

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**UM NOVO ESPÉCIME DE LORICATA (ARCHOSAURIA: PSEUDOSUCHIA)  
PROVENIENTE DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINQUÁ (Zona de  
Associação de *Dinodontosaurus*), BACIA DO PARANÁ: DESCRIÇÃO,  
TAXONOMIA E CONSIDERAÇÕES FILOGENÉTICAS**

**TESE DE DOUTORADO**

**Lúcio Roberto da Silva**

**Santa Maria, RS, Brasil.**

**2017**

**Lúcio Roberto da Silva**

**UM NOVO ESPÉCIME DE LORICATA (ARCHOSAURIA: PSEUDOSUCHIA)  
PROVENIENTE DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINIQUÁ (Zona de  
Associação de *Dinodontosaurus*), BACIA DO PARANÁ: DESCRIÇÃO,  
TAXONOMIA E CONSIDERAÇÕES FILOGENÉTICAS**

Tese apresentada ao Curso de Doutorado do  
Programa de Pós Graduação em Biodiversidade  
Animal, Área de Concentração em Paleozoologia  
de Vertebrados, da Universidade Federal de Santa  
Maria (UFSM, RS), como requisito parcial da  
obtenção de grau de **Doutor em Ciências  
Biológicas Área Biodiversidade Animal**

**Orientador: Prof. Dr. Sérgio Dias da Silva**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2017**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

da Silva, Lúcio Roberto  
UM NOVO ESPÉCIME DE LORICATA (ARCHOSAURIA:  
PSEUDOSUCHIA) PROVENIENTE DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-  
CHINIQUÁ (Zona de Associação de Dinodontosaurus), BACIA  
DO PARANÁ: DESCRIÇÃO, TAXONOMIA E CONSIDERAÇÕES  
FILOGENÉTICAS / Lúcio Roberto da Silva.- 2017.  
174 p.; 30 cm

Orientador: Sérgio Dias da Silva  
Coorientador: Marco Aurélio de Gallo França  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa  
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de  
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2017

1. Um novo espécime de Loricata 2. Sequência  
Pinheiros-Chiniquá I. Dias da Silva, Sérgio II. de  
Gallo França, Marco Aurélio III. Título.

**Lúcio Roberto da Silva**

UM NOVO ESPÉCIME DE LORICATA (ARCHOSAURIA: PSEUDOSUCHIA)  
PROVENIENTE DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINIQUÁ (Zona de Assembleia  
*Dinodontosaurus*), BACIA DO PARANÁ: DESCRIÇÃO, TAXONOMIA E  
CONSIDERAÇÕES FILOGENÉTICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em  
Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa  
Maria (UFSM, RS), comor equisito parcial para a  
obtenção do título de **Doutor em Biodiversidade Animal**

**Aprovada em 25/05/2017:**

**COMISSÃO EXAMINADORA:**

---

**Sérgio Dias da Silva, Dr (UFSM)**

(Presidente/Orientador)

---

**Marco Brandalise de Andrade, Dr (PUC-RS)**

---

**Felipe Lima Pinheiro, Dr (UNIPAMPA)**

---

**Átila Augusto Stock da Rosa, Dr (UFSM)**

---

**Max Cardoso Langer, Dr (USP-Ribeirão Preto-SP)**

**SANTA MARIA, MAIO, 2017.**

## AGRADECIMENTOS

Quero agradecer, de uma maneira muito especial, à minha família, à minha mãe Lorena por todo o apoio, educação, amizade e amor dado durante toda a minha vida. Obrigado mãe por nunca ter me deixado desistir de estudar, te amo! Ao meu querido pai José Eloi, que infelizmente não está mais aqui comigo materialmente, mas que está sempre nos meus pensamentos e no meu coração. Se hoje sou biólogo e apaixonado pela natureza e por todas as coisas “simples” da vida, devo muito a ti, meu pai. Ao meu irmão Paulo César pela amizade de sempre e as conversas durante os churrascos de domingo, que jamais esquecerei. Ao meu sobrinho (irmão) Lucas Rosa da Silva por fazer parte de tudo.

À minha esposa Andréa pela cumplicidade, amor, paciência e compreensão em meio às dificuldades dessa caminhada que se chama pós-graduação (Eu não me aguentaria Andrea... Te amo!). Ao meu enteado Eduardo pela amizade e carinho.

Aos demais familiares que tocaram por mim, em especial, ao meu primo Fábio de Oliveira Silva (*in memoriam*).

E de uma forma muito, mas muito especial aos meus filhos Andrei e Luna (ainda na barriga da mamãe), que mudaram a minha vida para melhor. O pai ama vocês de todo o coração!

Aos meus colegas de laboratório, Cristian Pacheco, Rodrigo Muller (meu segundo co-orientador), Eduardo Neves, Ane Pavanatto, Gianfrancis Ugalde e Jorge Peixoto por toda a ajuda, amizade e pelas conversas de “desabafo” devido aos problemas em comum. Não diferente ao meu colega de mestrado e amigo Alex Schiller Aires, hoje na PUC.

Ao Professor André Borba pela leitura crítica e sugestões feitas no capítulo 7 e 8.

Ao secretário do PPGBA Sidnei Santos da Cruz, por toda a competência, paciência e boa vontade em me ajudar com as milhares de dúvidas ao longo do curso. Profissional exemplar!

Aos meus colegas e amigos da Universidade Luterana do Brasil e da Faculdade América do Sul (Novo Cabrais-RS).

Meu orientador Sérgio Dias da Silva pela orientação, ensinamentos, confiança e paciência durante toda a caminhada, incluindo o mestrado.

Meu co-orientador Marcos A G França, por ter me dado um “norte”, nas questões mais específicas do meu trabalho.

E devo agradecer muito as pessoas que foram fundamentais na minha vida profissional e também pessoal. Meus amigos, Sérgio Furtado Cabreira, Pedro Lucas Porcela Aurélio, Dilma Machado e Fernando Bernal. Cada um do seu jeito e de diferentes formas me ajudaram a tornar realidade o sonho de ser Paleontólogo. Sem vocês eu não teria conseguido. Ao Professor Pedrinho Michelin (*in memoriam*) pela amizade, todas as conversas e ensinamentos passados a mim.

**Às vezes ouço passar o vento; e só de  
ouvir o vento passar, vale a pena ter  
nascido.**

**Fernando Pessoa**

## RESUMO

### UM NOVO ESPÉCIME DE LORICATA (ARCHOSAURIA: PSEUDOSUCHIA) PROVENIENTE DA SEQUÊNCIA PINHEIROS-CHINQUÁ (ZA *Dinodontosaurus*), BACIA DO PARANÁ: DESCRIÇÃO, TAXONOMIA E CONSIDERAÇÕES FILOGENÉTICAS

AUTOR: LÚCIO ROBERTO DA SILVA

ORIENTADOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA

CO-ORIENTADOR: MARCO AURÉLIO DE GALLO FRANÇA

Os “rauisúquios” são um importante grupo de pseudossúquios amplamente distribuídos no Planeta durante o Mesotriássico, atualmente excetua-se a Antártida e a Austrália. A presente tese apresenta a descrição e estudos filogenéticos de um novo espécime pertencente a “Rauisuchia” coletado no sítio do Posto de Gasolina (sequência Pinheiros-Chiniquá) em Dona Francisca-RS, região central do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Esse novo material (ULBRA-PVT-281) é representado por um crânio completo e articulado, aparato hióide e os seguintes elementos pós-cranianos: coluna cervical acompanhada de seus respectivos osteodermas, vértebras dorsais e caudais, um osteoderma dorsal, costelas, gastrálias, cintura escapular e um membro posterior direito completo. A análise filogenética corroborou ULBRA-PVT-281 como um novo exemplar de *Prestosuchus chiniquensis*. A descrição osteológica mostrou a presença de um forâmen subnarial bem definido entre o pré-maxilar e a maxila. A importância filogenética dessa estrutura foi avaliada em Archosauria. Para isso, foi criado um novo caractere relacionado à forma e a posição dessa estrutura modificando matriz previamente publicada por outros autores. Os resultados mostraram uma nova condição anatômica presente tanto em *Prestosuchus chiniquensis* quanto em *Saurosuchus galilei* (ambos provenientes da América do Sul), porém sem posicioná-los como táxons irmãos. O segundo artigo teve, como foco a descrição completa de ULBRA-PVT-281 e análise filogenética. Quatro abordagens metodológicas diferentes foram realizadas sendo que as duas primeiras (com algoritmos de parcimônia) não alteraram topologias previamente publicadas de “Rauisuchia” em artigos recentes, de modo que “Rauisuchia” não foi suportado como um grupo monofilético. A terceira abordagem (pesagem ponderada) posicionou ULBRA-PVT-281 (juntamente com os demais *P. chiniquensis*) como táxon irmão de *Saurosuchus galilei*, hipótese sugerida, mas não suportada no primeiro artigo. Na quarta análise, nós constringimos *Prestosuchus* and *Saurosuchus* como grupo táxons irmãos, a análise revelou um Archosauria melhor resolvido, sendo necessário somente um passo a mais (1332 steps on 90 MPTs). Os resultados apontam para a necessidade de futuros esforços de pesquisa para investigar as relações entre *P. chiniquensis* e *S. galilei*, para aumentar o nosso conhecimento sobre esses importantes predadores triássicos.

Palavras chave: Sequência Pinheiros-Chiniquá, Loricata, *Prestosuchus chiniquensis*



## ABSTRACT

### A NEW SPECIMEN OF LORICATA (ARCHOSAURIA: PSEUDOSUCHIA) PROCEEDING OF PINHEIROS-CHINIQUÁ SEQUENCE (A Z *Dinodontosaurus*) PARANÁ BASIN: DESCRIPTION, TAXONOMY AND PHYLOGENETIC REMARKS

AUTHOR: LÚCIO ROBERTO DA SILVA  
ADVISOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA  
CO-ADVISOR MARCO AURÉLIO DE GALLO FRANÇA

“Rauisuchia” is an important group of pseudosuchians widely distributed on the planet during the Meso-Triassic actually except for Antarctica and Australia. This present thesis presents the description and phylogenetic studies of a new specimen belonging to the Rauisuchia collected at the Posto de Gasolina outcrop (Pinheiros-Chiniquá sequence) in Dona Francisca-RS, central region of the Rio Grande do Sul State, Brazil. This new material (ULBRA-PVT-281) is represented by a complete and articulated skull, hyoid apparatus and the following post-cranial elements: cervical column together with respective osteoderms, dorsal and caudal vertebrae, one dorsal osteoderm, dorsal, gastralia, ribs shoulder girdle and a right complete forelimb. The phylogenetical analysis supports ULBRA-PVT-281 as a new specimen of *Prestosuchus chiniquensis*. The osteological description shows the presence of a quiet defined subnarial foramen between the premaxillar and the maxilla. The phylogenetic significance of this structure was evaluated in Archosauria. In order to do so, a new character was created, relating both shape and position of this structure, modifying a dataset previously published by other authors. The results had shown a new anatomical condition shared between *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei* (both from South America), but not recovered as sister taxa. The second paper aims the description of ULBRA-PVT-281, and subsequent phylogenetical analysis. Four methodological approaches were carried out, the first two (with parsimonious algorithm) did not change the topology previously published for Rauisuchia, in recent papers, so what “Rauisuchia” was not supported as a monophyletic group. The third one (implied weight) recovered ULBRA-PVT-281 (nested together other *P. chiniquensis* specimens) as the sister taxon of *Saurosuchus galilei*, a hypothesis suggested in the first article but not supported in that contribution. In the fourth analysis, we added the constrain of *Prestosuchus* and *Saurosuchus* as sister groups, and resulting in a better resolved Archosauria, needing only one more step (1332 steps on 90 MPTs). The results showed that future research efforts should be carried out in order to investigate the close relations between *P. chiniquensis* and *S. galilei*, and also to increase our knowledge about these important Triassic predators.

