COLBERT, 1970; STEEL, 1970; BONAPARTE, 1971; GALTON & CLIVER, 1976; SUES, 1990,

KISCHLAT, 2000), ou dentro dos crocodilotársios (CHARIG, 1956; 1967; ROMER, 1972).

Decuriasuchus quartacolonía França *et al.* 2011

Horizonte Estratigráfico: Formação Santa Maria, Cenozona de *Dinodontosaurus*, Mesotriássico (Ladiniano); Membro Alemoa. (SOARES ET AL., 2011).

Localidade: Afloramento do “Posto de Gasolina”, próximo ao município de Dona Francisca;

Material: nove espécimes, representados por esqueletos incompletos (de MCN PV10105a até PV10105i), encontrados juntos, e um décimo espécime (MCN PV10004 representado apenas por pedaços do crânio), encontrado em um ponto diferente da mesma localidade.

Seria um predador de médio porte (Figura 25), quando comparado a formas maiores como *Prestosuchus*. Esta assembleia seria a primeira evidência de comportamento gregário entre “rauissúquios”.

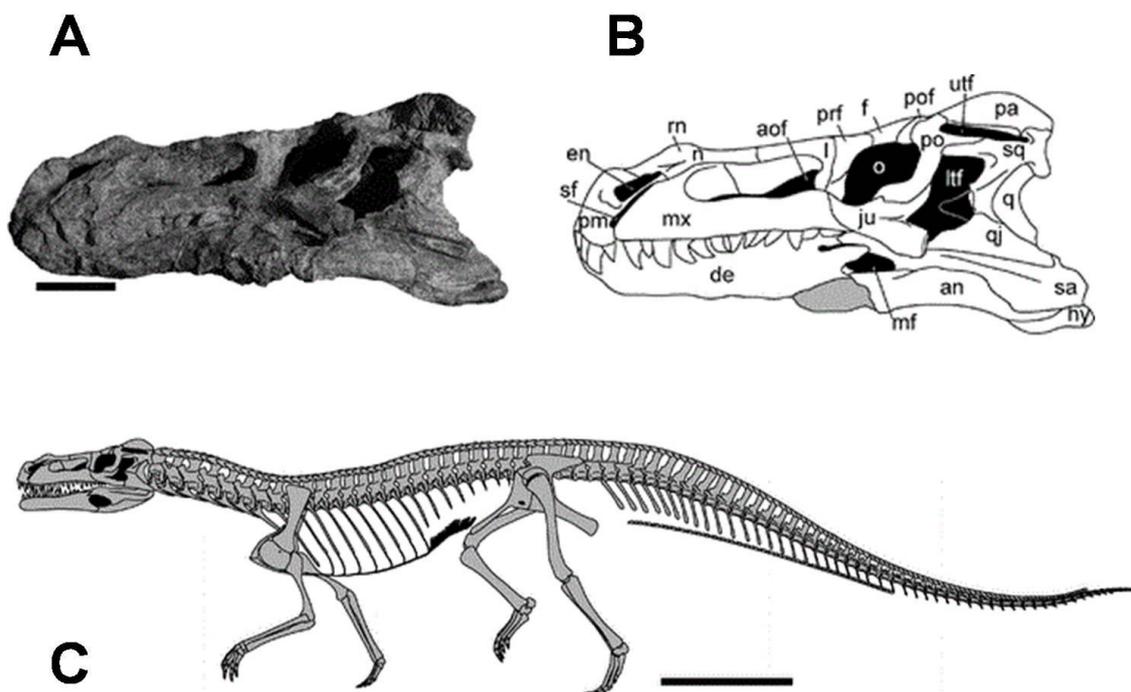


Figura 25. Foto (A) e ilustração (B) do crânio de *Decuriasuchus quartacolonía* (Escala: 5 cm) e reconstrução do esqueleto (C). Escala: 30 cm. (Retirado de FRANÇA *et al.* 2011).

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo principal

Esta dissertação tem como objetivo principal a descrição e determinação taxonômica dos espécimes reunidos sob o número de coleção CPEZ-239b.

5.2. Objetivos secundários

- Concluir a preparação do material, descrever os elementos cranianos e pós-crenianos, efetuar mensurações, fotografar e ilustrar;
- Efetuar uma análise comparativa deste material com outros táxons descritos.
- Efetuar uma interpretação filogenética, com base na matriz de Brusatte *et al.* (2010) modificada por Mastrantonio (2010);
- Discutir os efeitos de variações ontogenéticas e eventual dimorfismo sexual no material estudado e suas implicações na taxonomia dos “rauissúquios” do Triássico brasileiro.

6. MATERIAIS E MÉTODOS

No final da década de oitenta, uma coleta foi realizada por paleontólogos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em conjunto com o Museu de Paleontologia e Arqueologia Walter Ilha do Município de São Pedro do Sul, no afloramento da Formação Santa Maria conhecido como “Sanga da Árvore”, localizado na região de Xiniquá (algumas vezes escrito como Chiniquá, mas aparentemente os dois nomes são usados para o mesmo local), entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata, na região centro-oeste do Estado do Rio Grande do Sul.

O material encontrado nesta coleta corresponde a uma assembleia fóssil composta de restos de vertebrados que foi tombada no Museu Walter Ilha e que, no momento da presente dissertação, encontra-se emprestada para o Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, para preparação e estudo. Estes fósseis foram inicialmente determinados como pertencentes a “rauissúquios” e, até então, não haviam sido descritos formalmente. Recentemente, Desojo *et al.* (2011) descreveram uma parte desta assembleia como pertencente a um indivíduo de um novo táxon, denominado *Archeopelta arborensis*, um Doswellidae

(Figura 26). A individualização deste material foi feita baseada na diferença de tamanho entre os ossos e a presença de alguns ossos duplicados, especificamente um úmero direito e alguns algumas vértebras em posição de articulação que diferem do restante da assembleia (DESOJO *et al.* 2011). O foco do presente trabalho é realizar uma descrição do restante desta assembleia.

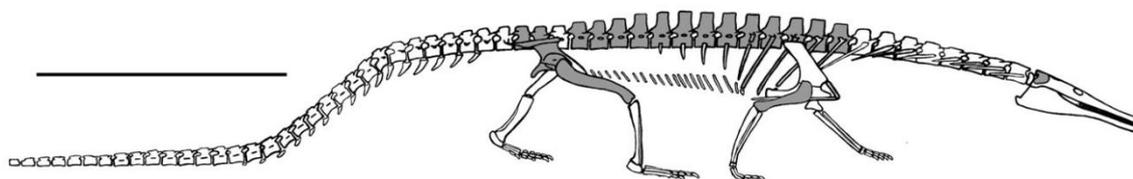


Figura 26. Elementos preservados de *Archeopelta arborensis*. Retirado de Desojo *et al.* (2011). Escala: 50 cm.

6.1. A assembleia CPEZ-239b

O material foi integralmente tombado sob a designação CPEZ-239b da coleção de paleontologia do Museu Walter Ilha e foi inicialmente considerado como pertencente a um “rauissúquio” por Kischlat (não publicado), sendo que apenas um fêmur foi utilizado em estudos morfométricos comparativos. Desojo *et al.* (2011) seguiram esta tendência, referindo-se ao restante do material associado a *Archeopelta arborensis* como sendo “os restos cranianos e pós-cranianos de um “rauissuquídeo” de médio porte”. Esta é a única menção a este material até hoje constante em uma publicação científica.

Não existem dados sobre a coleta que permitam reconstituir a posição original dos diversos elementos ósseos na assembleia. Esta circunstância, somada ao fato de que, como o material está incompleto, não permite discernir exatamente o número exato de espécimes que fazem parte da mesma.

6.2. Preparação do Material

A preparação destes fósseis pode ser dividida em duas etapas:

A primeira etapa da preparação foi feita alguns anos antes da escolha deste material para a elaboração desta dissertação, usando ácido clorídrico diluído, mas não se sabe as concentrações usadas. Infelizmente, esta preparação com ácido não foi feita corretamente, visto que alguns ossos tiveram, a sua superfície externa corroída,

dificultando a observação de alguns detalhes anatômicos. Adicionalmente, os fósseis originalmente foram cobertos por uma grossa camada de goma laca que, devido à preparação química, impregnando todo o material dando aos fósseis tenha uma coloração amarelada, se concentrando em algumas áreas e cobrindo forames e suturas, dificultando a observação destas estruturas.

O segundo momento de preparação deste material foi efetuado pelo autor, com o auxílio da equipe do Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS. Nesta etapa, foi efetuada apenas uma preparação mecânica, onde os fósseis foram preparados usando martelo pneumático, instrumentos odontológicos, agulhas, martelos e cinzéis. Devido ao fato de várias peças já estarem fragilizadas, algumas peças não foram totalmente preparadas.



Figura 27. Exemplo do dano devido ao ácido combinado com a presença de muitas concreções no material, que não permitem a visualização das características dos ossos. No caso, o conjunto de vértebras cervicais C6 até C8, em vista lateral esquerda. Escala: 5 cm.

6.3. Desenhos

Após a preparação, os materiais foram fotografados e suas imagens foram tratadas com os programas gráficos Adobe Photoshop CS4 e Corel Photopaint X5. Os desenhos anatômicos foram feitos utilizando caneta nanquim Staedtler 0.2-0.3 e Rotring 0.35 em folhas de papel vegetal tamanho A4. As ilustrações foram depois trabalhadas no Corel Photo-Paint X5 a fim de marcar as diferentes fraturas e concreções com cores diferentes.

6.4. Descrição Osteológica

Depois da elaboração dos desenhos, todos os elementos foram detalhadamente descritos. Para facilitar a descrição do material mais representativo (um crânio com mandíbula), a porção de rosto, em posição de articulação, recebeu a designação “Conjunto A”, enquanto o “Conjunto B” corresponderia à porção posterior do mesmo, que apresenta vértebras e parte da mandíbula associada. Os elementos de crânio desarticulados não receberam uma designação específica e foram descritos em separado, como o restante do material (Figura 28).

Na descrição das vértebras cervicais, apenas o lado direito foi descrito, porque o lado esquerdo estava muito danificado para permitir a visualização de suas estruturas com clareza.

Os ossos dos apêndices locomotores são apresentados conforme a região do apêndice ao qual pertencem, utilizando a nomenclatura usada em Kent & Carr (2000).

| Ossos Cranianos | | Ossos Pós Cranianos | |
|--------------------------|--|--------------------------------------|--|
| Conjunto A | - Um rostro praticamente em posição de articulação associado a porção anterior de uma mandíbula. | Coluna Vertebral | -Um axis mais oito vértebras, a maioria em posição de articulação, dividida em três conjuntos com cobertura de osteodermas; -Vértebras com o centro vertebral ausente com cobertura de osteodermas. |
| Conjunto B | - Uma porção posterior de um crânio que está praticamente em posição de articulação, associado a um porção posterior de uma mandíbula direita. | Cinturas Escapular e Cintura Pélvica | -Um fragmento da escápula e coracóide direito ao redor da cavidade glenóide; -Um fragmento da lâmina escapular; -Um fragmento do processo anterior esquerdo de um ílio; - A porção ventral incompleta de um ísquio direito. |
| | | Propódios | -Um úmero direito completo; -Um fêmur esquerdo completo; -A porção distal de um fêmur direito. |
| Elementos Desarticulados | -Dois ossos maxilares desarticulados; -A porção anterior incompleta de dois ramos mandibulares. | Epipódios | -A porção proximal de uma ulna direita; -Uma tíbia esquerda incompleta. |
| | | Autopódios | -Um quinto metatarsal com um processo em forma de gancho (<i>hooked</i>); -3 falanges incompletas. |

Figura 28. Tabela com todos os elementos presentes em CPEZ-239b.

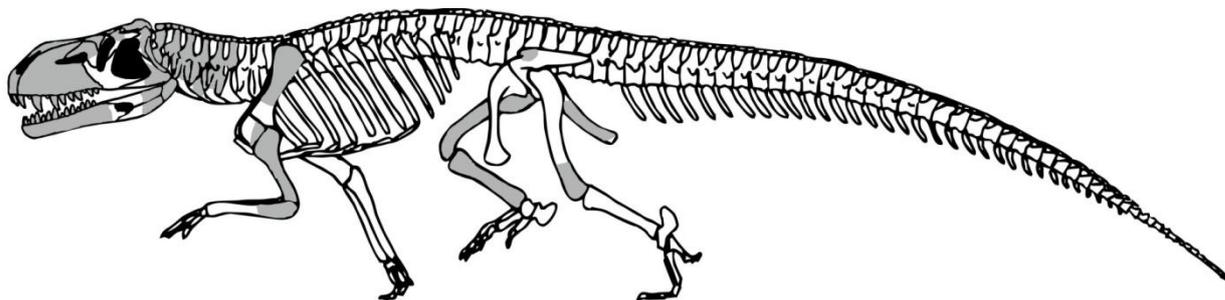


Figura 29. Desenho composto com todos os ossos presentes em CPEZ-239b destacados em cinza.

6.5. Estudo morfológico comparativo e análise filogenética

No estudo comparativo, foram utilizados espécimes incluídos em *Rauisuchioidea* (*sensu* Brusatte *et al.*, 2010), com *Arizonasaurus* e *Yarasuchus* representando os *Poposauridea*.

6.5.1. Espécimes da coleção da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS descritos para *Rauisuchia*:

- UFRGS-PV-0156-T: um grande crânio com mandíbula adpressa, associado a algumas vértebras cervicais e truncais (descrito por Barberena, 1978 e Azevedo, 1991).

- UFRGS-PV-0629-T: espécime quase completo, apresentando um crânio completo e desarticulado, com elementos pós-cranianos desarticulados (descrito por Mastrantonio, 2010).

6.5.2. Espécimes descritos na literatura

Os táxons utilizados para o estudo comparativo foram os seguintes:

Prestosuchus chiniquensis (Huene, 1942);

Rauisuchus tiradentes (Lautenschlager, 2008);

Postosuchus kirkpatricki (Long & Murray, 1995; Weinbaum, 2002, 2011);

Postosuchus alisonae (Peyer *et al.*, 2008);

Batrachotomus kupferzellensis (Gower, 1999, 2002; Gower & Schoch, 2009);

Ticinosuchus ferox (Krebs, 1965; Lautenschlager & Desojo, 2011);

Stagonosuchus nyassicus (Gebauer, 2004; Lautenschlager & Desojo, 2011);

Arizonasaurus babbitti (Nesbitt, 2005);

Fasolasuchus tenax (Bonaparte, 1981; Desojo & Arcucci 2009);

Tikisuchus romeri (Chatterjee & Majumdar, 1987);

Polonosuchus silesiacus (Sulej, 2005; Brusatte *et al.* 2009);

Teratosaurus suevicus (Galton, 1985, Benton, 1986);

Yarasuchus deccanensis (Sen, 2005);

Arganasuchus dutuiti (Jalil & Peyer, 2007);

Saurosuchus galilei (Alcober, 2000; Trotteyn *et al.* 2011);

Decuriasuchus quartacolonía (França *et al.* 2011).

6.5.3. Análise filogenética

Após o estudo comparativo, a última etapa deste estudo foi a realização de uma análise cladística baseada nos dados coletados na etapa anterior, utilizando o programa TNT versão 1.1 (GOLOBOFF, FARRIS & NIXON, 2003). A matriz de dados utilizada foi a de Brusatte *et al.* (2010) com as modificações feitas por Mastrantonio (2010), que serão discutidas mais adiante.

7. OSTEOLOGIA

7.1. Esqueleto Axial

7.1.1. Conjunto A

Os dois pré-maxilares estão em posição de articulação entre si e se encontram na porção mais anterior do conjunto A. Não estão articulados com o resto dos componentes do rostro e estão deslocados para a direita, distorcendo a porção anterior deste conjunto, como observado em vista dorsal (Figura 30).

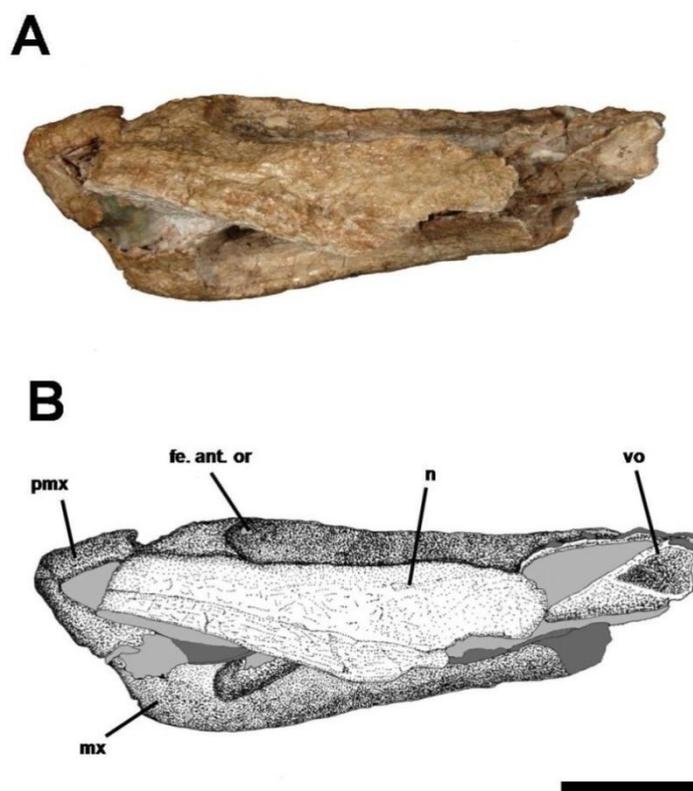


Figura 30. Foto (A) e ilustração (B) do conjunto A em vista dorsal. As áreas em cinza claro são concreções e as em cinza escuro são fraturas. Legendas: (pmx) pré-maxilar; (mx) maxilar; (n) nasal; (vo) vômer; (fe.ant.or) fenestra antero-orbital. Escala: 5 cm.

Em vista lateral direita, o pré-maxilar direito está deslocado sobre a porção anterior do maxilar direito. Sua forma é sub-retangular e está incompleto, com sua borda anterior arredondada. O processo ascendente está ausente, enquanto o processo posterior é delgado e contínuo, projetado dorso-posteriormente, mas com sua porção mais dorsal ausente. A borda postero-ventral do pré-maxilar é levemente curvada anteriormente, até chegar a um espessamento que corresponderia à margem antero-ventral da fenestra subnarinal. Em sua borda ventral, o pré-maxilar direito apresenta três dentes incompletos e um alvéolo aberto por fratura, mas com o dente ausente, o que indicaria quatro dentes pré-maxilares.

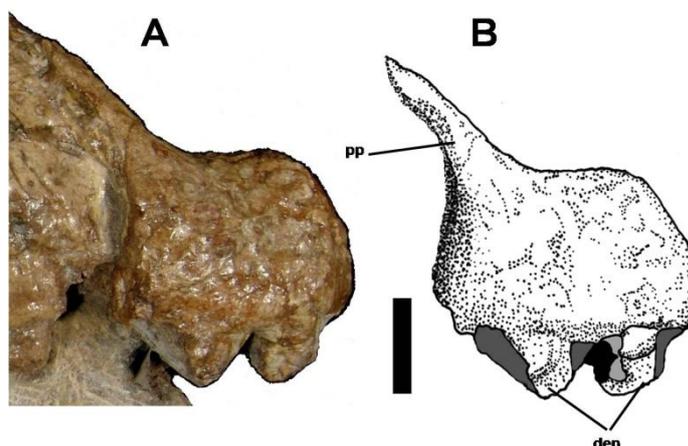


Figura 31: Detalhe da porção anterior do rostró do Conjunto A (A) e ilustração do pré-maxilar direito (B), em vista lateral. Legendas: (den) dentes, (pp) processo posterior do pré-maxilar. Escala: 2 cm.

O pré-maxilar esquerdo está desarticulado e deslocado medialmente. O processo posterior apresenta uma orientação similar ao de sua contraparte direita, mas sua porção mais apical está incompleta. Um único dente incompleto está preservado neste osso, com alguns fragmentos, possivelmente de dentes e ossos localizados ventro-posteriormente a borda ventral do pré-maxilar. Em vista dorsal (Figura 31), localizado posteriormente a sutura de contato dos dois pré-maxilares, há uma área levemente côncava que está fraturada onde possivelmente havia o processo anterior destes ossos.

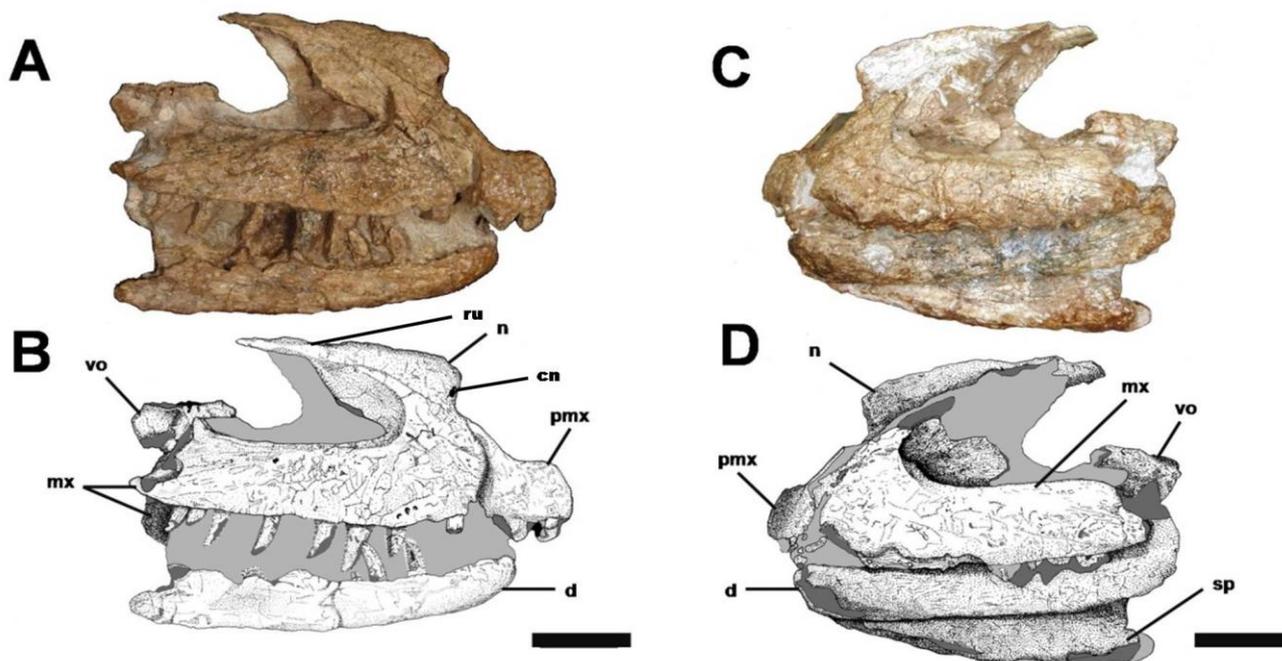


Figura 32. Ossos do Conjunto A. Foto (A) e ilustração (B) da vista lateral direita e foto (C) e ilustração (D) da vista lateral esquerda. As áreas em cinza claro são concreções e as em cinza escuro são fraturas. Legenda: (cn) abertura do canal nasal, (d) dentário, (n) nasal, (mx) maxilar, (pmx) pré-maxilar(sp) esplenial, (ru) área rugosa, (vo) vômer. Escala: 5cm..

Dos ossos maxilares, o elemento direito do par é o que está melhor preservado. Apresenta uma forma retangular antero-posteriormente alongada. Seu processo ascendente está orientado dorso-posteriormente e se encontra com a sutura ventral do nasal direito. A parte dorso-posterior deste processo está ausente, com apenas uma lâmina óssea irregular dorso-ventralmente expandida estando preservada, formando a borda dorsal e antero-dorsal da fenestra antero-orbital. Esta parte do processo ascendente está localizada mais medialmente, delimitada anteriormente por uma fossa bem marcada, na área anterior da fenestra antero-orbital (Figura 32).

A borda ventral da fenestra antero-orbital segue posteriormente, apresentando uma pequena crista que precede um pequeno processo triangular orientado dorso-posteriormente, localizado em sua extremidade posterior. Após este processo, a borda posterior do maxilar segue ventro-posteriormente até uma fratura irregular e oblíqua, localizada um pouco acima de sua borda ventral. A metade posterior, até próximo à área desta fratura, a superfície lateral do maxilar é levemente achatada.

Na borda ventral do maxilar, posteriormente à borda ventral do pré-maxilar, há uma fratura que expõe um alvéolo vazio. Após esta fratura, a borda está danificada, mostrando, porém a porção proximal de um dente preservado, seguida por uma leve

curvatura, até sua margem ventral ficar quase paralela à borda da fenestra antero-orbital, permanecendo assim por todo seu comprimento ventral. Na área com a borda ventral curvada, entre os dois primeiros dentes incompletos descritos para este osso, existem três forames.

O maxilar direito apresenta oito dentes incompletos. Do primeiro dente preservado, apenas a ponta está ausente. Os outros estão mal preservados, mas as suas formas são subtriangulares e alongadas, com suas faces anteriores levemente curvadas posteriormente.

O maxilar esquerdo está mais incompleto que sua contraparte direita (Figura 32). Em vista lateral, a sua porção anterior está fraturada, com a região que corresponderia à área de contato com o pré-maxilar esquerdo direcionada medialmente e com uma superfície plana. O terço anterior de sua borda ventral está danificado, apresentando uma fratura sinuosa que expõe pequenos fragmentos de dentes. Depois desta fratura, esta borda segue retilínea até sua porção mais posterior, apresentando três dentes incompletos, até onde sua ponta posterior onde há uma fratura vertical localizada logo acima do final desta margem.

Em sua borda dorsal, o processo ascendente está incompleto, estando preservado apenas o início deste processo seguido de uma área fraturada que corresponderia ao restante do mesmo. A lâmina de osso que corresponderia a porção medial da fossa antero-orbital é dorso-ventralmente expandida e está incompleta, estando apenas preservada a sua porção próxima a região anterior da fenestra antero-orbital. A fossa antero-orbital esquerda aparenta ser mais profunda do que a sua contraparte direita, mas isto poderia ser devido a fatores diagenéticos, porque apesar da forma dos maxilares ser semelhante, o maxilar esquerdo é mais lateralmente expandido que o direito.

Dos ossos nasais do Conjunto A (Figura 32), o nasal esquerdo está incompleto, com apenas a sua porção próxima ao contato com o nasal direito estando preservada. O nasal direito, em vista lateral, está em posição de articulação com o processo ascendente do maxilar direito. O seu processo descendente está medial ao processo ascendente direito do pré-maxilar devido ao deslocamento deste.

O seu terço anterior do nasal é lateralmente comprimido. Esta área é quase retilínea e projetada antero-dorsalmente, expondo parte do canal do nasal. Posteriormente, o nasal se curva, formando uma lâmina óssea de aspecto convexo. Logo acima desta estrutura, a borda do nasal está orientada dorso-posteriormente até ficar paralela ao eixo sagital, onde segue posteriormente, com uma pequena depressão na

metade de sua extensão. Em sua metade posterior, uma pequena crista está projetada lateralmente, percorrendo esta área até a parte ausente deste nasal. Uma parte da porção posterior do nasal é visível posteriormente à parte latero-medialmente comprimida.

Associados à porção dorso-posterior do maxilar e posicionados medialmente estão dois vómeres incompletos (Figura 32). O vômer direito, em vista lateral, é uma lâmina óssea de formato irregular, com seu processo anterior fraturado e deslocado dorsalmente, com uma porção posterior apresentando uma pequena depressão, limitada ventro-anteriormente por duas pequenas cristas incompletas e lateralmente expandidas. O fragmento de vômer esquerdo, em sua porção ventral, apresenta um processo ósseo de forma oval levemente achatada latero-medialmente, localizada ventralmente à sua porção anterior. Não é possível observar se esta estrutura seria uma fenestra ou é apenas uma porção do osso que foi quebrada.

Da mandíbula associada, o ramo mandibular direito se encontra incompleto e em conjunto com o restante do rosto. Apenas o dentário está visível em vista lateral. É um osso alongado antero-posteriormente, de aspecto afilado, levemente curvado em sua porção anterior, com uma pequena expansão dorsoventral em sua extremidade anterior. Estão preservados a porção ventral de cinco dentes incompletos e não é possível observar os alvéolos. O ramo mandibular esquerdo, em vista lateral, encontra-se entre o maxilar esquerdo e o direito. Nesta vista, apenas o dentário está visível, apresentando uma fratura na sua extremidade anterior e com sua extremidade posterior mais completa do que a do dentário direito, cuja margem foi afetada por preparação química, o que não permite a identificação da sutura ou se há fragmentos de outros ossos em posição de articulação. Na porção medial da hemi-mandíbula direita, em vista lateral esquerda, um esplenial está em posição de articulação com o dentário direito. A porção dorsal do esplenial não é visível devido à presença do ramo mandibular esquerdo, mas a sua forma exposta é de um osso de forma triangular, com uma ponta direcionada anteriormente e a borda ventral seguindo obliquamente a margem ventral do dentário, até próximo a sua borda posterior, seguindo dorsalmente por uma sutura sinuosa na área de fratura (Figura 32).

7.1.2. Conjunto B:

Em vista dorsal (Figura 33), as suturas dos ossos dérmicos foram erodidas o que destacou melhor o contato entre os ossos. Entretanto, estas suturas aparentavam não estar totalmente fusionadas. A extremidade anterior do teto craniano é formada pelas porções posteriores de dois frontais incompletos, sendo que o frontal direito está melhor preservado que o esquerdo já que este apresenta uma fratura em grande parte de sua porção lateral. O frontal tem forma de uma lâmina óssea sub-retangular achatada dorsoventralmente, que faz contato latero-posteriormente com a borda dorso-medial do pós-frontal. Posteriormente, uma grande sutura (cuja largura foi afetada durante a preservação) delimita a articulação dos pós-frontais e frontais com a margem anterior dos parietais. Os pós-frontais são pequenas estruturas de formato circular achatado dorsoventralmente que formam, junto à margem lateral dos frontais e a margem anterior dos pós-orbitais, as bordas dorso-posteriores das órbitas. Este detalhe está mais bem preservado no lado direito do crânio.

O pós-orbital direito está mais bem preservado. Em vista dorsal, está articulado ventro-lateralmente com o pós-frontal, seguindo lateralmente até formar um processo, projetado ventralmente, que formaria parte da margem ventro-posterior da órbita. Do pós-orbital esquerdo restou apenas a porção próxima à articulação com os outros ossos do teto craniano. Não é possível discernir se existe um ou dois parietais porque a superfície dorsal está muito fraturada e uma sutura não está clara. Devido a isso, descrevemos o parietal como um único osso que está localizado no terço médio do teto craniano. Em vista dorsal, apresenta seu terço central com forma sub-retangular, lateralmente expandido, enquanto a sua porção anterior se expande latero-anteriormente até se articular com a margem posterior do frontal e do pós-orbital através de uma grande sutura. De seu terço central, dois processos posteriores estão projetados latero-posteriormente, delimitando a margem posterior do crânio com a região occipital e formando a borda dorsal e dorso-posterior da fenestra supratemporal. Destes processos, o direito está mais completo.

A borda da fenestra supratemporal direita está mais completa que a esquerda, não havendo evidência de nenhuma crista ou rugosidade em nenhuma delas. Na borda lateral do parietal, sagitalmente a fenestra supratemporal, aparenta existir uma pequena crista que margeia a fenestra supratemporal, mas esta estrutura é devida a uma fratura no parietal.

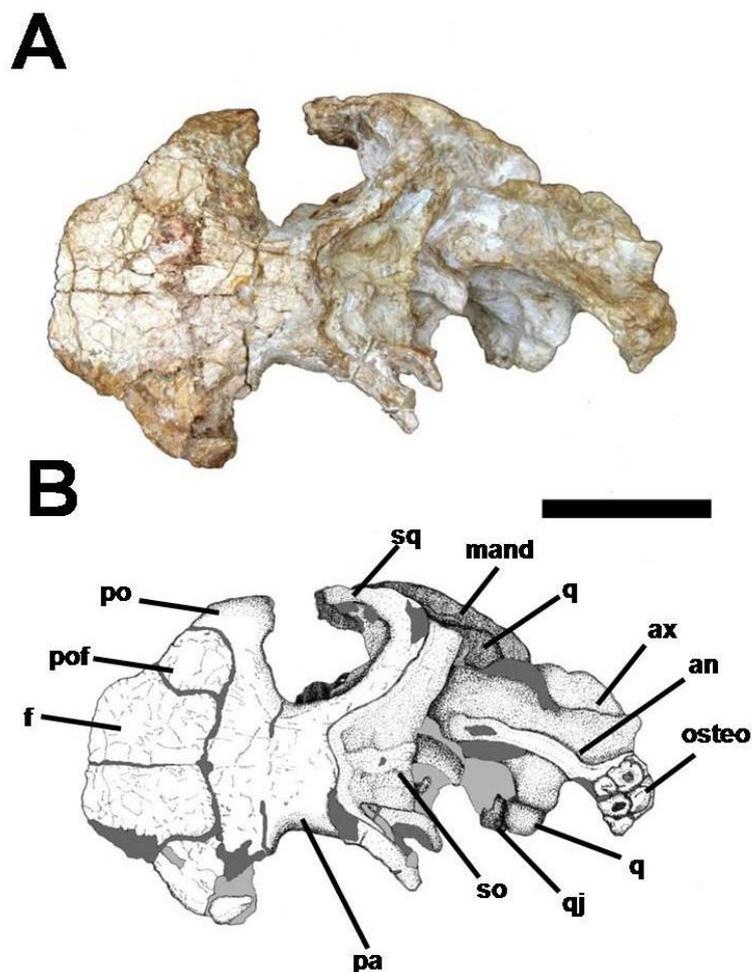


Figura 33. Foto (A) e Ilustração (B) do Conjunto B em vista dorsal. Legenda: (an) apófise neural, (ax) Axis, (f) frontal, (mand) mandíbula, (osteo) osteodermas, (pa) parietal, (po) pós-orbital, (pof) pós-frontal, (sq) esquamosal, (so) supra-occipital, (q) quadrado, (qj) quadrado-jugal. Escala: 5 cm.

Em vista lateral direita (Figura 34), a borda dorso-posterior da órbita se curva latero-ventralmente, na forma de um processo composto de parte do pós-frontal e de um pós-orbital incompleto, delgado e alongado dorso-ventralmente, projetado ventralmente, culminando em uma área arredondada.

A porção posterior do parietal apresenta uma sutil curvatura em sentido ventral. Em vista lateral direita, é possível visualizar que o corpo deste osso forma toda a parede dorsolateral da porção dorsal do neurocrânio. Nesta vista, a condição do material não permite inferir a presença de uma sutura entre o parietal com os ossos mais dorsais do neurocrânio.

O esquamosal direito é uma barra óssea, achatada latero-medialmente, que está posicionada ventralmente a partir de sua sutura com o parietal, culminando em uma área arredondada, que delimitaria a borda dorso-posterior da fenestra infratemporal, com um

deslocamento projetado anteriormente. Não há evidência de um processo anterior (“stepped” segundo BRUSATTE *et al.*, 2010, seria uma projeção anterior do esquamosal na fenestra infratemporal) na borda anterior do esquamosal.

Posteriormente ao esquamosal está localizado um ramo incompleto do quadrado-jugal direito. Este está deslocado postero-lateralmente e se encontra mais medialmente do que o esquamosal, próximo a uma área lateral da região occipital. Uma porção ventral do quadrado-jugal se encontra associada à borda dorsal do fragmento de mandíbula direita que esta associada a esta parte do crânio.

Em vista lateral direita, o proótico está presente, mas sua forma exata e as suturas com os outros elementos não estão aparentes. Antero-ventralmente, sua margem anterior faz contato com o lateroesfenóide e forma a borda posterior do forame trigeminal (passagem para o nervo trigeminal =V). A área ao redor deste forame no lado direito está expandida e fraturada. Ventro-posteriormente ao proótico, um grande fragmento de um osso indeterminado, de forma circular com a uma depressão côncava em sua porção dorsolateral, cobre a face lateral direita do neurocrânio, junto com uma concreção composta de fragmentos de rocha e pequenos fragmentos de osso. A condição fraturada já mencionada impossibilitou um melhor preparo desta área para estudo.

Ainda em vista lateral direita, estão preservados duas partes incompletas do quadrado direito. A primeira seria uma parte da porção dorsal, que se encontra associada à porção lateral do quadrado-jugal. A outra corresponderia ao seu terço ventral, que se encontra ainda em posição de articulação com a porção posterior da mandíbula direita. Esta porção da mandíbula está deslocada posterodorsalmente e está posicionada dorsalmente sobre a parte posterior do crânio.

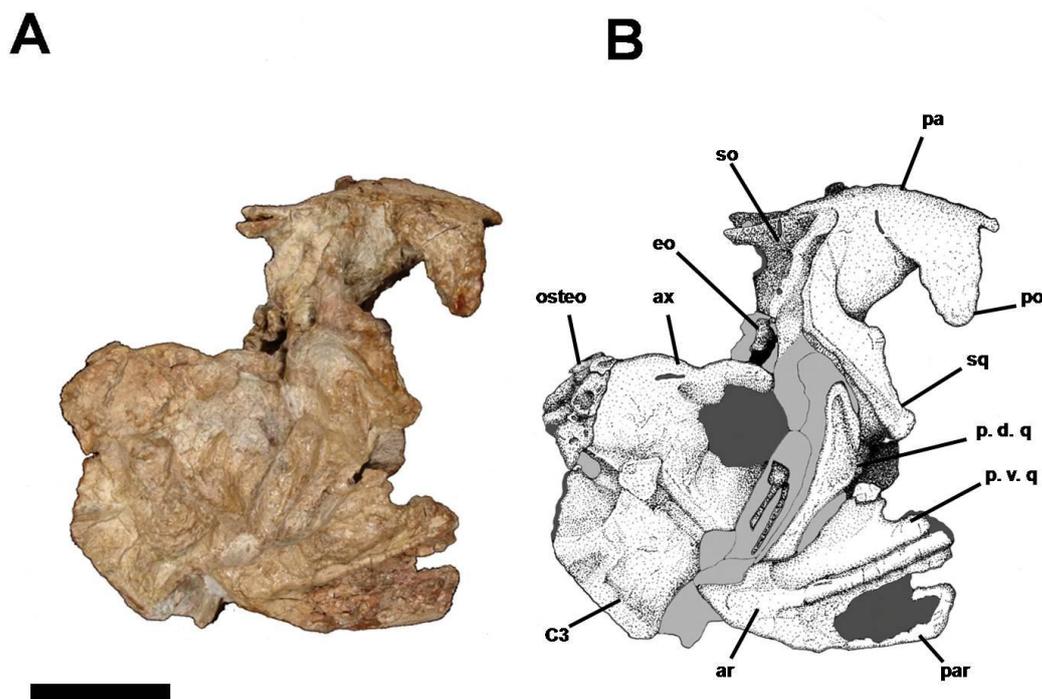


Figura 34. Foto (A) e Ilustração (B) do Conjunto B em vista lateral direita. Legenda: (ar) articular, (ax) axis, (C3) terceira vértebra cervical, (eo) exoccipital, (osteo) osteodermas, (pa) parietal, (par) pré-articular, (po) pós-orbital, (p.d.q.) porção dorsal do quadrado, (p.v.q.) porção ventral do quadrado, (so) supraoccipital, (sq) esquamosal. Escala: 5 cm.

A maioria dos ossos dérmicos do lado esquerdo do crânio se encontra desarticulada ou ausente, expondo o neurocrânio em vista lateral (Figura 35). A ausência de suturas parece indicar que o proótico esquerdo, incompleto, ocupa toda a porção dorsal do neurocrânio, logo abaixo do parietal e separado deste por uma fratura. Sua margem anterior é sinuosa e segue postero-ventralmente até uma fossa lateral, onde está o forame trigeminal, dorso-posteriormente a uma grande fratura. Esta área segue mais profunda a partir da sua margem anterior até se curvar anteriormente formando uma estrutura similar a um canal que seria o canal para a passagem dos tubos de eustáquio. Toda esta parte sofreu uma torção para a esquerda num ângulo de pouco mais que 45°.

Em sua face lateral, o proótico esquerdo é margeado ventralmente por uma área concrecionada localizada ventralmente. Dorsalmente a esta área há a porção incompleta da crista proótica, destacada do resto da área lateral do proótico por ser expandida lateralmente e com uma cavidade ovalada localizada ventralmente. A forma desta área e

a posição do forame seriam similares ao encontrado do lado direito do crânio. Tirando o forame trigeminal não há outras evidências de forames neste osso.

Os basiesfenóides estão desarticulados entre si e estão deslocados no plano sagital, com o esquerdo estando orientado mais dorsalmente enquanto que o direito está localizado mais ventralmente. O basiesfenóide esquerdo está deslocado lateralmente, acompanhando a deformação da porção anterior do neurocrânio. A porção ventral do basiesfenóide direito é visível nesta vista e sua forma é sub-retangular com uma fossa não muito profunda em seu terço mais posterior. Não há evidência do basipterigóide.

Um fragmento da porção dorsal do esquamosal esquerdo está presente, mas está deslocado, localizado ventralmente a uma abertura formada a partir de um prolongamento composto por uma parte de concreção e outra da porção posterior do basiesfenóide deixando apenas a porção postero-lateral do esquamosal esquerdo visível.

O quadrado-jugal está dividido em duas partes. O seu terço dorsal se encontra associado a uma concreção e está lateralmente deslocado, localizado ventro-lateralmente ao forame magno. A outra parte do quadrado-jugal está situada próximo à porção posterior do Conjunto B, lateralmente às vértebras cervicais associadas. Sua forma é de um osso trirradiado, que apresenta um processo anterior medialmente direcionado, cuja extremidade anterior se encontra próximo da região medial do basiesfenóide esquerdo. Outro ramo está orientado dorsalmente, localizado lateralmente ao quadrado esquerdo, que acompanha posteriormente todo o corpo do quadrado-jugal ao longo de um processo posterior do quadrado esquerdo que se estende um pouco antes da cabeça de articulação ventral deste osso. Um fragmento da face medial do quadrado-jugal, voltado mais medialmente, está em posição de articulação com a superfície articular do quadrado.

Ainda em vista lateral esquerda, o quadrado está em posição de articulação junto com o quadrado-jugal, mas está orientado mais medialmente entre os processos dorsais e posteriores deste osso e localizado próximo à face lateral esquerda das vértebras cervicais. Sua forma é de um osso alongado anteroposteriormente, com um corpo convexo não muito expandido latero-medialmente, que termina em uma área articular levemente côncava e latero-medialmente expandida.

Um pequeno fragmento, de orientação anterior, que está em posição de articulação com a borda medial do quadrado e latero-ventralmente à terceira vértebra cervical, seria um fragmento da porção medial do articular da mandíbula esquerda.

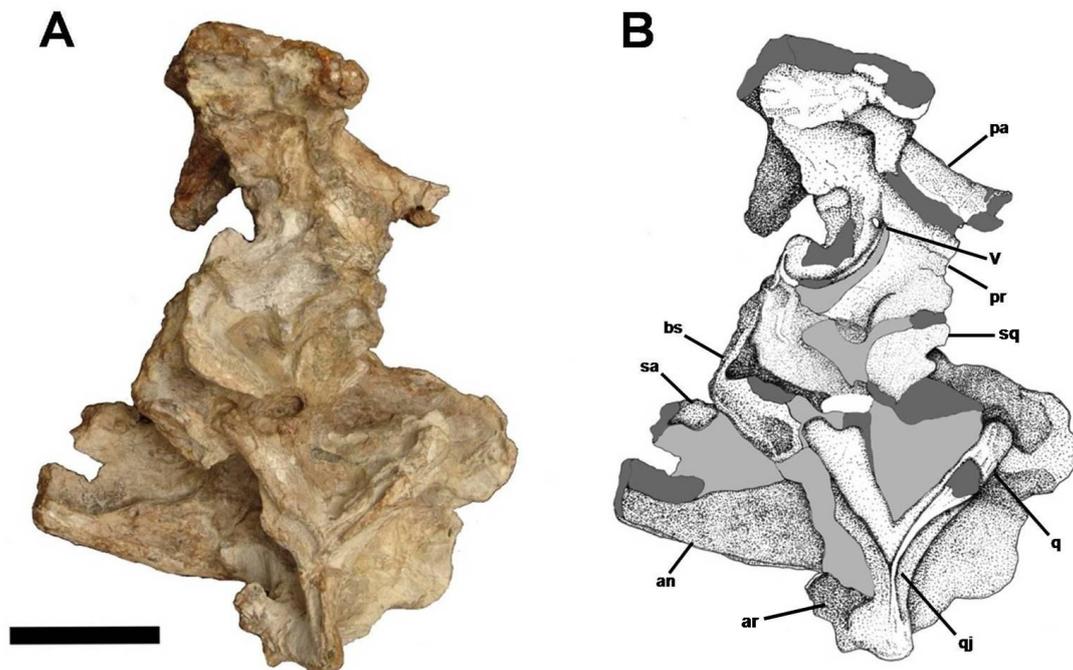


Figura 35. Foto (A) e ilustração (B) do Conjunto B em vista latero-ventral esquerda. Legendas: (an) angular, (ar) articular, (bs) basiesfenóide, (pr) proótico, (qj) quadrado-jugal, (q) quadrado, (sa) supraangular, (sq) esquamosal, (V) forame trigeminal. Escala: 5 cm.

A região occipital está incompleta, estando preservada apenas sua porção dorsal. Há dois fragmentos do exoccipital que delimitam o forame magno e duas barras ósseas que seriam a porção dorso-posterior do basioccipital (Figura 36). Houve um deslocamento anterior desta região, resultando que a parte posterior do neurocrânio está antero-ventralmente posicionada no crânio e outro deslocamento que alterou horizontalmente esta área. Isto é inferido com base no arranjo incomum dos occipitais relativo ao resto do crânio e à ausência das porções laterais dos exoccipitais, dos processos paraoccipitais dos opistóticos e o desnivelamento entre as suturas do supraoccipital com os exoccipitais.

O supraoccipital é de formato subtriangular, fazendo contato dorsalmente com a margem posterior do parietal e descendo ventralmente com expansões laterais, até se articular com os exoccipitais. A borda lateral esquerda e ventral deste osso são distorcidas, possivelmente por compressão, que resultou na porção esquerda deste osso estar relativamente menor que a direita e a borda ventral estar torta. Uma crista dorsal levemente distorcida está presente neste osso. Lateralmente, há uma fossa não muito profunda de cada lado da crista.

Os exooccipitais formam a borda latero-posterior do forame magno. Estes estão em posição de articulação com o occipital dorsalmente ao longo da margem ventral deste osso. O exooccipital esquerdo apresenta seu processo posterior mais completo, com um fragmento do cêndilo occipital do basioccipital ainda articulado.

Associado a este conjunto está à porção posterior incompleta da hemi-mandíbula direita. Em vista lateral direita, não é possível identificar as suturas do supra-angular, angular e do articular. Esta porção de hemi-mandíbula é alongada antero-posteriormente, com sua borda ventral curvando antero-posteriormente até a margem posterior do articular. Ventralmente a este contato há uma crista bem marcada que segue paralela a margem dorsal e vai reduzindo de altura até chegar à face postero-lateral do articular (Figuras 34-35).

Em vista lateral esquerda, apenas a porção posterior do pré-articular e a face medial do supra-angular estão preservadas. O pré-articular é expandido antero-posteriormente, com a sua borda dorsal seguindo paralela à margem ventral até uma mudança de orientação em sentido dorso-posterior. O supra-angular é um osso plano, com uma depressão em sua superfície medial (Figura 35).

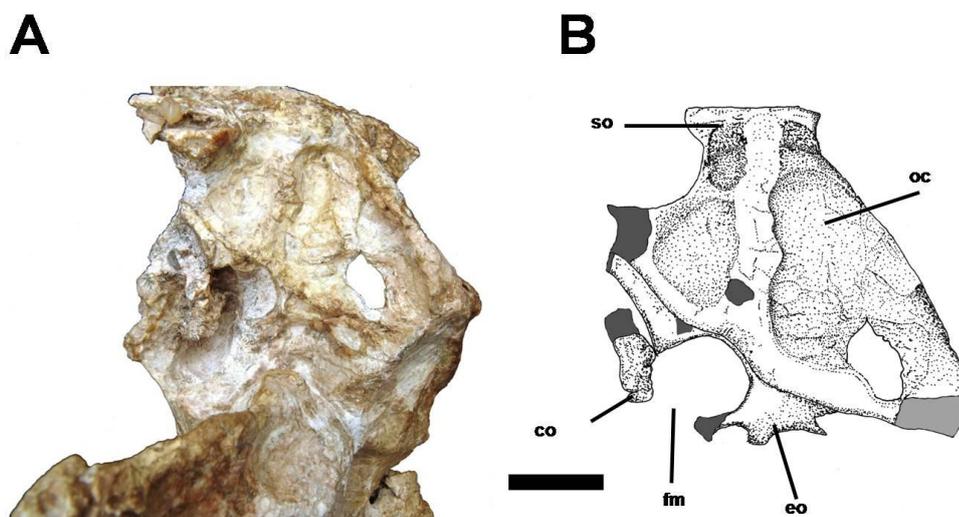


Figura 36. Foto (A) e Ilustração (B) (apenas do crânio, com as vértebras cervicais e matriz removidos para indicar os elementos preservados nesta região) do Conjunto B em vista occipital. Legenda: (co) fragmento do cêndilo occipital, (eo) exo-occipital, (fm) forame magno, (oc) occipital, (so) supra-occipital. Escala: 1 cm.

7.1.3. Elementos desarticulados do crânio

Um maxilar esquerdo (Figura 37) e direito (Figura 38) encontrados isolados na assembleia, não apresentam grandes variações morfológicas em relação àqueles presentes no Conjunto A. A variação mais distinta entre estes dois elementos seria que, em vista lateral, o maxilar direito é mais alongado antero-posteriormente enquanto que o maxilar esquerdo é comparativamente mais curto e apresenta o seu terço anterior mais dorsoventralmente expandido. Os fragmentos de dentes preservados nos maxilares são similares aos encontrados no Conjunto A, mas não é possível discernir o número de alvéolos que estes ossos possuem. Em vista medial, ambos os maxilares apresentam restos de placas dentárias de formato levemente retangular, que estão em posição de articulação com estes ossos e com os dentes. Na face medial das placas preservadas em ambos os maxilares há alguns pequenos forames.

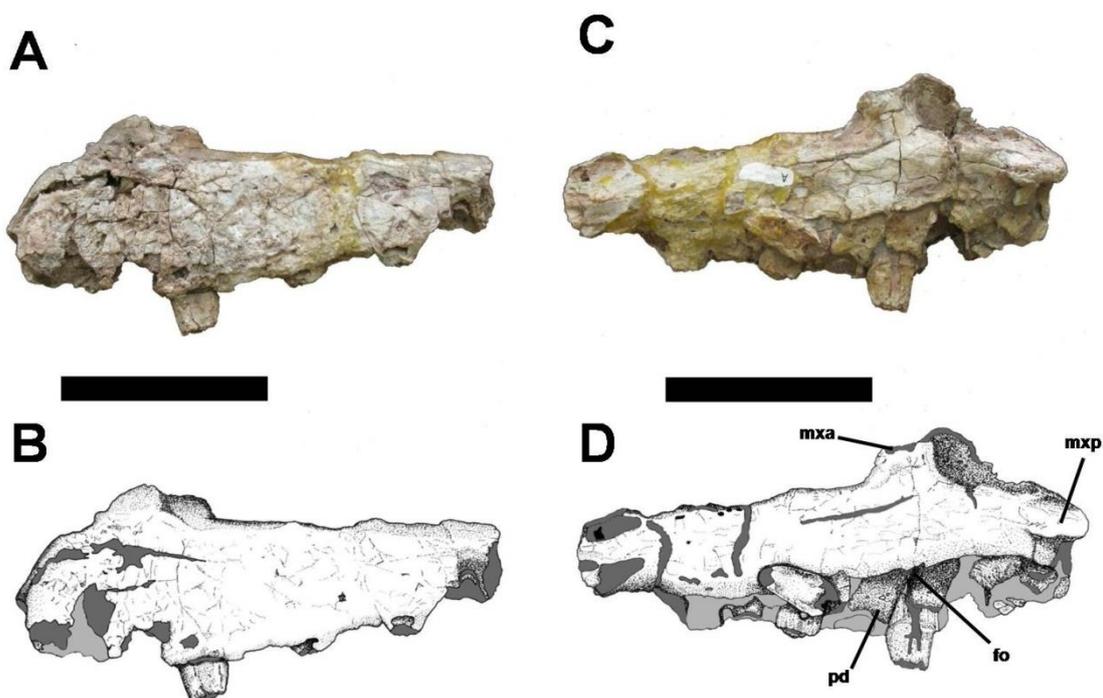


Figura 37. Foto (A-B) e Ilustração (C-D) do maxilar esquerdo desarticulado. Legenda: (fo) forame, (mxp) processo palatal do maxilar, (mxa) processo ascendente do maxilar, (pd) placa dentária. Escala: 5 cm.

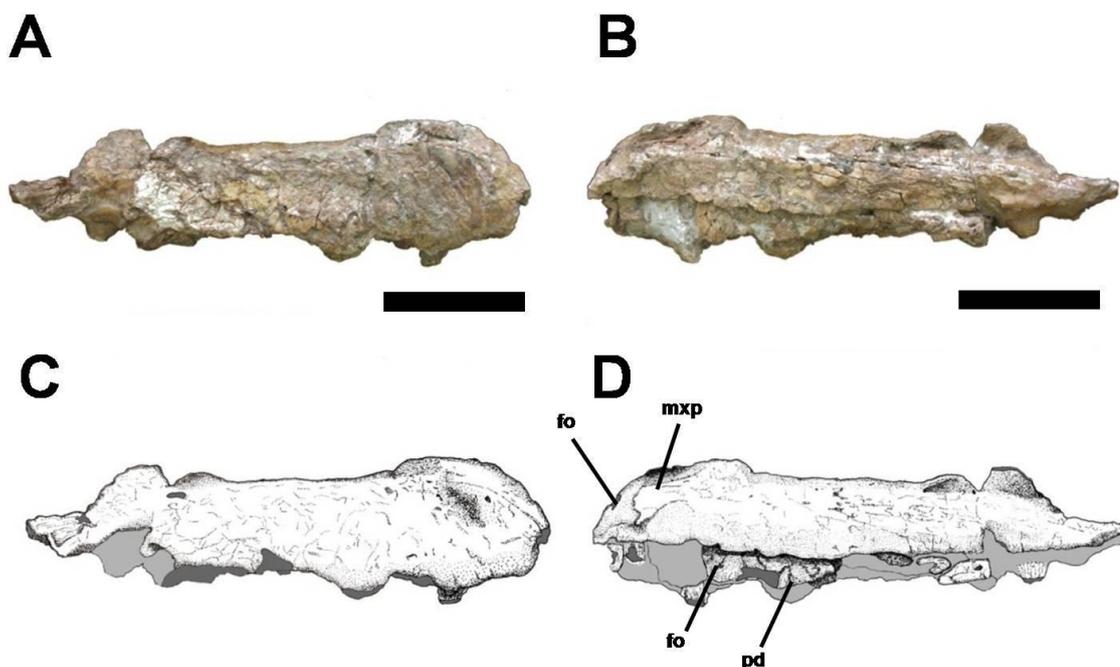


Figura 38. Foto (A-B) e Ilustração (C-D) do maxilar direito desarticulado. Legenda: (fo) forame, (mxp) processo palatal do maxilar, (pd) placa dentária. Escala: 5 cm.

Em vista dorsal (Figura 39), o maxilar desarticulado direito tem uma forma alongada, comprimida latero-medialmente, com a sua porção anterior apresentando uma curvatura de orientação medial, formando o processo palatal (= processo antero-medial, GALTON, 1985). Este processo se estende um pouco além da borda anterior do maxilar (Figura 39). Em sua face anterior deste maxilar existe uma pequena abertura vertical que serviria para a passagem do forame rostrolateral. Esta estrutura é mais bem observada no maxilar esquerdo. No maxilar direito há uma fratura que começa em sua margem anterior e segue postero-lateralmente pela face lateral deste osso, que quando comparado ao maxilar esquerdo, estaria na região correspondente onde haveria o forame rostrolateral, mas não é possível discernir esta característica com clareza.

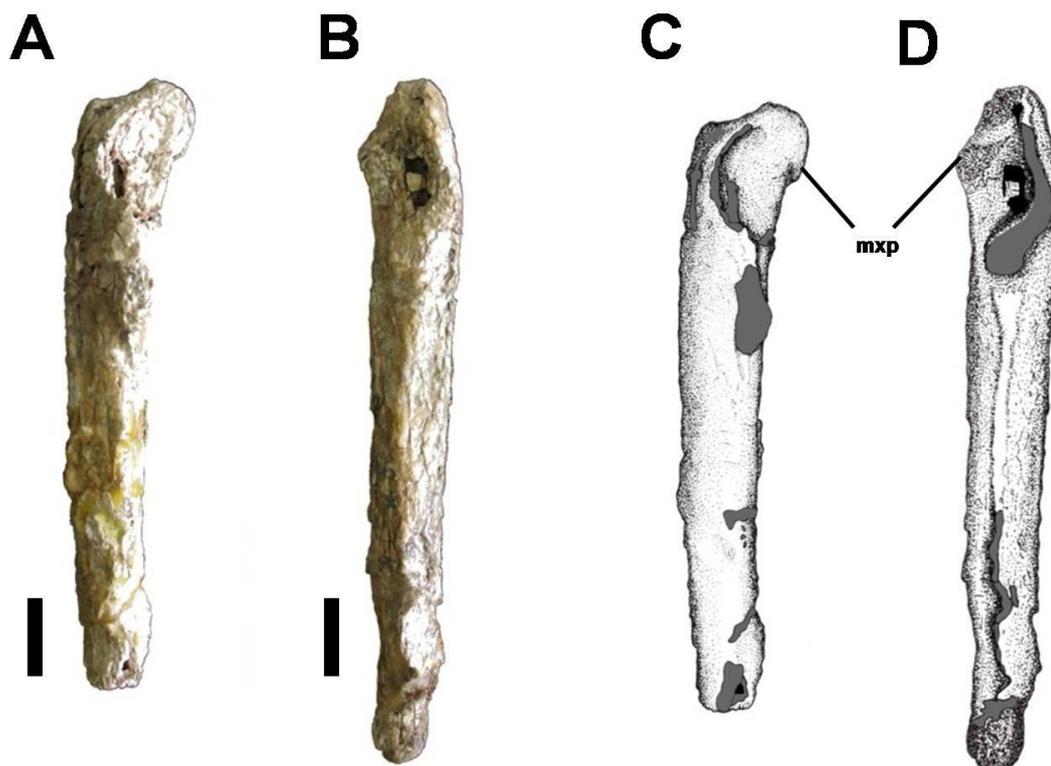


Figura 39. Foto (A-B) e Ilustração (C-D) dos maxilares direito e esquerdo isolados em vista dorsal. Legenda: (mxp) processo palatal do maxilar. Escala: 2cm.

Os dois nasais desarticulados foram preservados juntos, mas não em posição de articulação entre si (Figura 40). O nasal esquerdo tem sua porção anterior orientada horizontalmente, com a sua porção posterior se projetando antero-posteriormente. Anteriormente, no nasal esquerdo, observa-se uma parte do processo antero-dorsal deste osso e parte da margem posterior da narina externa. Uma fratura ao longo da área rugosa na face laterodorsal deste nasal gerou uma fratura que dividiu em duas partes a sua porção posterior. O nasal direito aparentemente, sofreu uma compressão, estando com formato côncavo e com a borda lateral direcionada medialmente.

Em vista medial, existe uma lâmina de osso, orientada sagitalmente, que poderia ser uma lâmina óssea que dividiria os septos nasais, mas o mais provável é que seja uma parte medial do nasal que está deslocada ventralmente. O nasal esquerdo está comprimido lateralmente, sendo representado apenas pela porção que faria contato com o nasal direito. Em vista lateral, a compressão do nasal esquerdo é mais aparente.

A forma dos nasais é similar aos dos encontrados no Conjunto A. Apesar das deformações sofridas, o nasal esquerdo apresenta uma depressão em sua porção posterior seria similar a encontrada no nasal direito do Conjunto A.

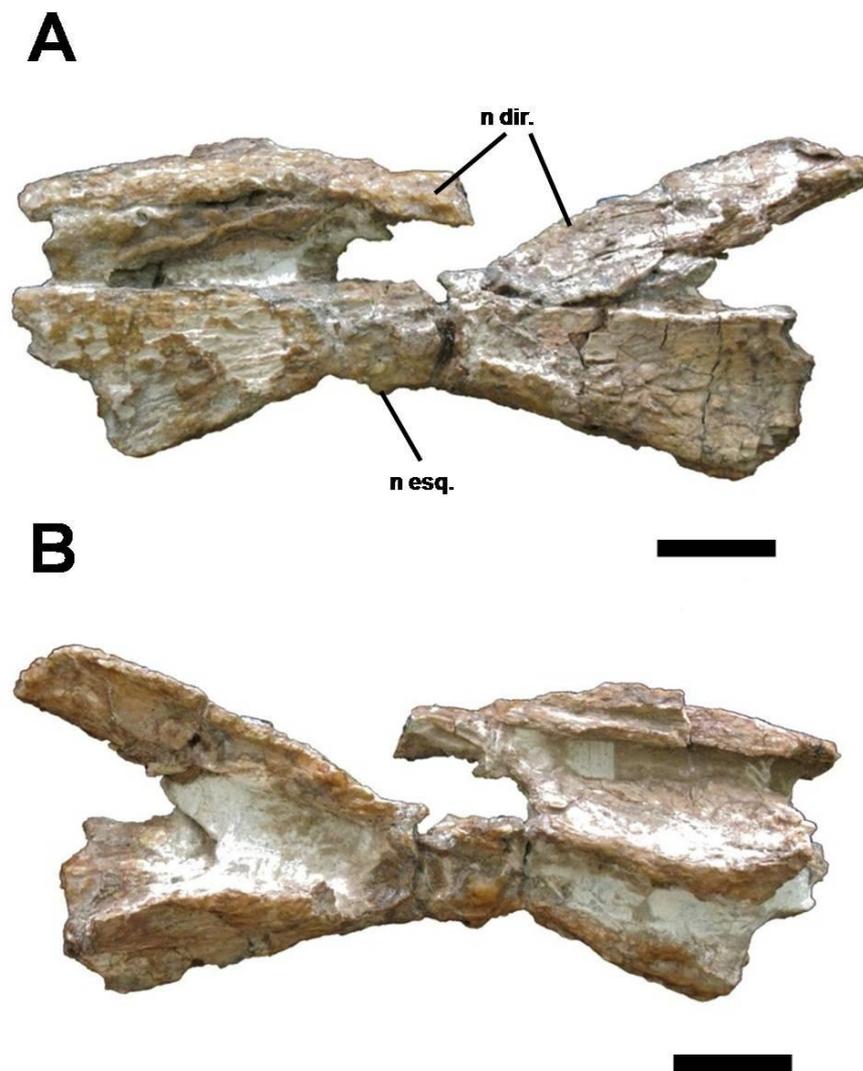


Figura 40. Fotos do nasal direito (n. dir) e esquerdo (n. esq) desarticulados em vista dorsal (A) e ventral (B). Escala: 2 cm.

Há apenas um lacrimal e um pré-frontal esquerdos, em posição de articulação, (Figura 41) nesta assembleia. Estes estão associados à porção ventral de uma sequência de vértebras cervicais. Em vista lateral, o lacrimal tem uma forma retangular, com sua extremidade posterior levemente expandida dorso-ventralmente e a porção anterior do está incompleta. Dorso-posteriormente ocorre um espessamento, formando uma crista que se estende até o fim da margem dorsal e segue ventralmente pela borda posterior. No final desta crista, localizado ventro-posteriormente, existe uma pequena estrutura que seria a margem dorsal do canal lacrimal.

O pré-frontal associado ao lacrimal esquerdo apresenta uma porção anterior de aspecto triangular, com o vértice direcionado posteriormente (Figura 41). Este vértice

seria um pequeno processo se projeta posteriormente cuja ponta está fraturada. Sua área de articulação com o lacrimal é uma superfície ampla, que ocupa toda a margem anterior do corpo principal do pré-frontal.

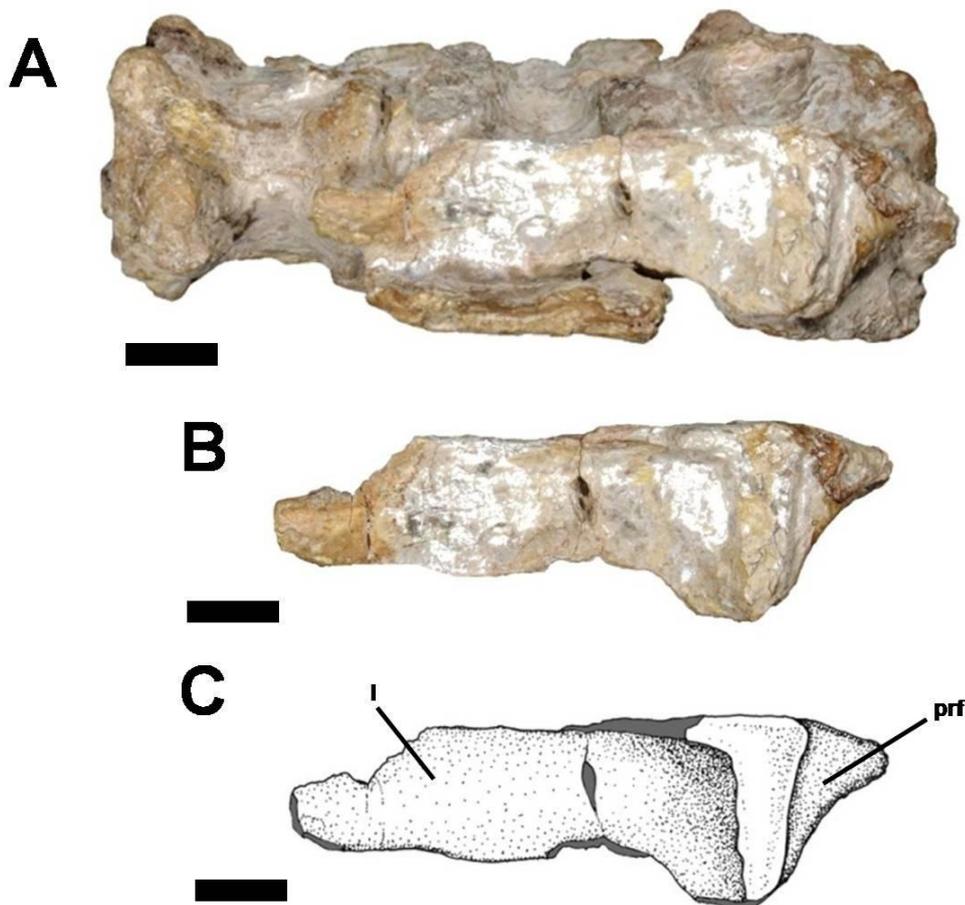


Figura 41. Foto (A) em vista ventral de um conjunto de vértebras cervicais com o lacrimal e pré-frontal esquerdo associado; (B) foto apenas do lacrimal e do pré-frontal; (C) ilustração de (B). Legenda: (l) lacrimal, (prf) pré-frontal. Escala: 2 cm.

De elementos mandibulares isolados há dois ramos mandibulares parciais, um direito (Figura 42) e um esquerdo (Figura 43), ambos muito danificados, foram encontrados na assembleia. O direito se encontra em melhores condições que o esquerdo. O ramo mandibular esquerdo está mais latero-medialmente expandido, que ocasionou a fragmentação e a distorção de sua forma, bem como a orientação de sua margem dorsal portadora da dentição. Desse modo, à primeira vista, este fragmento acabou ficando muito parecido uma hemi-mandíbula direita, mas fica claro que é um pedaço do ramo esquerdo devido à presença de fragmentos do esplenial em sua face medial.

A hemi-mandíbula direita (Figura 42), em vista dorsal, é alongada e comprimida latero-medialmente, sofrendo uma torção em sentido medial mais acentuada em seu terço anterior e posterior. Devido a sua condição de preservação, é possível que esta torção tenha sido aumentada por ação diagenética, principalmente no seu terço posterior. Apesar da evidência de alvéolos e dentes, estes estão muito danificados ou se encontram com concreções, o que impede estabelecer o número exato de alvéolos por dentário. Porém, é possível observar que há cinco dentes incompletos, cuja porção preservada é latero-medialmente comprimidos, em sua extremidade dorso-posterior.

Em vista medial, a área de articulação da sínfise mandibular da hemi-mandíbula direita está fraturada. É possível observar uma série de dentes incompletos e a parte superior da margem dorsal das placas dentárias, próximas ao terço posterior do dentário. Nesta mesma vista, o esplenial está presente. É um osso alongado, cuja extremidade anterior se encontra com a margem posterior da área que aproximada do contato da sínfise mandibular através de um longo processo anterior que depois segue dorsalmente até próximo à borda dos dentes. Apesar de sua margem dorsal estar fraturada e não ser possível seguir sua trajetória após o terço posterior da hemi-mandíbula, a sua margem ventral segue toda a extensão ventro-medial deste ramo.