Key words: Pinheiros Chiniquá sequence, Loricata, *Prestosuchus chiniquensis*

## LISTA DE FIGURAS

### TEXTO INTEGRADOR

Figura 1. Cladograma simplificado mostrando as relações filogenéticas dos Tetrápodes, incluindo Archosauria (Modificado de Brusatte 2012)\_\_\_\_\_ 17

Figura 2. Exemplos da diversidade morfológica dos “rauisúquios”, exemplificada por: **A.** *Saurosuchus galilei* (imagem modificada de Mastrantônio, 2010); **B.** *Effigia okeeffeae* (imagem retirada de Nesbitt, 2007); **C.** *Arizonasaurus babbitti* (imagem retirada de NESBITT, 2005). As figuras estão normatizadas, e as escalas possuem a medida de 0,5 m\_\_\_\_\_ 18

Figura 3. Distribuição de “Rauisuchia” no Pangeia durante o Triássico (período no qual possuem distribuição restrita). Modificado de Lautenschlager & Desojo (2011)\_\_\_\_\_ 19

Figura 4. Cladograma mostrando as relações filogenéticas da análise de Brusatte et al., (2010), com o consenso dos 70 cladogramas mais parcimoniosos (747 passos, CI= 0.31, RI=0.68). Os números próximos aos cladogramas são referentes às porcentagens de bootstrap/valor de suporte Bremer (Retirado de Brusatte et al., 2010)\_\_\_\_\_ 24

Figura 5. Cladograma mostrando as relações de Arcosauriformes proposta por Nesbitt (2011), consensus de 360 MPTs (77 táxons, 412 caracteres). Numeração, valores do suporte Bremer (Retirado de Nesbitt, 2011)\_\_\_\_\_ 25

Figura 6. Versão simplificada de consenso estrito de 90 árvores mais parcimoniosa mostrando os maiores cladogramas em um contexto estratigráfico (Retirado de Butler, 2014)\_\_\_\_\_ 27

Figura 7. Esquema evolutivo dos arcossaurios, baseado na evolução do tornozelo e suas implicações nos padrões posturais retirado de Raugust, 2014 (figura adaptada a partir de CHATTERJEE, 1982). Legendas: MP, articulação mesotarsal primitiva (*e.g.* *Proterosuchus*); CN, articulação “crocodilo-normal” (*e.g.* popossaurídeos); CR, articulação “crocodilo-reversa” (*e.g.* *Riojasuchus*); MA, articulação mesotarsal avançada (dinossaurios); MA-R, articulação mesotarsal avançada reversa (*Allosaurus*); MA-N, articulação mesotarsal avançada normal (*e.g.* *Albertosaurus*). À direita estão as posturas associadas com a estrutura do tornozelo correspondente. Abreviaturas: **as**, astrágalo; **ca**, calcâneo; **T**, tibia; **F**, fíbula\_\_\_\_\_ 34

Figura 8. Estratodendrograma modificado de Chatterjee (1982). Semelhante ao modelo de Bonaparte (1981), que havia reconhecido *Poposaurus* como um Rauisuchia, Chatterjee (1982) interpretou a família Poposauridae, junto aos Rauisuchidae, como representantes da infraordem Rauisuchia. Modificado de Chatterjee, 1982 (Retirado de Raugust, 2014)\_\_\_\_\_ 34

Figura 9. Mapa geológico da Bacia do Paraná mostrando as áreas de ocorrência de suas seis unidades alostratigráficas e idades relativas (modificado de MILANI et al., 2007). Retirado de Raugust (2014)\_\_\_\_\_ 43

Figura 10. Representação comparativa de cinco propostas estratigráficas referentes ao Triássico sul-rio-grandense. Gamermann (1973) relatou como ausentes no RS as camadas do Rio do Rasto. Contudo Schneider et al. (1974) assumiram o retorno das camadas Rio do Rasto, do Grupo Passa Dois, em sua coluna estratigráfica. Andreis et al. (1980) fizeram referência a um possível contato da base da Fm. Sanga do Cabral (que tinha idade compreendida entre Permiano Superior e Triássico Médio) com as camadas vermelhas da Fm. Rio do Rasto em furos de sondagem. Faccini (1989), a modelo dos autores supracitados, reconheceu a presença da Fm. Rio do Rasto no Estado baseado na estratigrafia de seqüências. Modificado de Faccini (1989). Legendas: Fm: formação; inf: inferior; JUR: Jurássico; M.a.: milhões de anos; PERM: Permiano. Retirado de Raugust (2014)\_\_\_\_\_45

Figura 11. Carta bioestratigrafica das faunas terrestres triássicas do Gondwana mostrando ZA *Riograndia*; ZA *Dinodontosaurus* (sensu Barberena et al., 1985); ZA *Santacruzodon* (sensu Abdala & Ribeiro, 2010); ZA *Hyperodapedon* (Sensu Abdala et al., 2001). Ans, Anisian; AZ, Assemblage Zone; Crn, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Mad, Madagascar; Nor, Noriano; Ol, Olenekiano; Rht, Retico; S. Africa, South Africa. Modificado de Abdala and Ribeiro (2010). Escala do tempo geológico baseado em Gradstein & Ogg (2004). Retirado de Soares et al., (2011)\_\_\_\_\_50

Figura 12. Proposta bioestratigráfica apresentada por Zeffass et al., (2003) modificada por Horn et al., (2014)\_\_\_\_\_51

Figura 13. Crono e bioestratigrafia modificado de Zeffass et al., (2003) e Horn et al., (2014). Datações radiométricas de 236, 231.4 e 225. 9 Ma correspondente a primeira metade da Formação Chañares (Marsicano et al., 2015), a base da Formação Ischigualasto e a base da Formação Los Colorados (Martínez et al., 2013). Retirado de Romo-de-Vivar-Martínez et al., 2016)\_\_\_\_\_52

Figura 14. Imagem mostrando a disposição de ULBRA-PVT-281, ainda no bloco de rocha no campo\_\_\_\_\_53

Figura 15. Desenho esquemático mostrando as principais estruturas anatômicas preservadas em ULBRA-PVT-281. Abreviações: C, crânio; CO, coracóide; E, escápula; F, fíbula; GST, gastralias; M, mandíbula; O, osteodermas; TRS, tarsais; U, ulna; VC, vértebra cervical; VD, vértebra dorsal. (Crédito da figura: Rodrigo Temp Müller)\_\_\_\_54

Figura 16. Mapa mostrando a localidade onde foi encontrado ULBRA-PVT-281, em Dona Francisca interior do Estado do Rio Grande do Sul\_\_\_\_\_54

Figura 17. Consenso estrito de 81 árvores mais parcimoniosas mostrando a nova distribuição do novo caracter dentre as unidades taxonômicas terminais. Números associados representam valores de “Bootstrap” e suporte “Bremer” (entre parênteses)\_\_\_\_\_163

Figura 18. Resultado de análises cladísticas usando constrição de grupos (constrain). A, B, C, Reanálise da matriz original de Butler *et al.* (2014), sendo (A) sem constrain, (B), com cosntrain entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, e (C) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios; D, E, F, matriz de Butler *et al.* (2014) com modificações nos estados de caracter para alguns táxons e usando a codificação original destes autores para *Prestosuchus* ("Old Combined *Prestosuchus*"), sendo (D) sem constrain, (E), com cosntrain entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, e (F) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios; G, H, I, matriz de Butler *et al.* (2014) com modificações nos estados de caracter para alguns táxons e usando a codificação modificada neste artigo para I ("new Combined *Prestosuchus*"), sendo (G) sem constrain, (H), com cosntrain entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, e (I) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios. \_\_\_\_\_ 165

## ARTIGO 1

Figure 1 - Schematic drawing of ULBRA-PVT-281, a complete skull and a partial postcranial skeleton. Abbreviations: clv, clavicle; co, coracoid; cv, cervical vertebra; f, fibula; gst, gastralia; hu, humerus; lj, lower jaw; ost, osteoderm; rb, rib; sc, scapula; sk, skull; t, tibia; trs, tarsus; tv, trunk vertebra. \_\_\_\_\_ 82

Figure 2 - Location of the "Posto de Gasolina Site" in the municipality of Dona Francisca in the Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. Geological units according to Zerfass *et al.* (2007). \_\_\_\_\_ 82

Figure 3 - Stratigraphic framework of the Triassic package from southern Brazil showing the *Riograndia* AZ; *Hyperdapedon* AZ; *Santracruzodon* AZ; *Dinodontosaurus* AZ; and *Procolophon* AZ. *Rauisuchian* outline in black indicates *Prestosuchus chiniquensis* level. Modified from Zerfass *et al.* (2003), Desojo *et al.* (2011) and Horn *et al.* (2014). Geological timescale follows Gradstein *et al.* (2012). \_\_\_\_\_ 83

Figure 4 - Photograph and interpretative drawing depicting the rostral region of ULBRAPVT-281. Abbreviations: d, dentary; mx, maxilla; pmg, premaxillar groove; pmx, premaxilla; sf, subnarial foramen. Scale bar equals 10 cm. \_\_\_\_\_ 84

Figure 5 - Schematic drawing depicting the rostral region of selected archosauriforms in left lateral view. The subnarial fenestra is depicted in black. a, *Prestosuchus chiniquensis* ULBRA-PVT-281; b, *Saurosuchus galilei*; c, *Luperasuchus fractus*; d, *Decuriasuchus quartacolonias*; e, *Postosuchus kirkpatricki*; f, *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0629-T; g, *Shansisuchus shansisuchus*; h, *Herrerasaurus ischigualastensis*; i, *Batrachotomus kupferzellensis*. \_\_\_\_\_ 85

Figure 6 - Simplified strict consensus of 81 MPTs depicting the distribution of the new character among the OTUs. Numbers associated with nodes represent Bootstrap values and Bremer support (between parenthesis)\_\_\_\_\_86

## ARTIGO 2

Figure 1. Photography showing of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) material in the rock block (A) and the location of the “Posto de Gasolina Site” in the municipality of Dona Francisca in the Rio Grande do Sul State, Southern Brasil (B)\_\_\_\_\_146

Figure 2. Stratigraphic framework of the Triassic Package from southern Brazil showing the vertebrate assemblage zone and depositional sequences. The age (Ma) of the column according Gradstein et al. (2012). Chrono and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. (2003) and Horn et al.(2014). The radiometric datings of 236, 231.4 and 225.9 Ma correspond to the first half of the Chañares Formation (Marsicano et al. 2015), the base of the Ischigualasto Formation, and the base of Los Colorados Formation (Martínez et al. 2013), respectively. Modified of Romo-de-Vivar-Martínez et al. (2016)\_\_\_\_\_147

Figure 3. Skull of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in right view. Abbreviations: an, angular; d, dentary; f, frontal; hy, hyoid; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxilla; n, nasal; o, osteoderm; pf, prefrontal; pmx, premaxilla; pmxg, po, postorbital; premaxillary groove; q, quadrate; qj, quadratojugal; sa, surangular; sf, subnarial foramen; scl, sclerotic ring; sq, squamosal; ul, ulna. Scale bar 50 cm\_\_\_\_\_148

Figure 4. Skull of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in ventral view. Abbreviations: d, dentary; h, hyoid; j, jugal; qj, quadratojugal; o, osteoderm; pm, premaxilla; pmx, m, maxilla. Scale bar 50cm\_\_\_\_\_149

Figure 5. Cervical serie of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: c, centrum; ns, neural spine; o, osteoderm; np, neural process; rb, rib. Scale bar 50 cm\_\_\_\_\_150