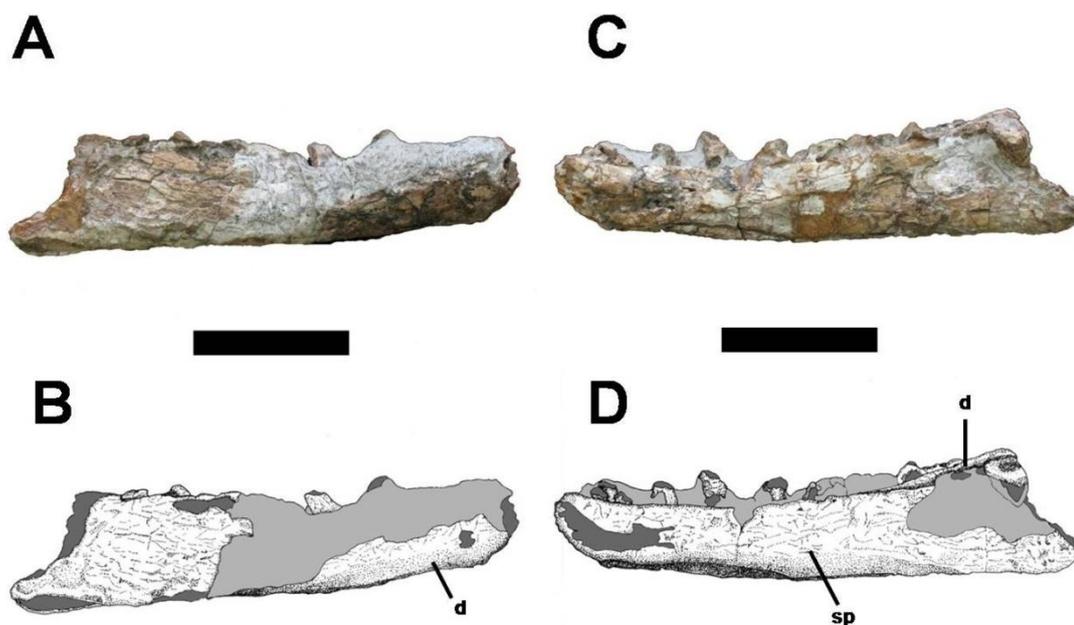


Figura 42. Foto (A e C) e ilustração (B e D) do ramo mandibular direito incompleto. Legenda: (d) dentário; (sp) esplenial. Escala: 5 cm.

A hemi-mandíbula esquerda (Figura 43) é o ramo que se encontra em pior condição de preservação. Uma fratura perto de sua metade posterior mostra a estrutura interna da mandíbula, mostrando uma lacuna mesialmente localizada que seria o canal de Meckel. Em vista medial, por esta fratura, o dentário está localizado mais lateralmente enquanto a borda do esplenial se encontra medialmente.

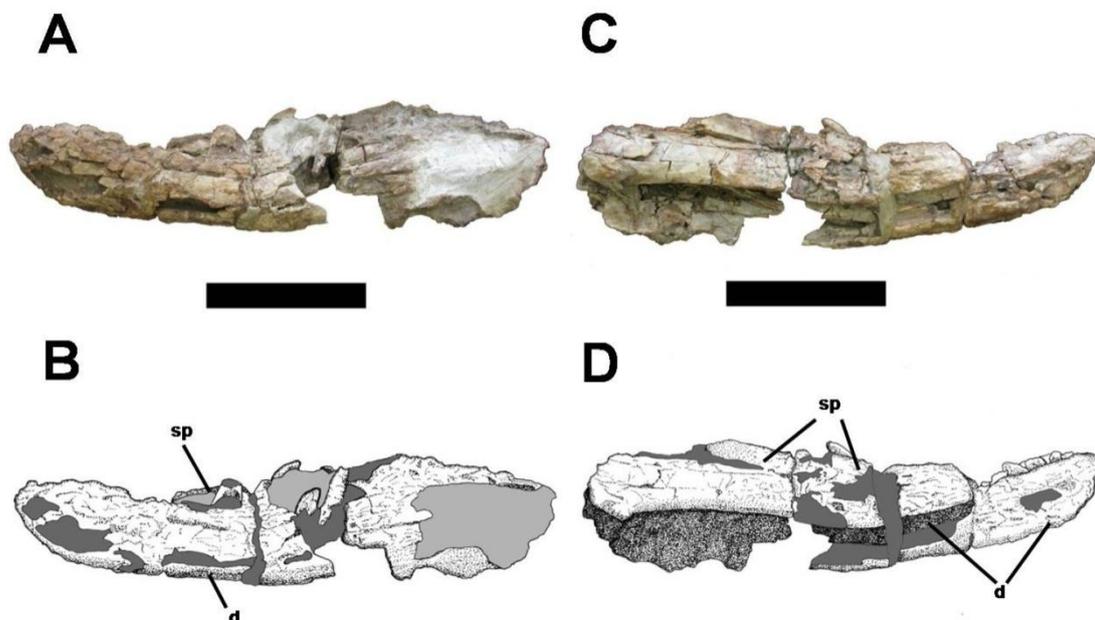


Figura 43. Fotos (A e C) e ilustração (B e D) do ramo mandibular esquerdo incompleto. Legenda: (d) dentário; (sp) esplenial. Escala: 5 cm.

Nos ramos mandibulares desarticulados, o direito apresenta uma série de fragmentos de dentes, sendo que existem pelo menos oito dentes incompletos. Não é possível determinar a quantidade de alvéolos. Não há evidências de placas dentárias. No ramo mandibular esquerdo, há seis fragmentos de dentes preservados, sendo que destes, o que se encontra dentro na fratura seria possivelmente um dente não eclodido (Figura 44). Dorso-anteriormente a este dente não eclodido há um dente bem preservado, que apesar de sua ponta está ausente, é o melhor da assembleia CPE2-239b. Este dente é latero-medialmente comprimido, curvado antero-posteriormente com algumas pequenas serrilhas na borda anterior. Neste, podemos identificar pequenas serrilhas na sua borda anterior.

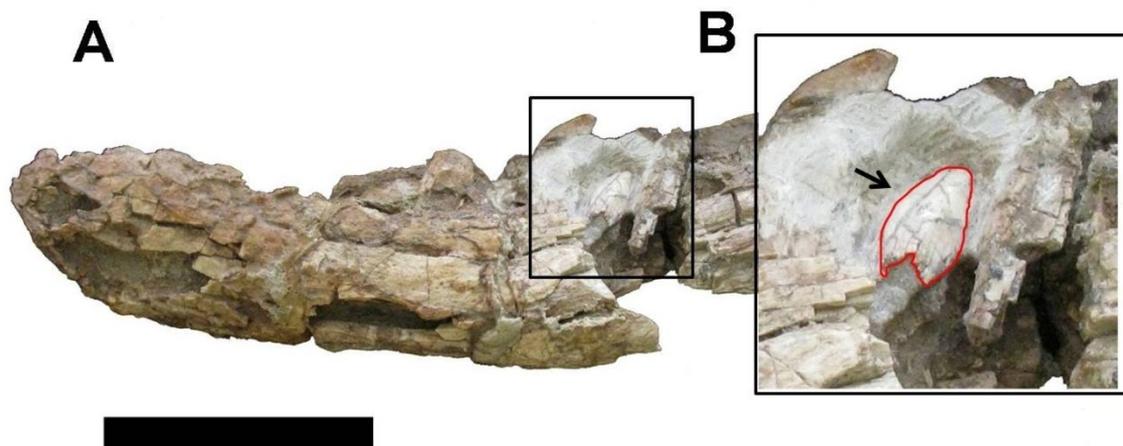


Figura 44. Hemi-mandíbula esquerda desarticulada (A) e (B) detalhe da área com o dente não eclodido com o dente contornado em vermelho e indicado por uma flecha. Escala: 5 cm.

Um fragmento da porção posterior de uma hemi-mandíbula esquerda está preservado e desarticulado (Figura 45). Em vista lateral, a parte anterior deste fragmento é formado pela porção posterior de um supraangular incompleto, localizado antero-dorsalmente com a face lateral do ramo anterior do pré-articular localizado ventralmente. O articular está preservado, com apenas algumas fraturas, e ocupa toda a área posterior deste fragmento. Sua forma é levemente triangular com o seu vértice, que seria sua área de articulação, direcionado posteriormente, de aspecto arredondado. Na borda dorsal do articular, logo após uma fratura localizada na sua borda dorso-anterior, existe uma crista projetada lateralmente, levemente perpendicular cuja altura vai diminuindo até próximo à porção posterior do articular.

Em vista medial, uma grande concreção ocupa toda a porção medial deste fragmento. A face medial do supraoccipital ocupa a porção dorso-anterior enquanto que fragmentos incompletos do pré-articular ocupam a região ventral do fragmento de posterior de mandíbula esquerda. Na porção posterior, localizado após uma área de fratura e uma concreção há o processo medial da região retro-articular do articular. Este processo forma uma base ventral para uma fossa localizada dorso-posteriormente na face medial do articular.

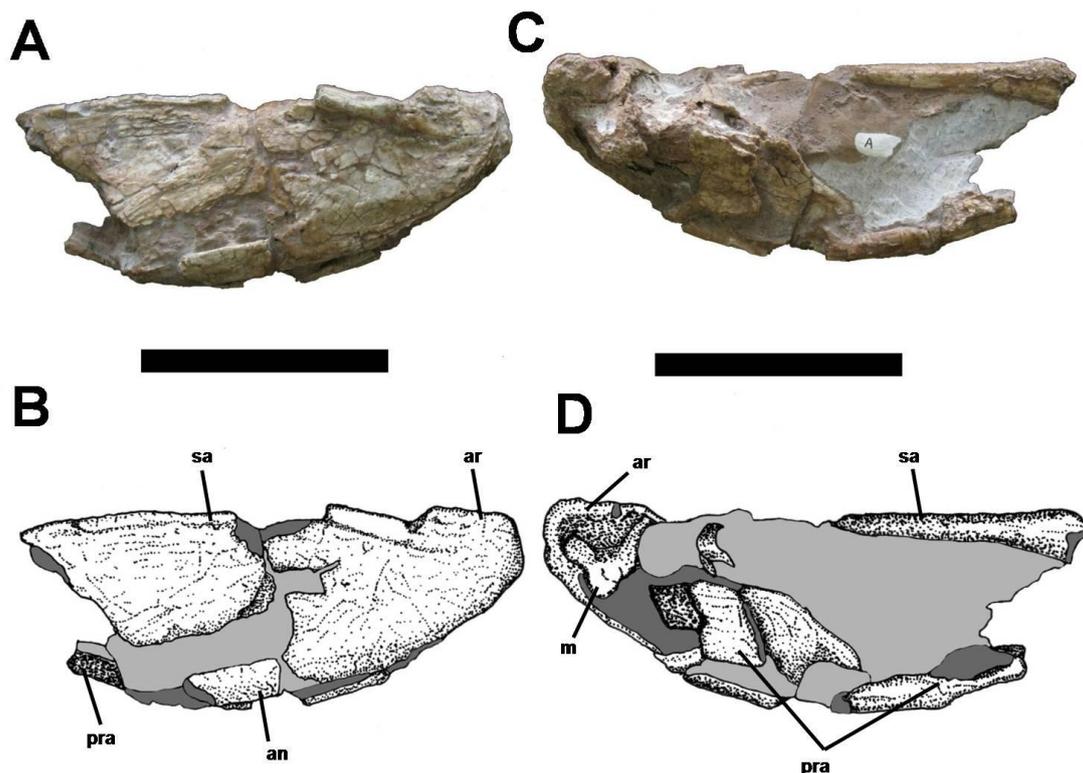


Figura 45. Fotos (A e C) e ilustração (B e D) da porção posterior incompleta da uma mandíbula esquerda. Legenda: (sa) suprangular, (an) angular, (pra) pré-articular, (m) processo medial da região retro-articular. Escala: 5 cm.

7.1.4. Coluna vertebral:

Da coluna vertebral, estão preservadas sete vértebras cervicais, separadas em três conjuntos (Figura 46) e três vértebras incompletas, representadas apenas por partes dos arcos neurais, não sendo possível inferir quais as suas posições na série vertebral (Figura 49). Das vértebras cervicais, com exceção do axis e da terceira vértebra cervical, apenas o lado direito está preservado a ponto de poder identificar suas estruturas, enquanto que o lado esquerdo foi totalmente danificado pelo ácido durante a preparação. Adicionalmente há quatro costelas cervicais incompletas, com as mais bem preservadas em posição de articulação com as vértebras C5, C7 e C8 e apenas a porção dorsal da costela preservada na C6.

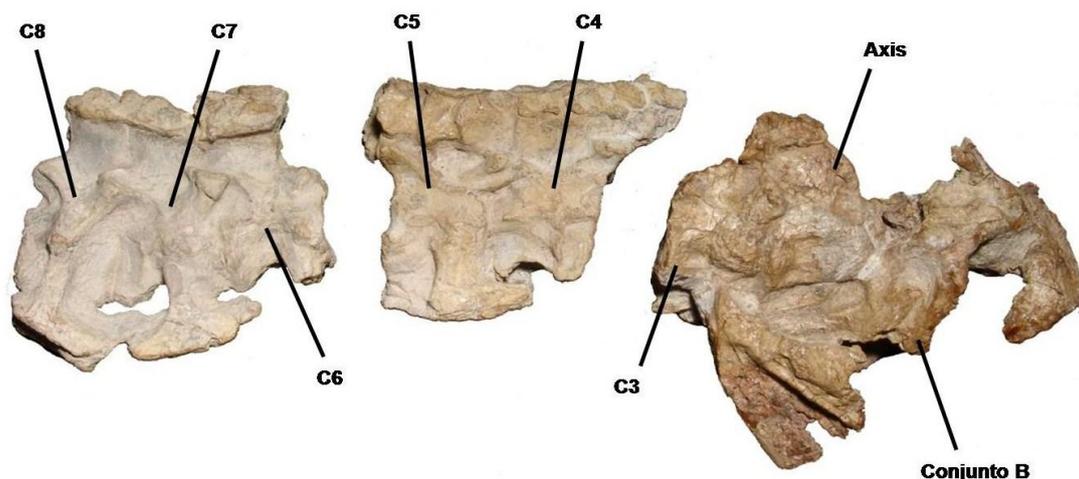


Figura 46. Vértebras e costelas cervicais presentes em CPEZ-239b, separadas em 3 conjuntos diferentes. O padrão de fratura entre os conjuntos de vértebras mais com as vértebras do Conjunto B indica um padrão de articulação entre os mesmos, o que indicaria que estas vértebras pertenceriam ao mesmo animal.

Os três conjuntos de vértebras cervicais são compostos por: uma parte formada pelo axis e a terceira vértebra cervical (C3) que estão associados à porção posterior do crânio descrito como conjunto B; uma parte composta pela porção dorsal da apófise neural e os osteodermes da terceira vértebra, somados à quarta e quinta vértebras (C4 e C5) e uma última porção formada pelas sexta, sétima e oitava vértebra cervicais (C6, C7 e C8) (Figura 46). Não há evidência do atlas porque todos os elementos ventrais próximos do forame magno foram perdidos.

Na extremidade mais anterior da primeira sequência cervical, em vista lateral direita uma grande concreção carbonática cobre toda a porção anterior do axis, deixando apenas sua apófise espinhal e a metade posterior de seu centro vertebral expostos. No axis há uma pequena fossa, localizada lateralmente, próxima a uma fratura que está na porção anterior da vértebra. Sua pós-zigapófise direita foi fraturada junto com a pré-zigapófise direita da vértebra C3, devido a uma torção que deslocou esta última vértebra mais dorsalmente. No axis há também um espessamento na margem posterior do centro vertebral. A apófise neural do axis, em vista lateral, é uma lâmina óssea achatada latero-medialmente de forma subtriangular que está projetada posterodorsalmente, com uma margem dorsal apresentando uma forma convexa e uma borda irregular, culminando dorsalmente com alguns pequenos fragmentos de osteodermes em sua borda posterior.

A C3 é a única vértebra onde é possível observar, em vista posterior, a abertura do canal neural em forma de “gota”, com uma ponta direcionada dorsalmente. Isto se deve a uma fratura que expôs a parte posterior do arco neural. O canal se encontra preenchido por sedimento e a abertura está coberta por uma grossa camada de laca, o que impediu sua devida preparação, pelo com o receio de danificar ainda mais esta estrutura.

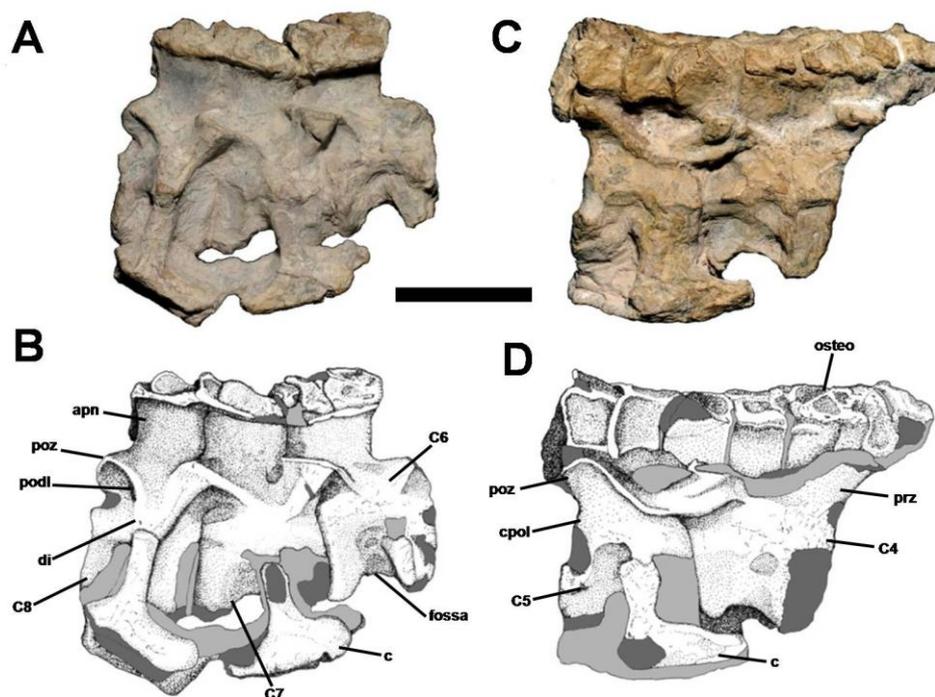


Figura 47. Foto (A e C) e ilustração (B e D) dos dois conjuntos contendo apenas vértebras cervicais (respectivamente, da quarta [C4] até a oitava [C8] cervical) em vista lateral direitas. Legenda: (apn) apófise neural; (prz) pré-zigapófise; (poz) pós-zigapófise; (fossa) fossa localizada na porção latero-ventral do centro vertebral; (di) diapófise; (podl) lâmina pós-zigapofiseal; (cpol) lâmina centropószigapofiseal; (c) costela; (osteo) osteodermes. Escala: 5 cm.

O segundo conjunto de vértebras (Figura 46-47), formado pelas vértebras C4 e C5, em vista lateral, apresenta em sua borda anterior uma projeção arredondada que corresponderia à porção preservada da apófise neural da vértebra C3 presente no conjunto descrito anteriormente, mas uma concreção nesta área impede confirmação desta hipótese. A fileira de osteodermes deste conjunto está mais lateral do que do conjunto seguinte, principalmente em seu terço mais anterior. A apófise neural da C4 está coberta por uma camada de concreção, enquanto que apenas a porção posterior da C5 está visível. A margem dorsal da vértebra C5 está bem destacada, principalmente de sua metade até as pós-zigapófises. Uma área concrecionada ocupa toda a região ventral

desta vértebra, do contato com a C4 até a sua borda posterior. Uma costela está em posição de articulação com a vértebra C5, mas a concreção impede que sua forma de articulação esteja visível. Desta costela, a sua porção preservada é área de articulação com a vértebra e sua porção anterior tem forma antero-posteriormente alongada, com o processo anterior da costela de forma subtriangular se afinando anteriormente enquanto que sua porção posterior se encontra fraturada.

O terceiro conjunto de vértebras cervicais (Figura 46-47) está mais bem preservado que os anteriores. Neste, a forma cuboide dos centros vertebrais, em vista lateral, pode ser mais bem verificada. A vértebra C6 apresenta uma fossa em sua porção ventral e é a única que apresenta a superfície ventral do centro da vértebra preservado. Em vista ventral, existe ali uma pequena depressão que é paralela ao eixo sagital. Esta depressão aparenta estar margeada por duas pequenas cristas que percorrem da borda interna de uma superfície articular do centro até a outra. As outras duas vértebras apresentam sua porção ventral muito concrecionada, deixando poucas áreas expostas na C7 e na C8. A apófise neural destas vértebras também está visível. Em vista lateral, a sua forma é de uma lâmina antero-posteriormente ampla e não muito alta (Figura 49).

Como em todas as vértebras cervicais, as diapófises são conectadas com as zigapófises por uma série de lâminas prézigapofisiais e pószigapofisiais, mais aparentes na C8 enquanto que a lâmina centropószigapofisial, que conecta o centro da vértebra com as zigapófises está mais bem preservado na C5 do que na C8, já que nesta ele última esta lâmina foi erodida.

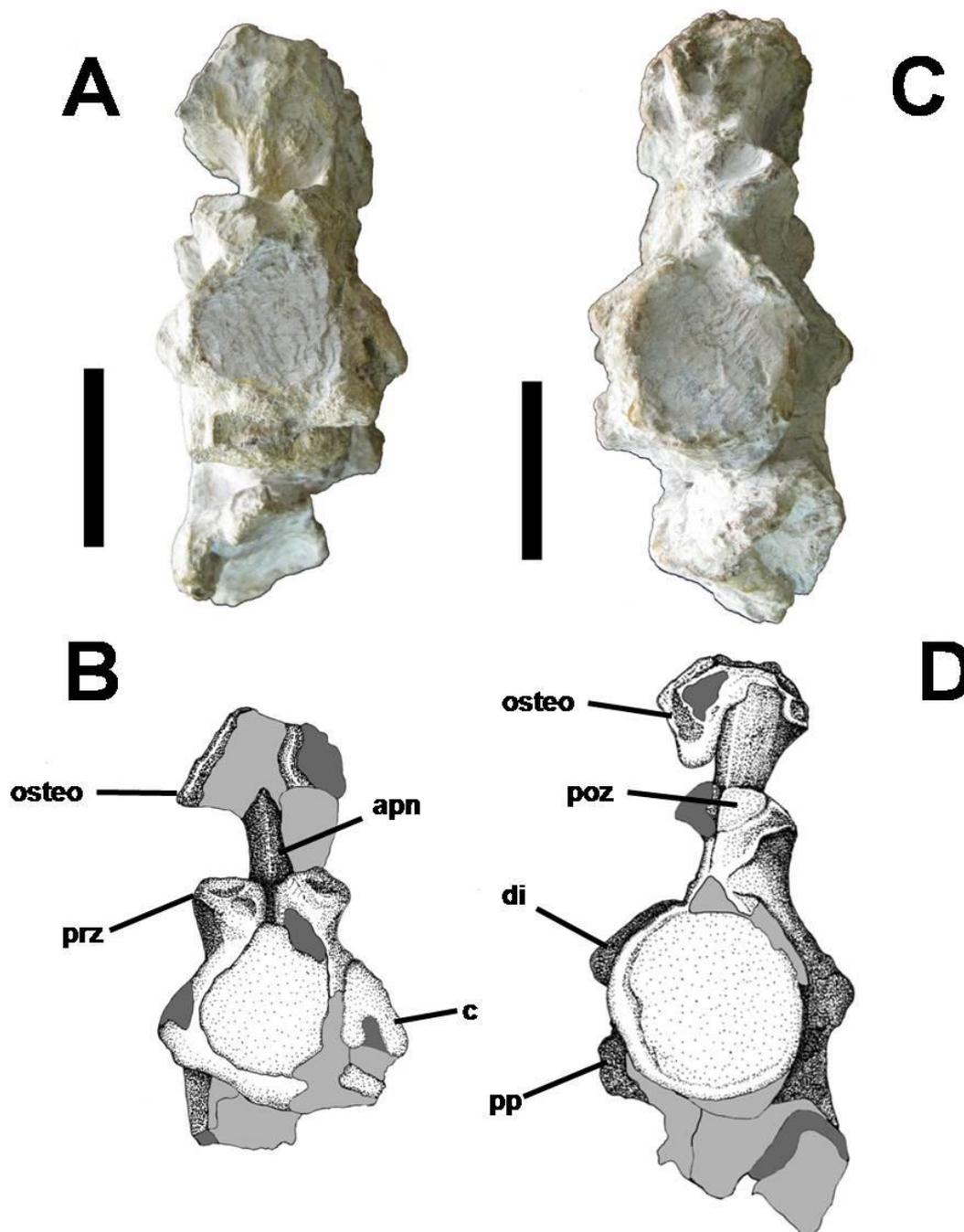


Figura 48. Fotos (A e C) e ilustrações (B e D) apenas da vértebra C6 em vista anterior (A-B) e apenas a vértebra C8 em vista posterior (C-D). Legenda: (apn) apófise neural da vértebra C7; (prz) pré-zigapófise; (poz) pós-zigapófise; (di) diapófise; (pp) parapófise; (c) costela; (osteo) osteodermes. Escala: 5 cm.

A parapófise está mais bem preservada na C8 e está posicionada antero-ventralmente no centro vertebral, com uma diapófise presente em um curto processo transverso. O processo transverso e sua forma de articulação com o tubérculo de um fragmento proximal de uma costela estão mais bem preservados na C7. A forma das

costelas preservadas é similar a da presente em C5, mas a sua borda anterior é mais arredondada.

Depois da série cervical, existem outras três vértebras incompletas que não apresentam o centro vertebral (Figura 49). Estes estão mais incompletos que as cervicais, o que não permite a visualização de todas suas características, afora as apófises neurais e a presença de processos laterais. Estes arcos neurais também apresentam duas fileiras paralelas de osteodermes em posição de articulação com as apófises neurais em duas vértebras. A forma destes osteodermes é similar aos dos encontrados na sequência cervical descrita acima, mas os osteodermes estão danificados e nenhuma estrutura pode ser identificada na sua face dorsal. Devido à condição que estas se encontram, não é possível estabelecer a qual parte da coluna vertebral elas pertenceriam.

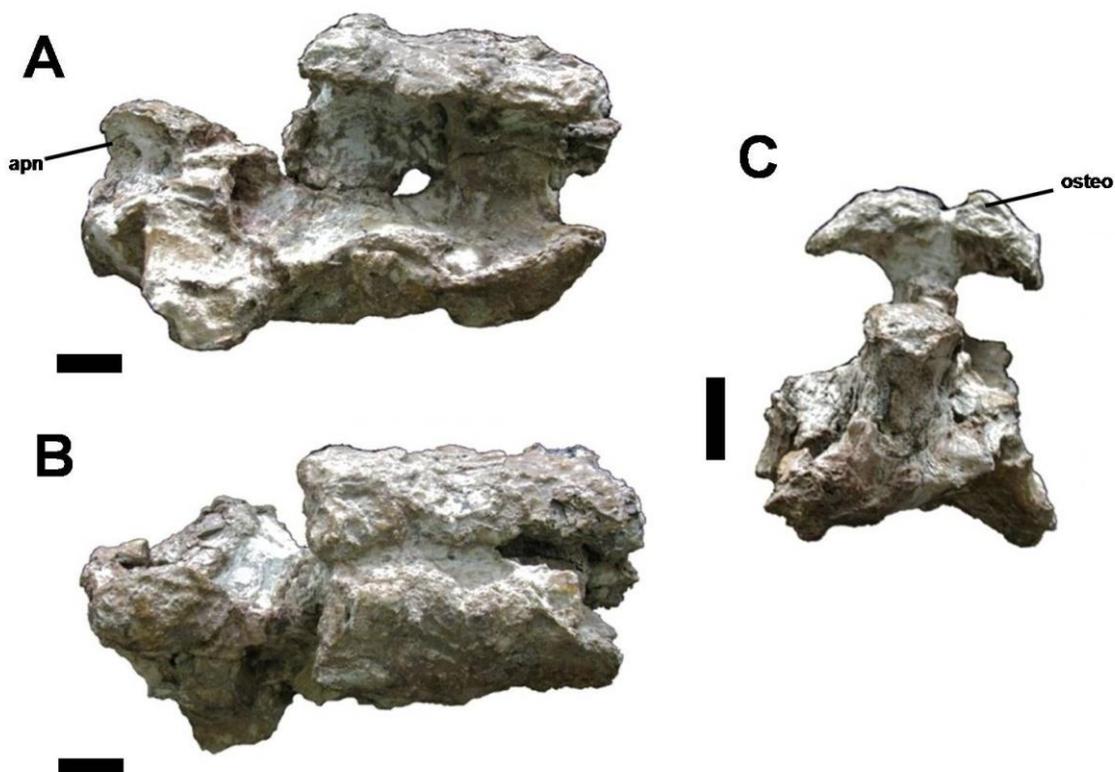


Figura 49. Outras vértebras incompletas da assembleia CPEZ-239b em vista lateral esquerda (A), dorsal (B) e anterior (C). Legenda igual a dos desenhos anteriores. Escala: 2 cm.

Não existe nenhum osteoderme isolado para CEPZ-239b, todos estão em posição de articulação com as apófises neurais das vértebras (Figuras 47 e 49). No caso das vértebras cervicais, os osteodermes estão dispostos num arranjo de duas fileiras paralelas. Apenas nesta sequência é possível observar as estruturas dos osteodermas, já

que os das vértebras de posicionamento incerto estão com sua superfície dorsal muito danificada. Nas vértebras C4 e C6, nenhum osteoderme apresenta sua borda anterior preservada enquanto que as bordas posteriores apresentam uma concavidade no terço central que. Em vista dorsal, observa-se ali uma pequena crista de orientação antero-posterior que divide o osteoderme em depressões rasas.

Há ainda duas costelas cervicais esquerdas nesta assembléia (Figura 50). Estas estão posição de articulação entre si, mas as suas áreas de articulação com as vértebras foram perdidas. Em vista lateral, sua forma é alongada, delgada com uma leve curvatura posterior. Na porção proximal da segunda costela, posteriormente a uma expansão bifurcada onde estariam o capítulo e o tubérculo há uma pequena lâmina posterior que se estende posteriormente e segue ventral pela borda posterior da costela, reduzindo gradativamente de altura até desaparecer próximo a metade da costela. A porção mais ventral de ambas as vértebras está ausente.



Figura 50. Duas costelas cervicais esquerdas isoladas em vista lateral. Escala: 2 cm.

7.2. Esqueleto Apendicular

7.2.1. Cinturas

Da cintura escapular, está preservada apenas a região próxima à fossa glenóide de um conjunto escapula+coracóide direito e um fragmento da lâmina escapular, mas não é possível discernir de qual lado (Figura 51).

Em vista lateral, o fragmento de escápula+coracóide apresenta sua porção anterior com uma forma sub-retangular. Sua margem dorsal é contínua, seguindo posteriormente até uma fratura semi-circular que está no terço central do corpo do osso. Após esta fratura, a margem dorsal segue posteriormente em um nível mais ventral do

que a sua contraparte anterior. A borda ventral do coracóide segue retilínea antero-posteriormente até atingir a borda espessa da fossa glenóide. Esta, por sua vez, é côncava, de forma semilunar, e ocupa grande parte da porção ventral do osso. A porção preservada da borda posterior do coracóide é relativamente reta dorso-ventralmente (Figura 51).

Em vista medial, o coracóide não apresenta nenhuma estrutura notável, havendo apenas um espessamento lateral em seu terço posterior. A borda ventral da fossa glenóide apresenta uma orientação lateral direcionada ventro-posteriormente, com toda a sua margem anterior próxima a um espessamento localizado anteriormente a fossa glenóide. Anteriormente a cavidade glenóide há uma fratura com margem arredondada que corresponderia à abertura do forame do coracóide.

O fragmento de escápula esquerdo, em vista lateral (Figura 51), é um osso expandido antero-medialmente com todas as suas bordas danificadas. A borda anterior é sinuosa e segue dorsalmente até curvar-se postero-dorsalmente formando uma área convexa levemente arredondada posteriormente, que ocupa grande parte de sua porção dorsal. Após isto, a borda segue ventralmente até uma área de fratura levemente arredondada localizada na sua porção ventral. Em vista anterior e posterior, o fragmento de escápula apresenta-se como uma lâmina, comprimida latero-medialmente, que apresenta uma curvatura em sentido medial.

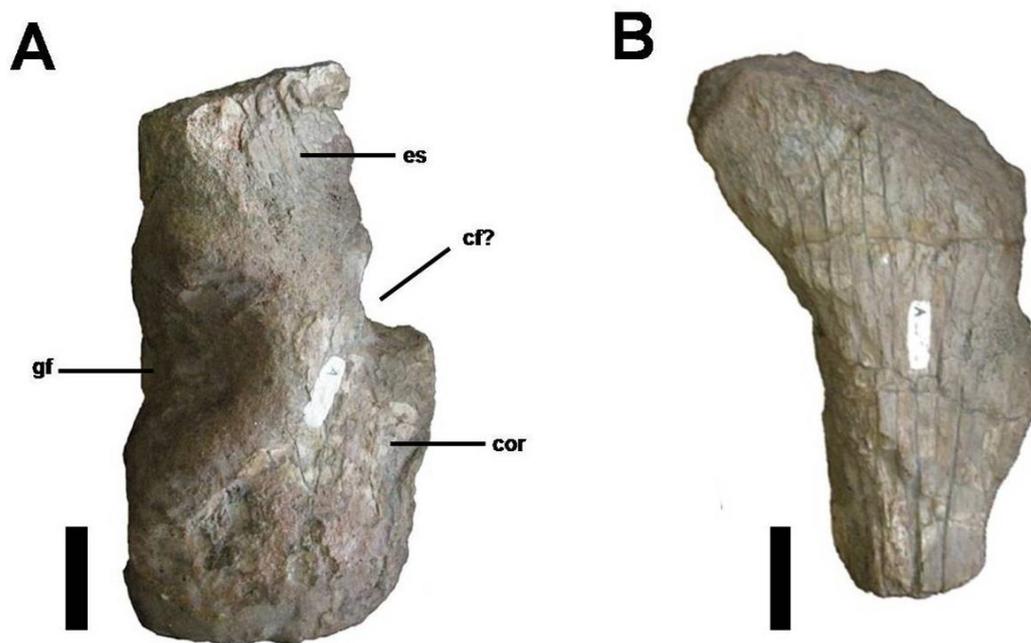


Figura 51. Fragmento de um coracóide+escápula, estando preservado toda a área da fossa glenóide (A) e um fragmento de lâmina escápular (B) em vista lateral. Legenda: (cor) coracóide; (es) escápula; (cf?) possível abertura do forame coracóide; (gf) fossa glenóide. Escala: 2 cm.