Figure 6. Truncal region of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: c, centrum; dp, diapophysis; g, gastralia; ifl, infradiapophyseal laminae; n, neural spine; rb, rib; pp, parapophysis; pz, postzigapophysis. Scale bar 50 cm\_\_\_\_\_151

Figure 7. Pectoral girdle of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: an, anterior notch; cf, coracoid foramen; cl, clavicle; co, coracoid; gf, glenoid fossa; i, interclavicle; sc, scapula; sgl, supraglenoid lip; sl, sharp leading. Scale bar 50 cm\_\_\_\_\_152

Figure 8. Right Femur of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in A-B anterior and posterior views; C-D medial and lateral views. Abbreviations: fc, fibular condyle; gt, greater trochanter; lc, lateral condyle; pf, popliteal fossa; tc, tibial condyle; 4t, four trochanter. Scale bar 50 cm\_\_\_\_\_153

Figure 9 Righth Tibia, Fibula and pes of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral view. Abbreviations: as, astragalus; cal, calcaneum; f, fibula; ph, falanges; t, tibia; mt, metatarsal. Scale bar 50cm\_\_\_\_\_154

Figure 10. Abbreviated strict consensus tree of the first analysis depicting the phylogenetic position of ULBRA-PVT-281 and the other specimens of *Prestosuchus*. Numbers on nodes represent Bremer support values (left) and Bootstrap values (right)\_\_\_\_\_155

Figure 11. Results of phylogenetic analizis using the constrain of groups. A, B, C, Reanalysis of original data matrix of Butler *et al.* (2014), (A) without constrain, (B), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (C) with constrain between taxa considered as “rauisuchians”; D, E, F, Butler`s matrix with modifications in state of character for some taxa and using original coding by Butler et al., (2014) to *Prestosuchus* ("Old Combined *Prestosuchus*"), being (D) without constrain, (E), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (F) with constrain between taxa considered as rauisuchians; G, H, I, Butler`s matrix with modifications in the characters for some taxa using a modified coding in this contribution to I ("new Combined *Prestosuchus*"), being (G) without constrain, (H), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (I) with constrain between taxa considering as rauisuchians\_\_\_\_\_156

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Listagem das diferentes espécies de raiisúquios e poposaurideos descritas até o presente momento (Modificado de Gower, 2000)\_\_\_\_\_20

**Tabela 2.** Tabela explicitando os diferentes espécimens de *Prestosuchus chiniquensis* já publicados na literatura.\_\_\_\_\_42

**Tabela 3.** Tabela mostrando as recodificações dos táxons realizadas nas análises filogenéticas da presente tese\_\_\_\_\_161

## SUMÁRIO

<b>1-APRESENTAÇÃO</b>	<b>16</b>
<b>2-INTRODUÇÃO</b>	<b>17</b>
<b>3-CONTEXTO FILOGENÉTICO DOS RAUISSÚQUIOS</b>	<b>20</b>
<b>4-BREVE HISTÓRICO DE PESQUISA DOS RAUISSÚQUIOS</b>	<b>28</b>
<b>5- ALGUMAS CONSIDERAÇÕES SOBRE A POSTURA E LOCOMOÇÃO DOS RAUISSÚQUIOS</b>	<b>38</b>
<b>6-O HISTÓRICO DE PESQUISA DOS RAUISSÚQUIOS NO RIO GRANDE DO SUL</b>	<b>40</b>
<b>7-CONTEXTO GEOLÓGICO</b>	<b>42</b>
<b>8-CONTEXTO BIOESTRATIGRÁFICO</b>	<b>47</b>
<b>9-MATERIAIS E MÉTODOS</b>	<b>52</b>
<b>9.1-Materiais</b>	<b>52</b>
<b>9.2-Métodos</b>	<b>53</b>
<b>10-OBJETIVOS</b>	<b>55</b>
<b>10.1-Objetivos específicos</b>	<b>55</b>
<b>11-PRIMEIRO ARTIGO</b>	<b>56</b>
<b>12-SEGUNDO ARTIGO</b>	<b>87</b>
<b>13-DISCUSSÃO</b>	<b>158</b>
<b>14-CONCLUSÕES</b>	<b>166</b>
<b>15-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>167</b>







## 1- APRESENTAÇÃO

A presente Tese está estruturada de acordo com as normas da Universidade Federal de Santa Maria (MDT), sendo composta por um texto integrador, dois artigos (com a formatação específica dos periódicos escolhidos para submissão) e conclusões.

O texto integrador apresenta uma breve contextualização sobre o histórico de pesquisa a cerca dos “rauissúquios” já descritos, principalmente das espécies encontradas no Triássico do Rio Grande do Sul, assim como as discussões existentes sobre as controversas filogenias desse importante grupo de arcossauros.

O artigo 1 apresenta a descrição do pré-maxilar e do maxilar de um novo espécime de *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281). O artigo apresenta ainda, a confirmação da presença de um foramen subnarial nessa espécie e a importância dessa estrutura para a filogenia de Archosauria. Além disso, uma nova estrutura é descrita, o entalhe premaxilar (premaxillary groove), não mencionada ainda em outros rauissúquios. Esse artigo já foi publicado no periódico Anais da Academia Brasileira de Ciências.

O artigo 2 trata da descrição completa do espécime ULBRA-PVT-281, que é constituído de um crânio completo e articulado e material pós-craniano incompleto. O pós-cranio de ULBRA-PVT-281 apresenta a região cervical, parte da cintura escapular, região dorsal e o membro posteriore direito. Apresenta ainda uma análise filogenética incluindo um conjunto representativo de pseudossúquios, na intenção de verificar o status taxonômico do espécime descrito e seu posicionamento dentro dos Loricata.

## 2- INTRODUÇÃO

Os arcossauros constituem um grupo bastante diverso, que inclui crocódilomorfos, dinossauros, aves e também muitos outros grupos restritos ao Mesozóico (GOWER & SCHOCH, 2009). Archosauria divide-se em duas linhagens principais. A primeira, que leva aos crocodilos (= Pseudosuchia, *sensu* NESBITT, 2011) e a segunda, que leva aos dinossauros (= Ornithodira GAUTHIER, 1986), (Fig.1). De acordo com Gauthier & Padian (1985) Pseudosuchia inclui todos os arcossauros mais próximos dos crocodilos do que das aves. Mais recentemente, Sereno (2005) definiu Pseudosuchia como um clado de base estemática que inclui *Crocodylus niloticus*, mas não *Passer domesticus*.

Dentre os Pseudosuchia destaca-se “Rauisuchia”, o qual inclui todos os táxons geralmente inseridos em Rauisuchidae, Prestosuchidae, Pposauridae e Chatterjeeidae (GOWER & SCHOCH, 2002; NESBITT et al., 2013).

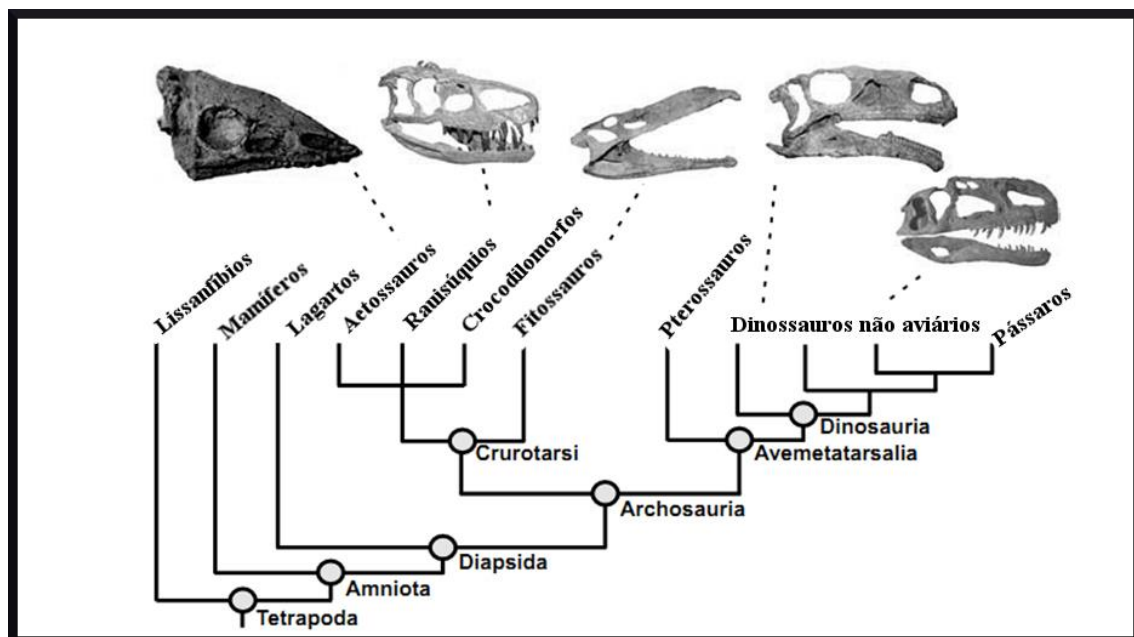


Fig 1. Cladograma simplificado mostrando as relações filogenéticas dos Tetrápodes, incluindo Archosauria (Modificado de BRUSATTE, 2012). Aqui, Crurotarsi é usado em lugar de Pseudosuchia.

Os “rauissúquios” foram pseudossúquios carnívoros amplamente distribuídos no Planeta durante o Período Triássico, atualmente sem registro fóssil na Antártida e na

Oceania. Em termos paleoecológicos, eram predadores do topo da cadeia alimentar em ecossistemas continentais (FRANÇA et al., 2011; NESBITT et al., 2013; RAUGUST, 2014; LACERDA et al., 2016). . Apresentavam variadas morfologias e chegaram a alcançar mais de sete metros de comprimento (Fig. 2) (NESBITT et al., 2013).

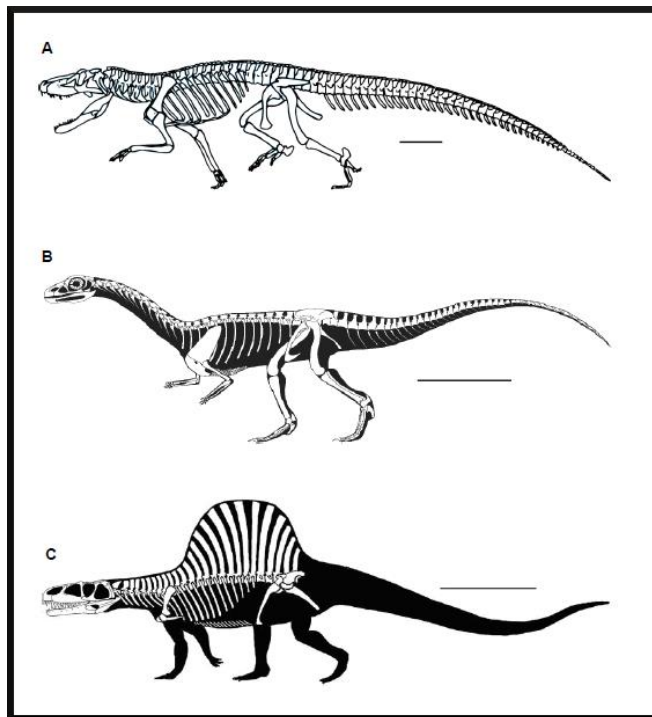


Fig 2. Exemplos da diversidade morfológica dos “rauissúquios”, exemplificada por: **A.** *Saurosuchus galilei* (imagem modificada de Sereno, 1991 retirado de Raugust, 2014); **B.** *Effigia okeeffeae* (imagem retirada de NESBITT, 2007); **C.** *Arizonasaurus babbitti* (imagem retirada de NESBITT, 2005). As figuras estão normatizadas, e as escalas possuem a medida de 0,5 m.