7.2.2. Elementos da cintura pélvica

Os únicos elementos de cintura pélvica presentes em CPEZ-239b são uma porção ventral incompleta de um ísquio esquerdo e um fragmento do processo anterior do ílio direito (Figura 52).

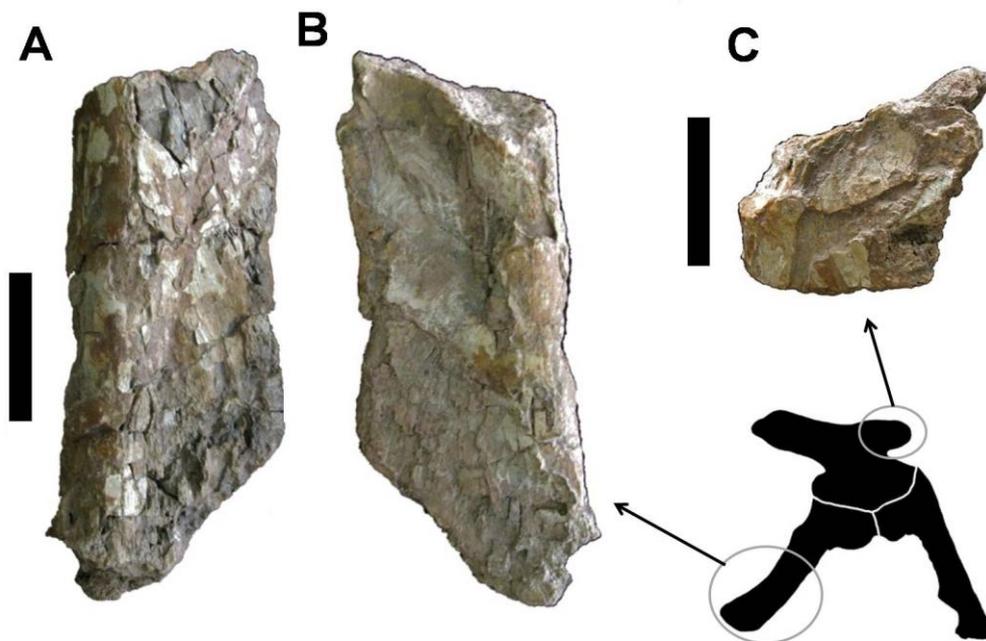


Figura 52. Uma porção ventral de um ísquio esquerdo em vistas dorsal (A) e ventral (B) e o fragmento de um processo anterior do ílio direito em vista lateral (C). Escala: 5 cm.

O ísquio esquerdo está muito danificado. Em vistas dorsal e ventral, sua forma é sub-retangular levemente alongada. A sua margem lateral é arredondada de onde se expande medialmente uma lâmina óssea.

O fragmento do processo anterior do ílio, em vista lateral, apresenta uma forma sub-retangular, com sua borda dorsal irregular e levemente arredondada. Em vista anterior e posterior, a porção ventral deste fragmento se expande medialmente até formar uma superfície plana que ocupa toda a área dorsal deste osso.

7.2.3. Elementos dos propódios:

Apenas o úmero direito está presente e completo (Figura 53). Em vista anterior, a borda anterior da porção proximal do úmero é irregular, apresentando uma crista deltopeitoral bem destacada. A margem proximal é convexa e irregular, com uma grande área espessa postero-medialmente localizada e uma tuberosidade medial bem destacada. Entre estas duas estruturas há uma depressão em toda a face anterior desta porção do úmero. Distalmente, o úmero se afina latero-medialmente em uma diáfise muito fragmentada e se expande novamente em sua porção distal, formando uma margem distal levemente convexa onde há os côndilos ulnar e o radial.

Em vista posterior, a torção entre a epífise proximal com a distal é mais visível. Toda a borda proximal da epífise proximal é irregular e levemente achatada transversalmente.

A epífise proximal, em vista lateral, apresenta a margem lateral com uma atenuada curvatura anterior, destacando a crista deltopeitoral. No terço distal, há uma pequena crista supinatória, localizada próxima do côndilo radial.

Devido ao fato da superfície do úmero ter sido muito atacada pelo ácido durante a preparação química, não é possível averiguar se as epífises poderiam indicar um padrão não ossificado, o que poderia ser evidência de um animal ainda em crescimento. Entretanto, isto por si só não seria uma evidência de tratar-se de uma forma juvenil, devido ao fato de “répteis” (ROMER 1966) apresentarem crescimento por toda a vida.

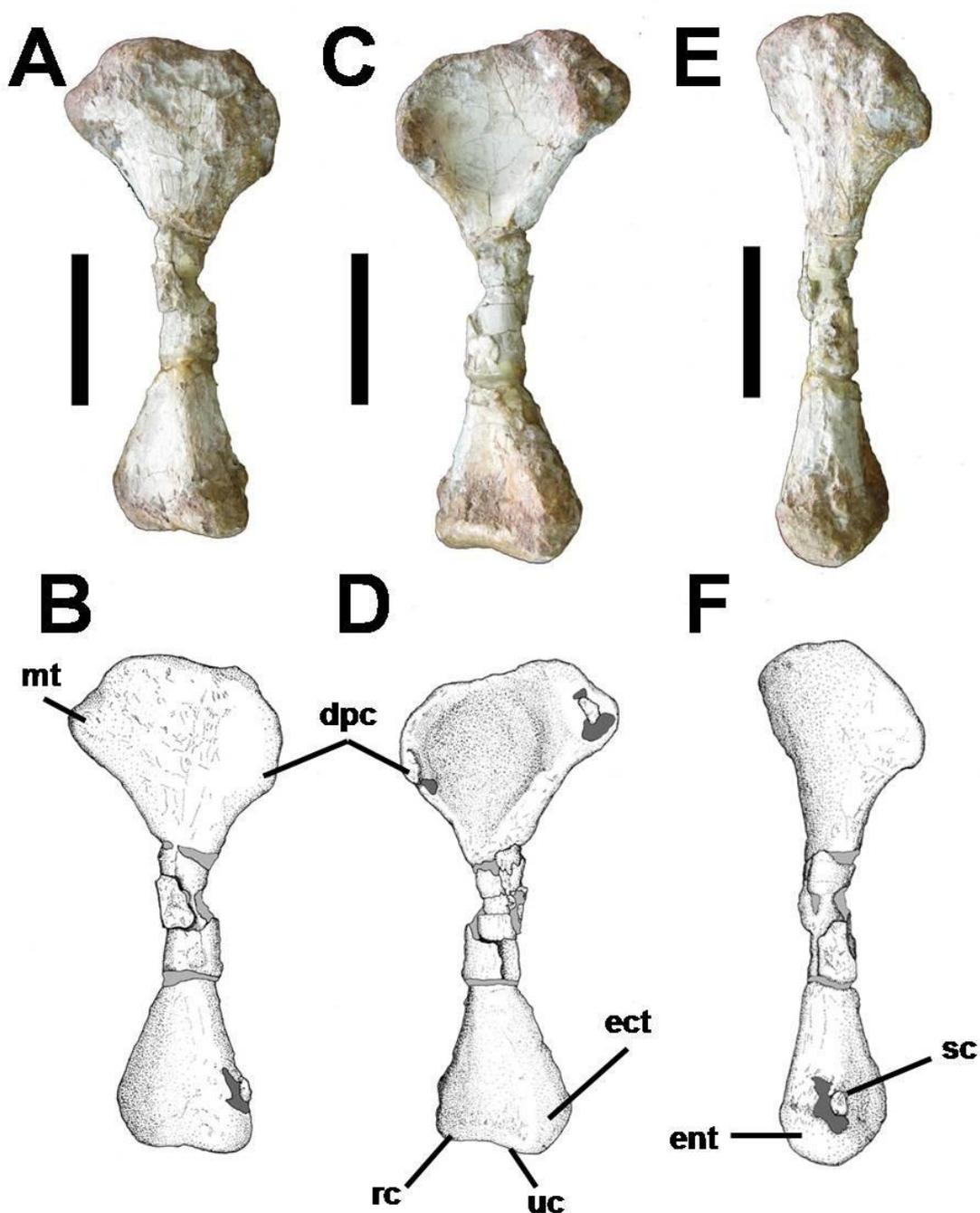


Figura 53. Fotos e ilustração do úmero direito em vista posterior (A-B), anterior (C-D) e lateral (E-F). Legendas: (mt) tuberosidade medial; (dpc) crista deltopeitoral; (ect) ectopicôndilo; (ent) entepicôndilo; (rc) côndilo radial; (uc) côndilo ulnar; (sc) crista supinatória. Escala: 5 cm.

Nesta assembleia, existe um fêmur esquerdo completo e bem preservado (Figura 54), além de um fragmento distal de um fêmur direito (Figura 55). O fêmur melhor preservado apresenta uma leve torção na sua metade proximal. É um osso alongado, com uma epífise distal robusta e uma proximal comprimida anteroposteriormente. Os

trocânteres não são bem marcados, diferentes dos observados em outros exemplares (HUENE, 1938b; MASTRANTONIO, 2010).

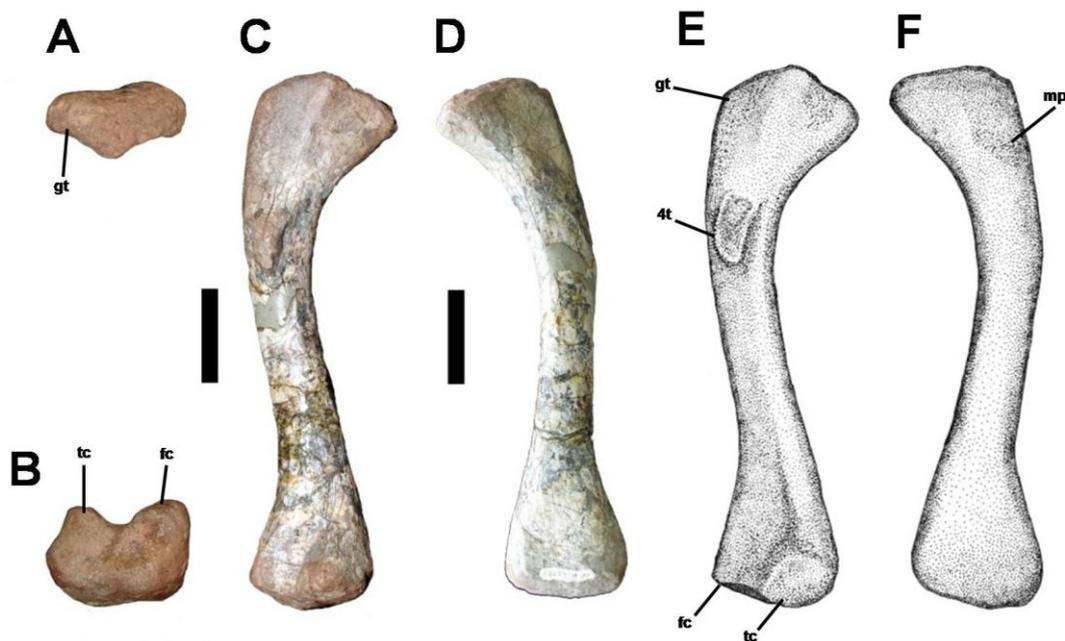


Figura 54. Fotos e ilustrações do fêmur esquerdo em vista proximal (A), distal (B), posterior (C) e anterior (D) e ilustração destas duas últimas vistas (E-F) respectivamente. Legendas: (gt) trocânter maior; (4t) quarto trocânter; (fc) côndilo fibular (lateral); (tc) côndilo tibial (medial); (mp) local de inserção do músculo *pubioischiofemoralis externus*. Escala: 5 cm.

A área articular proximal do fêmur mais completo apresenta uma torção, que a projeta medialmente. Esta área se destaca por meio de uma bem marcada inclinação medial, enquanto que o trocânter maior apresenta uma margem lateral lisa. Em vista dorsal, a superfície articular é estreitada em sentido antero-posterior e não apresenta nenhum tipo de estrutura como rugosidades ou depressões. Em vista posterior, na região proximal existe uma elevação não muito alta denominada elevação longitudinal central (*central ridge sensu* GOWER & SCHOCH, 2009) com uma superfície rugosa, que se estende até a face articular, que em vista dorsal apresenta uma forma triangular com o vértice arredondado (Figura 54). Ventralmente a esta elevação está o quarto trocânter, cuja estrutura é um pouco projetada lateralmente ao corpo do fêmur, alongada dorsoventralmente e posicionada obliquamente em relação ao eixo do mesmo. Sua estrutura, em vista medial, apresenta uma margem proximal mais alargada, que se afina levemente em sentido distal.

Uma área rugosa na superfície antero-lateral da extremidade proximal, perto da margem anterior do grande trocânter, percorre cerca de um quarto do comprimento total do fêmur. Esta área seria o local de inserção do músculo *pubioischiofemoralis externus*. A região articular distal é dividida em um côndilo fibular, de posição lateral, e um côndilo tibial, de posição medial, separados por um raso sulco longitudinal intercondilar (Figura 54).

O fragmento preservado de um fêmur direito (Figura 55) é uma epífise distal antero-posteriormente comprimida e muito danificada que não apresenta nenhuma característica morfológica preservada. Entretanto, é possível identificar que este pertenceria a um fêmur direito baseado na expansão dorso-ventral deste quando comparado ao do fêmur mais completo desta assembleia.

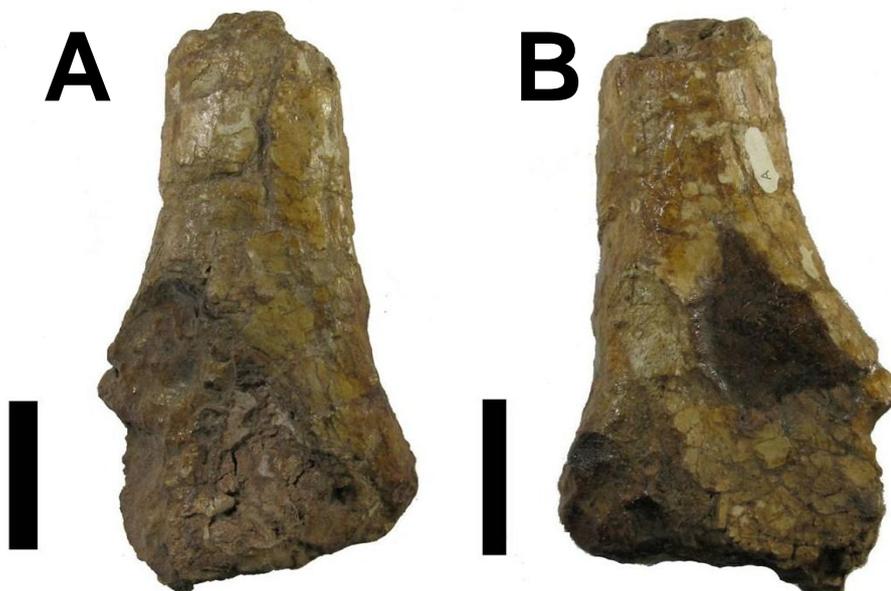


Figura 55. Fragmento distal de um fêmur direito em vista anterior (A) e posterior (B). Escala: 2 cm.

7.2.4. Elementos dos epipódios

Dentre os elementos do membro anterior, apenas um fragmento proximal de uma ulna direita está presente na assembleia (Figura 56). Em vista medial, sua porção distal é alongada, com as duas margens seguindo paralelas até perto da porção proximal, onde a margem anterior se expande até formar um processo do olécrano, em vista lateral, não muito pronunciado, côncavo e posicionado na região proximal à superfície flexora (dorsal *sensu* Gower 2003).

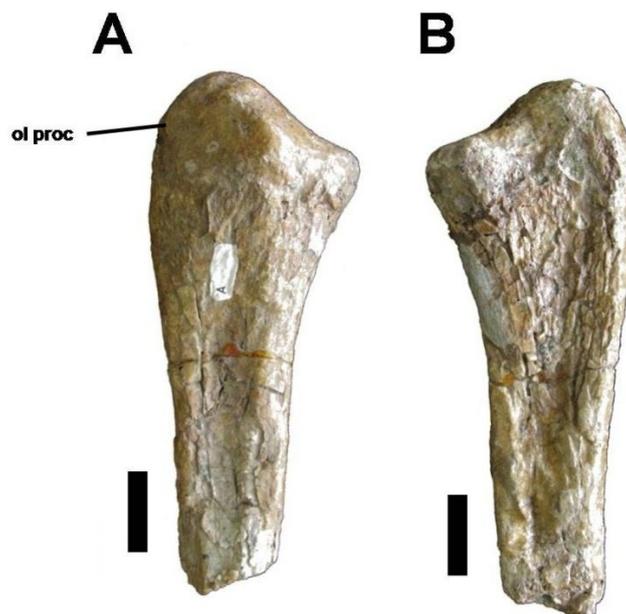


Figura 56. Porção proximal incompleta de uma ulna direita em vista lateral (A) e medial (B). Legendas: (ol proc) processo olécrano. Escala: 1 cm

Uma tíbia esquerda está também presente neste material (Figura 57). Em vista posterior, sua extremidade proximal é latero-medialmente expandida, afinando-se próximo a diáfise e mantendo o diâmetro similar até a sua porção distal, cuja extremidade está ausente. Em secção transversal, a forma da diáfise é ovalada, enquanto que, em vista anterior, nota-se uma curvatura latero-medial acentuada.

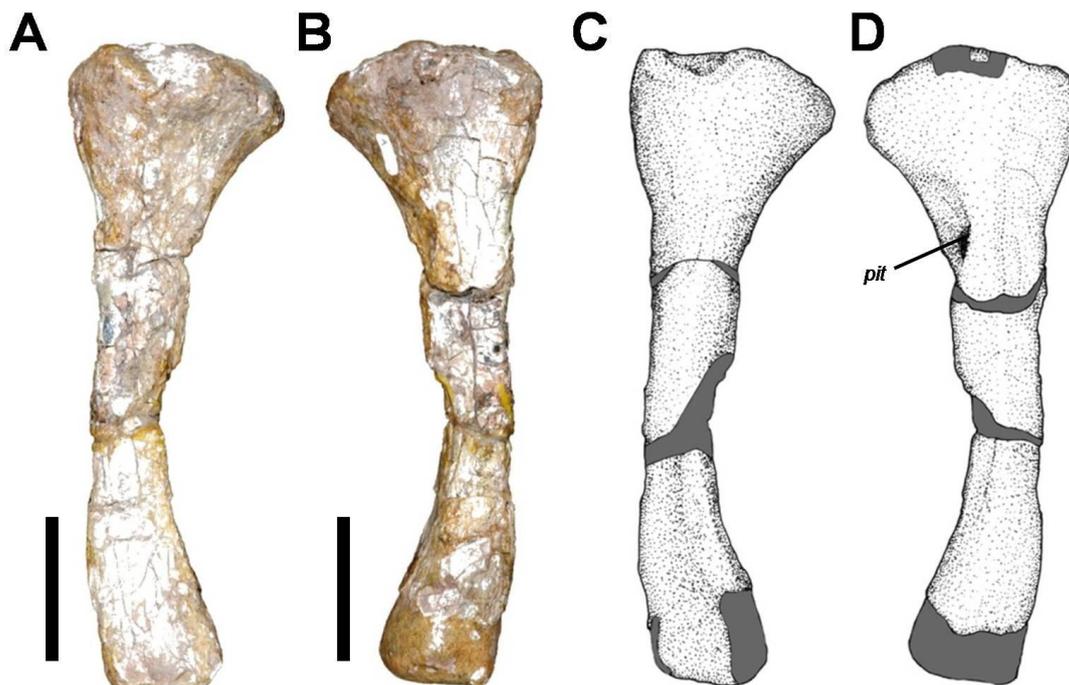


Figura 57. Fotos e ilustrações da tíbia esquerda em vista posterior (A), anterior (B) e ilustrações das respectivas vistas (C-D). Legendas: (*pit*) escavação antero-medial para inserção do *Puboischiotibialis*. Escala:

Na extremidade distal do terço proximal, logo após a sua porção proximal expandida, existe uma escavação antero-medial. Esta escavação poderia ser o local de inserção do músculo *Puboischiotibialis* (MASTRANTONIO 2010).

7.2.5. Elementos dos autopódios

Algumas falanges incompletas foram preservadas (Figura 58 e 59) associadas à face lateral do ramo mandibular direito incompleto descrito anteriormente. Não é possível interpretar a qual autopódio estas falanges pertenceriam.

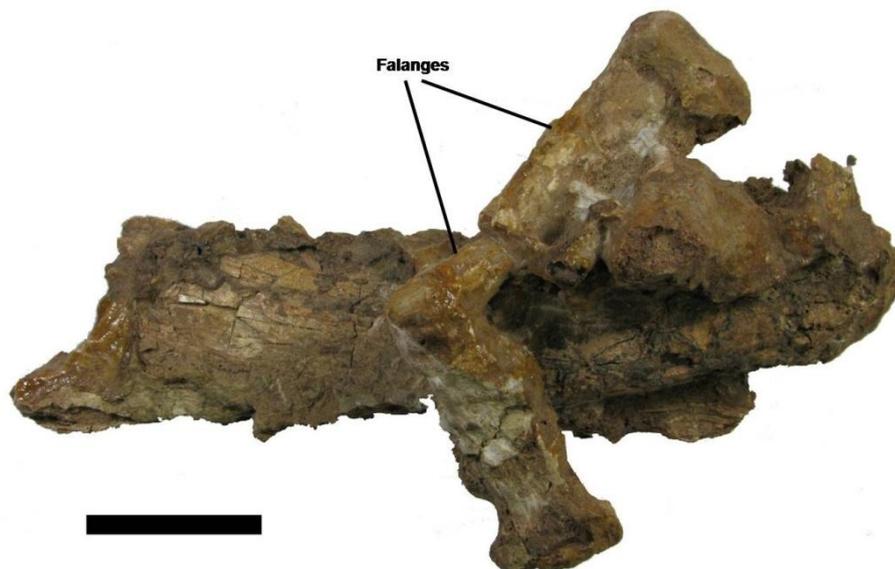


Figura 58. Ramo mandibular desarticulado direito com falanges associadas, antes da etapa de preparação mecânica. Escala: 2 cm.

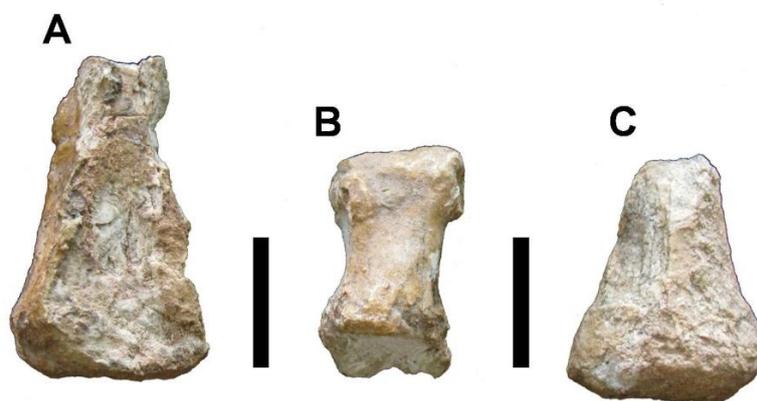


Figura 59. Falanges depois de preparadas, em vista ventral. Escala: 2 cm.

De um dos autopódios posteriores direitos, foi preservado um quinto metatarsal direito (Figura 60). Este apresenta a forma característica de gancho (=hooked shaped).



Figura 60. Quinto metatarsal direito em vista dorsal. Escala: 2 cm.

7.2.6. Elementos não identificados:

O restante da assembléia CPEZ-239b é composta por mais de 20 fragmentos que variam de comprimento entre 10mm até 2 cm. Estes são materiais fragmentários que, devido à sua condição de preservação, não apresentaram características diagnósticas discerníveis que puderam ser indentificados e descritos. Devido a isso, apesar de fazerem parte de CPE2-239b, eles não puderam ser descritos.

8. RESULTADOS

8.1. Análise taxonômica

Preliminarmente, foi considerado que CPEZ-239b seria composto por pelo menos dois indivíduos da mesma espécie porque nesta assembleia há dois pares de ossos maxilares e dois pares de ramos mandibulares do mesmo tamanho e com características morfológicas semelhantes. Entretanto, não é possível descartar a possibilidade de haver mais de dois indivíduos nesta assembleia já que, fora as sequencias de vértebras cervicais e o Conjunto B, não é possíveis atribuir os demais ossos pós-cranianos em nível de indivíduo.

A identificação de CPEZ-239b como sendo de “rauissúquio” se deve porque a dentição deste material é composta de dentes latero-medialmente comprimidos indicaria um hábito alimentar carnívoro, porém diferente de outras formas triássicas como os fitossauros que apresentam uma dentição mais cônica, que seria uma adaptação a piscivoria em arcossauros. A morfologia dos dentes, do rosto e a forma dos

osteodermes descartam a possibilidade de pertencer aos aetossauros enquanto que a presença de osteodermes descartaria a possibilidade de pertencerem a formas dinossaurianas (CARROLL, 1998; BENTON, 2006).

As características morfológicas principais que permitiram uma atribuição taxonômica seria uma fenestra acessória na porção rostral do dermatocrânio, que apesar de não ser uma característica exclusiva de “rauissúquios”, como foi discutida antes, a evidência desta combinada com a presença de duas fileiras paralelas de osteodermes que apresentam uma crista medial serviu como base para considerarmos como uma hipótese preliminar que CPEZ-239b pertenceria ao “rauissúquios”. Com base nesta premissa, um estudo morfológico comparativo dos elementos presentes em CPEZ-239b foi feito seguindo a metodologia descrita anteriormente.

8.2. Estudo Morfológico Comparativo

Considerando que dados da cintura pélvica são importantes para estudos taxonômicos, a ausência de elementos desta cintura ou ossos melhor preservados dificultou esta etapa. Entretanto, os elementos do esqueleto axial e apendicular apresentavam características suficientes que puderam ser utilizadas como comparação com outros táxons de “rauissúquios”, como será discutido a seguir.

8.2.1. Esqueleto Axial:

Os pré-maxilares de CPEZ-239b apresentam processos posteriores que, apesar de estarem incompletos, são delgados, similares aos de *Prestosuchus chiniquensis* (AZEVEDO; 1993; MASTRANTONIO, 2010), mas mais afinados que os de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) e *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000). Porém, não são tão delgados quanto os de *Decuriasuchus quartacolonina* (FRANÇA *et al.* 2011) mas não há informações suficientes sobre os processos neste último táxon porque não foi descrito totalmente. A forma destes processos em CPEZ-239b é contínua, não ocorrendo um afinamento progressivo até sua extremidade dorso-posterior e não apresentando um engrossamento na sua porção anterior com um afinamento antero-posteriormente, como encontrado em *Rauisuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008) (Figura 61).

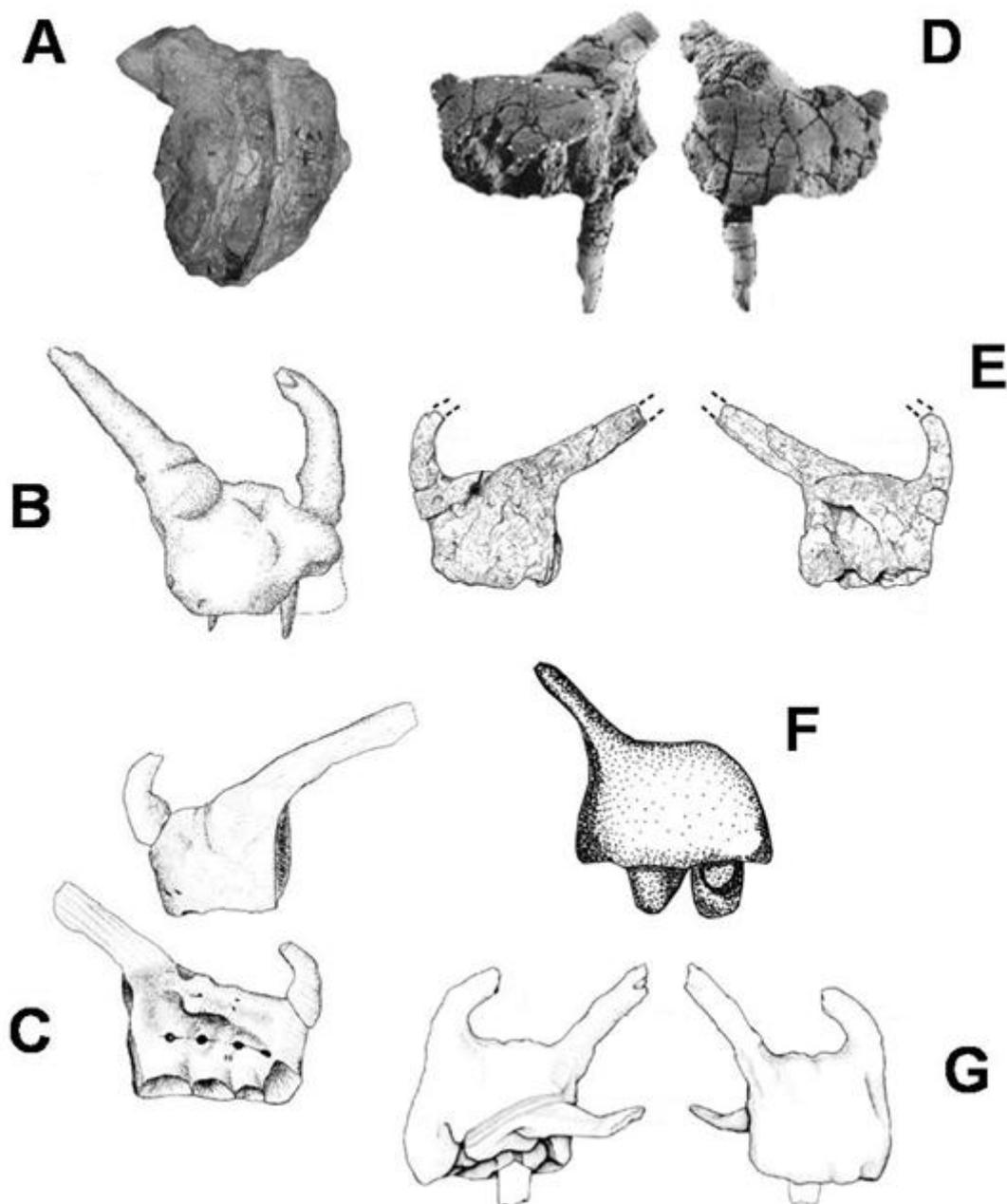


Figura 61. Figura comparando diferentes pré-maxilares de alguns táxons de “rauisúquios”. A) Pré-maxilar direito de *Prestosuchus chiniquensis* em vista lateral (HUENE, 1942); B) Pré-maxilar direito de *Rausuchus tiradentes* em vista lateral (LAUTENSCHLAGER, 2008); C) Pré-maxilar esquerdo de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) em vista lateral e medial; D) Pré-maxilar direito de *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005) em vista medial e lateral; E) Pré-maxilar esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011) em vista lateral e medial; F) Pré-maxilar direito de CPEZ-239b em vista lateral; G) Pré-maxilar de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista medial e lateral.

Como foi citado antes, o espessamento na margem ventro-posterior do pré-maxilar direito seria a única evidência de uma fenestra sub-narinal em CPEZ-239b

(Figura 61) enquanto que não é possível verificar esta área no pré-maxilar esquerdo devido à preservação deste. Este espessamento está claro no pré-maxilar direito e é similar ao presente em *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000), *Decuriasuchus quartacolonía* (FRANÇA *et al.*, 2011) e em menor grau, *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011). A abertura seria maior do que a descrita para *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) (Figura 63) e a forma levemente convexa da borda posterior do pré-maxilar é mais similar ao encontrado no pré-maxilar de *Rauisuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008), enquanto que esta região em *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) é mais verticalizada e não apresenta um espessamento de sua borda postero-ventral. O pré-maxilar que se assemelharia ao de CPEZ-239b seria o de *P. chiniquensis*, o que significaria que as diferenças encontradas seriam devido a alguma forma de variação, o que dado o tamanho dos espécimes desta assembléia com os espécimes descritos com estes ossos preservados poderia indicar uma variação ontogenética, mas isso será discutido em detalhes mais adiante.

O padrão de quatro dentes no pré-maxilar é descrita como uma característica diagnóstica dentro do grupo dos “rauissúquios” e é descrito para os táxons *Saurosuchus galilei* (REIG, 1959; SILL, 1975 e ALCOBER, 2000), *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999) *Postosuchus kirkpatricki* (LONG & MURRAY, 1995; WEINBAUM, 2002) *Polonosuchus* (SULEJ, 2005), *Rauisuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008), *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) e *Decuriasuchus quartacolonía* (FRANÇA *et al.* 2011) e este é o padrão encontrado em CPEZ-239b.

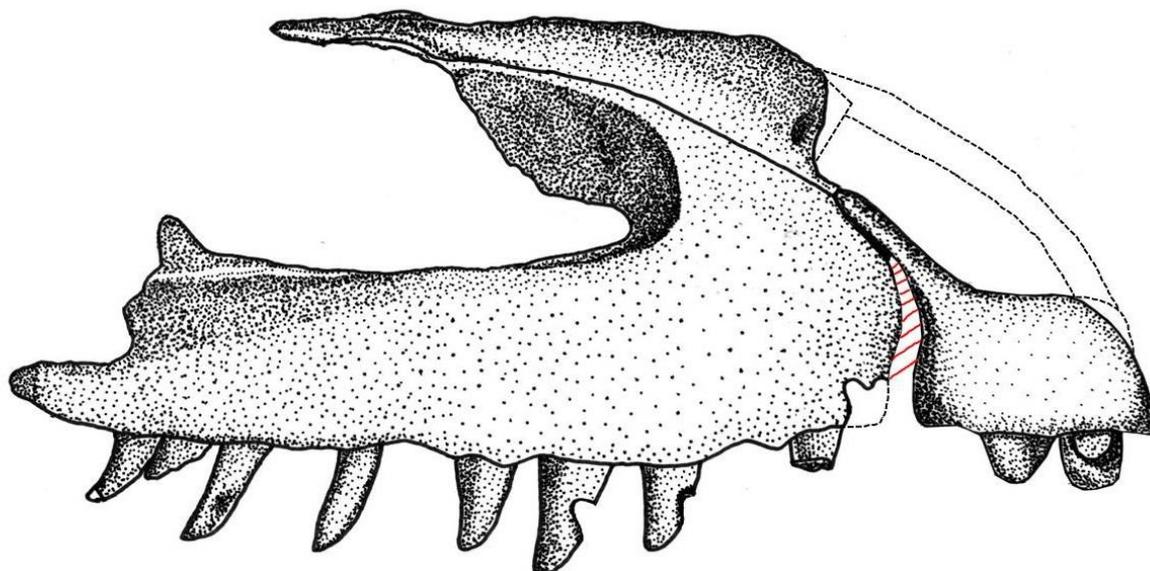


Figura 62. Ilustração apresentando a reconstrução hipotética dos processos do nasal, do pré-maxilar direito e indicando a possível posição original do pré-maxilar direito em relação ao maxilar direito. A área indicada pelas linhas vermelhas representa o espaço onde poderia existir uma abertura na sutura entre estes dois ossos e não necessariamente a forma desta abertura.