Em relação ao registro na América do Sul, os “rauissúquios” podem ser encontrados no Brasil e na Argentina. No Brasil, são representados por *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938, *Procerosuchus celer* Huene 1938, *Decuriasuchus quartacolonía* França et al., 2011, (Sequência Pinheiros-Chiniquá, Ladiniano, Zona de Associação de *Dinodontosaurus*), *Dagasuchus santacruzensis* Lacerda et al., 2015 (Sequência Santa Cruz, base do Carniano, Zona de Associação de *Santacruzodon*) e *Rauisuchus tiradentes* Huene 1938 (Sequência Candelária, Carniano, Zona de Associação de *Hyperodapedon*), (LACERDA et al., 2016). Na Argentina estão presentes *Luperosuchus fractus* Romer 1971 (Formação Los Chañares, Triássico Médio a Superior), *Saurosuchus galilei* Reig 1959 (Formação Ischigualasto, Triássico Superior), *Fasolasuchus tenax* Bonaparte 1981 e *Sillosuchus longicervix* Alcober & Parrish, 1997 (Formação Los Colorados, Triássico Superior) (LACERDA et al., 2016). Apesar de bem

representados, a escassez de espécimes completos e ausência de uma taxonomia bem definida do grupo fizeram com que os “rauisúquios” fossem relegados a um segundo plano em estudos macroevolutivos focalizando formas Triássicas (NESBITT *et al.* 2013). Embora sejam muito frequentes no registro fóssil, apenas dez dentre os cinquenta “rauisúquios” conhecidos são constituídos de materiais realmente informativos, tanto de crânio quanto de pós-crânio (Fig. 3), (França *et al.*, 2011).

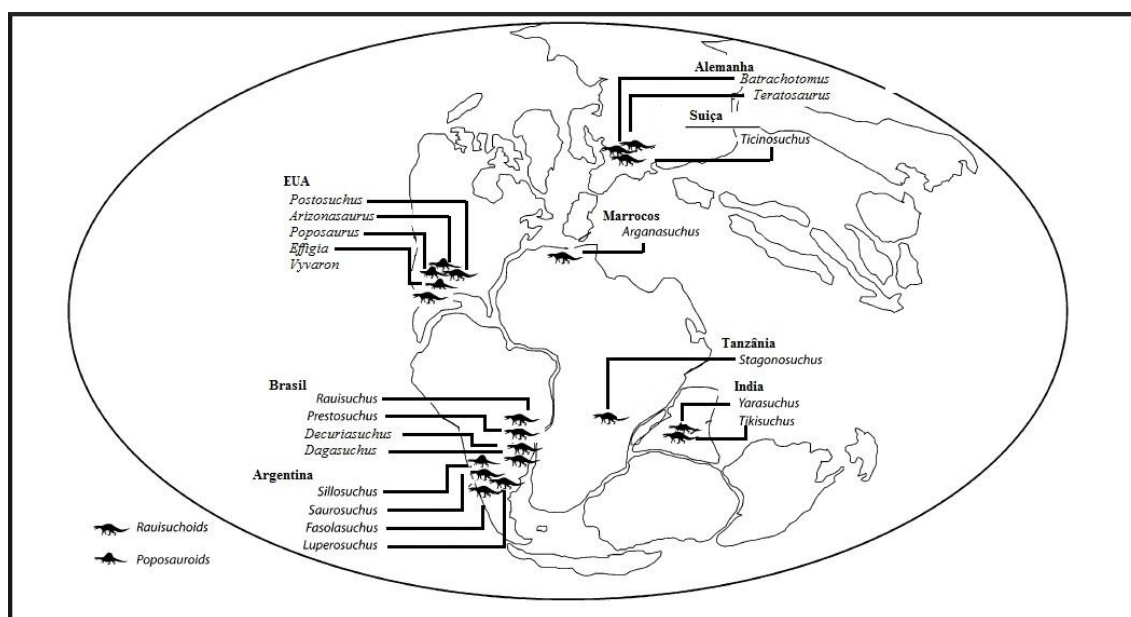


Fig 3. Distribuição cosmopolita de “Rausuchia” no Pangeia durante o Triássico (período no qual possuem distribuição temporal restrita). Modificado de Lautenschlager & Desojo (2011).

Com base nesse contexto, a presente tese de doutorado propõe a descrição e investigação filogenéticas incluindo um novo espécime de *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281), encontrado em Dona Francisca, região central do Estado do Rio Grande do Sul. O material encontra-se tombado na coleção do Laboratório de Paleontologia da Universidade Luterana do Brasil sob o número e sigla ULBRA-PVT-281.

### 3- CONTEXTO FILOGENÉTICO DOS “RAUISSÚQUIOS”

Do ponto de vista filogenético, as relações dentro do clado Pseudosuchia e principalmente os táxons atribuídos a “Rauisuchia” são ainda mal resolvidas (BRUSATTE et al., 2010). Até o presente momento, a monofilia do grupo não tem sido suportada, o mesmo se aplicando a quais famílias supostamente fariam parte dele. Entretanto, com base nas contribuições publicadas na literatura apresenta-se o quadro abaixo (Tabela 1), com as espécies atribuídas a “Rauisuchia”.

<b>Táxon</b>	<b>Autor</b>	<b>Horizonte Estratigráfico</b>	<b>Idade</b>	<b>Localização</b>
<i>Arizonasaurus babbitti</i>	Welles, 1947.	Fm. Moenkop	Eo/Meso Triássico	Arizona, EUA
<i>Arganasuchus dutuiti</i>	Jalil & Peyer, 2007	Fm. Timezgadiouine	Carniano	África (Marrocos)
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i> (ex-“ <i>Kupferzeller Rauisuchier</i> ”)	Wild, 1978a, Formalmente descrito por Gower, 1999.	Fm. Lettenkeuper	Neoladiniano	Sul da Alemanha
<i>Bromsgroveia walkeri</i>	Galton, 1985	Fm. Bromsgrove Sandst.	Anisiano	Inglaterra
<i>Dagasuchus santacruzensis</i>	Lacerda et al., 2016	Sequência Santa Cruz Z A <i>Santracruzodon</i>	Ladiniano	Sul do Brasil
<i>Decuriaschus quartacolonina</i>	França et al., 2011	Sequência Pinheiros-Chiniquá, Z A <i>Dinodontosaurus</i>	Ladiniano	Sul do Brasil
<i>Dongusuchus efremovi</i>	Sennikov, 1988	Fm. Donguz Svita	Anisiano-Eoladiniano	Oeste da Rússia
<i>Energosuchus garjainovi</i>	Ochev, 1986	Fm. Bukobay Svita	Meso-Neo Ladiniano	Oeste da Rússia
<i>Effigia okeeffeae</i>	Nesbitt & Norell, 2006	Fm. Chinle	Triássico Superior (?Rético)	EUA (Novo México)
<i>Fasolasuchus tenax</i>	Bonaparte, 1981	Fm. Los Colorados (La Esquina)	Neonoriano	Noroeste da Argentina
<i>Fenhosuchus cristatus</i>	Reig, 1964	Fm. Ehrmayng Superior	Triássico Médio	Ásia (China)
<i>Hoplitosuchus rauii</i>	Huene, 1938a;	Sequência	Carniano	Sul do Brasil

		Candelária Z A Hyperodapedon		
<i>Heptasuchus clarki</i>	Dawley et al. 1979	Fm. Popo Agie	Meso- Neocarniano	Wyoming, EUA
<i>Hypselorhachis mirabilis</i>	Charig, 1966	Membro Lifua, Fm. Manda	Triássico Médio: ?Anisiano Superior	África (Tanzânia)
<i>Jaikosuchus magnus</i>	Sennikov, 1990	Horizonte Yarenga	Olenekiano	Oeste da Rússia
<i>Jushatyria vjushkovi</i>	Kalandadze & Sennikov, 1985	Fm. Bukobay Svita	Meso- Neoladiniano	Oeste da Rússia
<i>Lotosaurus adentus</i>	Zhang, 1975	Fm. Batung	Triássico Médio	Ásia (China)
<i>Luperosuchus fractus</i>	Romer, 1971 <sup>a</sup>	Fm. Chañares	Carniano	Noroeste da Argentina
<i>Postosuchus kirkpatricki</i>	Chatterjee, 1985	Grupo Dockum	Mesocarnian o/ Noriano	Sudoeste, EUA
<i>Postosuchus alisonae</i>	Peyer et al., 2008	Associação de litofacies II	Neocarniano – Eonoriano	Carolina do norte, EUA
<i>Polonosuchus silesiacus</i> ( <i>ex- Teratosaurus silesiacus</i> )	Sulej, 2005	Fm. Krasiejów	Neocarniano	Europa Central (Polônia)
<i>Poposaurus langstoni</i> ( <i>ex- parátipo de Postosuchus; ex- Lythrosuchus langstoni</i> )	Chatterjee, 1985; Long & Murry, 1995 Weinbaum & Hungerbühler, 2007	Grupo Dockum	? Meso Carniano	Texas, EUA
<i>Poposaurus gracilis</i>	Mehl, 1915	Fm. Popo Agie	Meso- Neocarniano à Eonoriano	SW Estados Unidos
<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	Huene, 1938 <sup>a</sup>	Sequência Pinheiros-Chiniquá, Z A Dinodontosaurus	Ladiniano	Sul do Brasil
<i>Prestosuchus loricatus</i>	Huene, 1938 <sup>a</sup>	Sequência Pinheiros-Chiniquá, Z A Dinodontosaurus	Ladiniano	Sul do Brasil
<i>Procerosuchus celer</i>	Huene, 1938 <sup>a</sup>	Sequência Pinheiros-Chiniquá, Z A Dinodontosaurus	Ladiniano	Sul do Brasil
<i>Qianosuchus mixtus</i>	Li et al., 2007	Fm. Guanling	Triássico Médio (Anisiano)	Ásia (China)Ásia
<i>Rauisuchus tiradentes</i>	Huene, 1938 <sup>a</sup>	Sequência Candelária Z A Hyperodapedon	Carniano	Sul do Brasil
<i>Saurosuchus galilei</i>	Reig, 1961	Fm. Ischigualasto	Carniano	Noroeste da



				Argentina
<i>Sillosuchus longicervix</i>	Alcober & Parrish, 1997	Fm. Ischigualasto	Carniano	Noroeste da Argentina
<i>Shuvosaurus inexpectatus</i> ( <i>ex-Chatterjeea elegans</i> ). <i>Um possível terópode</i>	Chatterjee, 1993	Grupo Dockum.	Eo/Mesocarniano-Eonoriano	Sudoeste EUA
<i>Stagonosuchus nyassicus</i>	Huene, 1938b;	Fm. Manda	Anisiano	África (Tanzânia)
<i>Teratosaurus suevicus</i>	Meyer, 1861	Fm. Stubensandstein	Noriano	Sul da Alemanha
<i>Ticinosuchus ferox</i>	Krebs, 1965	“Grenzbitumenhorizont” equivalentes	Anisiano/Ladiniano	Suíça e Norte da Itália
<i>Tikisuchus romeri</i>	Chatterjee & Majumdar, 1987	Fm. Tiki	Carniano	(Índia Central)
<i>Tsylmosuchus jakovlevi</i>	Sennikov, 1990	Vetluga Super-(Horizonte)	Olenekiano	Oeste da Rússia
<i>Tsylmosuchus samariensis</i>	1995Sennikov, 1990	Vetluga Super-(Horizonte)	Olenkiano	Oeste da Rússia
<i>Tsylmosuchus donensis</i>	Sennikov, 1990	Horizonte Yarenga	Olenekiano	Oeste da Rússia
<i>Vytshegdosuchus zheshartensis</i>	Sennikov, 1988	U. Yarenga (Horizonte)	Neo - Olenekiano	Oeste da Rússia
<i>Vjushkovisaurus berdjanensis</i>	Ochev, 1982	Fm. Donguz Svita	Anisiano-Eoladiniano	Oeste da Rússia
<i>Vivaron haydeni</i>	Lessner et al., 2016	Fm. Chinle	Meso Noriano	Ásia (China)
<i>Xilousuchus sapingensis</i>	Wu, 1981	Fm. Heshanggou	Olenekiano ou Eoanisiana	Ásia (China)
<i>Yarasuchus deccanensis</i>	Sen, 2005	Fm. Yerrapalli	Anisiano	Ásia (Índia)

Em contribuições recentes, o termo “Rauisuchia” é usado entre aspas. As relações de parentesco entre as formas tradicionalmente consideradas como “rauissúquios” sempre geraram dúvidas e grande discussão em torno desse tema. Entretanto, com base em várias propostas filogenéticas desenvolvidas nas últimas décadas, dois cenários distintos foram apresentados (PARRISH, 1993; GOWER, 2002; NESBITT, 2011; NESBITT & NOREL, 2006; WEINBAUM & HUNGERBÜLER, 2007; BRUSATTE et al., 2010). No primeiro, os crocodilos estariam relacionados com os rauissúquios, da mesma forma que aves e dinossauros. Dentro desse grupo maior, estariam incluídos os poposaurídeos e outras formas relacionadas a *Poposaurus*, como por exemplo, *Sillosuchus*, *Shuvosaurus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus* e *Effigia*. Além disso, *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus*, *Batrachotomus*, *Saurosuchus* e *Ticinosuchus*, podem formar sucessivos grupos irmãos de Crocodylomorpha (WEINBAUM & HUNGERBÜLER, 2007). Adicionalmente, podem não estar diretamente relacionadas entre si, dentro de Suchia

(PARRISH, 1993; GOWER, 2002; NESBITT, 2011). Já um segundo cenário, os rauissúquios formariam um grupo natural que não incluiria os crocodilos atuais ou outras formas já excluídas de sua classificação, como dinossauros e aves (BRUSATTE et al., 2010; NESBITT, 2011). Assim, seriam reconhecidos subgrupos, um deles formado pelos popossaurídeos, um segundo pelos rauissuquídeos e um possível terceiro pelos prestossuquídeos constituído por *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Saurosuchus* (BRUSATTE et al., 2010). Apesar das variações nos gêneros, neste segundo cenário os rauissúquios teriam surgido de uma única raiz evolutiva (BRUSATTE et al., 2010). Entretanto, parece ser mais adequada a análise de Nesbitt (2011), a qual destaca “Rauisuchia” como parafilético em relação à Crocodylomorpha e apresenta uma análise mais robusta e com um número maior de táxons. De fato, as duas contribuições mais completas (BRUSATTE et al., 2010; NESBITT, 2011), que abarcam o maior número de táxons e caracteres anatômicos, mostram relações filogenéticas muito distintas.

De acordo com Brusatte et al., (2010) Rauisuchia é um grupo monofilético. Nessa filogenia, *Prestosuchus chiniquensis* apresenta relação de táxon irmão com *Batrachotomus kupferzellensis* e ambas mais derivadas que *Saurosuchus galilei*, mais basal. As três formariam o clado Prestosuchidae, grupo irmão de Rauisuchidae. Prestosuchidae + Rauisuchidae seriam grupo irmão do clado não nomeado que inclui sucessivamente *Arganasuchus* (mais basal), *Fasolasuchus* e *Stagonosuchus* + *Ticinosuchus* (mais derivados). Esses três grupos formariam o clado mais inclusivo Rauisuchioidea, por sua vez grupo irmão de Puposauroidea. Rauisuchioidea + Puposauroidea formaria Rauisuchia que, como já mencionado, foi recuperado como monofilético nesse trabalho. Por sua vez Rauisuchia se apresentaria como grupo irmão de um clado não nomeado que inclui *Revueltosaurus* + Ornithosuchidae. Rauisuchia e *Revueltosaurus* + Ornithosuchidae tem relação de grupo irmão com Aetosauria (mais basal) e *Gracilisuchus* e *Erpetosuchus* + Crocodylomorpha (mais derivados). Esses dois clados não nomeados formariam o grupo mais inclusivo denominado Suchia. Suchia + Fitosauria formariam uma das duas ramificações de Archosauria, os Pseudosuchia denominados Crurotarsi nesse trabalho) (Fig. 4)

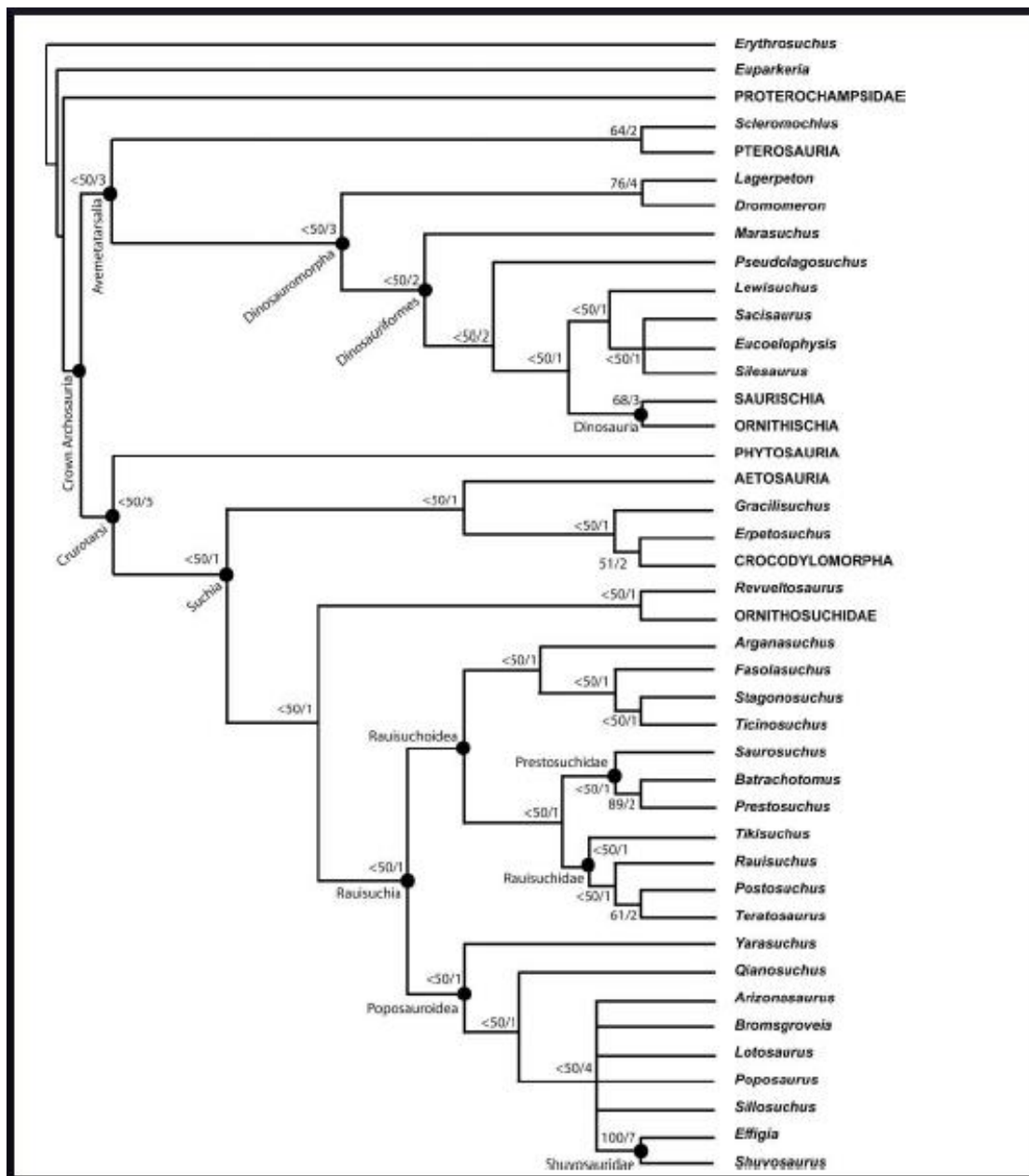


Fig 4. Cladograma mostrando as relações filogenéticas da análise de Brusatte et al., (2010), com o consenso dos 70 cladogramas mais parcimoniosos (747 passos, CI= 0.31, RI=0.68). Os números próximos aos clados são referentes às porcentagens de bootstrap/valor de suporte Bremer (Retirado de BRUSATTE et al., 2010).

A análise de Nesbitt (2011) suporta o monofiletismo de Loricata [que inclui *Prestosuchus* (mais basal) e *Rauisuchus* + duas espécies de *Polonosuchus* em uma tricotomia], mas não de “Rauisuchia”. Rauisuchidae Huene, 1938 foi recuperado como grupo irmão de Crocodylomorpha, enquanto que os demais “rauissúquios” (sucessivamente *Prestosuchus*, *Saurosuchus Batrachotomus*, e *Fasolasuchus*, e) mais

Rauischidae foram recuperados como sucessivamente parafiléticos em relação à Crocodylomorpha (Fig. 5). Nesse trabalho, Loricata é suportado pelas seguintes sinapomorfias: quatro dentes premaxilares (6 - 1); uma crista sobre a superfície lateral do processo ventral do squamosal (51 - 1); processo do squamosal presente e perfurando a fenestra temporal inferior; órbita alta e estreita (142 - 1); inserção para o músculo *iliofibularis* próximo ao ponto médio entre as extremidades proximal e distal da fíbula (340 - 1); superfície articular ventral do calcâneo para o tarsal 4 e a extremidade distal da tuberosidade separada por uma descontinuidade com uma fossa ventral (371 - 1); metatarsal V separada por uma superfície proximal por uma descontinuidade côncava (397 -1).