Figura 63. Foto do pré-maxilar e maxilar esquerdos de *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0629-T em vista lateral indicando a fenestra sub-narinal (fsn) presente entre a articulação destes dois ossos. Retirado de Mastrantonio (2010). Escala: 5cm.

A forma dos ossos maxilares articulados e desarticulados de CPEZ-239b apresentam algumas variações. Enquanto os dois que estão no Conjunto A apresentam

forma e dimensões similares, os dois maxilares desarticulados diferem entre si. O maxilar direito é mais alongado antero-posteriormente e não muito largo dorso-ventralmente enquanto que a porção anterior do maxilar esquerdo é expandido dorso-ventralmente com a sua borda ventral seguindo dorso-posteriormente até sua borda posterior, dando ao osso um aspecto levemente triangular com seu vértice direcionado posteriormente. Devido à condição de preservação destes ossos, é muito provável que estas variações se devem exclusivamente a efeitos diagenéticos.

Apesar das diferenças acima citadas, características morfológicas como a posição do processo palatal do maxilar em ambos, que apesar de estar incompleto no maxilar direito, apresenta uma posição relativa com o mesmo processo no esquerdo e permite estabelecer que pertencessem ao mesmo táxon, se não ao mesmo indivíduo.

A forma da borda antero-dorsal dos maxilares e sua proximidade com a fenestra antero-orbital é muito similar ao encontrado em *Prestosuchus*, *Teratosaurus*, *Polonosuchus* e *Bratachotomus*, que são comparativamente mais encurtadas, enquanto que esta mesma região nos maxilares de *Fasolasuchus* e em menor grau, *Saurosuchus* tendem a ser mais anteriormente alongadas. Nota-se também que o aspecto do processo ascendente do maxilar e a fossa localizada anteriormente a fenestra antero-orbital é similar ao da presente no espécime UFRGS-PV-0156-T, mas esta característica pode ser alterada diageneticamente, como visto pelos espécimes descritos na literatura (Figura 64).

A presença de um único forame rostrolateral foi descrito para *Teratosaurus suevicus* (GALTON, 1985), *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005) e em *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010). Esta última autora argumenta que a presença de forames nesta área dos ossos maxilares poderia servir para corroborar a presença de um “espaço vazio” entre as articulações do maxilar e pré-maxila onde estaria localizado a fenestra sub-narinal. Em CPE2-239b, ambos os maxilares desarticulados apresentam uma abertura na região onde este forame ocorre em outros táxons, mas devido à alteração diagenética previamente citada, a posição de ambos varia. Ademais, uma abertura está distinta no maxilar direito enquanto que no esquerdo não é possível discernir com clareza devido a uma fratura na borda antero-lateral da porção anterior deste osso.

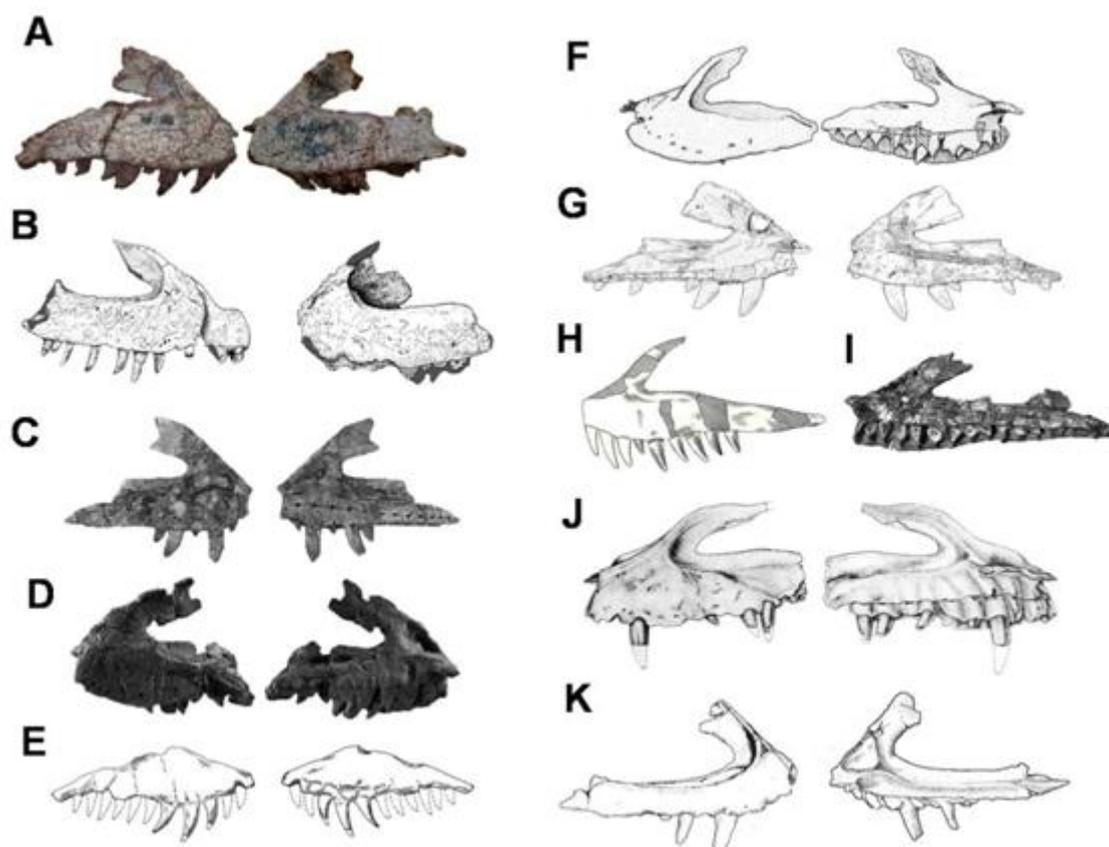


Figura 64. Figura comparando ossos maxilares de diferentes táxons de “rauissúquios”. A) Maxilar direito e esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista lateral; B) Pré-maxilar e o maxilar direito e o maxilar esquerdo de CPEZ-239b em vista lateral. C) Maxilar direito de *Teratosaurus suevicus* (GALTON, 1985) em vista lateral e medial; D) Maxilar esquerdo de *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005) em vistas lateral e medial; E) Maxilar direito de *Yarasuchus deccaensis* (SEN, 2005) em vista lateral e medial; F) Maxilar esquerdo de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999) em vistas lateral e medial; G) Maxilar esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011); H) Maxilar esquerdo de *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965) em vista lateral; I) Maxilar direito de *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.*, 2011) em vista medial; J) Maxilar esquerdo de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) em vista lateral e medial; K) Maxilar direito de *Luperosuchus fracuts* (DESOJO & ARCCUCI, 2009) em vista lateral e medial.

Os nasais são morfologicamente similares aos de *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000) e de *Prestosuchus chiniquensis* (BARBERENA, 1978; MASTRANTONIO, 2010) (Figura 65).

A presença de uma área rugosa ao longo da margem dorso-ventral deste osso é descrito *Batrachotomus* e *Postosuchus*, enquanto que uma mais reduzida é descrita para *Prestosuchus* e *Rauisuchus*. Ademais, uma depressão na face dorsal do crânio, descrita para *Prestosuchus* (MASTRANTONIO, 2010) é similar a presente nos nasais de CPE2-

239b. Os nasais presentes no Conjunto A apresentam uma curvatura em sua porção anterior similar a um “nariz romano” (roman nose) descrito para outros táxons. Porém, estes dois ossos foram comprimidos lateralmente, o que gerou uma expansão dorso-ventral de ambos que poderia formar uma curvatura análoga a um “nariz-romano”. Devido a isso, a presença desta estrutura nos nasais de CPEZ-239b não pode ser verificada com exatidão.

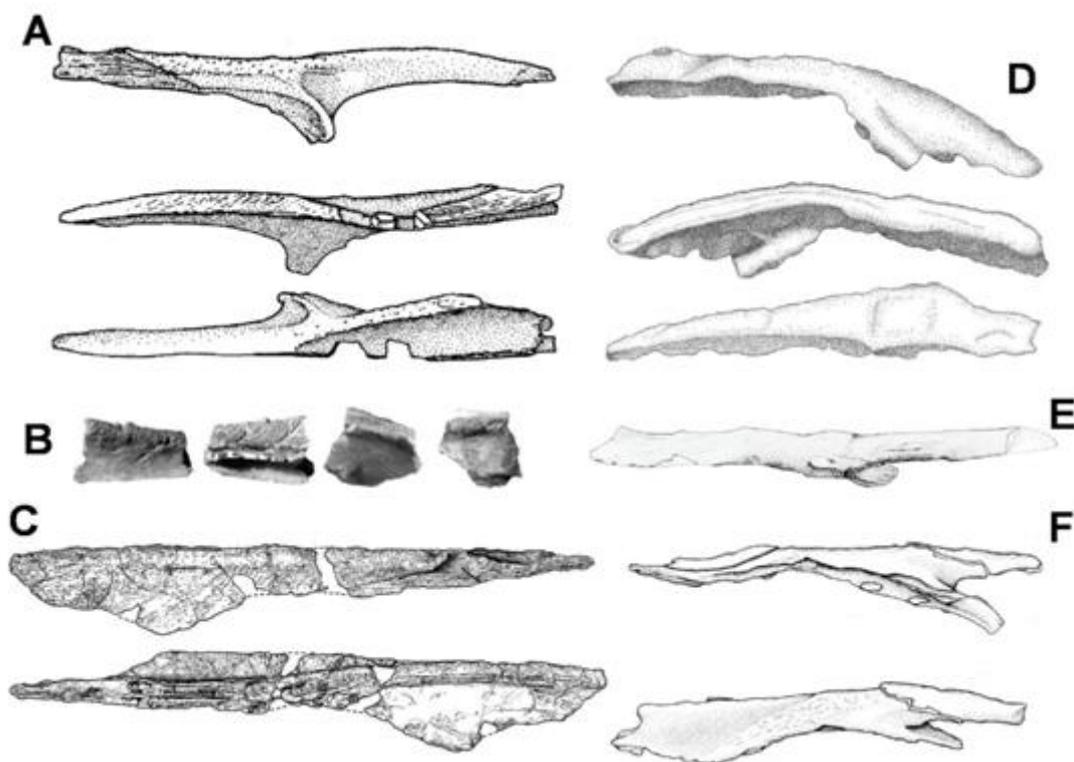


Figura 65. Figura apresentando diferentes ossos nasais de alguns táxons de “rauissúquios”. A) Nasal direito de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999) em vista lateral, medial e dorsal; B) Nasal esquerdo de *Postosuchus alisonae* (PEYER *et al.*, 2008) em vista dorsal, ventral, medial e dorso-lateral; C) Nasal esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011) em vista lateral e medial; D) Nasal esquerdo de *Rausuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008) em vistas lateral, medial e dorsal; E) Nasal direito de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) em vista dorsal; F) Nasal esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista medial e lateral.

O corpo do lacrimal de CPEZ-239b é similar aos de um “L” invertido de *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Batrachotomus*. Nestes dois últimos táxons existe uma variação da curvatura total do osso, dando a ele um aspecto mais curvilíneo do que retilíneo enquanto que os descritos para *Prestosuchus* se encaixam mais nesta última forma. Entretanto, é provável que esta não seja uma variação na característica em si mas

sim uma alteração diagenética neste osso em *Saurosuchus* e *Batrachotomus*. O aspecto do lacrimal e do pré-frontal, em posição de articulação, de CPE2-239b é mais próximos aos descrito para *Prestosuchus* do que os outros táxons comparados (Figura 66).

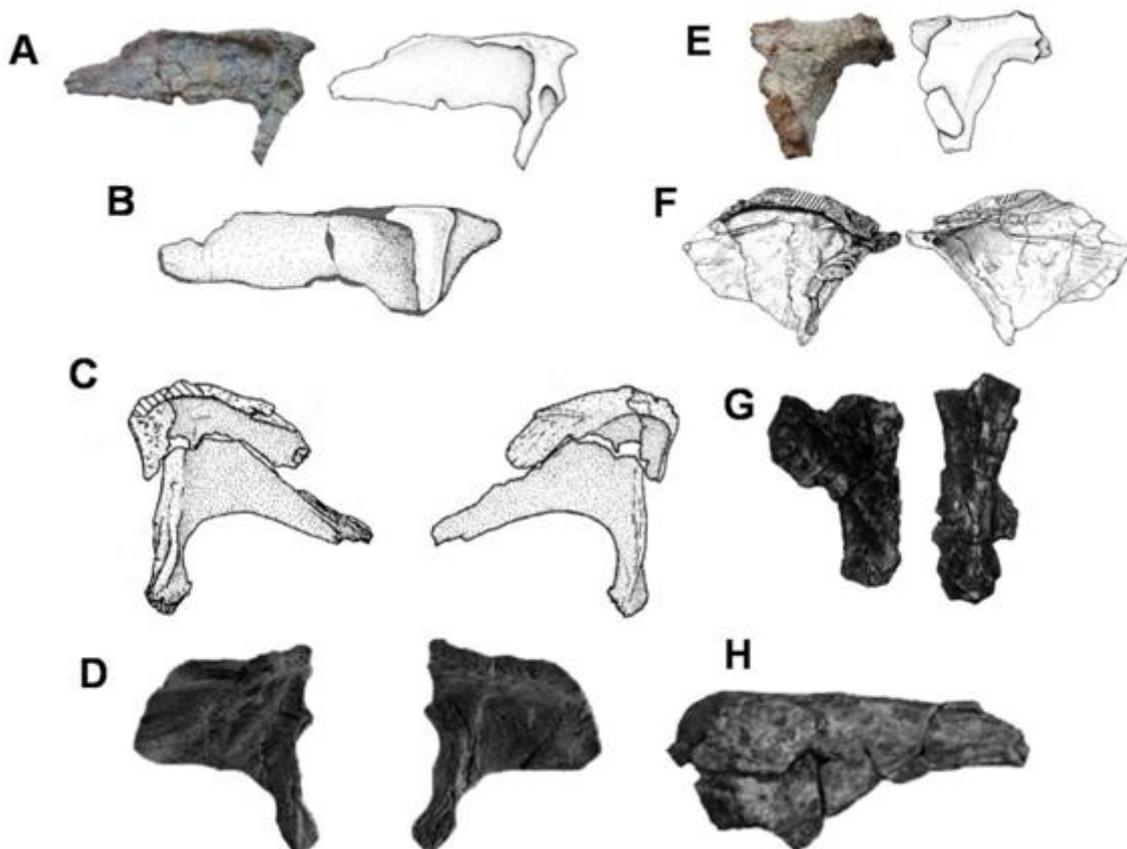


Figura 66. Figura comparando diferentes lacrimais e pré-frontais de alguns táxons de “rauisúquios”: A) Lacrimal esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista lateral; B) Lacrimal e pré-frontal de CPEZ-239b em vista lateral; C) Lacrimal e pré-frontal de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999); D) Lacrimal direito de *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005) em vistas medial e lateral; E) Pré-frontal direito de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista lateral; F) Lacrimal e pré-frontal esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011) em vista lateral e medial; G) Possível lacrimal direito de *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005).

Dos elementos da porção posterior do crânio, o parietal está mais bem preservado que os outros elementos dérmicos do teto craniano. Neste osso não existe uma crista sagital, o que seria uma característica similar aos de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010), *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000) e no popossaurídeo *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005). Ademais, a superfície

posterior deste osso não apresenta nenhuma crista ou pequenos tubérculos como os descritos em *Batrachotomus*.

Os quadrado-jugais presentes em CPEZ-239b estão em posição de articulação com o processo posterior do jugais ao longo de sua borda laterodorsal, similar ao encontrado em *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Arizonasaurus*. O arranjo do quadrado-jugal e o jugal em CPEZ-239b são muito similar ao do grande crânio UFRGS-PV-0156-T, onde o quadrado-jugal, em vista lateral, está mais exposto enquanto apenas uma parte do quadrado aparece nesta mesma vista. O côndilo articular latero-medialmente expandido do jugal presente no material estudo também é similar ao de UFRGS-PV-0156-T.

O supraoccipital de aspecto triangular invertido com uma base latero-medialmente expandida é similar aos descritos para *Batrachotomus*, *Arizonasaurus*, *Prestosuchus* e *Saurosuchus* onde há uma dorsalmente uma crista margeada por duas fossas (facetis profundas *sensu* Gower, 2002).

Fora os ossos acima discutidos, o restante dos elementos presentes no Conjunto B, tanto dérmicos quanto os do neurocrânio, não puderam ser usados para este estudo devido a sua preservação.

O aspecto da porção anterior dos ramos mandibulares presentes em CPEZ-239b são similares, estando levemente curvadas dorsalmente a partir de seu terço central e não apresentando uma expansão dorso-ventral como a descrita para *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T) e *Batrachotomus*. Entretanto, seu aspecto se assemelha a condição descrita para a mandíbula atribuída *P. chiniquensis* por Huene (1942) e a espécie argentina *Saurosuchus* (Figura 67).

Em relação à sínfise mandibular, o padrão da sínfise em CPEZ-239b não pode ser definido porque os ramos mandibulares do Conjunto A estão com matriz nesta área enquanto que nos ramos mandibulares desarticulados, a porção antero-medial se encontra danificada.

Outra característica importante na mandíbula de CPEZ-239b seria no fragmento da porção posterior da hemi-mandíbula direita que está associada ao Conjunto B onde, no supra-angular, há uma destacada crista de projeção lateral na sua margem dorsal que é similar a encontrada em *P. chiniquensis*, enquanto que esta estrutura não está presente em outros táxons ou não é descrita. A porção posterior desarticulado de uma mandíbula esquerda (Figura 45) também apresenta esta crista, mas apenas a parte mais próxima ao articular desta está preservada, com porção anterior crista perdida.

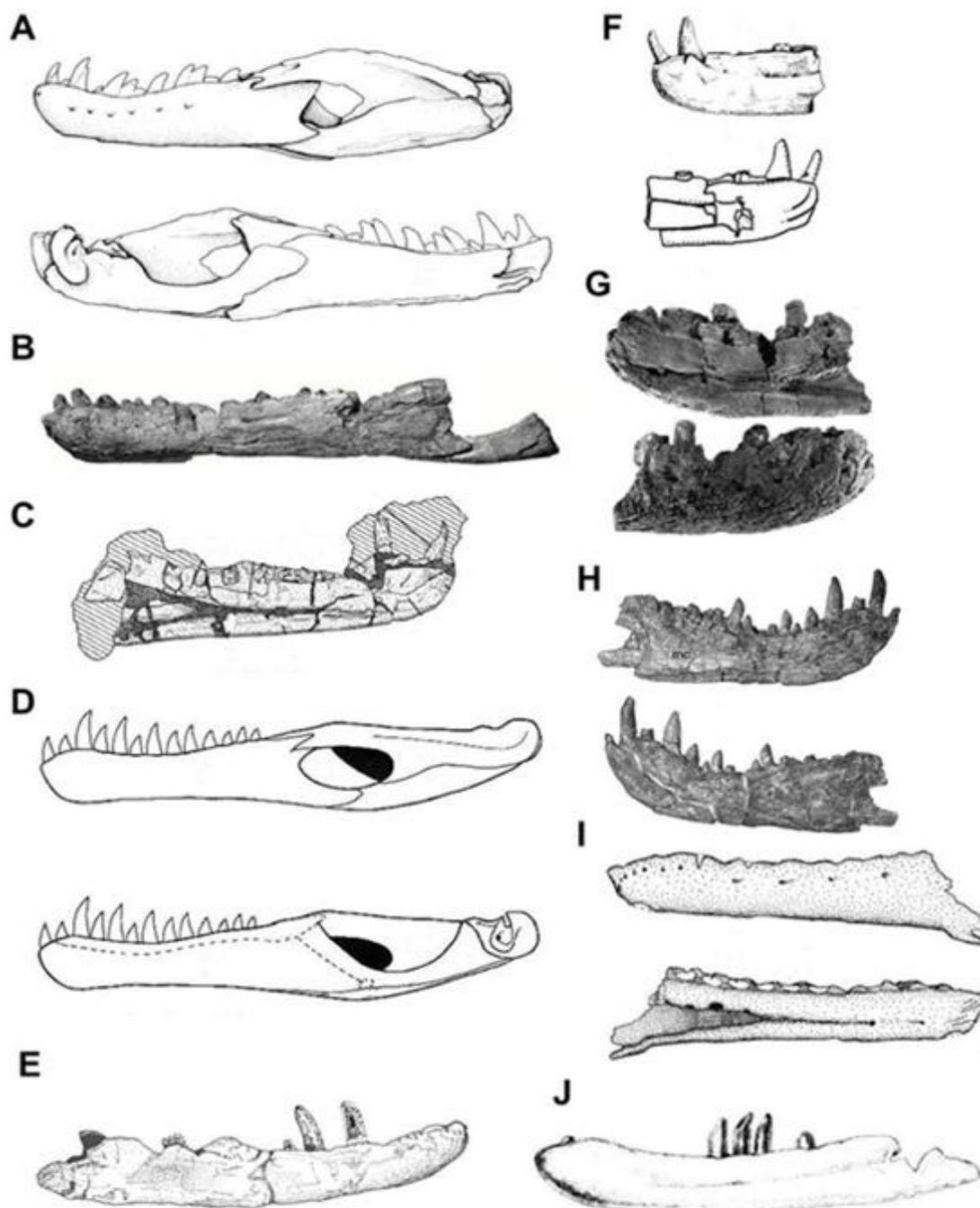


Figura 67. Figura comparando algumas hemi-mandíbulas de diferentes táxons de “rauissúquios”. A) Hemi-mandíbula esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista lateral e medial; B) Porção anterior da hemi-mandíbula esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1942) em vista lateral; C) Porção anterior da hemi-mandíbula esquerdo de *Arganosuchus dutuiti* (JALIL & PEYER, 2007) em vista medial; D) Hemi-mandíbula de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999); E) Hemi-mandíbula direita de CPEZ-239b em vista lateral; F) Porção anterior do ramo mandibular esquerdo de *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000); G) Porção anterior do ramo mandibular direito de

Polonosuchus silesiacus (SULEJ, 2005) em vista medial e lateral; H) Dentário esquerdo de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2011) em vista medial e lateral; I) Dentário esquerdo de *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005) em vista lateral e medial; J) Dentário esquerdo de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) em vistas lateral.

As vértebras cervicais apresentam uma forma similar a de outros táxons de “rauissuquídeos”, de centro vertebral encurtado, como previamente descrito. O padrão das vértebras é levemente anficélico, com duas superfícies de articulação e uma apófise neural alargada antero-posteriormente e não muito alta quando comparada ao centro vertebral, parecido com o padrão encontrado em *P. chiniquensis* e *Stagnosuchus* mas diferente da encontrada em *Batrachotomus*, *Fasolasuchus* e *Rauisuchus* (Figura 68).

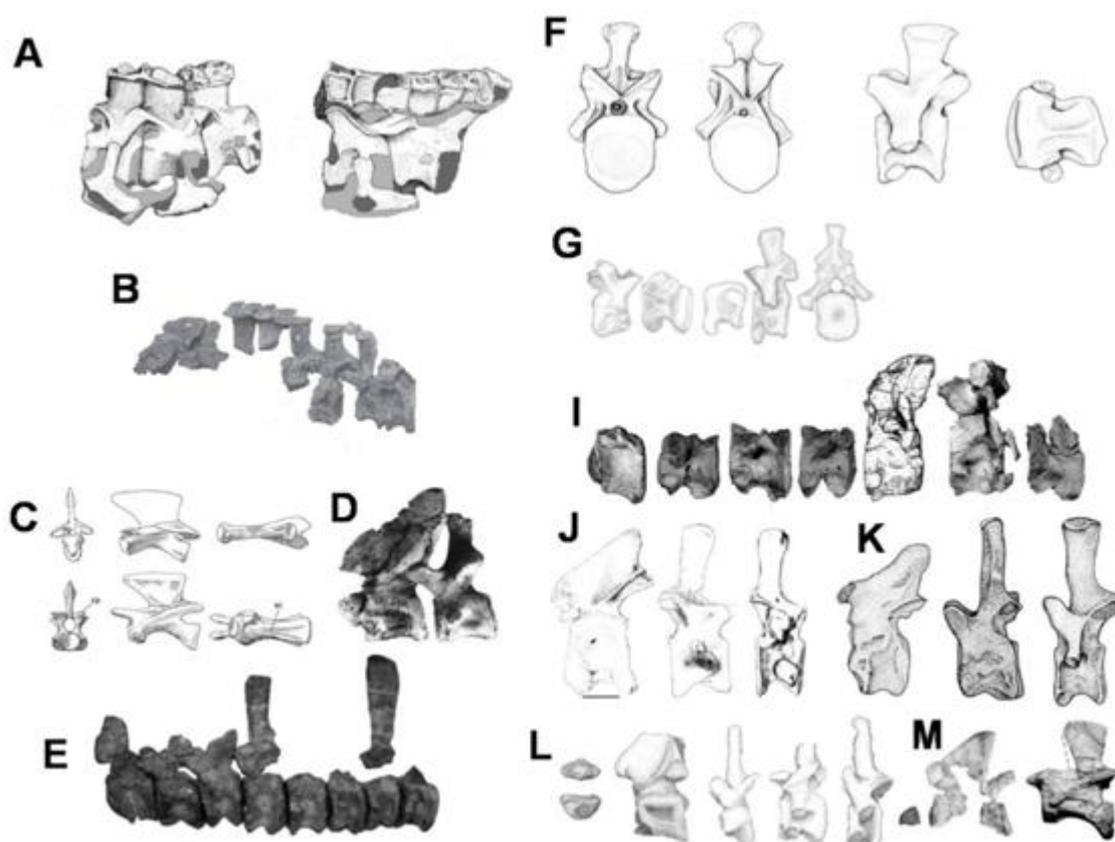


Figura 68. Figura comparando vértebras cervicais de alguns táxons de “rauissuquídeos”. A) Vértebras cervicais de CPEZ-239b escala: 5cm; B) Sequência vertebral de *Saurosuchus galilei* (Troytten *et al.*, 2011); C) Axis e a quarta vértebra cervical de *Yarasuchus deccanensis* (SEN, 2005) em vistas anterior lateral e ventral; D) Atlas, axis e terceira vértebra cervical de *Polonosuchus silesiacus* (SULEJ, 2005) em vista lateral esquerda; E) Vértebras cervicais de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2002) em vista lateral esquerda; F) Oitava vértebra cervical de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vistas anterior, posterior, lateral esquerda e ventral; G) Sequência vertebral de *Stagnosuchus nyassicus* (Gebauer, 2004); H) Axis e a terceira até a oitava vértebra cervical de *Postosuchus alisonae* (PEYER et

al., 2008); J) Axis e as vértebras cervicais mais anterior e a posterior de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981); K) Axis e duas vértebras cervicais de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER & SCHOCH, 2009); L) Intercentro, axis e algumas vértebras cervicais de *Rauisuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008); M) Centro do atlas, axis e a terceira ou quarta vértebra cervical de *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005).

Os osteodermes presentes na sequencia cervical aumentam gradativamente de tamanho do axis, sendo representados apenas por pequenos discos com uma fossa central até osteodermes levemente circulares com uma borda posterior sinuosa e uma crista dorsal na vértebra C8. Nenhuma das porções anteriores destes osteodermes está preservada, então apenas a sua borda posterior e face dorsal está visível. A única característica marcante na face dorsal dos osteodermes seria uma crista dorsal que ocupa grande parte desta face onde desaparece um pouco antes da borda posterior. Este padrão de osteodermes é descrito para *Prestosuchus*, *Ticinosuchus*, *Rauisuchus*, *Teratosuchus* e *Yarasuchus* (Figura 69).

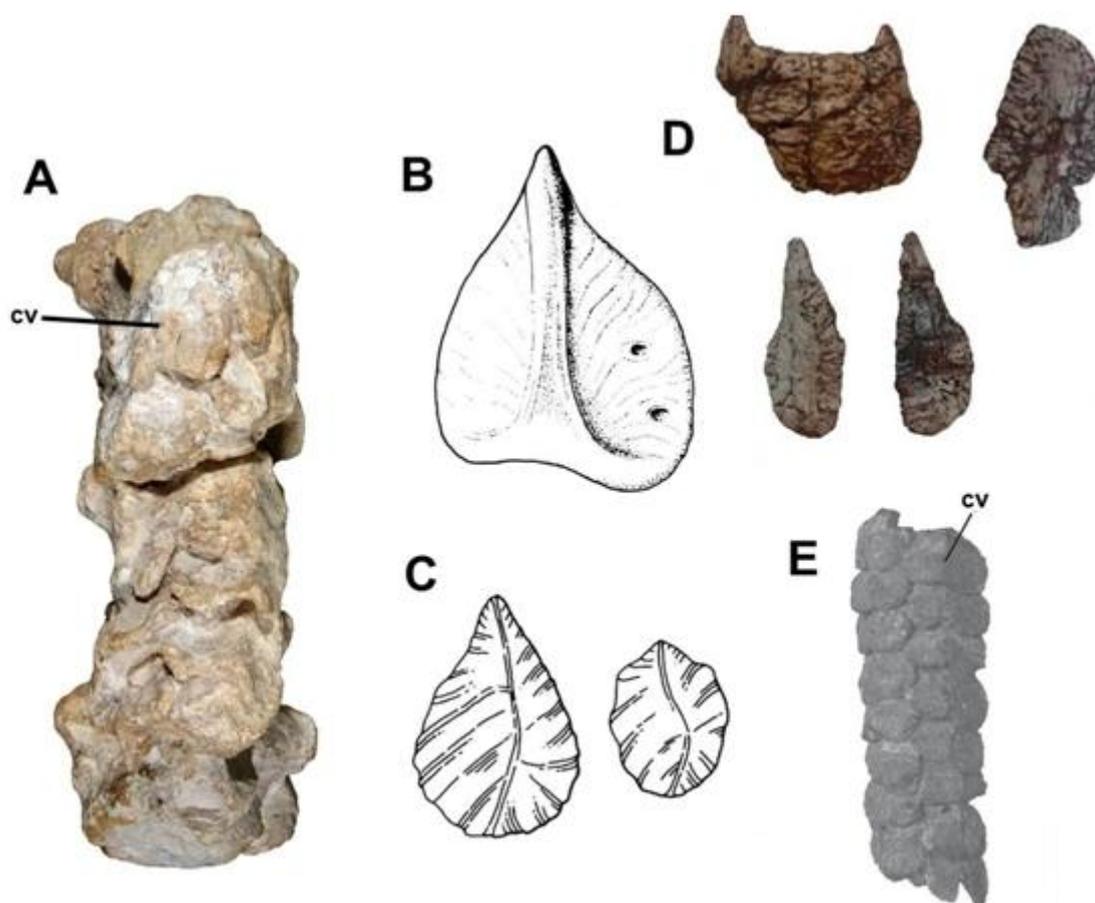


Figura 69. Figura comparando os osteodermes de diferentes “rauisúquios”. A) Fileira de osteodermes de CPEZ-239b; B) Osteoderme de *Prestosuchus chiniquensis* (AZEVEDO, 1993); C) Dois osteodermes de *Yarasuchus deccanensis* (SEN, 2005). D) Alguns osteodermes de *Rauisuchus tiradentes* (LAUTENSCHLAGER, 2008); E) Duas fileiras de osteodermes de *Saurosuchus galilei* (TROTTEYN *et al.*, 2011). Legenda: cv) crista dorsal.

8.2.2. Esqueleto Apendicular

Dos ossos do propódio, o úmero descrito para “rauisúquios” mais próximo do presente em CPEZ-239b seria o de *P. chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) e *Ticinosuchus* (Figura 70). Entretanto, devemos ressaltar que como grande parte dos úmeros descritos para este grupo são morfologicamente semelhantes e muitas vezes alterações diagenéticas não são discutidas nas descrições, se torna difícil identificar a semelhança entre os úmeros de diferentes táxons.

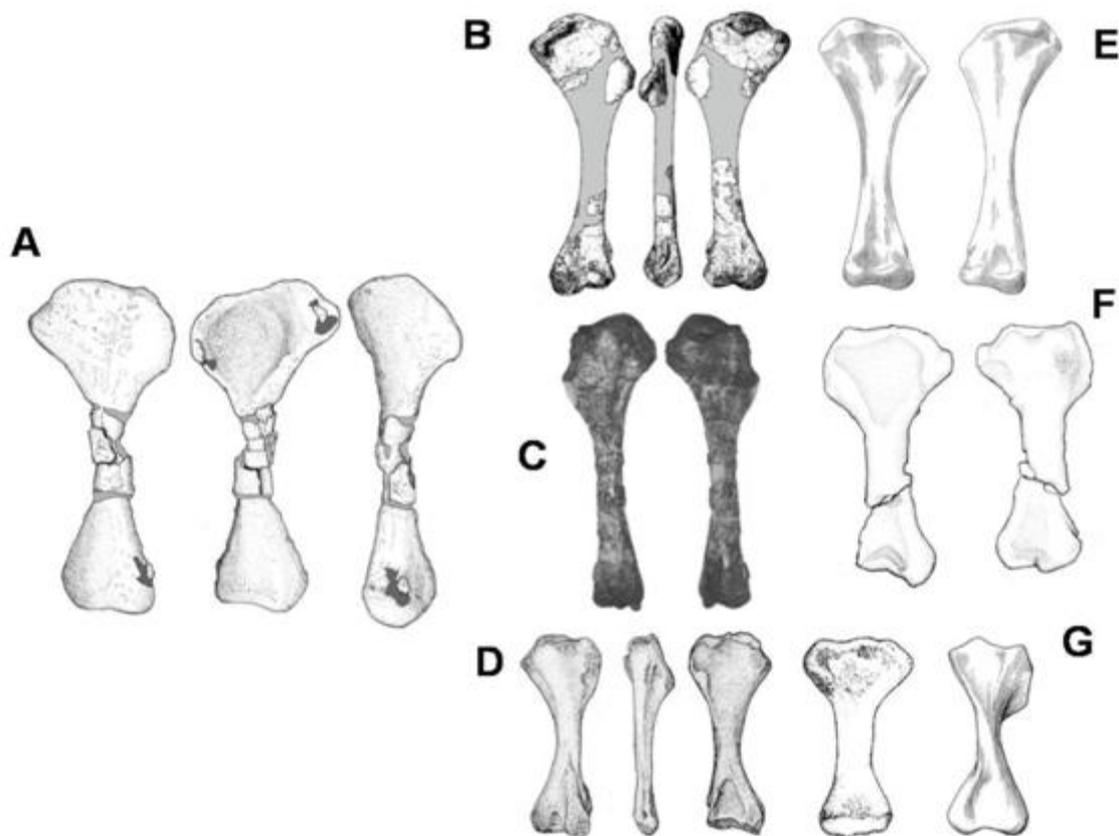


Figura 70. Figura comparando os úmeros de algumas espécies de “rauissúquios”: A) Úmero direito de CPEZ-239b; B) Úmero esquerdo de *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al*, 2008); C) Úmero direito de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2002); D) Úmero direito de *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER & SCHOCH, 2009); E) Úmero esquerdo de *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965); F) Úmero direito de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010); G) Úmero de *Stagnosuchus nyassicus* (GEBAUER, 2004); H) Úmero de *Yarasuchus deccanensis* (SEN, 2005).