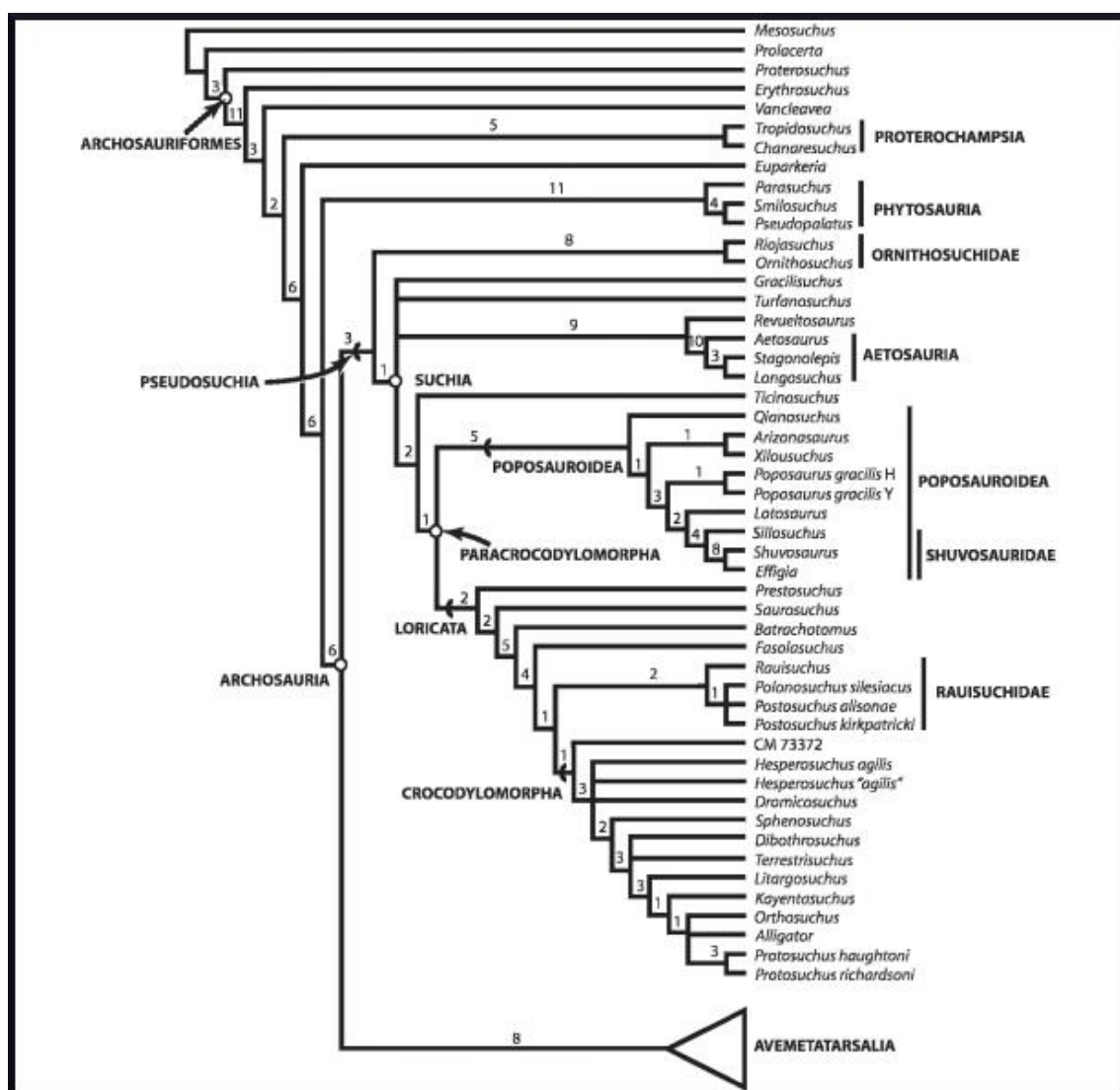


Fig 5. Cladograma mostrando as relações de Arcosauriformes proposta por Nesbitt (2011), consenso de 360 MPTs (77 táxons, 412 caracteres). Numeração, valores do suporte Bremer (Retirado de NESBITT, 2011).

Recentemente, Butler et al., (2014) modificaram a matriz de Nesbitt (2011), codificando *Gracilisuchus stipanicorum* (Argentina), *Turfanosuchus dabanensis* e *Youghesuchus sangbiensis* (China). Os resultados mostraram esses três táxons formam um clado bem suportado definido pelos autores Gracilisuchidae, o qual foi recuperado como grupo irmão do clado Paracrocodylomorpha. Gracilisuchidae + Paracrocodylomorpha foi recuperado como grupo irmão de *Revueltourus* + Aetosauria, formando o grande clado Suchia. Dada a diferença de cenários filogenéticos apresentados por esses autores e a concordância de que existe a necessidade de maiores estudos para proposição de uma proposta filogenética que traga algum consenso com relação a essa questão, “Rauisuchia” será, daqui por diante, tratado entre aspas ao longo deste texto integrador, mesmo quando tenha sido citado em trabalhos anteriores a toda essa controvérsia mais recente baseada em critérios filogenéticos. Com relação a Rauisuchidae, em ambos os cenários discutidos acima esta família se apresenta monofilética, apenas mudando o seu conteúdo taxonômico. Assim, daqui em diante a mesma é grafada sem aspas ao longo do texto.

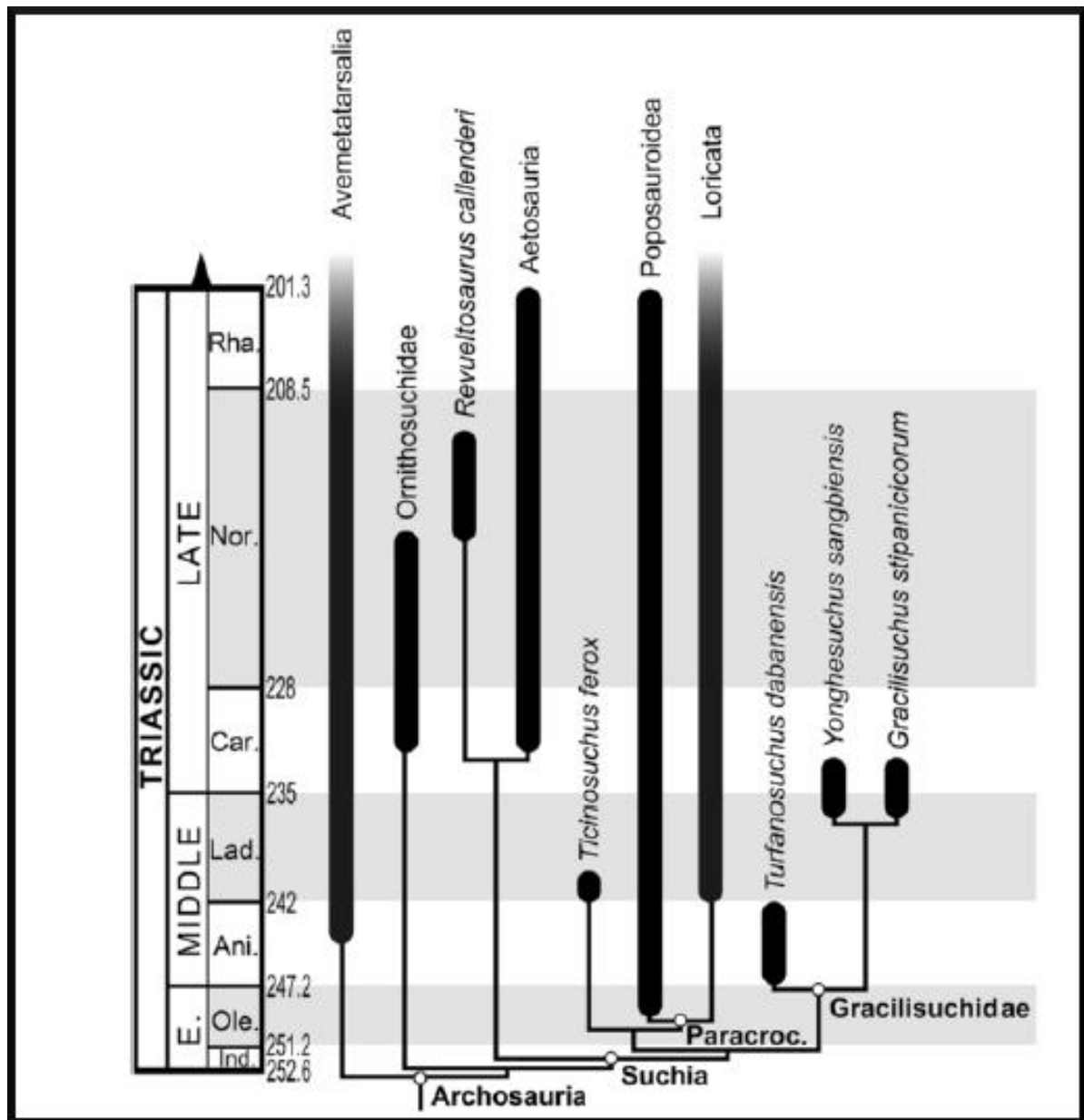


Fig 6. Versão simplificada de consenso estrito de 90 árvores mais parcimoniosa mostrando os maiores clados em um contexto estratigráfico (Retirado de BUTLER et al., 2014).

#### 4- BREVE HISTÓRICO DE PESQUISAS SOBRE OS “RAUISSÚQUIOS”

A primeira citação fazendo referência aos “rauissúquios” foi apresentada por Friedrich Von Huene em 1942. Nessa publicação Huene criou, porém sem fornecer a diagnose, a família Rausuchidae, para agrupar os grandes carnívoros encontrados no Triássico do Rio Grande do Sul durante a sua célebre expedição na região central do Estado entre 1928 e 1929, a qual resultou na descrição das espécies *Rausuchus tiradentes*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Hoplitosuchus rauri* e *Procerosuchus celer* (HUENE, 1942). Anteriormente ao trabalho de Friedrich Von Huene foram descritos *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 e *Poposaurus gracilis* Mehl (1915), atribuídos a “Rausuchia” mais tarde, assim como outros materiais descritos pelo próprio Huene (1936a, 1936b, 1938a e 1938 b). Dentre esses táxons, pode ser citada uma nova espécie para a Formação Manda da Tanzânia *Stagonosuchus nyassicus*, incorporada na família Rausuchidae em 1956 (GOWER, 2000).

Charig (1956) descreveu *Mandasuchus*, também proveniente da Formação Manda e em 1957 criou a família Prestosuchidae para incluir, além de *Mandasuchus*, *Prestosuchus*, *Spondylosoma absconditum* e *Stagonosuchus*.

Romer (1956) sugeriu que *Procerosuchus*, *Rausuchus*, *P. chiniquensis* e *P. loricatus* estariam incluídos na Família Ornithosuchidae dentro da Subordem Pseudosuchia. Entretanto, este autor não fez menção à Família Rausuchidae e acrescentou um sinal de interrogação associado aos táxons já mencionados, sem, contudo apresentar uma explicação para isso.

Reig (1959) publicou *Saurosuchus galilei* encontrado na Formação Ischigualasto na Argentina, propondo-o como um membro da Família Ornithosuchidae. Em outra contribuição, Reig (1961), revisou essa proposta e definiu que a Família Ornithosuchidae seria composta por *Rausuchus*, *Prestosuchus* e *Stagonosuchus* e *Saurosuchus* (LACERDA, 2012). Um pouco mais tarde, Krebs (1963, 1965), apresentou um estudo sobre os tarsais de *Rausuchus tiradentes* e outro descrevendo um novo “rauissúquio” *Ticinosuchus ferox*, incluído em Rausuchidae. Além disso, Reig (1959) sugeriu que os “rauissúquios” apresentavam afinidades com a Subordem Pseudosuchia (*sensu* ROMER, 1956).

Romer (1966) revisou a Família Prestosuchidae (sem, contudo, fornecer a diagnose), agrupando todos os gêneros citados por Charig (1957), excluindo desta *Spondylosoma* (MASTRANTÔNIO, 2010). Além disso, Romer apresentou a primeira proposta de divisão da Ordem Thecodontia em quatro subordens: Proterosuchia, Pseudosuchia, Aetosauria e Phytosauria.

Reig (1970) mencionou a importância dos Proterosuchia para a evolução dos arcossauros e, da mesma forma que Romer (1956), defendeu que os rauissuquídeos provavelmente teriam evoluído a partir dos euparkerídeos. Além disso, propôs que Rausuchidae era composto pelos seguintes gêneros: *Ticinosuchus*, *Fenhosuchus*, *Stagonosuchus*, *Saurosuchus*, *Prestosuchus* e *Rauisuchus* (RAUGUST, 2014).

Bonaparte (1971), baseando-se no sistema classificatório de Romer (1966, 1968), dissertou que a Infraordem Pseudosuchia seguramente teria origem em distintos integrantes de Proterosuchia e colocou dúvidas sobre a inclusão de Rausuchidae na Infraordem Ornithosuchia.