Dos fêmures estudados (Figura 71), os de CPEZ-239b se assemelham mais com os de *Prestosuchus chiniquensis*, principalmente pela evidência de uma área rugosa na sua superfície antero-lateral que é descrita para este táxon (MASTRANTONIO, 2010). Entretanto, o fêmur de CPEZ-239b é mais grácil que os de UFRGS-PV-0629-T e a torção sigmoidal não é tão pronunciada. Esta torção foi considerada uma característica diagnóstica para *P. chiniquensis* por Kischlat e Barberena (1999), mas no espécime descrito por Mastrantonio (2010) os dois fêmures de um mesmo espécime apresentavam diferentes graus de torção, possivelmente derivados do processo de fossilização. Logo, não utilizamos esta característica no estudo comparativo.

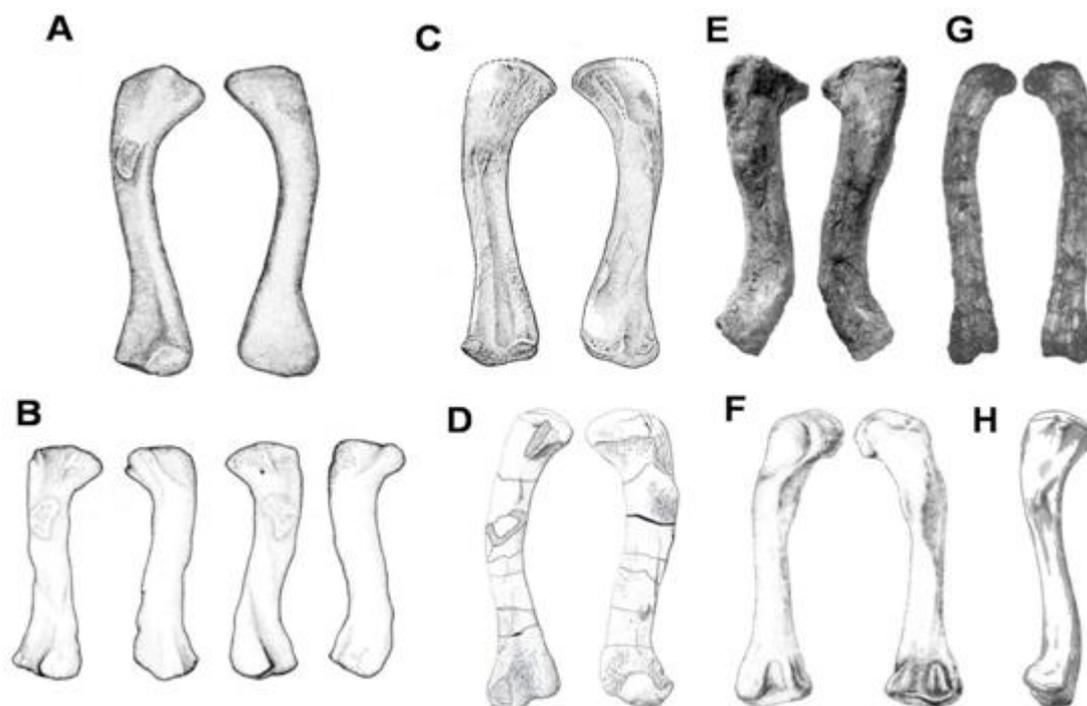


Figura 71. Figura comparando os fêmures de algumas espécies de “rauissúquios”: A) Fêmur esquerdo de CPEZ-239b em vista posterior e anterior; B) Fêmures esquerdo e direito de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010) em vista posterior e anterior, respectivamente; C) Fêmur esquerdo de *Batrachotomus kupferzelensis* (GOWER & SCHOCH, 2009) em vista posterior (dorsal para GOWER & SCHOCH, 2009) e anterior (ventral para GOWER & SCHOCH, 2009); D) Fêmur direito de *Arganasuchus dutuitti* (JALIL & PEYER, 2007) em vista anterior e posterior, respectivamente; E) Fêmur esquerdo de *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1942) em vista posterior e anterior, respectivamente; F) Fêmur direito de *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) em vistas anterior e posterior, respectivamente; G) Fêmur direito de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2002) em vistas anterior e posterior, respectivamente; H) Fêmur esquerdo de *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965) em vista posterior.

Dos epipódios, a porção proximal de ulna direita apresenta um processo olecraniano não muito pronunciado, côncavo e posicionado na região proximal à superfície flexora (dorsal *sensu* GOWER, 2003) similar ao de *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965), diferente de outras formas que apresentam este processo mais pronunciado, como em *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2002), *Postosuchus alisonae* (PEYER *et. al.*, 2008), *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE, 1981) e *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTONIO, 2010).

A forma colunar e o aspecto da porção proximal da tíbia de CPEZ-239b é similar ao de *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1942; MASTRANTONIO, 2010) e *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965), inclusive com a presença de uma abertura (*pit*) em sua porção posterior (Figura 72). Entretanto, como observado no fêmur, a tíbia de

CPEZ-239b é mais grácil que as descritas na literatura e também apresenta uma curvatura que não está presente nos outros táxons, mas que possivelmente é derivado do processo de fossilização deste osso.

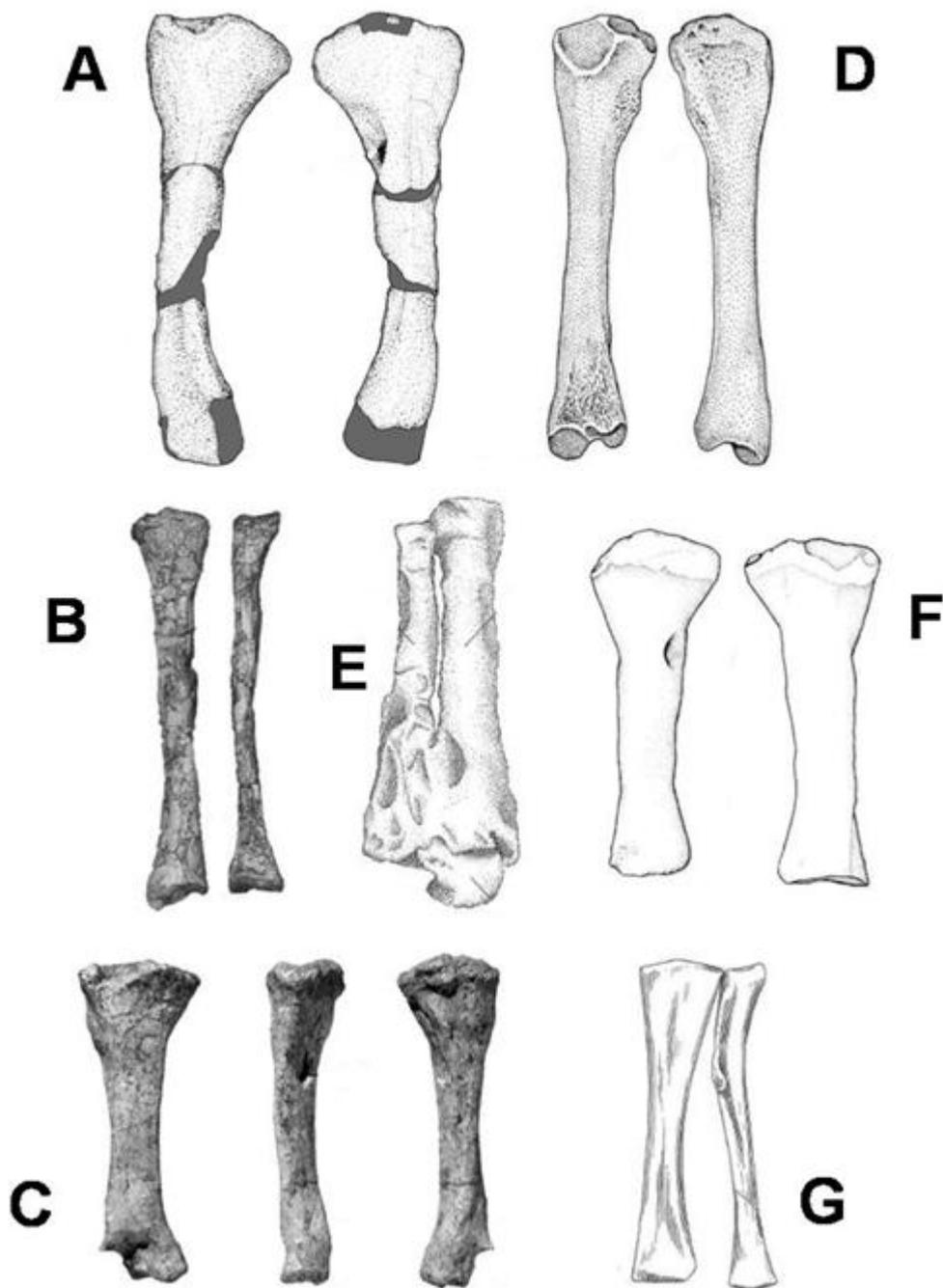


Figura 72. Figura comparando as tíbias e fíbulas de alguns táxons de “rauissúquios”: A) Tíbia esquerda de CPEZ-239b em vista anterior e posterior, respectivamente; B) Tíbia e fíbulas esquerdas de *Postosuchus kirkpatricki* (WEINBAUM, 2002) em vista anterior; C) Tíbia esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE, 1942) em vistas posterior, medial e anterior, respectivamente; D) Tíbia esquerda de *Batrachotomus kupferzelensis* (GOWER & SCHOCH, 2009) em vistas anterior e posterior (dorsal e

ventral para GOWER & SCHOCH, 2009); F) Tíbia esquerda de *Prestosuchus chiniquensis* (MASTRANTÔNIO, 2010) em vistas anterior e posterior, respectivamente; G) Tíbia e fíbula esquerdas de *Ticinosuchus ferox* (KREBS, 1965).

O resultado da análise morfológica comparativa indicou que a maioria dos elementos presentes em CPEZ-239b apresenta características mais próximas com as de *Prestosuchus chiniquensis* do que qualquer outro táxon de “rauissuquídeo” descrito até o momento. Entretanto, existem algumas variações presentes nos espécimes estudados que diferem dos descritos na literatura. Estes a estas variações vão ser discutidas mais adiante.

8.3. Análise Filogenética:

Com a intenção de testar o resultado da análise morfológica onde CPEZ-239b seria mais próximo da espécie *Prestosuchus chiniquensis*, foi utilizado à metodologia filogenética cladística. Para esta análise foi utilizado a versão modificada por Mastrantonio (2010) da matriz apresentada em Brusatte *et al.* (2010), onde a autora modificou 17 caracteres (11, 15,25, 28, 43, 62, 72, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 88, 100, 107, 108) e retirou dois (26 e 47) devido a problemas em sua definição.

Nós optamos por manter CPEZ-239b como uma **OTU** (**O**peracional **T**axonimic **U**nit) separada de *Prestosuchus chiniquensis*, que na matriz original de Brusatte *et al.* (2010) está representado pelos materiais descritos por Huene (1935-42) e pelo espécime UFRGS-PV-0156-T descrito por Barberena (1978) e Azevedo (1991). Ademais, mantemos na matriz o espécime mais completo deste táxon descrito por Mastrantonio (2010) com o seu número de tombamento como designação UFRGS-PV-0629-T já que a descrição deste material apresenta diferenças em relação aos outros acima citados e é o espécime mais completo descrito para este táxon até o momento.

Finalmente, concordamos com as críticas levantadas por esta pesquisadora em relação ao artigo de Brusatte *et al.* (2010) que foram abordados na discussão sobre o estado da arte desta dissertação e não vemos necessidade de apresentar estas informações novamente.

A nova matriz apresenta 57 OTUs com 185 caracteres. Na análise foi utilizado o programa TNT versão 1.1, usando 10mil replicações com um hold=100.

8.3.1. Resultado da Análise filogenética:

A análise filogenética apresentou 2795 árvores mais parcimoniosas com 732 passos cada, um índice de consistência (CI) igual a 0,30 e um índice de retenção (RI) de 0,67 (Figura 73).

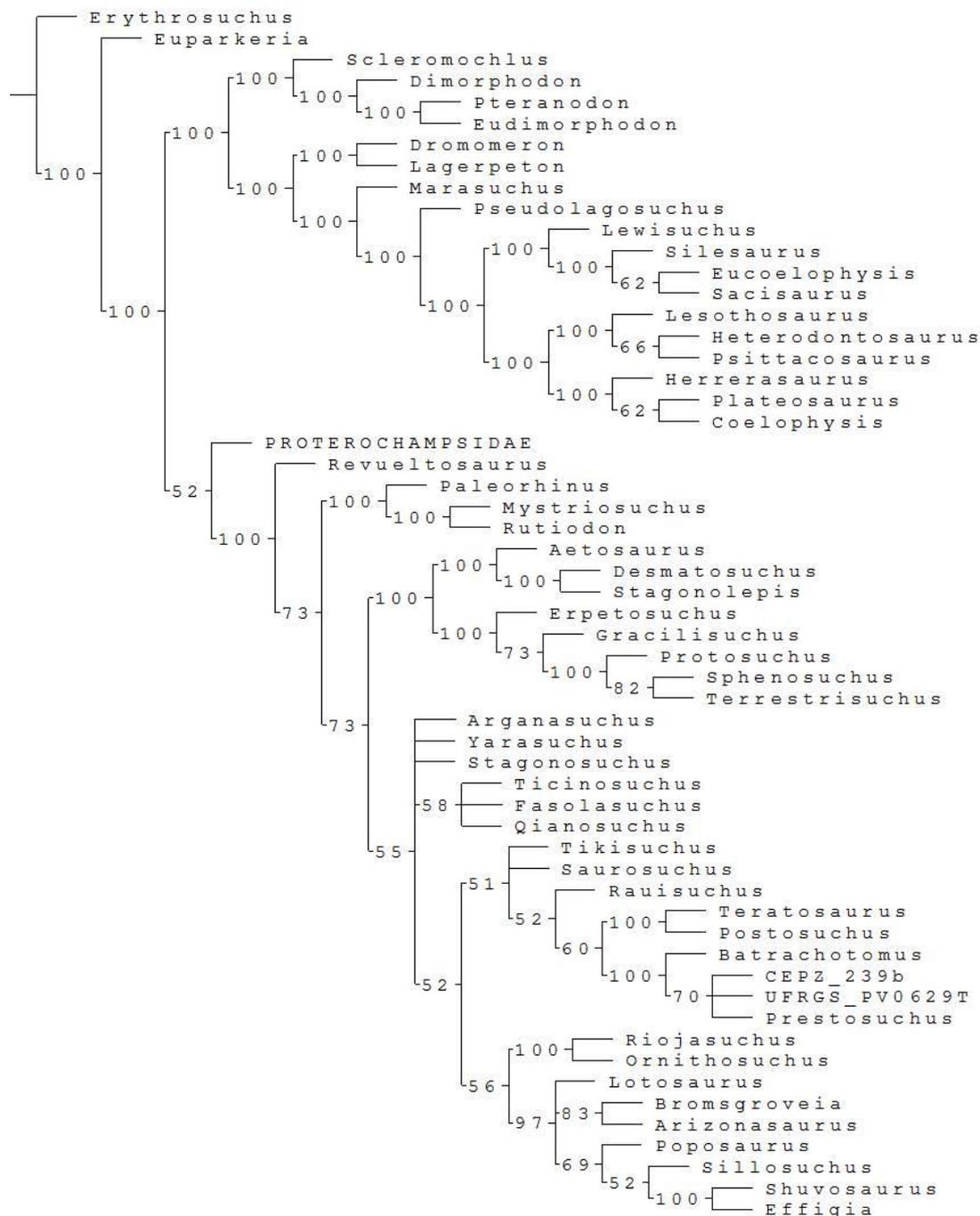


Figura 73. Árvore de consenso de regra da maioria obtida da análise filogenética de CPEZ-239b.

A árvore de consenso apresentou uma politomia composta por *Prestosuchus*, UFRGS-PV-0629-T e CPEZ-239b. Com este resultado, a análise filogenética corroboraria com o resultado da análise morfológica comparativa onde CPEZ-239b estaria mais próximo de *Prestosuchus chiniquensis* do que de qualquer outro “rauíssúquio” descrito. A diferença dos indivíduos da assembleia CPEZ 239b e os outros dois OTUs seriam os caracteres 40 e 138 como autapomorfias. Estes seriam:

- Character 40: Parietal, uma crista sagital ao longo da porção central em vista dorsal: ausente (0), presente (1).

Como foi discutido no estudo morfológico, o parietal não apresenta nenhuma estrutura em sua face dorsal, portanto este caractere foi considerado (0) para CPEZ-239b. Este caractere difere dos grupos próximos onde a superfície dorsal do parietal não apresenta nenhuma estrutura, apesar do fato de que este osso se encontra fraturado, não existe evidência de alguma elevação como foi apresentado no capítulo de descrição desta dissertação.

- Character 138: Fêmur, margem medial em vista proximal, tubérculos para os ligamentos da cabeça do fêmur: dois tubérculos mediais bem definidos (0); um único tubérculo medial bem definido (1); tubérculos ausentes, a margem medial do fêmur é levemente convexa (2).

O fêmur de CPEZ-239b apresentou o estado (1). Entretanto, características do fêmur podem variar devido a efeitos diagenéticos, logo consideramos este caracter problemático porque a forma de um tubérculo melhor definido em CPEZ-239b se deve principalmente a uma melhor condição de preservação do fêmur em comparação ao de UFRGS-PV-0629-T, onde devido à fossilização, o tubérculo aparentemente se encontra menos definido por estar mais achatado.

9. DISCUSSÃO

Mesmo com a condição incompleta dos espécimes estudados, as características disponíveis foram suficientes a ponto de podermos atribuir os indivíduos presentes na assembleia CPEZ-239b à espécie *Prestosuchus chiniquensis*, com base nos resultados

da análise filogenética e do estudo morfológico comparativo. Entretanto, como foi discutido, existem algumas diferenças entre os espécimes de CPEZ-239b e outros exemplares fósseis descritos para este táxon. Estas variações, que serão discutidas a seguir, não representaram alterações significativas no estabelecimento taxonômico, portanto, se os indivíduos pertencem a *P. chiniquensis*, estas variações deveriam ser intraespecíficas.

A diferença mais marcante dos exemplares estudados com outros descritos na literatura seria a diferença das dimensões dos ossos. Esta característica, no estudo de *P. chiniquensis*, foi utilizado como um fator ontogenético por Azevedo (1991), que propôs que o crânio UFRGS-PV-0156-T seria uma forma adulta devido a suas dimensões (aproximadamente 1m de comprimento) enquanto que Mastrantonio (2010), em sua descrição do espécime UFRGS-PV-0629-T, argumentou que este seria uma forma sub-adulta, com base no tamanho menor, quando comparado ao descrito por Azevedo (*aput. cit.*). Reforçando estas hipóteses, estes autores também citam fatores osteológicos como evidências: UFRGS-PV-0156-T apresentaria suas suturas em uma condição de sinostose (AZEVEDO, 1991) e a condição de desarticulação do esqueleto do espécime UFRGS-PV-0629-T, mais a evidência de que as epífises deste não estariam ossificadas seriam fatores que indicariam um indivíduo não totalmente adulto (MASTRANTONIO, 2010). Esta autora também discute que os espécimes descritos por Huene (1938b) apresentariam os ossos apendiculares em condições semelhantes, o que poderia indicar que pertenceria a mesma fase ontogenética.

As dimensões de CPEZ-239b seriam menores (Apêndice 1) do que as dos espécimes acima citados (HUENE, 1938b; AZEVEDO, 1991; MASTRANTONIO, 2010). Devido a isso, usando a hipótese de que a variação de tamanho seria um fator ontogenético, os indivíduos de CPEZ-239b pertenceriam a um estágio anterior a adulto e sub-adulto, indicando se tratar de possíveis formas juvenis.

Entretanto, devemos ressaltar alguns problemas com a indicação de ontogenia em *P. chiniquensis*. Este táxon apresenta poucos espécimes descritos e estes estão incompletos. Apesar das evidências osteológicas usadas na literatura serem válidas, a fim de estabelecer variações ontogenéticas em táxons fósseis, muitas vezes não existe a possibilidade de estudar tais características comparativamente, pois táxons fósseis que apresentam espécimes suficientes para um estudo comparativo são raros.

Outra questão seria que os “rauissuquídeos”, assim como outros “répteis”, possivelmente seguiam crescendo ao longo de toda vida. Deste modo, desconsiderando

variações sexuais, toda a variação de escala presente em uma espécie com um crescimento indeterminado pode ser considerada uma variação ontogenética, já que indivíduos totalmente crescidos não existiriam. Ademais, a existência de ossos isolados similares aos de *Prestosuchus*, mas de dimensões muito maiores, que ainda não foram descritos, seria uma evidência para este padrão de crescimento.

Atualmente, não existe nenhum estudo específico sobre a variação ontogenética em “rauissuquideos”. Em um estudo de levantamento de dados, Delfino e Sánchez-Villagra (2009) fizeram uma abordagem sobre todos os estudos paleontológicos realizados sobre ontogenia. Apresentaram uma análise de mais de 850 artigos lidando com ontogenia em formas fósseis, onde três quintos dos estudos filogenéticos seria com dinossauros avianos e não-avianos, enquanto que estudos combinados de tartarugas e crocodilomorfos representam apenas 5% do todo. O único material de “rauissuquídeo” mencionado seria de *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000), constando apenas no banco de dados online (DELFINO & SÁNCHEZ-VILLAGRA, acesso 2011) e não no artigo publicado (DELFINO & SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Entretanto, este único exemplo de estudo com “rauissuquídeo” apresenta problemas. O crânio de *Saurosuchus* foi considerado como pertencendo a um juvenil devido ao pouco grau de ossificação entre suas suturas, entretanto o seu grande tamanho poderia indicar o contrário, possivelmente não sendo um juvenil e sim uma forma sub-adulta.

O banco de dados também se encontra desatualizado, uma vez que outras descrições já foram publicadas, que foram atribuídas a formas juvenis, (e.g. *Luperosuchus fractus*, DESOJO & ARCCUCI, 2009). Outros “rauissuquídeos” juvenis foram descritos por Chatterjee e Majumbar (1987), que apresentam *Tikisuchus romeri* como um indivíduo juvenil por apresentar um crânio proporcionalmente maior que o comprimento pré-sacral do corpo, com suturas evidentes e alguns elementos do crânio e os arcos neurais estarem desarticulados.

Gower e Schoch (2009) descreveram o pós-crânio de *Batrachomus kupferzellensis* com base em pelo menos quatro indivíduos de pequeno porte e um indivíduo de grande porte. Estes autores não consideraram a existência de dimorfismo sexual ou variação individual entre os espécimes descritos, mas afirmaram que as formas menores apresentavam diferenças na cintura pélvica e dos ossos dos apêndices locomotores em relação ao espécime maior (especificamente um ílio mais delgado, com estrias menos desenvolvidas na lâmina dorsal e ossos dos apêndices mais delgados com trocânteres menos desenvolvidos). A espécie *Arizonasaurus babbitti* (NESBITT, 2005) foi descrita

com base em vários espécimes, mas o autor não discutiu alguma evidência de variação ontogenética. França *et al.* (2011) descreveram preliminarmente *Decuriasuchus quartacolonia* a partir de 10 indivíduos incompletos, mas de dimensões aproximadas, e concluíram que com base na condição das sinostose das suturas, estas formas seriam adultas de médio porte.

Em estudos de ontogenia na linhagem pró-crocodiliana como um todo, o foco geralmente é sobre os crocódilios vivos como um possível reflexo da ontogenia dos táxons pseudossúquios extintos, (*e.g.* BROCHU, 1995, 1996). Apesar de este tópico ser estudado desde o século XIX (PARKER, 1885), dúvidas ainda existem sobre os processos ontogenéticos destes animais e qual seriam os fatores osteológicos relacionados. Reippel (1993), por exemplo, identificou um padrão de fechamento das suturas dos centros neurais das vértebras ocorrendo em sentido crânio-caudal, enquanto que Brochu (1996) identificou o processo ocorrendo no sentido oposto. No caso de arcossauros basais, trabalhos específicos de ontogenia, ou que abordam este tópico como parte da discussão foram feitos para os fitossauros (IRMIS, 2007; LUCAS *et al.*, 2009) e de aetossauros (PARKER *et al.*, 2008; MARTZ, 2002).

Uma das metodologias para identificar estes tipos de variações seriam análises alométricas, especificamente de alometria estática, baseadas em vários espécimes de um mesmo táxon. Nesta metodologia, quando indivíduos assumidos como pertencendo à mesma espécie são estudados, é necessário distinguir entre variações ontogenéticas e variações de alometria estática (GOULD, 1971; CHEVAUD, 1982, MARTZ, 2002). Consideramos uma regressão alométrica estática a que aborda apenas animais do mesmo estágio ontogenético (como adultos que são totalmente crescidos) enquanto que a alometria estática intraespecífica é usada para estudar animais da mesma espécie, para estabelecer variações sexuais na espécie ou diferenças entre diferentes populações. Entretanto, em um mesmo animal, uma regressão alométrica intraespecífica pode acabar seguindo por um caminho alométrico diferente ao longo de seu desenvolvimento, o que é conhecido como alometria ontogenética. Infelizmente, no presente estudo, os raros espécimes mais completos de “rauissuquídeos” descritos até o momento tornam uma análise como esta impossível.

Outras evidências para a ontogenia seria o padrão de desarticulação do crânio, cujas suturas abertas indicariam não estar totalmente ossificadas (MASTRANTONIO, 2010). Em CPEZ-239b, os ossos dérmicos do teto craniano apresentam suas suturas abertas, enquanto que a condição deslocada do neurocrânio indicaria uma condição

fraca de ossificação entre as suturas. Apesar destas características serem válidas, devemos ressaltar que a condição dos espécimes e a forma como foram preparados pode ter afetado estas características, tornando as tendenciosas.

As três vértebras incompletas (Figura 49), presentes na assembléia, estão com o centro vertebral ausente e suturas não são bem marcadas. Estas características indicariam que não havia uma ossificação muito forte entre as suturas destas vértebras e podem indicar uma característica ontogenética válida. A ossificação das suturas dos arcos neurais com o centro vertebral apresenta variação ao longo da vida em crocodilianos modernos e as formas mais jovens apresentariam suturas mais fracas (BROCHU, 1996; IRMIS, 2007). Entretanto, as vértebras cervicais (Figuras 47-49) presentes em um dos espécimes estudados não estão desarticuladas. A condição concrecionada das vértebras cervicais pode ter facilitado a preservação integral destas vértebras.

As vértebras incompletas possuem arcos neurais mais robustos que os presentes nas vértebras cervicais, indicando que deveriam pertencer a uma porção mais posterior da coluna vertebral. Como observado por Rieppel (1993), as vértebras cervicais são as que se ossificam antes na ontogenia dos crocodilianos. Considerando que todas as vértebras deste material pertenceriam ao mesmo indivíduo, este aspecto é observado nos espécimes de CPEZ-239b, diferente do padrão de ossificação no sentido cauda-crânio descrito por Brochu (1996).

O conjunto destas evidências indicaria que os indivíduos de CPEZ-239b seriam uma forma menos que sub-adulta, já que são muito menores que o espécime assim considerado por (MASTRANTONIO, 2010). Entretanto, o reconhecimento preciso da idade, neste caso, não é possível. Ademais, variações intraespecíficas de tamanho podem também ser determinadas por dimorfismo sexual, sendo que esta é outra característica cuja identificação é problemática.

10. CONCLUSÃO

Os espécimes da assembleia CPEZ-239b foram identificados como exemplares juvenis de *Prestosuchus chiniquensis* com base nos resultados da análise morfológica comparativa e da filogenética cladística. Apesar dos elementos estudados apresentarem algumas diferenças em relação aos outros espécimes descritos para este táxon, estas não

foram consideradas significativas ou inquestionáveis. A diferença principal entre os espécimes comparados refere-se apenas ao tamanho. Os materiais aqui descritos são significativamente menores que as outras formas já descritas para *P.chiniquensis* e apresentam variações que são devidas a fatores ontogênicos. Entretanto, este estudo padece das mesmas dificuldades de outros estudos do grupo dos *Rauisuchia* - e outros grupos fósseis - onde muitas espécies estão representadas apenas por espécimes incompletos ou fragmentados e os dados são restritos apenas às poucas evidências disponíveis no material. Para resolver esta questão, novos materiais mais completos dos diversos táxons de “rauissúquios” são necessários para o esclarecimento do padrão de variação neste grupo e um melhor entendimento de seu processo ontogenético.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. & SCHULTZ, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul (Santa Maria Formation), Middle Late Triassic, Southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 11, p. 669-687.
- ALCOBER, O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rausuchidae). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 302-316.
- ALCOBER, O. & PARRISH, J. M. 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, n. 3, p. 548-556.
- ANDREIS, RR, Bossi, G.E. & MONTARDO, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. **Congresso Brasileiro de Geologia 31**, Balneário Camboriú, Anais v. 2, p. 659-673.
- AZEVEDO, S. A. K. 1991. *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942 (Reptilia, Archosauria, Thecodontia, Proterosuchia, Rausuchia) da formação Santa Maria, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de doutorado, 157p.
- AZEVEDO, S. A. K. de, 1995a. Paleocologia de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. Inter-relações paleoecológicas entre as faunas reptilianas do Triássico sul-brasileiro. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, n. 1, p. 55-59.
- AZEVEDO, S. A. K. de, 1995b. Estudo morfofuncional do aparelho maxilomandibular de *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1942. **Ibidem** v. 67, n. 1, p. 62-65.
- BARBERENA, M. C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas** v. 7, p. 111-129.
- BARBERENA, M. C. 1978. A huge Thecodont skull from the triassic of Brasil. **Pesquisas**. v. 9, p. 62-75.
- BAREBERENA, M.C., ARAÚJO, D.C., LAVINA, E.L. & AZEVEDO, S.K. de, 1985. O estado do conhecimento sobre os tetrápodos permianos e triássicos do Brasil meridional *in* Coletânea de trabalhos paleontológicos. **Trabalhos apresentados no VII Congresso Brasileiro de Paleontologia -1983**. Brasília, Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, p. 21-28.
- BARBERENA, M. C., FACCINI, U. F. & SCHERER, C. M. S. 1993. Situação atual e perspectiva da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. *in* **Simpósio Sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná 1**, 1993, Rio Claro, Boletim de Resumos, p.100-101.
- BELTRÃO, R., 1965. Paleontologia de Santa Maria e São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim do Instituto de Geociências UFSM**, v. 2, p. 5-114.
- BELTRÃO, R. & NEUMAIER, M., 1968. Observações geológicas no Rio Grande do Sul. **Boletim do instituto de ciências naturais da Universidade Federal de Santa Maria**, Rio Grande do Sul, Brasil, n. 3. 106p. Tradução de Geologische Beobachtungen

in Rio Grande do Sul ; Huene, F. von & Stahlecke, R., : *In: Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie* (1931).

BENTON, M.J. 1984. Rausuchians and the success of dinosaurs. **Nature** v. 310, n. 5973, p. 101.

BENTON, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society of London**, v. 84, p. 97-164.

BENTON, M. J. & Clark, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. in Benton M. J. (ed.) **Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Volume 1**. Oxford: Clarendon Press, p. 295-338.

BENTON M. J. 1986. The Late Triassic reptile Teratosaurus – a rausuchian, not a dinosaur. **Paleontology** v. 29, p. 293-301.

BORTOLUZZI, C. A., 1974. Contribuição à geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas**, v. 4, n. 1, p. 7-86.

BONAPARTE, J. F. 1971. Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). **Opera Lilloana**, v. 22, p. 1-183.

BONAPARTE, J.F. 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus Tetrapodos. **Opera Lilloana**, v. 26, p. 1-596.

BONAPARTE, J. F. 1981. Descripción de “*Fasolasuchus tenax*” y su significado en la sistemática y evolution de los Thecodontia. **Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, v. 3, p. 55–101.

BONAPARTE, J. F., 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 2, n. 3, p. 362-371.

BORTOLUZZI, C. A., 1974. Contribuição à geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas**, v.4, n. 1, p. 7-86.

BROCHU, C. A. 1996 Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 1, p. 49-62.

BRINKMAN, D. 1988. Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and Lower Belle Plains Formations of west-central Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 8, p. 172–180.

BRUSATTE, S. L., BENTON, M. J., DESOJO, J. B. & LANGER, M. C., 2010. The higherlevel phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, n. 1, p. 3-47.

BUFFETAUT, E. 1987. *A Short History of Vertebrate Paleontology*. Croom Helm Ltd. 223 p.

BUTLER, R.J., BARRETT, P.M., ABEL, R.L., & GOWER, D.J., 2009. A possible ctenosauriscid archosaur from the Middle Triassic Manda beds of Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n.4, p. 1022-1031.

CHARIG, A. J. 1956. *New Triassic archosaurs from Tanganyika, including Mandasuchus and Teleocrater*. Dissertação de Ph. D. não publicada, Cambridge, Cambridge University. 503 p.

CHARIG, A. J. 1957. New Triassic archosaurs from Tanganyika, including Mandasuchus and Teleocrater. *Dissertation Abstracts*, Cambridge University, 1955-56: p. 28-29.

CHARIG, A. J. 1967. Subclass Archosauria. *In*: Harland, W. B.; Holland, C. H.; House, M. R.; *in* Hughes, N. E; Reynolds, A. B.; Rudwick, M. J. S.; Satterthwaite, G. E.; Tarlo, L. B. H. & Willey, E. C., **The fossil record. A symposium with documentation**. London, Geological Society of London, p. 708-718.

CHARIG, A. J. 1976. Order Thecodontia. p. 7-10. *In*: **Handbuch der Palaeoherpetologie, Teil 13: Thecondontia** (O. Kuhn, Ed.). Fisher-Verlag, Stuttgart.

CHARIG, A. J. 1993. Recently proposed phylogenetic analyses of the Triassic Archosauria: a critical comparison and evaluation, facilitated by a simple technique for the modification of conflicting dendrograms. **Paleont. Lombarda**, v. 2, p. 45-62.

CHATTERJEE, S. 1982. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. **Nature**, v. 295, p.317- 320.

CHATTERJEE, S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. **Philos. Trans. Royal Soc. London**, B, v. 309, p. 395-460.

CHATTERJEE, S. & MAJUMDAR, P. K. 1987. *Tikisuchus romeri*, a new rauisuchid reptile from the Late Triassic of India. **Journal of Paleontology**, v. 61, n. 4, p. 787-793.

CHEVERUD, J. M., 1982. Relationships Among Ontogenetic, Static, and Evolutionary Allometry. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 50, p. 139-149.

COLBERT, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, New York, v. 2405, p. 1-39.

DAWLEY, R. M., ZAWISKIE, J. M. & COSGRIFF, J. W. 1979. A rauisuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. **Journal of Paleontology**, v. 53, p. 1428-1431.

DELFINO M., SÁNCHEZ-VILLAGRA M. R., 2010. A survey of the rock record of reptilian ontogeny. *In*: **Developmental Vertebrate Palaeontology** (ed. Sánchez-Villagra M.R.). *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 21: 432-440.

DELFINO M., SÁNCHEZ-VILLAGRA M. R. Development Palaeontology. Disponível em: < <http://www.developmental-palaeontology.net>>. Acesso em 12/04/2010.

DESOJO, J. & ARCUCCI, A.B., 2009. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the middle Triassic of Argentina: The earliest known South American “rauisuchian”. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Short communication. v. 29, n. 4, p. 1311-1315.

DESOJO, J. B.; ESCURRA, 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**. v. 161, p. 839–871.

DESOJO, J. B. & RAUHUT, O. (2008). New insights on “rauisuchian” taxa (Archosauria: Crurotarsi) from Brazil. **Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy**.

FACCINI, U. F., 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul – Uma análise sob o ponto de vista das Sequências Depositionais. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre. 133p.

FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C. & FERIGOLO, J., 2008. Cranial morphology of new specimens of rauisuchian archosaurs from the Santa Maria Formation (Middle Triassic) of Rio Grande do Sul (Southern Brazil). **III Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados** – Neuquén, Patagonia, Argentina – Livro de resumos, p.103.

FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C. & FERIGOLO, J., 2009. Novas informações sobre uma nova espécie de Rauisuchia (*Pseudosuchia* Zittel 1887-1890) do Triássico Médio Brasileiro (Formação Santa Maria). **Reunião anual da sociedade brasileira de paleontologia – Núcleo Rio Grande do Sul (PALEO RS)** – livro de resumos, p.14-15.

FRANÇA, M.A.G.; LANGER, M.C. & FERIGOLO, J. 2011. Associated skeletons of a new middle Triassic “Rauisuchia” from Brazil. **Die Naturwissenschaften**. 98 (5). p. 389-395.

GAMERMANN, N., 1973. Formação Rosário do Sul. **Pesquisas**, v. 2, p. 5-36.

GALTON, P. M. 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B: Geologie und Palaontologie**, v. 116, p. 1-29.

GALTON, P.M. & CLUVER, M.A., 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). **Annals of the South African Museum**, Cape Town, v. 69, n. 6, p. 121-159.

GALTON, P. M. & WALKER, A. D., 1996. *Bromsgroveia* from the Middle Triassic of England, the earliest record of a poposaurid thecodontian reptile (Archosauria:

Rauisuchia). **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie** (Abhandlung), v. 201, n.3, p. 303-325.

GAUTHIER J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *In*: Padian, K, (ed.) **The Origin of Birds and the Evolution of Flight**. San Francisco: Memoirs, California Academy of Sciences, p. 1– 55.

GAUTHIER, J. A. & PADIAN, K. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. *In*: Hecht, M. K.; Ostrom, J. H.; Viohl, G. & Wellnhofer, P., **The beginnings of birds**. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, p. 185-197.

GAUTHIER, J. A.; KLUGE, A.G. & ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. **Cladistics**, v. 4, n. 2, p. 105-209.

GAUTHIER, J. A. & GALL, L. F. (eds.). 2001. **New perspectives on the origin and early evolution of birds**. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 613 p.

GAUTHIER, J. A., NESBITT, S. J., SCHACHNER, E. R., BEVER, G. S., and JOYCE, W. G. 2011. The bipedal stem crocodylian *Poposaurus gracilis*: inferring function in fossils and innovation in archosaur locomotion. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 52, p. 107-126.

GOLOBOFF P. A., FARRIS J. S., NIXON K., 2003. TNT: Tree analysis using New Technology. 2003b. Version 1.0, version Beta test v. 0.2. Program and documentation available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>.

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

GOULD, S. J., 1971. Geometric Similarity in Allometric Growth: A Contribution to the Problem of Scaling in the Evolution of Size. **The American Naturalist**, v. 105, n. 942, p. 113- 136.

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

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

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

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

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

GOWER, D. J. & SCHOCH, R. R., 2009. Postcranial anatomy of the rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 103-122.

HUENE, F. von, 1936a. The constitution of Thecodontia. *American Journal of Sciences*, v. 32, p. 207-217.

HUENE, F. von, 1936b. Übersicht über Zusammensetzung und Bedeutung der Thecodontia. **Zentralblatt für Mineralogie, Serie B**, v. 1936, p.162-168.

HUENE, F. von, 1938a. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, v. 1938, p. 142-151.

HUENE, F. von, 1938b. Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beitrag-Band (B)**, v. 80, p. 264-278.

HUENE, F. von, 1940. Eine Reptilfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Abteilung B)**, v. 84, p. 1-23.

HUENE, F. von, 1942. **Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes**. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. München: C. H. Beck, 332p.

HUENE, F. von, 1956. **Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden**. VEB GustavFischer Verlag Jena. 716 p.

HUENE, F. von. & STAHLCKER, R., 1931. Geologische Beobachtungen in Rio Grande do Sul. *In: Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie*. p. 1-82.

IRMIS, R. B., 2007. Axial Skeleton Ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its Implications for the Ontogenetic Determination in Archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. 2, p. 350-361.

JALIL, N. E. & PEYER, K. 2007. A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. **Palaeontology**, v. 50, p. 417–430.

JUUL, L. 1994. The phylogeny of Basal Archosaurs. **Paleontologia Africana**, v. 31, p. 1-38.

KISCHLAT, E. E. 1999. A new dinosaurian "rescued" from the Brazilian Triassic: *Teyuwasu barbarenaei*, new taxon. **Paleontologia em Destaque, Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 26, p. 58.

- KISCHLAT, E. E. 2000. Tecodôncios: A Aurora dos Arcossáurios no Triássico. In: Holz, M. & De Ros, L. F. (eds.) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**, Porto Alegre: Editora da UFRGS, p. 246-272.
- KISCHLAT, E. – E. & BARBERENA, M. C. 1999. *Prestosuchus chiquensis* (Crurotarsi, Archosauria) does not need a neotype! **Paleontologia em Destaque**, v. 14, n. 26, p. 53.
- KREBS, B. 1963. Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). **Paläont. Z.**, v. 37, p. 88-95.
- KREBS, B. 1965. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. **Schweizerische Paläontologische Abhandlungen**, v. 81, p. 1-140.
- KREBS, B. 1974. Die Archosaurier. **Naturwissenschaften**, v. 61, p. 17-24.
- KREBS, B. 1976. Pseudosuchia. In: Kuhn, O (ed.). **Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 13: Thecondontia**. Gustav Fischer-Verlag, p. 40-98.
- PARKER, W. G., STOCKER, M. R., IRMIS, R. B. 2008. A New Desmotosuchine Aetosaur (Archosauria: Suchia) from the Upper Triassic Tecovas Formation (Dockum Group) of Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 3, p. 629-701.
- LANGER, M. C., RIBEIRO, A. M. SCHULTZ, C. L. & FERIGOLO, J. 2007. The Continental Tetrapod- Bearing Triassic of South Brazil. In Lucas, S.G. and Spielmann, J.A., eds., The Global Triassic. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 41, p. 201-218.
- LAUTENSCHLAGER, S. 2008. Revision of *Rauisuchus Tiradentes* (Archosauria: Rauisuchia) from the late triassic (carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implications for rauisuchian phylogeny. Department für Geo und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, Diplomarbeit, 77p.
- LAUTENSCHLAGER, S. & J. B. DESOJO. 2011. Reassessment of the Middle Triassic rauisuchian archosaurs *Ticinosuchus ferox* and *Stagonosuchus nyassicus*. **Paläontologische Zeitschrift**. v. 85, n. 4, p. 357-381.
- LEONARDI, G., 1980. *Isochirotherium* sp: pista de um gigantesco tecodonte na Formação Antenor Navarro (Triássico), Sousa, Paraíba, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 10, n. 3, p. 186-190.
- LEONARDI, G.& CARVALHO, I.S. 2000. As Pegadas de dinossauros das bacias Rio do Peixe, PB. In: Schobbenhaus,C.; Campos,D.A.; Queiroz,E.T.; Winge,M.; Berbert-Born,M. (Edit.) Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Publicado na Internet em 09/07/2000 no endereço <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio026/sitio026.htm> [Atualmente <http://sigep.cprm.gov.br/sitio026/sitio026.htm>]

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

MASTRANTONIO, B. M. 2010. Descrição Osteológica de Materiais Cranianos e Pós-Cranianos de *Prestosuchus chiniquenisis* (Archosauria, Rauisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de Dinodontosaurus, Formação Santa Maria) e Considerações Filogenéticas sobre Rauissúquios. Tese de Ph. D., Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre. 244p.

MILANI, E. J., FRANÇA, A. B. & MEDEIROS, R. A., 2007. Roteiros geológicos. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, Estado do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 1, p. 135-62.

MORI, A. L. O. 2005. Tafonomia em sistemas fluviais: um estudo de caso na formação Santa Maria, Triássico do RS. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 127p.

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

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

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

NESBITT, S. J. 2011. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 352, p. 1-292.

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

ÖSI, A. 2010. Feeding-related characters in basal pterosaurs: implications for jaw mechanism, dental function and diet. **Lethaia**, v. 44, n. 2, p.136-152.

PARRISH, J.M., 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. **Hunteria**, Boulder, v.1, n. 2, p. 1-35.

PARRISH, J. M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsy, with reference to Archosaurian and Crurotarsan Monophyly. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, p. 287-308.

PEYER, K.; CARTER, J. G.; SUES, H. D.; NOVAK, S. E. & OLSEN, P. E. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, p. 363–381.

- REIG, O. A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios Del Triásico de Ischigualasto. **Revista de la Asociacion Geológica Argentina**, v. 13, p. 257-270.
- REIG, O. A., 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género Saurosuchus (Reptilia, Thecodontia). **Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata**, v. 1, n. 3, p. 73-114.
- REIG, O. A., 1970. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 139, n. 5, p. 229-292.
- RENESTO, S., CONFORTINI, F., GOZZI, E., MALZANNI, M. & PAGANONI, A., 2003. A possible rauisuchid (Reptilia Archosauria) tooth from the Carnian (Late Triassic) of Lombardy (Italy). **Riv. Mus. Sc. Nat. "E. Caffi" BERGAMO**, v. 22, p. 109-144.
- RIEPEL, O. 1993. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). **Zoological Journal of the Linnean Society** 109: 301-325.
- ROMER, A.S., 1956. **Osteology of reptiles**. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p.
- ROMER, A.S., 1966. **Vertebrate paleontology**. Third edition. Chicago: The University of Chicago Press, 468 p.
- ROMER, A. S. 1971a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. **Breviora**, v. 73, p. 1-8.
- ROMER, A. S. 1971b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new longsnouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. **Breviora**, v. 379, p. 1-22.
- ROMER, A. S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVI. Thecodont Classification. **Breviora**, v. 395, p. 1-24.
- RUBERT, R.R. & SCHULTZ, C. L., 2004. Um Novo Horizonte de Correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, v. 31, n.1, p. 71-88.
- SCHNEIDER, R.L., MÜHLMANN, H., TOMMASI, MEDEIROS, R.A., DAEMON, R. & NOGUEIRA, A.A., 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGR. BRAS.GEOL., 27, Porto Alegre, **Anais Sociedade Brasileira de Geologia**, v.1, p. 41-65.
- SCHERER, C.M.S., 1994. Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária – RS. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 100 p.

SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S., BARBERENA, M. C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior Sul-Rio-Grandense. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 38, Camboriú – SC, 1994. **Boletim de Resumos**, p.107-108.

SCHULTZ, C. L., 1995. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia. UBEA/PUCRS**, Série Ciências da Terra, v. 1, p. 25-32.

SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S., BARBERENA, M. C., 2000. Biostratigraphy of southern brazilian middle-upper triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 491-494.

SCHULTZ, C.L. & SOARES, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictidosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. **Ciência e Natura**, edição especial do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. p. 41.

SCHULTZ, C. L. & LANGER, M. C. 2007. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, Ed. 1, p. 277-299.

SEN, K. 2005. A new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of Índia. **Palaeontology**, v. 48, n. 1, p. 185-196.

SENNIKOV, A. G. 1988. New Rausuchidae from the Triassic of the European Part of the USSR. **Paleontol. Zh.**, v. 2, p. 124-128.

SENNIKOV, A. G. 1990. New Data on the Rausuchidae from Eastern Europe. **Paleontol. Zh.**,v. 3, p. 3 -16.

SENNIKOV, A. G. 1995. Early Thecodonts of Eastern Europe. **Trudy Paleontol. Inst.**, v. 263, p. 1-144.

SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 180, n. 1, p. 21-52.

SERENO, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 2, p. 1-53.

Sereno, P. C. & Novas, F. E. 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. **Science**, v. 258, p. 1137-1140.

SERENO, P. C. & NOVAS, F. E. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, n. 4, p. 451-476.

- SILL, W. D. 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the raurisuchid thecodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 146, n. 7, p. 317- 62.
- SIMPSON, G. G., 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para El Cenozoico mamífero, **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, Buenos Aires, v. 26, n.3, p. 281-297.
- SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L. & HORN, B. L. D. 2011 New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 83, n. 1, p. 329-354.
- STEEL, R. 1970. Saurischia. In: Kuhn, O. (ed.), **Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 14**. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, p 87.
- SUES, H.-D., 1990. *Staurikosaurus* and Herrerasauridae. p. 143-147. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., **The Dinosauria**. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- SULEJ, T., 2005. A new raurisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, p. 78–86.
- TROTTEYN, M. J.; DESOJO, J. B.; ALCOBAR, O. A. 2011. Nuevo Material Postcraniano DE *Saurosuchus galilei* Reig (ARCHOSAURIA: CRUROTARSI) del Triásico Superior del Centrooeste de Argentina. **Ameghiniana**, v. 48 n.1, p.605 – 620.
- WEINBAUM, J. C. 2002. *Osteology and relationships of Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi). Texas Tech University, Lubbock, Texas, M. S. thesis, 78p.
- WEINBAUM, J. C. & HUNGERBÜHLER. A. 2007. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two news specimens from the Late Triassic of the southwestern U.S.A. **Palaöntologische Zeitschrift**, v. 81, n. 2, p. 131–145.
- WELMAN, J. 1998. The taxonomy of the South African proterosuchids (Reptilia, Archosauromorpha). **Journal Vertebrate Paleontology**, v. 18, p. 340-347.
- WILD, R. 1980., The fossil deposits of Kupferzell, Southwest Germany. **Mesozoic Vertebrate Life**, v. 1, p. 15-18.
- WILSON, J. A.; D'EMIC, M. D.; IKEJIRI, T.; MOACDIEH, E. M. & WHITLOCK, J. A., 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. **PLoS ONE**, v. 6, n. 2, e17114.
- WHITE, I.C., 1908. Relatório final da comissão de estudos das minas de carvão de pedra do Brasil. Imprensa nacional, Rio de Janeiro. In: **Gondwana Symposium**, 7, DNPM, São Paulo, 1988. 617 p.

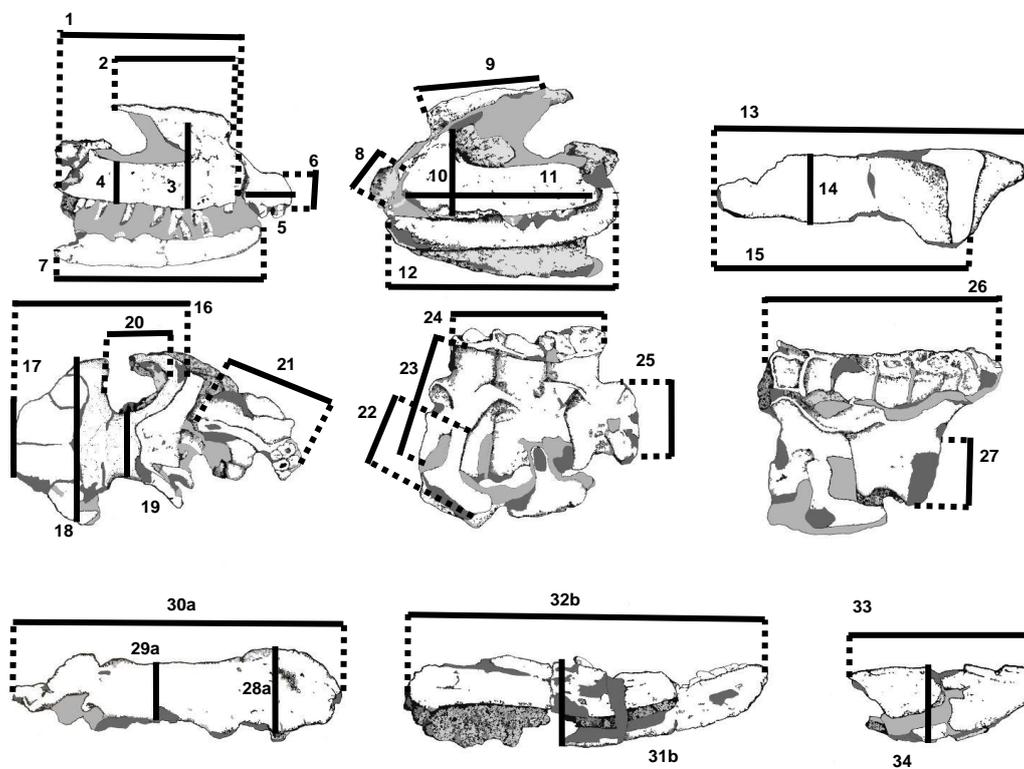
ZERFASS, H., 1998. Estratigrafia da sedimentação Meso e Neotriássica no Município de São Pedro do Sul, RS: faciologia, análise de proveniência e história diagenética. Trabalho de conclusão, Curso de Graduação em Geociências, UNISINOS. 177p.

ZERFASS, H., LAVINA, E.L., SCHULTZ, C.L., GARCIA, A.J.V., FACCINI, U.F. & JR. CHEMALE, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata on Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. **Sedimentary Geology**, p. 1-21.

Apêndice 1

Lista de medidas de CPEZ-239b

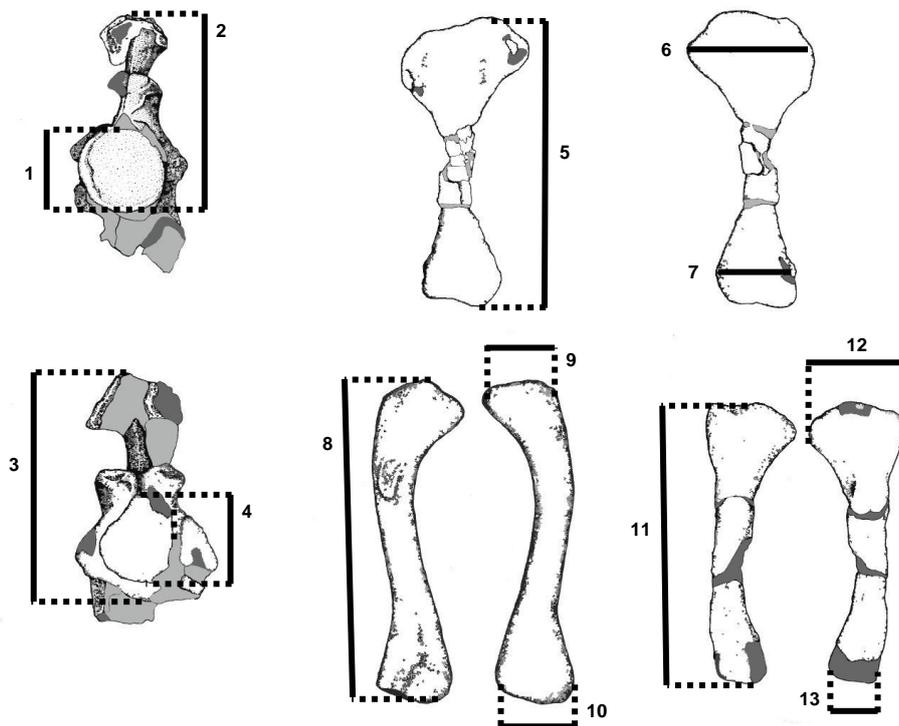
Tabela 1:



| Número | Mensuração | Medida (em milímetros) |
|--------|--|------------------------|
| 1 | Comprimento do maxilar direito | 186 |
| 2 | Comprimento do nasal direito | 125 |
| 3 | Altura do processo ascendente do maxilar passando pela borda anterior da fenestra antero-orbital | 75 |
| 4 | Altura do maxilar direito | 38 |
| 5 | Comprimento do pré-maxilar direito | 44 |
| 6 | Altura do pré-maxilar direito | 26 |
| 7 | Comprimento do ramo mandibular direito | 204 |
| 8 | Altura do pré-maxilar esquerdo | 26 |
| 9 | Comprimento do nasal esquerdo | 92 |
| 10 | Altura do processo ascendente do maxilar esquerdo | 71 |
| 11 | Comprimento do maxilar esquerdo | 167 |
| 12 | Comprimento do ramo mandibular esquerdo | 201 |
| 13 | Comprimento do lacrimal e pré-frontal esquerdo | 123 |
| 14 | Altura do lacrimal esquerdo | 23 |
| 15 | Comprimento do lacrimal | 95 |
| 16 | Comprimento da borda preservada dos frontais até a borda posterior do parietal direito | 110 |
| 17 | Largura da borda anterior do Conjunto B | 45 |
| 18 | Largura entre o pós-orbital direito e o esquerdo | 101 |

| | | |
|-----|---|-----|
| 19 | Largura da porção central do parietal | 26 |
| 20 | Comprimento da fenestra supratemporal direita | 36 |
| 21 | Comprimento da apófise neural do axis | 79 |
| 22 | Largura da costela cervical direta da vértebra C8 | 63 |
| 23 | Largura da vértebra C8 até abaixo dos osteodermes | 99 |
| 24 | Comprimento da fileira de osteodermes | 113 |
| 25 | Largura do centro vertebral da vértebra C6 | 47 |
| 26 | Comprimento da fileira de osteodermas | 152 |
| 27 | Largura do centro vertebral da vértebra C4 | 40 |
| 28a | Largura anterior do pré-maxilar direito | 40 |
| 28b | Largura anterior do pré-maxilar esquerdo | 50 |
| 29a | Largura posterior do pré-maxilar direito | 27 |
| 29b | Largura posterior do pré-maxilar esquerdo | 32 |
| 30a | Comprimento do pré-maxilar direito | 173 |
| 30b | Comprimento do pré-maxilar esquerdo | 140 |
| 31a | Largura do ramo mandibular direito | 41 |
| 31b | Largura do ramo mandibular esquerdo | 33 |
| 32a | Comprimento do ramo mandibular direito | 193 |
| 32b | Comprimento do ramo mandibular esquerdo | 194 |
| 33 | Comprimento do fragmento da porção posterior de um ramo mandibular esquerdo | 122 |
| 34 | Largura do fragmento da porção posterior de um ramo mandibular esquerdo | 37 |

Tabela 2:



| Número | Mensuração | Medidas (em milímetros) |
|--------|---|-------------------------|
| 1 | Altura do centro vertebral da vértebra C8 | 40 |
| 2 | Altura total da vértebra C7 | 116 |
| 3 | Altura total da vértebra C6 | 185 |
| 4 | Altura do centro vertebral da C6 | 38 |
| 5 | Comprimento do úmero | 195 |
| 6 | Largura da epífise proximal do úmero | 84 |
| 7 | Largura da epífise distal do úmero | 59 |
| 8 | Comprimento do fêmur | 325 |
| 9 | Largura proximal do fêmur | 81 |
| 10 | Largura distal do fêmur | 71 |
| 11 | Comprimento da tíbia | 223 |
| 12 | Largura proximal da Tíbia | 72 |
| 13 | Largura distal da Tíbia | 39 |

ANEXO 1

Lista de caracteres original de Brusatte *et al.* (2011)

(os números logo depois dos anos se referem ao número do carácter na referência citada)

1. Skull, length: less than (0) or greater than (1) 50% length of presacral column. (Serenio 1991a: 33; Novas 1996: 33; Benton 1999: 1; Benton 2004: 1; Irmis *et al.* 2007a: 1)
2. Antorbital fenestra, shape: elliptical or circular (0); triangular, with elongate and narrow anterior point (1). (Benton & Clark 1988; Benton & Walker 2002: 38; Benton 2004: 6; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 4)
3. Orbit, anteroposterior length: less (0) or greater (1) than 25% skull length. New character, originally described by Nesbitt (2007).
4. Orbit, shape: circular or elliptical (0); tall and narrow, with maximum height more than 1.5 times maximum width (1). (Benton & Clark 1988; Benton & Walker 2002: 39)
5. External naris, length of longest dimension: less (0) or greater (1) than longest dimension of antorbital fenestra. (Benton & Walker 2002: 37)
6. External nares, elements separating opposing nares on dorsal midline: premaxilla only (0); premaxilla and nasal (1); nasal only (2). (Benton & Walker 2002: 36)
7. Infratemporal fenestra, size: greater or equal (0) or smaller (1) than supratemporal fenestra. (Benton & Clark 1988; Juul 1994: 31; Benton 1999: 7; Benton & Walker 2002: 41; Benton 2004: 11)
8. Infratemporal fenestra, shape: elliptical (0); triangular, with dorsal margin much shorter than ventral margin (1). (Benton & Clark 1988; Benton & Walker 2002: 42; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 9; Irmis *et al.* 2007a: 15)
9. Supratemporal fenestra, orientation: exposed primarily dorsally (0); exposed primarily dorsally but with a small sliver visible in lateral view (1); exposed widely laterally (2). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
10. Supratemporal fenestra, extent of surrounding fossa: limited (0); extensive, present on squamosal, postorbital, parietal, and sometimes the frontal (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 10)
11. Skull, slit-like fenestra between premaxilla and maxilla (greatest dimension greater than three times lesser dimension): absent (0); present (1). (Benton & Clark 1988; Parrish 1993: 23; Juul 1994: 37; Benton 1999: 2; Benton & Walker 2002: 34; Nesbitt 2003: 4; Benton 2004: 2; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 1; Irmis *et al.* 2007a: 3)
12. Premaxilla, inclination of anterior border: vertical (0); slopes posterodorsally (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
13. Premaxilla, length of ventral margin compared to ventral margin of maxilla: shorter (0); longer, premaxilla forms elongate snout and maxilla unreduced (1); longer, maxilla reduced in size (2). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
14. Premaxilla, subnarial process articulating with maxilla, form: absent or very short (0); elongate and

- finger-like (1); short and triangular (2). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
15. Premaxilla, subnarial process articulating with maxilla, extent: terminates ventral to (0) or posterior to (1) external naris. (Langer & Benton 2006: 5; Irmis *et al.* 2007a: 4).
 16. Premaxilla, dorsal process articulating with nasal to form internarial bar, length: shorter (0) or longer (1) than ventral margin of premaxilla body. (Nesbitt & Norell 2006: 75; Nesbitt 2007: 75)
 17. Premaxilla, dentition: present, bearing teeth (0); absent, edentulous (1). (Nesbitt & Norell, 2006: 73; Nesbitt, 2007: 73)
 18. Premaxilla, articulation with maxilla, form of ventral border: at same level as maxilla ventral border (0); angled relative to maxilla ventral border, forming an arch between the elements (1). New character, see Appendix S1.
 19. Maxilla, anterior ramus extending anterior to ascending ramus: absent, anterior surface of maxilla smoothly convex (0); present, distinct step separating anterior portion of maxilla and ascending ramus (1). (Irmis *et al.* 2007a: 5)
 20. Maxilla, anteroposterior length at the base of the ascending ramus: greater (0) or less (1) than one half dorsoventral depth of maxillary main body at the level of the anterior edge of antorbital fenestra. New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
 21. Maxilla, form of antorbital fossa on lateral surface: shallowly excavated and not set apart by strong ridge (0); deeply excavated and demarcated by a strong ridge (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 2)
 22. Maxilla, length of portion of bone anterior to anterior margin of antorbital fenestra: longer (0) or shorter (1) than portion posterior to anterior margin of antorbital fenestra. (Olsen *et al.* 2000: 2; Benton & Walker 2002: 2)
 23. Maxilla, articulation with opposing maxilla on palate to form secondary bony palate: absent (0); present (1). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Parrish 1993: 40; Olsen *et al.* 2000: 3; Benton and Walker 2002: 3)
 24. Maxilla, dentition: present, bearing teeth (0); absent, edentulous (1). (Nesbitt & Norell 2006: 74; Nesbitt 2007: 74)
 25. Nasal, position of anterior portion in lateral view: below or at same level as skull roof (0); elevated above skull roof, giving the skull a 'Roman nose' appearance (1). New character, originally described by Gower (1999).
 26. Nasal, rugose lateral ridge: absent (0); present (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 3)
 27. Nasal, midline depression in dorsal view: absent (0); present (1). New character, originally described by Gower (1999).
 28. Lacrimal, exposure on the skull roof: absent (0); present (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 5)
 29. Skull roof (nasal and frontals), sculpturing: present, consisting of marked grooves and ridges (0); absent, skull roof smooth (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
 30. Prefrontal, contact with nasal, extent: broad (0); reduced to a point or excluded by frontal-lacrimal contact (1). (Serenio 1991a: 16)
 31. Prefrontal, descending process forming anterodorsal rim of orbit, size: elongate, extends approximately 1/3–1/2 length of preorbital bar (0); shortened, only slightly contributes to preorbital bar (1). (Olsen *et al.* 2000: 5; Benton & Walker 2002: 5)
 32. Prefrontal, posterior process underlying frontal dorsal to orbit: absent (0); present (1). (Olsen *et al.* 2000: 7; Benton & Walker 2002: 7)
 33. Frontal, contribution to dorsal orbital rim: present (0); absent, excluded by a novel ossification (often erroneously regarded as an 'enlarged prefrontal') contacting the postfrontal/postorbital lateral to frontal (1). New character, see Appendix S1.
 34. Frontal, sagittal crest along midline in dorsal view: absent (0); present (1). New character, see Appendix S1.
 35. Frontal, dorsal surface, participation in supratemporal fossa: absent (0); present (1). (Novas 1993: 8; Novas 1996: 20; Sereno 1999: 2; Irmis *et al.* 2007a: 16)
 36. Postfrontal: present (0); present but reduced and does not articulate with parietal (1); absent (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990:2; Novas 1993: 10; Juul 1994: 16; Bennett 1996: 33; Novas 1996: 16; Benton 1999: 5; Sereno 1999: 1; Olsen *et al.* 2000: 8; Benton & Walker 2002: 8; Benton 2004: 9; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 6; Irmis *et al.* 2007a: 14). Ordered.
 37. Parietals, midline suture between opposing elements: present, butt joint (0); partially obliterated (1); absent, parietals fused on midline (2). (Benton & Clark 1988; Olsen *et al.* 2000: 15; Benton & Walker 2002: 15). Ordered.
 38. Parietals, posteroventral edge, width: less (0) or greater (1) than half width of occiput. (Benton & Clark 1988; Olsen *et al.* 2000: 16; Benton & Walker 2002: 16)
 39. Parietals, shape of posterior margin in dorsal view: v-shaped (0); straight (1). (Olsen *et al.* 2000: 18; Benton & Walker 2002: 18)
 40. Parietal, sagittal crest along midline in dorsal view: absent (0); present (1). (Olsen *et al.* 2000: 17; Benton & Walker 2002: 17)
 41. Jugal, shape: triradiate (0); elongate and rod-like (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.