Romer (1971) com base em um grande crânio encontrado na Formação Los Chañares do Triássico Médio da Argentina propôs uma nova espécie, *Luperosuchus fractus* (PULR 04), aceita como a forma mais avançada de proterossúquio, por essa razão, integrante de Pseudosuchia na família Rausuchidae. Ainda conforme o autor nessa classificação, Rausuchidae seria sinônimo de Prestosuchidae, incluindo os gêneros *Ticinosuchus*, *Fenhosuchus*, *Shansisuchus*, *Stagonosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Rauisuchus* e *Prestosuchus*. Romer (1971) discutindo a proposta apresentada por Reig (1970), defendia que os “rauissúquios” teriam se originado a partir de um estoque basal dos pseudossúquios, levantando três argumentações: (1) eles teriam evoluído paralelamente a partir dos proterossúquios; (2) poderiam constituir-se numa linhagem estéril, sem descendentes; e (3) talvez teriam originado os Sauropoda (SILL 1974).

Charig (1972) defendeu a hipótese de que todos os arcossauros poderiam ser classificados, de acordo com características do tornozelo e pélvis, em três categorias. Essas categorias poderiam ser representadas por discretos padrões posturais: planígrados (*e.g.* Proterosuchia), mesógrados (*e.g.* pseudossúquios, aetossauros, fitossauros e Crocodylia) e ortógrados (*e.g.* dinossauros e aves). Além disso, que deveria existir uma sequência evolutiva entre esses diferentes tipos de postura, partindo de um padrão planígrado, passando então por mesógrado e, finalmente, chegando à postura ortógrada,



mais derivada. Este trabalho, apesar de não incluir espécies de “rauissúquios”, foi o primeiro a propor diferenças entre Pseudosuchia e Crocodylia em relação aos dinossauros (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA, 2012; RAUGUST, 2014).

Romer (1972) demonstrou uma preferência pelo nome Prestosuchidae em vez de Rausuchidae, justificando que o segundo termo baseava-se em *Rausuchus*, um gênero pouco conhecido. Reconheceu que os prestossuquídeos sendo possivelmente um grupo anatomicamente heterogêneo comentou que a linhagem eritrossuquídea–prestossuquídea poderia ter dado origem aos saurópodes, excluindo a possibilidade desta ter sido ancestral dos ornitísquios, crocodilianos, pterossaurios e aves. Romer (1972) ainda propôs que a família Prestosuchidae (subordem Proterosuchia) seria constituída por *Prestosuchus*, *Rausuchus*, *Saurosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, “*Mandasuchus*”, *Cuyosuchus*, *Shansisuchus*, *Hoplitosaurus* [*Hoplitosuchus*], *Fenhosuchus*, *Stagonosuchus*, *Pallisteria* e, duvidosamente, *Spondylosoma*, colocando, também de modo duvidoso, o gênero *Procerosuchus* dentro da família Proterochampsidae.

Fazendo uma análise comparativa tendo como base os trabalhos de Romer (1971, 1972) foi possível observar um problema de classificação envolvendo os pseudossúquios e proterossúquios. Tal problema foi atribuído à falta de consenso nas propostas apresentadas, somado à ausência de critérios definidores dos grupos sugeridos durante à época pré-cladística (RAUGUST, 2014). Além disso, parecia haver uma hierarquização da sistemática clássica, visto que muitos autores colocavam os pseudossúquios como um grupo divergente do estoque basal dos proterossúquios, sendo que eram geralmente posicionados dentro da mesma categoria (subordem), obscurecendo essa relação ancestral/descendente.

Sill (1974), descrevendo um novo espécime de *Saurosuchus galilei* Reig 1959, posicionou o mesmo na família Rausuchidae, junto com os gêneros *Rausuchus*, *Prestosuchus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, e *Mandasuchus*. Além disso, contrariando os trabalhos de Romer (1971, 1972), Sill não concordou que os dinossauros tivessem surgido a partir de “rauissúquios” (RAUGUST, 2014).

Krebs (1974), afirmou que Pseudosuchia e Crocodylia seriam táxons relacionados, concordando com o que havia sido dito por Charig (1972), e criou o grupo Suchia, devido ao fato desses animais apresentarem um tipo de junção do tornozelo similar, tomando como base o tornozelo de *Ticinosuchus* (MASTRANTÔNIO, 2010; RAUGUST, 2014).

Assim como a hipótese de outros autores (e. g. HUGHES, 1963; ROMER, 1972), os quais defendiam a origem dos rauissuquídeos a partir dos eritrossuquídeos, Bonaparte (1975) incluiu essas duas famílias em “Rauisuchia” (subordem Proterosuchia). Além disso, incluiu as famílias Rauisuchidae e Erythrosuchidae dentro da subordem Proterosuchia (LACERDA, 2012).

Krebs (1976) designou lectótipos e paralectótipos para as espécies descritas por Huene (1938), afirmando que a Família Rauisuchidae seria muito abrangente, sem, contudo fornecer uma argumentação a esse respeito. Além disso, questionou a inclusão da espécie chinesa *Fenhosuchus cristatus* em “Rauisuchia” e que as espécies *Prestosuchus chiniquensis* e *Prestosuchus loricatus* seriam sinônimos, porém uma revisão mais detalhada seria necessária para verificação do status taxonômico das espécies desse gênero.

*Fasolasuchus tenax* foi descrito por Bonaparte (1981), o qual mencionou o problema da má preservação do material, que poderia estar tendenciando a morfologia dos ostederms. O táxon foi incluído na família Rauisuchidae (esta de acordo com a classificação anterior de Bonaparte, 1975), junto com *Poposaurus gracilis*, *?Heptasuchus*, *Saurosuchus*, *?Teratosaurus*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Luperosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Batrachotomus*. Nesse artigo, o autor propôs ainda que “Rauisuchia” seria composto pelas famílias Rauisuchidae, Erythrosuchidae, com status de infraordem dentro de Proterosuchia (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA, 2011; RAUGUST, 2014). Adicionalmente, Bonaparte (1981) afirmou que a espécie proveniente da China, *Fenhosuchus cristatus* é muito mal preservada e, dessa forma, problemática para diagnosticá-la como pertencendo a Rauisuchidae. Além disso, os osteoderms mostravam padrões distintos dos que eram vistos em outros membros dessa família, como, por exemplo, seu diminuto tamanho. Já *Poposaurus gracilis* foi classificado como um Rauisuchidae, baseado na semelhança de seu ílio e púbis com os de *Saurosuchus*. *Teratosaurus suevicus* Meyer 1861 foi interpretado também com sendo um rauissuquídeo, sendo que até então esta espécie era aceita com um dinossauro (RAUGUST, 2014). Um ano depois, em um trabalho específico sobre classificação de “Thecodontia”, Bonaparte (1982) manteve a sua proposta anterior, que reconhecida a Infraordem “Rauisuchia” como constituída pelas famílias Erythrosuchidae e Rauisuchidae.

Chatterjee (1982), com base em uma tendência apresentada em vários trabalhos (WALKER, 1964; KREBS, 1963, 1974; CHARIG, 1972; CRUICKSHANK, 1979; BONAPARTE, 1971), propôs quatro tipos básicos de articulação do tornozelo para os arcossauros (Fig. 7):

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

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

3) articulação “crocodilo-reversa” (**CR**): o tipo de movimento no tornozelo é equivalente ao do tipo CN, contudo difere pelo posicionamento do pino, que agora, está no calcâneo, e a embocadura no astrágalo. Bonaparte (1971b) foi o primeiro a reconhecer este tipo de articulação nos ornitossuquídeos. Cruickshank (1979) sugeriu que este tipo de articulação estaria presente em *Chanaresuchus* (Proterochampsidae), contudo Chatterjee (1982) colocou em dúvida essa hipótese, ao argumentar que nada poderia ser afirmado nesse sentido devido o estado fragmentário desta articulação neste táxon (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA, 2012; RAUGUST, 2014). Segundo Chatterjee (1982) este tipo de articulação também está associado à condição mesógrada, mas funcionalmente diferente do que a articulação CN, sendo um mecanismo que proporciona mais estabilidade e é mais adaptado para suportar o peso do corpo. Os táxons que possuem articulações móveis entre o astrágalo e calcâneo (seja crocodilo-normal ou crocodilo-reversa) eram agrupados sob a denominação *Crurotarsi* (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA, 2012; RAUGUST, 2014).

(4) articulação mesotarsal avançada (MA): esta é similar à articulação mesotarsal primitiva (MP), onde o movimento em “dobradiça” ocorre entre a fileira proximal e a

distal do tarso. No entanto, o astrágalo é alongado médio-lateralmente, com um processo dorsal ascendente que se articula firmemente com a tibia, enquanto o calcâneo é reduzido, além disso, o forame perforatório é ausente. Esta articulação é encontrada em todos os dinossauros, sendo um padrão para os arcossauros bípedes. Chatterjee (1982) propôs ainda, duas hipóteses na evolução da articulação MA. A primeira aceitava que este tipo de articulação teria evoluído do tipo MP. A segunda defendia que a origem seria atribuída a uma articulação crurotarsiana (CN ou CR), com base na presença de um “pino” vestigial e da “emborcadura” em alguns arcossauros mais derivados. Sendo assim, dois subtipos foram reconhecidos a partir da articulação MA: o primeiro chamado mesotarsal avançada reversa (MA-R), exemplificada em *Lagosuchus*, saurópodes e carnossauros. Neste subtipo o calcâneo apresenta um pino rudimentar fixo e uma emborcadura no astrágalo. O segundo foi chamado de mesotarsal avançada normal (MA-N) observada em celurosauros, ornitíscios e “prossaurópodes” (CRUISKHANK, 1979; RAUGUST, 2014). Chatterjee (1982) ainda discutiu as relações internas dos arcossauros, reconhecendo a infraordem “Rauisuchia” como sendo representada pelas famílias Rauisuchidae Huene 1938 e Poposauridae Nopsca 1923 (Fig. 8). No entanto, ele não menciona os trabalhos anteriores de Bonaparte (1975, 1981, 1982), nem a sua hipótese que qualificava *Poposaurus* como um “Rauisuchia” (BONAPARTE, 1981).

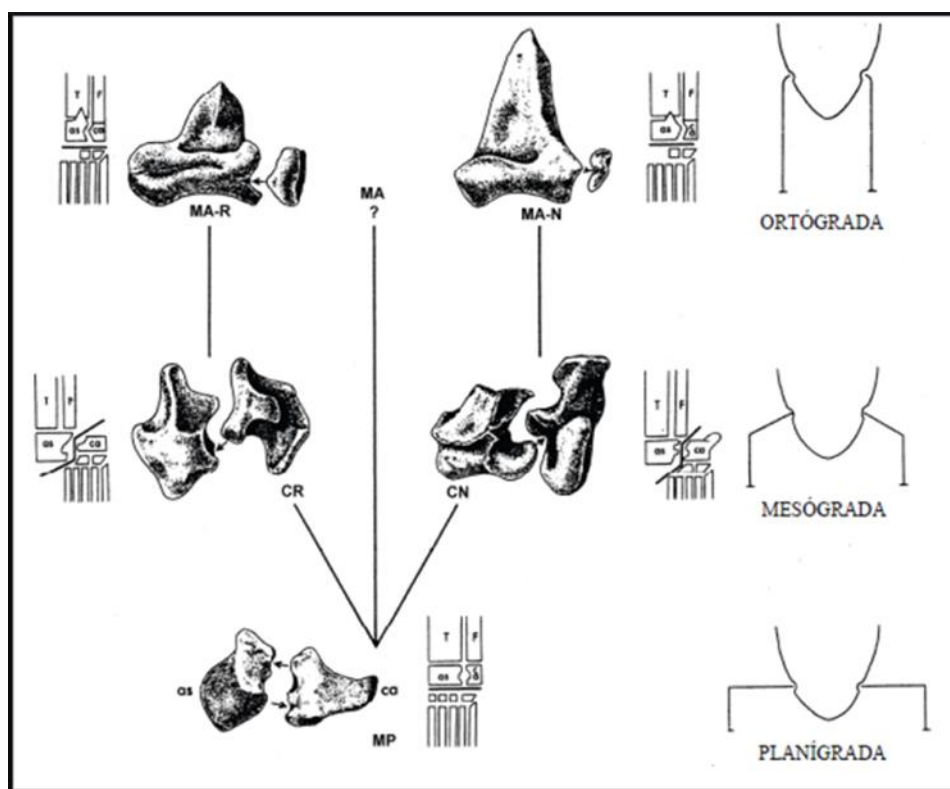


Fig. 7. Esquema evolutivo dos arcossauros, baseado na evolução do tornozelo e suas implicações nos padrões posturais. Retirado de Raugust, 2014 (figura adaptada a partir de CHATTERJEE, 1982). Legendas:

MP, articulação mesotarsal primitiva (*e.g. Proterosuchus*); CN, articulação “crocodilo-normal” (*e.g. poposaurídeos*); CR, articulação “crocodilo-reversa” (*e.g. Riojasuchus*); MA, articulação mesotarsal avançada (dinossauros); MA-R, articulação mesotarsal avançada reversa (*Allosaurus*); MA-N, articulação mesotarsal avançada normal (*e.g. Albertosaurus*). À direita estão as posturas associadas com a estrutura do tornozelo correspondente. Abreviaturas: **as**, astrágalo; **ca**, calcâneo; **T**, tíbia; **F**, fíbula.