42. Jugal, participation in posterior edge of antorbital fenestra: present (0); absent, excluded by maxilla-lacrimal contact (1). (Benton & Clark 1988; Olsen *et al.* 2000: 4; Benton & Walker 2002: 4; Irmis *et al.* 2007a: 12)
43. Jugal, lateral surface, form: smooth or marked by a shallow rim delimiting the antorbital fossa (0); ornamented by a deep and rugose ridge delimiting the antorbital fossa, which is continuous with a similar ridge on the maxilla (1). (Nesbitt 2003: 20).
44. Postorbital-Jugal postorbital bar, form: straight or curved (0); stepped, with distinct anterior projection on postorbital (1). (Benton & Clark 1988; Juul 1994: 38; Benton 1999: 6; Benton & Walker 2002: 40; Benton 2004: 10)
45. Postorbital and squamosal, position of dorsal bar: at same level as ventral processes of bones (0); distinctly offset from ventral processes, forming overhanging brow over lateral temporal fenestra (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 12; *et al.* 2007a: 18)
46. Squamosal, ridge along dorsal surface along edge of supratemporal fossa: absent (0); present (1). (Olsen *et al.* 2000: 12; Benton & Walker 2002: 12)
47. Squamosal, position of posterior process: at same level or dorsal to anterior process (0); below anterior process and set off by distinct step (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
48. Squamosal, ventral process: present, forms posterodorsal border of lateral temporal fenestra (0); present, does not participate widely in lateral temporal fenestra (1); absent (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno 1991a: A; Parrish 1993: 24; Olsen *et al.* 2000: 11; Benton & Walker 2002: 11). Ordered.
49. Squamosal, ridge trending posteroventrally on lateral surface of ventral ramus: absent (0); present (1). New character, originally described by Gower (1999).
50. Squamosal, deep pit on the posterodorsal corner of the lateral surface: absent (0); present (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
51. Squamosal ventral process and quadratojugal dorsal process, orientation: subvertical or broadly convex anteriorly (0); distinct process on squamosal ventral process projecting into infratemporal fenestra (1); slopes anteriorly to form a triangular projection into the infratemporal fenestra comprised of both elements (2); triangular projection completely divides infratemporal fenestra into two openings (3). (Parrish 1993: 25; Olsen *et al.* 2000: 13; Benton & Walker 2002: 13, 43, 45; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 11)
52. Quadrate and quadratojugal, orientation: roughly vertical, do not reach upper margin of infratemporal fenestra (0); sloping anterodorsally at approximately 45 degrees, reach upper margin of infratemporal fenestra (1); sloping strongly posterodorsally (2). (Benton & Clark 1988; Benton & Walker 2002: 44; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 8)
53. Quadrate, quadrate foramen: present (0); absent (1). (Benton & Walker 2002: 47)
54. Quadrate, distal articular surface, form of condyles: two convex condyles separated by a groove (0); one convex condyle (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
55. Quadrate, distal articular surface, shape: oval, with mediolateral long axis (0); square (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
56. Ectopterygoid, position relative to transverse flange of pterygoid: ventral (0); dorsal (1). (Novas 1993: 13; Novas 1996: 19; Benton 1999: 10; Sereno 1999: 3; Irmis *et al.* 2007a: 20)
57. Ectopterygoid, lateral process for articulation with jugal, length: anteroposteriorly shorter (0) or longer or equal to (1) medial process. New character, originally described by Nesbitt (2007).
58. Ectopterygoid, form of articulation with jugal: single-headed (0); double-headed (1). (Hungerbühler & Weinbaum 2007: 7)
59. Braincase, size of posttemporal fenestra between parietal, supraoccipital, and exoccipital-opisthotic: large (0); reduced to small fissure or entirely closed (1). (Novas 1993: 11; Bennett 1996: 15; Novas 1996: 17; Sereno 1999: 5; Benton 2004: 11; Langer & Benton 2006: 17; Irmis *et al.* 2007a: 21)
60. Braincase, occipital condyle, shape: spherical or slightly dorsoventrally compressed (0); extremely dorsoventrally compressed, transverse width greater than twice dorsoventral height, resulting in a crescent shape (1). New character, see Appendix S1.
61. Braincase, basal tubera, orientation (with cultriform process held horizontally for reference): vertical, located ventral to occipital condyle (0); horizontal, located at same level as occipital condyle and flooring endocranial cavity (1). New character, see Appendix S1.
62. Parabasisphenoid, dorsoventral depth: short and rod-like (0); deep and wedge-shaped, with trough-like median pharyngeal recess (1). (Parrish 1993: 28, 29; Juul 1994: 70; Benton 1999: 12; Gower 2002: 17; Benton 2004: 17; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 13)
63. Parabasisphenoid, position of foramina for cerebral branches of internal carotid artery: posterior surface (0); posterolateral surface (1); anterolateral surface (2). (Parrish 1993: 7; Gower 2002: 1; Benton 2004: 21)
64. Parabasisphenoid, position of basiptyergoid processes: ventral to basal tubera (0); at same level of basal tubera (= 'horizontal parabasisphenoid')

- (1). (Benton 2004: 19; originally uninformative for crown group in Gower & Sennikov 1996: 7)
65. Parabasisphenoid, depth of recess: shallow (0); deep (1). (Nesbitt & Norell 2006: 76; Nesbitt 2007: 76)
 66. Exoccipital-opisthotic, form of lateral surface: smooth (0); marked by subvertical crest, with hypoglossal foramina anterior to crest (1); marked by subvertical crest, with hypoglossal foramina posterior to crest (2). (Gower 2002: 2; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 14)
 67. Exoccipitals, contact of opposing elements along floor of endocranial cavity: present (0); absent (1). (Gower 2002: 5; originally uninformative for crown group in Gower & Sennikov 1996: 17)
 68. Opisthotic, form of border of perilymphatic foramen: incompletely ossified (0); entirely ossified such that the ventral ramus of the opisthotic forms a perilymphatic loop (1). (Gower 2002: 21)
 69. Opisthotic, position and orientation of perilymphatic foramen: medial position, perilymphatic duct transmitted posteromedially or posteriorly (0); lateral position, duct transmitted posterolaterally or laterally (1). (Gower 2002: 22)
 70. Prootic, form of openings for trigeminal nerve and middle cerebral vein: combined into single foramen (0); partially or completely subdivided into separate foramina by a process of the prootic (1). (Gower 2002: 23)
 71. Dentary, teeth: present up to anterior tip (0); absent at anterior tip but present posteriorly (1); completely absent (2). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
 72. Dentary, expansion of anterior region relative to main body: absent (0); present (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 3.
 73. Dentary, length of symphysis: anteroposteriorly short (0); anteroposteriorly expanded and deep (1). (Bennett 1996: 47; Irmis *et al.* 2007a: 28)
 74. Surangular, lateral ridge: present (0); absent (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
 75. Surangular, posterior surangular foramen: absent or extremely small foramen (0); present as a large opening or fenestra (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
 76. Articular, medial process: present (0); absent (1). New character, originally described by Gower (1999).
 77. Cervical vertebrae, anterior centrum length/height ratio: less (0) or greater (1) than 2.0. (Nesbitt 2003: 17; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 17)
 78. Cervical vertebrae, length of anterior centra: less (0) or greater (1) than length of middorsal centra. (Sereno & Arcucci 1990: 6; Sereno 1991a: 21; Juul 1994: 65; Bennett 1996: 100; Benton 1999: 16; Benton 2004: 32; Irmis *et al.* 2007a: 34)
 79. Cervical vertebrae, level of anterior articular face: at same level as posterior face or slightly offset across entire column (0); anterior centra dorsally offset from posterior face, resulting in a parallelogram shape of individual anterior cervicals (1); all centra dorsally offset from posterior face, resulting in a strong S-shaped neck overall (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno 1991a: AA; Novas 1993: 1; Bennett 1996: 101; Novas 1996: 6; Benton 1999: 15; Benton 2004: 31; Irmis *et al.* 2007a: 33)
 80. Cervical vertebrae, form of ventral margin in lateral view: straight or slightly concave, constriction less than 35% of centrum height at midpoint (0); strongly concave, resulting in a highly waisted centrum, constriction greater than 35% height of centrum at midpoint (1). New character, see Appendix S1.
 81. Cervical vertebrae, epiphyses in postaxial anterior elements: absent (0); present (1). (Novas 1993: 9; Novas 1996: 21; Langer & Benton 2006: 33)
 82. Cervical vertebrae, form of parapophyses: single structure (0); divided into separate dorsal and ventral articular surfaces (1). (Weinbaum & Hungerbühler 2007: 18)
 83. Cervical vertebrae, deep fossae (true pleurocoels or similar depressions) on the lateral surface: absent (0); present (1). (Nesbitt & Norell 2006: 79; Nesbitt 2007: 79)
 84. Dorsal vertebrae, height of neural spines: less (0) or greater (1) than four times centrum height. (Nesbitt 2003: 6.)
 85. Dorsal vertebrae, spine tables (expanded apex) on neural spines: absent (0); present (1). (Juul 1994: 20; Bennett 1996: 57; Benton 2004: 35)
 86. Dorsal vertebrae, deep fossa beneath region where posterior centroparapophyseal and paradiapophyseal laminae (or similar series of laminae) meet: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
 87. Dorsal vertebrae, hyposphene-hypantrum accessory articulations: absent (0); present (1). (Juul 1994: 66; Benton 1999: 18; Benton 2004: 36; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 20; Irmis *et al.* 2007a: 38)
 88. Sacral vertebrae, number: two (0); three (1); four or more (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Novas 1992: 14; Juul 1994: 46; Bennett 1996: 56; Novas 1996: 24; Sereno 1999: 6; Benton 1999: 19; Nesbitt 2003: 8; Langer & Benton 2006: 42; Nesbitt & Norell 2006: 19; Nesbitt 2007: 19; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 22; Irmis *et al.* 2007a: 39). Ordered.
 89. Sacral vertebrae, extent of fusion: absent or limited to centra (0); extensive, zygapophyses completely fused (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).

90. Sacral vertebrae, form of centrum rims: prominent, individual sacral well demarcated (0); reduced, individual sacral poorly demarcated and entire structure cylindrical (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
91. Caudal vertebrae, midcaudal elements, accessory anterior projection on neural spine: absent (0); present (1). (Benton & Clark 1988; Juul 1994: 34; Benton 1999: 20; Benton & Walker 2002: 48; Benton 2004: 37; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 21)
92. Cervical ribs, length and shape: long and slender (0); short and stout (1). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Juul 1994: 26; Benton 1999: 17; Benton 2004: 33; Irmis *et al.* 2007a: 37)
93. Sacral ribs, anteroposterior length: long, forming broad plate that expands laterally in dorsal view (0); short, forming a waisted projection in dorsal view (1). (Nesbitt 2003: 7; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 24)
94. Sacral ribs, first rib, location of articulation on ilium: midsection of iliac blade (0); anterior end of preacetabular process (= 'anterior crest') (1). (Nesbitt 2003: 15)
95. Sacral ribs, form and articulation of first rib with ilium: plate-like, contacts ilium in straight parasagittal articulation (0); distal end slightly dorsally expanded relative to shaft (1); entire rib dorsoventrally expanded and contacts ilium in C-shaped articulation (2). (Langer & Benton 2006: 44; Irmis *et al.* 2007a: 40)
96. Dorsal osteoderms: present, with a single osteoderm or osteoderm pair per vertebra (0); present, with multiple osteoderms per vertebra (1); absent (2). (Gauthier 1986; Sereno & Arcucci 1990: 7, 8; Sereno 1991a: 12, 22; Parrish 1993: 5; Juul 1994: 14, 15; Bennett 1996: 60, 61; Benton 1999: 72; Nesbitt 2003: 1; Irmis *et al.* 2007a: 120; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 33)
97. Dorsal osteoderms, texture: smooth (0); sculptured (1). (Parrish 1993: 16; Benton 1999: 73; Benton & Walker 2002: 56; Benton 2004: 95; only character in Benton (1999) not used by Nesbitt & Norell (2006) and Nesbitt (2007)).
98. Forelimb, length relative to hindlimb: greater than (0) or less than (1) 60%. (Gauthier 1986; Sereno 1991a: BB; Juul 1994: 45; Bennett 1996: 107; Novas 1996: 37; Benton 1999: 24; Benton 2004: 43; Irmis *et al.* 2007a: 45)
99. Scapula, depth of distal expansion: less (0) or greater (1) than 2.5 times narrowest region of shaft. New character, see Appendix S1 and Figure 4.
100. Scapula-coracoid, notch on dorsal margin between scapula and coracoid: absent or small (0); present and large (1). (Parrish 1993: 14; Benton 1999: 23; Benton 2004: 42; Irmis *et al.* 2007a: 43)
101. Coracoid, position of contribution to glenoid: at same level (0) or ventral (1) to scapular glenoid. New character, see Appendix S1 and Fig. 4.
102. Coracoid, postglenoid process: absent (0); present and small (1); present and hypertrophied (2). (Irmis *et al.* 2007a: 44). Ordered.
103. Interclavicle: present (0); absent (1). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990: 9; Sereno 1991a: 23; Juul 1994: 44; Bennett 1996: 59; Benton 1999: 22; Benton 2004: 39; Irmis *et al.* 2007a: 42)
104. Clavicle: present (0); rudimentary or absent (1). (Gauthier 1986; Sereno & Arcucci 1990: 10; Sereno 1991a: 24; Bennett 1996: 104; Benton 1999: 21; Benton & Walker 2002: 49; Benton 2004: 38; Irmis *et al.* 2007a: 41)
105. Humerus, width of proximal end: greater (0) or less (1) than twice midshaft width. New character, originally described by Nesbitt (2007).
106. Humerus, form of medial margin under inner tuberosity: confluent with shaft (0); strongly arched and angled approximately 45 degrees to shaft (1). (Sereno & Arcucci 1990: 11; Sereno 1991a: 4; Bennett 1996: 65)
107. Humerus, extent of deltopectoral crest: less than (0) or greater than (1) 35% of the length of the bone. (Gauthier 1986; Novas 1993: 2; Juul 1994: 59; Novas 1996: 22; Benton 1999: 26; Sereno 1999: 8; Benton 2004: 45; Ezcurra 2006: 169; Langer & Benton 2006: 49; Irmis *et al.* 2007a: 47)
108. Humerus, form of deltopectoral crest: rounded (0); subrectangular, with angular corners (1). (Sereno & Arcucci 1990: 12; Sereno 1991a: 25; Novas 1992: 1; Juul 1994: 51; Bennett 1996: 108; Benton 1999: 25; Benton 2004: 44; Irmis *et al.* 2007a: 46)
109. Manual digits IV and V: elongated, 3+ and 3 phalanges, respectively (0); reduced, IV shorter than metacarpal III and with three or fewer phalanges and V with two or fewer phalanges (1). (Gauthier 1986; Novas 1992: 8; Novas 1993: 15; Novas 1996: 23; Benton 1999: 30; Sereno 1999: 9; Benton 2004: 49; Irmis *et al.* 2007a: 58)
110. Acetabulum, antritrochanter for articulation with the femur: absent or restricted to ischium (0); present on both ilium and ischium, with an overall kidney shape (1). (Benton 1999: 35; Benton 2004: 54; Irmis *et al.* 2007a: 66; originally noted by Sereno *et al.* 1993)
111. Ilium, ratio of blade length to depth above acetabulum: less than (0) or greater than (1) 4.5 (Benton & Clark 1988; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 26).
112. Ilium, form of dorsal margin: straight or convex (0); concave and saddle-shaped (1). New character, see Appendix S1 and Figure 4.

113. Ilium, form of the ventral margin of the acetabular contribution: convex, acetabulum closed (0); straight or concave, acetabulum slightly perforate (1); straight or concave, acetabulum completely open (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Novas 1992: 9; Novas 1993: 16; Juul 1994: 60; Bennett 1996: 111; Novas 1996: 25; Benton 1999: 34; Benton & Walker 2002: 52; Nesbitt 2003: 13; Benton 2004: 53; Langer & Benton 2006: 69; Ezcurra 2006: 197; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 29; Irmis *et al.* 2007a: 65). Ordered.
114. Ilium, ridge extending from the dorsal margin of the acetabulum: absent (0); present and extending dorsally (1); present, extending anteriorly onto the preacetabular process (2). (Parrish 1993: 32; Juul 1994: 39; Benton 1999: 31; Nesbitt 2003: 12, 14; Irmis *et al.* 2007a: 62; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 28;)
115. Ilium, ridge extending from the dorsal margin of the acetabulum, orientation at its dorsal termination: oriented anteriorly only (0); oriented anteriorly and posteriorly (1). New character, see Appendix S1.
116. Ilium, length of preacetabular process: shorter (0) or equal or longer (1) than postacetabular process. (Nesbitt 2007: 83)
117. Ilium, form of preacetabular process: large and deep (0); small, shallow, and finger-like (1). New character, see Appendix S1 and Fig. 4.
118. Ilium, preacetabular process, extent of anterior margin: terminates posterior (0) or anterior (1) to anterior margin of pubic peduncle. (Irmis *et al.* 2007a: 61; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 27)
119. Ilium, deep fossa on preacetabular process: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007: p. 48).
120. Ilium, form of the ventral margin of the postacetabular process: unsculptured or excavated by a small furrow (0); excavated by a deep cavity (1); excavated by a brevis fossa (*sensu* Novas 1992, 1996) (2). (Gauthier 1986; Novas 1992: 15; Novas 1993: 17; Juul 1994: 47; Novas 1996: 26; Benton 1999: 32; Sereno 1999: 10; Benton 2004: 51; Ezcurra 2006: 206; Irmis *et al.* 2007a: 63; Nesbitt 2007: 32)
121. Ilium, lamina of bone connecting preacetabular and postacetabular processes and rising dorsally above each: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
122. Pubis, form: plate-like (0); rod-like and curved posteriorly (1); rod-like and straight (2). (Ezcurra 2006: 217)
123. Pubis, length: shorter than ischium (0); longer than ischium but shorter than three times acetabulum diameter (1); longer than three times acetabulum diameter (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno 1991a: 13; Novas 1992: 6; Novas 1993: 6; Juul 1994: 32, 35; Bennett 1996: 76; Novas 1996: 13; Benton 1999: 36, 37; Benton & Walker 2002: 53, 54; Nesbitt 2003: 18; Benton 2004: 55; Ezcurra 2006: 212; Irmis *et al.* 2007a: 68; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 31). Ordered.
124. Pubis, form of posterior portion of acetabular margin: continuous with anterior margin and forms articular surface for femur (0); recessed from anterior margin and forms nonarticular surface (1). (Sereno & Arcucci 1990: 13; Sereno 1991a: 14; Bennett 1996: 77; Benton 1999: 38; Benton & Walker 2002: 55; Benton 2004: 56; Irmis *et al.* 2007a: 70)
125. Pubis, ridge on the lateral surface: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
126. Pubis, extent of medioventral lamina (obturator flange): extensive, measuring approximately entire length of bone (0); reduced, measuring approximately 50–70% length of bone (1); very reduced, measuring less than 50% length of bone (2). New character, see Appendix S1 and Fig. 4. Ordered.
127. Pubis, form of distal end: unexpanded or slightly expanded (0); expanded into small pubic boot (1); expanded into large pubic boot with a posterior projection (2); expanded into large pubic boot that is greater than 1/3 length of the shaft (3). (Juul 1994: 68; Benton 1999: 39; Nesbitt 2003: 10; Irmis *et al.* 2007a: 72; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 32)
128. Ischium, anteroposterior length of shaft: greater or equal (0) or less than (1) length of pubis. New character, see Appendix S1.
129. Ischium, form of medioventral lamina (obturator process): well-developed, plate-like, and dorsoventrally deep (0); reduced, restricted to proximal third of bone, and dorsoventrally shallow (1). (Novas 1992: 10; Novas 1993: 18; Bennett 1996: 74 in part; Novas 1996: 27; Ezcurra 2006: 224; Irmis *et al.* 2007a: 74)
130. Ischium, form of distal end: plate-like (0); rod-like with no distal expansion (1); expanded into ischial boot (2); expanded into large ischial boot with prominent posterior projection (3). (modified from Nesbitt 2003: 9)
131. Femur, shape of head in lateral view: rounded (0); hook-shaped (1). (Irmis *et al.* 2007a: 80)
132. Femur, form of head: confluent with shaft (0); slightly offset from shaft by a ventral notch (1); distinctly offset from shaft, with an angular mesiodistal corner (2). (Benton & Clark 1988; Novas 1992: 11; Novas 1993: 19; Juul 1994: 61; Benton 1999: 41; Benton 2004: 60; Irmis *et al.* 2007a: 81; Weinbaum & Hungerbühler 2007: 34)
133. Femur, angle of head relative to shaft: less than 45 degrees (0); greater than 45 degrees (1). (Ezcurra 2006: 231)

134. Femur, emargination on the anterolateral side of the femoral head: absent (0); present (1). (Irmis *et al.* 2007a: 82)
135. Femur, shape of proximal articular surface: oval or wedge-shaped (0); subtriangular, due to straight anterior and posterior faces and tapering lateral corner (1). (Ezcurra 2006: 232; Irmis *et al.* 2007a: 79)
136. Femur, extent of smooth articular surface for acetabulum: restricted to the proximal portion of the head (0); extends ventrally under head (1). (Benton 1999: 42; Benton 2004: 61; Irmis *et al.* 2007a: 86; originally described by Sereno & Arcucci 1994)
137. Femur, transverse groove on proximal articular surface: absent (0); present and shallow (1); present and deep (2). (Ezcurra 2006: 233)
138. Femur, medial margin in proximal view, tubera for femoral head ligaments: two well-defined medial tubera (0); single well-defined medial tuber (1); tubera absent, medial margin of femur gently convex (2). (Novas 1993: 20; Novas 1996: 28; Sereno 1999: 12; Ezcurra 2006: 234). Ordered.
139. Femur, form of anteromedial tuber on medial margin in proximal view: small and conical (0); large and hook-like (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
140. Femur, tuber on lateral margin in proximal view: present (0); absent (1). (Irmis *et al.* 2007a: 85)
141. Femur, fossa trochanterica (groove inset on posterolateral corner of proximal surface): absent or shallow (0); present and distinct (1). (Novas 1993: 3; Novas 1996: 7; Benton 1999: 43; Benton 2004: 63; Ezcurra 2006: 235; Irmis *et al.* 2007a: 83)
142. Femur, cranial (= lesser) trochanter: absent (0); present (1). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Novas 1992: 3; Juul 1994: 42; Bennett 1996: 80; Novas 1996: 8, 29; Benton 1999: 45; Benton 2004: 64; Ezcurra 2006: 238)
143. Femur, trochanteric shelf: absent (0); present (1). (Novas 1992: 2; Novas 1993: 33; Novas 1996: 9; Ezcurra 2006: 239)
144. Femur, greater trochanter, form of dorsal margin: rounded (0); angular, approaching 90 degrees (1). (Sereno 1999: 11; Ezcurra 2006: 237i; originally described by Sereno *et al.* 1993)
145. Femur, fourth trochanter: present (0); absent (1). (Sereno 1991a: 35; Juul 1994: 4; Bennett 1996: 81; Novas 1996: 35; Benton 1999: 44; Irmis *et al.* 2007a: 88)
146. Femur, fibular condyle, size compared to tibial condyle: smaller (0); larger (1). (Irmis *et al.* 2007a: 91)
147. Femur, groove between lateral condyle and fibular condyle: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
148. Tibia, length: less than or equal (0) or greater (1) than length of femur. (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990: 16; Sereno 1991a: 27; Juul 1994: 48; Bennett 1996: 113; Benton 1999: 40; Benton 2004: 59; Ezcurra 2006: 230; Irmis *et al.* 2007a: 78)
149. Tibia, cnemial crest: absent or very low (0); present and projecting anteriorly (1); present and projecting anterolaterally (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Novas 1992: 4; Novas 1993: 4; Juul 1994: 43; Bennett 1996: 82; Novas 1996: 10; Benton 1999: 46; Sereno 1999: 13; Benton 2004: 65; Ezcurra 2006: 246; Irmis *et al.* 2007a: 93)
150. Tibia, fibular crest: absent (0); present (1). New character, originally described by Nesbitt (2007).
151. Tibia, form of lateral surface of the distal end: flat (0); excavated by a groove (1). (Novas 1992: 5; Novas 1993: 5; Novas 1996: 12)
152. Tibia, median crest on posterior surface of distal end: absent (0); present (1). (Irmis *et al.* 2007a: 95)
153. Tibia, extent of posterior process for articulation with astragalus: at same level as distal anterior surface (0); projecting ventrally (1). (Novas 1989: 8; Novas 1992: 12; Juul 1994: 62; Novas 1996: 30; Benton 1999: 48; Benton 2004: 67; Ezcurra 2006: 252; Irmis *et al.* 2007a: 96)
154. Tibia, form of distal end: unexpanded and rounded (0); transversely expanded and subrectangular (1). (Gauthier 1986; Benton 1999: 47; Benton 2004: 66; Irmis *et al.* 2007a: 94)
155. Tibia, form of posteromedial corner in distal view: smoothly rounded (0); squared off, forming a right or obtuse angle, due to presence of posterolateral flange (1). (Novas 1993: 21; Novas 1996: 11)
156. Fibula, width of distal end compared to proximal end: slightly narrower (0); equal to or greater (1); much narrower, fibula tapering distally, with distal end width less than 50% proximal end width (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990: 18; Sereno 1991a: 6; Juul 1994: 49; Bennett 1996: 84, 114; Benton 1999: 49; Benton 2004: 69; Irmis *et al.* 2007a: 99)
157. Fibula, form of anterior trochanter: absent or low crest (0); large rugosity (1). (Sereno & Arcucci 1990: 17; Sereno 1991a: 5; Bennett 1996: 83; Benton 2004: 68)
158. Astragalus and calcaneum, fusion: absent (0); coossified together with other crurotarsal elements (1); coossified and other crurotarsal elements free (2). (Irmis *et al.* 2007a: 104)
159. Astragalus and calcaneum, form of articulation: flat (0); concavoconvex, with concavity on calcaneum (1); concavoconvex, with concavity on astragalus (2). (Sereno & Arcucci 1990: 22; Sereno 1991a: 19;

- Parrish 1993: 13; Juul 1994: 13; Bennett 1996: 88; Nesbitt 2003: 21)
160. Astragalus, anterolateral process, orientation of contact with calcaneum: ventral, astragalus overlaps calcaneum (0); lateral, astragalus abuts calcaneum (1). (Sereno 1999: 15; originally described by Sereno *et al.* 1993)
161. Astragalus, size of ventral astragalocalcaneal articular facet: smaller (0) or equal or greater (1) than dorsal facet. (Sereno & Arcucci 1990: 23; Sereno 1991a: 11; Bennett 1996: 89; Benton 1999: 50; Benton 2004: 70)
162. Astragalus, anterior ascending process: absent (0); present but small and anterolaterally located (1); present and pyramid-shaped, anteriorly located, and articulating with a flat descending process of the tibia (2). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Novas 1989: 3, 9; Novas 1992: 7; Novas 1993: 7, 22; Bennett 1996: 117; Novas 1996: 14; Benton 1999: 52; Sereno 1999: 14; Benton 2004: 73; Ezcurra 2006: 265, 268; Irmis *et al.* 2007a: 102). Ordered.
163. Astragalus, posterior ascending process: absent (0); present (1). (Irmis *et al.* 2007a: 103)
164. Astragalus, form of articular facet for tibia: simple concave structure (0); flexed (1). (Sereno & Arcucci 1990: 20; Sereno 1991a: 7; Parrish 1993: 26; Juul 1994: 28; Bennett 1996: 85; Benton 1999: 51; Benton 2004: 72; Irmis *et al.* 2007a: 100)
165. Astragalus, extent of articular facet for fibula: occupies more (0) or less (1) than 20% of the transverse width of the bone. (Langer & Benton 2006: 94)
166. Astragalus, form of anteromedial corner: squared off or rounded (0); prominent and offset, forms acute angle (1). (Novas 1989: 2; Juul 1994: 55; Novas 1996: 1; Benton 1999: 54; Benton 2004: 75; Irmis *et al.* 2007a: 105)
167. Astragalus, form of posterior margin: excavated, with concave non-articular surface (0); straight or slightly convex (1). New character, originally described by Langer & Benton (2006).
168. Astragalus, groove on posterior surface: present (0); absent (1). (Sereno & Arcucci 1990: 21; Sereno 1991a: 28; Bennett 1996: 119; Benton 1999: 53; Benton 2004: 74)
169. Calcaneum, transverse width of distal articular surface: greater than (0) or less than (1) 35% that of astragalus. (Gauthier 1986; Novas 1989: 4; Juul 1994: 56; Bennett 1996: 116; Novas 1996: 2; Benton 1999: 56; Benton 2004: 77; Irmis *et al.* 2007a: 106)
170. Calcaneum, form of fibular facet: gently convex (0); hemicylindrical 'pulley' (1); concave or flat (2). (Novas 1989: 10; Sereno & Arcucci 1990: 25; Sereno 1991a: 8; Novas 1992: 12; Parrish 1993: 3; Juul 1994: 27, 63; Bennett 1996: 91; Novas 1996: 31; Benton 1999: 55, 63; Benton 2004: 76, 84; Ezcurra 2006: 273; Irmis *et al.* 2007a: 113)
171. Calcaneum, tuber: present and large (0); rudimentary or absent (1). (Gauthier 1986; Novas 1989: 7; Sereno & Arcucci 1990: 27; Sereno 1991a: 29; Juul 1994: 52; Bennett 1996: 120; Benton 1999: 57; Benton 2004: 78; Irmis *et al.* 2007a: 107)
172. Calcaneum, tuber, proportions: deeper than wide (0); wider than deep (1). (Sereno & Arcucci 1990: 30; Sereno 1991a: 9; Parrish 1993: 4; Juul 1994: 29; Benton 1999: 59; Benton 2004: 80; Irmis *et al.* 2007a: 109)
173. Calcaneum, tuber, form of distal end: unexpanded (0); flared (1). (Sereno & Arcucci 1990: 28; Sereno 1991a: 10; Parrish 1993: 10; Juul 1994: 30; Benton 1999: 60; Benton 2004: 81; Irmis *et al.* 2007a: 110)
174. Calcaneum, tuber, dorsoventrally aligned median depression on distal end: absent (0); present (1). (Parrish 1993: 21; Juul 1994: 72; Benton 1999: 61; Benton 2004: 82; Irmis *et al.* 2007a: 111)
175. Distal tarsal 4, transverse width: greater (0) or subequal (1) to width of distal tarsal 3. (Sereno 1991a: 30; Juul 1994: 53; Bennett 1996: 121; Benton 1999: 64; Benton 2004: 88; Irmis *et al.* 2007a: 114)
176. Distal tarsal 4, form in proximal view: ornamented by raised ridge (0); flat or convex (1). (Novas 1993: 23; Novas 1996: 32; Ezcurra 2006: 276)
177. Distal tarsal 4, size of articular surface for metatarsal V: occupies nearly entire lateral surface (0); limited to half or less lateral surface (1). (Sereno 1991a: EE; Novas 1996: 3; Benton 1999: 65; Benton 2004: 89; Irmis *et al.* 2007a: 115)
178. Metatarsus, form: broad weight-bearing structure, with metatarsals II-IV less than four times as long as broad (0); elongated, with metatarsals II-IV greater than four times as broad (1). (Gauthier 1986)
179. Metatarsus, configuration: metatarsals divergent from ankle, shafts of individual elements not in close contact (0); compact, with metatarsals I-IV tightly bunched (1). (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990: 32; Sereno 1991a: 31; Juul 1994: 50; Bennett 1996: 124; Benton 1999: 66; Benton 2004: 90; Irmis *et al.* 2007a: 117)
180. Metatarsal I, length: less than (0) or greater than (1) 85% length of metatarsal III. (Sereno 1991a: 36; Novas 1996: 36; Benton 1999: 68; Benton 2004: 92; Irmis *et al.* 2007a: 119)
181. Metatarsal I, midshaft diameter: equal to or greater (0) or less than (1) midshaft diameters of metatarsals II-IV. (Sereno 1991a: GG; Juul 1994: 58; Novas 1996: 5; Benton 1999: 67; Benton 2004: 91; Irmis *et al.* 2007a: 117)

182. Metatarsal II, length: shorter (0) or equal to or longer (1) than metatarsal IV. New character, originally described by Langer & Benton (2006: p. 317).
183. Metatarsal III, length: less than (0) or greater than (1) 40% length of tibia. (Gauthier 1986; Benton & Clark 1988; Sereno & Arcucci 1990: 33; Sereno 1991a: 32; Juul 1994: 54; Bennett 1996: 125; Benton 1999: 69; Benton 2004: 93; Irmis *et al.* 2007a: 120)
184. Metatarsal IV, form of distal end: sigmoidally curved lateral to shaft (0); straight and in line with shaft (1). (Novas 1996: 15; Sereno 1999: 18; Ezcurra 2006: 282; originally described by Sereno *et al.* 1993)
185. Metatarsal V, midshaft diameter: equal to or greater (0) or less (1) than midshaft diameter of metatarsals II-IV. (Sereno 1991a: GG; Parrish 1993: 35; Juul 1994: 58; Novas 1996: 5; Benton 1999: 67; Benton 2004: 91; Irmis *et al.* 2007a: 118)
186. Metatarsal V, form of articular surface for distal tarsal 4: angled relative to shaft, resulting in a laterally divergent metatarsal V with a hooked proximal end (0); parallel to shaft, resulting in an unhooked metatarsal V that is parallel to or deflected behind the remaining metatarsals (1). (Sereno 1991a: FF; Juul 1994: 57; Novas 1996: 4; Benton 1999: 70; Benton 2004: 94; Irmis *et al.* 2007a: 123)
187. Pedal unguals, shape: mediolaterally compressed (0); dorsoventrally compressed (1). New character, originally noted by Nesbitt (2007).

ANEXO 2

Matriz modificada por Mastrantonio (2011) de Brusatte *et al.* (2011), com a inclusão de do material CPEZ-239b.

Qianosuchus:

0000110110000001011111000??0?0000?00????01000?00?020?0?????????????????00?0
0?1100??00??00??00??00?110?000000??101??00100010??100020000?0?????????????
????00??01??001?0?0010110??0?00?00000

Arizonasaurus:

0000110100?????????11010000011??0000001000?00000?00?0?00011?000010000000
00?010110101011111??1122??1?0000?????01012101000012102101200000010000000
000????0????????????????????????? ??????????????

Batrachotomus:

000111010100020?001111?001110000010101010101101010?00000??1000200100010
100000000000111000?012?1?1111?00100?010011000000211021002000000100000
000??00000001101??????????10110??00?0?0000

Bromsgroveia:

??
??????1?111??112??????????????011121010110??????1??00????????000?????????
??

Effigia:

00100101000122011010110100011000000201101000000000?2111010?110211?1??02
0111110100010011211??11?2?10011?010???10012010111121123112121010101100
00?01?0110000000101001100001????0000101110101?????1101010010

Fasolasuchus

00??01?????00100001111?0000??000??0
00000000111??0????10????????????????????????????????1?2????0110000?001000010???
????1101010010000010111???????????????

Lotosaurus:

0001110010012101100011?100001000010?0101000000?00020000???1000?01????21
100000001001011110?11102?0????0000000100121000101?????????00000011?00000
0010000?0010110??????10000000101001?????????

Poposaurus:

??0??????0??000
001100112110?1112?11????0000?0101210011102210220120200101000000000000?
1?000??01010011000010111???????????????

Postosuchus:

00010101111001100001100011101?010000001001110110130?00001000120010??001
00?00000000001100011001??01011??010000100110000002210220020000001000000
0001000100001001010011000010111??00000?10000

Prestosuchus:

?101110111000110000111?00111000000010101011110001010000???1001?0??0??01
0000??0000001110001?00111?01110001?0?01002?0000002??0210020000001000000
000000000000110101001000001011000000000010000

Rauisuchus:

??0??1??1????1000??1?0000?????????0??0?1?10?000?????0????????????????000
000000001010001?001?1?1?1?????????0100110000001?1020????????????????????00
?00001101010010000???????????????????????

Saurosuchus:

0100010111100110000011100001000100000101000110001010000000000020010000
000??000000001010000100110?00?????????0100110000002?1021002000000?????00
?00?00?1?00?11010100100000101110000000100000

Shuvosaurus:

00100101000121?1100?10110001110000020110100000000022111010111021111??02
0111111000010??211??1112??0001??1000?100120101111121123112121010101100
0010100110000?001010011000010110?000101110101