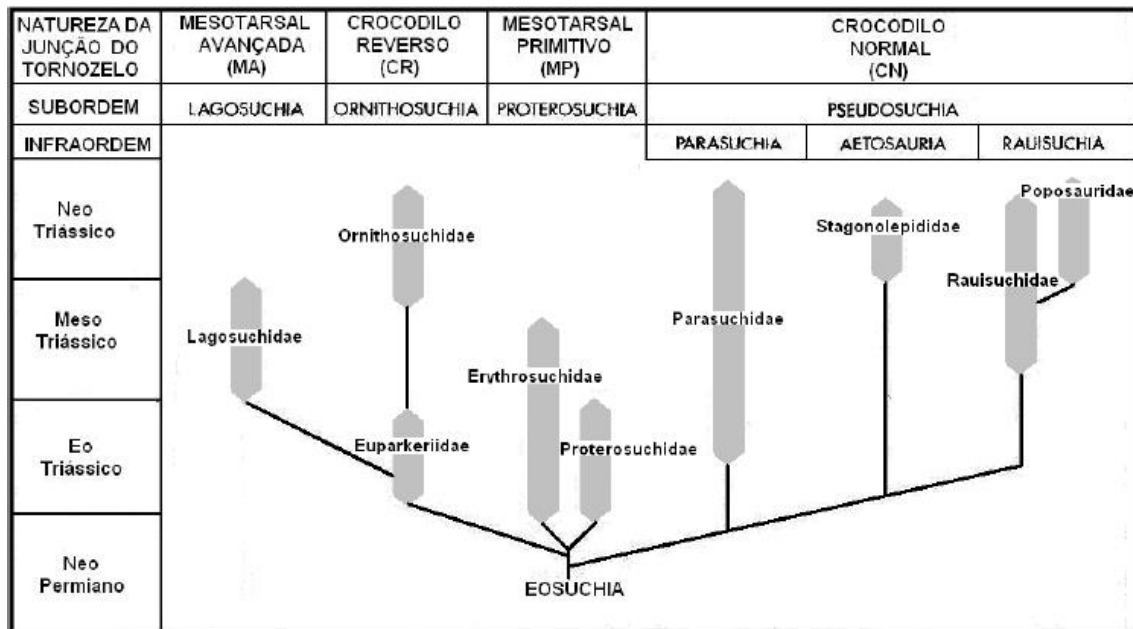


Fig 8. Estratodendrograma modificado de Chatterjee (1982). Semelhante ao modelo de Bonaparte (1981), que havia reconhecido *Poposaurus* como um Rauisuchia, Chatterjee (1982) interpretou a família Puposauridae, junto aos Rauisuchidae, como representantes da infraordem Rauisuchia. Modificado de Chatterjee, 1982 (Retirado de RAUGUST, 2014).

Bonaparte (1984) ajustou sua proposta anterior de 1982. Nesta classificação ele tentou explicar a ancestralidade de Proterosuchia, ao colocá-la como uma subordem restrita à família Proterosuchidae. Propôs ainda que as infraordens “Rauisuchia” e Proterochampsia deveriam pertencer à Erythrosuchia, caracterizada por formas quadrúpedes e plantígradas, possuindo um tarso crurotarsal não bípede (RAUGUST, 2014). Ainda nesse estudo, a família Rauisuchidae Huene 1938 seria composta pelos gêneros *Fenhosuchus*, *Ticinosuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Prestosuchus*, *Rauisuchus*, *Saurosuchus*, *Heptasuchus*, *Fasolasuchus*, “*Mandasuchus*”, *Poposaurus* e, possivelmente, *Teratosaurus*. Além disso, reinterpretou o que foi dito por Charig (1982), que afirmou que esse seria apenas um dos caminhos desenvolvidos pelos arcossauros para alcançar uma postura vertical dos membros na pelve. Além disso, disse que o aprimoramento do aparelho locomotor dos “rauissúquios” foi realizado através de dois caminhos em “Thecodontia”. A saber, (1) Aquisição de uma posição vertical do ílio: isto teria resultado numa posição lateral do acetábulo (*e.g. Euparkeriidae*, *Ornithosuchidae*, *Lagosuchidae*, e *Saurischia* e *Ornithischia*), acompanhando, por consequência um fêmur especializado apresentando mudanças, a partir da postura plantígrada para digitígrada,

que por sua vez, foi acompanhada de importantes mudanças no tornozelo. (2) Desenvolvimento de um ílio lateralmente inclinado com um acetábulo orientado ventralmente: Este padrão é o que se verificou em *Rauisuchidae* Huene 1938, no qual há retenção de um tarso crurotarsal associado a uma postura plantígrada (BONAPARTE 1984).

Chatterjee (1985) descreveu a espécie *Postosuchus kirkpatricki* (Grupo Dockum – Estados Unidos – Triássico Superior), interpretada como sendo um *Pseudosuchia* (apresentava a articulação do tornozelo “crocodilo normal”).

Chatterjee & Majumdar (1987) descreveram o primeiro rauissúquio encontrado na Ásia, *Tikisuchus romeri* proveniente da Formação Tiki, Índia. O exemplar *Tikisuchus* foi enquadrado como um representante *Rauisuchidae*, junto aos gêneros *Saurosuchus*, *Ticinosuchus*, *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus*, *Luperosuchus*, *Rauisuchus*, *Prestosuchus* e *Heptasuchus*.

Sennikov (1990) apresentou novos táxons provenientes do Oeste da Rússia, uma novo gênero denominado *Tsylmosuchus* e novos materiais pertencentes a *Vytshegosuchus zheshartensis* e *Dongusuchus efremovi*. O autor ainda defendeu a existência de dois grupos dentro dos rauissúquios, o primeiro constituído de formas mais robustas com o acetábulo dirigido ventralmente (e.g. *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e *Stagnosuchus*). O segundo formas mais gráceis e com um acetábulo dirigido lateralmente (e.g. *Tsylmosuchus*, *Jaikosuchus*, *Vytshegdosuchus*, *Dongusuchus*, *Energosuchus* e “*Mandasuchus*”).

Azevedo (1991) realizou, em forma de tese, uma redescrição de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T) e de alguns elementos da coluna cervical e dorsal que não haviam sido descritos.

Long & Murry (1995) revisaram alguns materiais provenientes do sudoeste dos Estados Unidos (Triássico Superior) e propuseram a possibilidade de *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee (1985) ser baseado em três espécies diferentes de “*Rauisuchia*”. Além disso, alguns materiais de pequeno tamanho, originalmente designados como *P. kirkpatricki*, pertenceriam a uma nova espécie denominada *Chatterjeea elegans*. Além disso, os mesmos autores criaram uma nova família para posicionar a nova espécie, *Chatterjeeidae* Long & Murry 1995.

Gower (1999) redescriveu os materiais originalmente apresentados por Wild (1978), apenas designados como “um tecodonte predador” e o apresentou como uma nova espécie de rauissúquio *Batrachotomus kuppferzellensis*.

Alcober (2000) apresentou a descrição de novos materiais pertencentes à *Saurosuchus galilei* e afirmou que os mesmos pertenceriam a um espécime juvenil (PVSJ 32). E agrupou *S. galilei* juntamente com *Prestosuchus chiniquensis* e outras espécies na família Rauisuchidae.

Renesto et al (2003) descreveu um dente coletado em 1978 (Formação Gorno, Mesocarniano da Itália) e o classificou como Rauisuchia indeterminado, citando a grande abundância dessas formas em relação às de dinossauros nessa unidade.

Nesbitt (2003) apresentou um estudo de um ctenossauriscídeo *Arizonasaurus babbitti* Welles 1947 (Formação Moenkopi, Eoanísiano dos EUA), apontando evidências que ctenossauriscídeos e popossaurídeos seriam formas de rauissúquios derivados.

Sen (2005) propôs uma nova espécie de rauissúquio *Yarasuchus deccanensis* (Triássico da Índia) a partir de dois espécimes incompletos e materiais isolados (Formação Yerrapall e o posicionou na família Prestosuchidae).

Sulej (2005) apresentou uma nova espécie para o gênero *Teratosaurus* a qual denominou como *Teratosaurus silesiacus*. Apesar de Sulej não ter realizado uma análise filogenética, posicionou *T. silesiacus* na família Prestosuchidae.

Nesbitt & Norell (2006), descreveram a forma edêntula *Effigia okeefeae* para o Triássico superior do Novo México, Estados Unidos (Formação Chinle) classificando-a, dentro de Suchia. Além disso, esses mesmos autores constataram que *E. okeefeae* apresenta características tanto da linhagem Pseudosuchia como também de Ornithodira, e argumentaram que o Triássico apresentaria planos corporais convergentes com os dinossauros, dando como exemplo *Postosuchus* (“súquios-carnosauriformes”) e Aetossauros (“súquios-ankilossauriformes”).

Weinbaum & Hungerbühler (2007) descreveram um novo material de *Poposaurus* e efetuaram uma extensiva revisão deste táxon e concluíram que *Lythrosuchus langstoni* seria um sinônimo-júnior de *Poposaurus*, contrariando os resultados de Long & Murry (1995) que apresentaram *Lythrosuchus langstoni* proposto originalmente por Chatterjee (1985) como um parátipo de *Postosuchus*. Além disso, Weinbaum & Hungerbühler (2007) sinonimizaram *Lythrosuchus* com *Poposaurus* e mantiveram o epíteto específico do primeiro, ficando como *Poposaurus langstoni*.

Jalil & Peyer (2007) descreveram uma espécie de “rauissúquio” descoberta em níveis correspondentes ao Triássico Superior do Marrocos (Bacia de Argana) e a chamaram de *Arganasuchus dutuiti*. Esse material já havia sido publicado anteriormente por Dutuit 1979), como sendo um espécime de *Ticinosuchus*.

Peyer et al., (2008) apresentaram uma nova espécie para o gênero *Postosuchus*, sendo o primeiro rauissúquio que apresentou um esqueleto articulado proveniente do Leste da América do Norte, o qual foi chamado de *Postosuchus alisonae*.

Lautenschlager (2008) revisou a descrição de *Rauisuchus tiradentes* realizada primeiramente por Huene (1938), fornecendo agora uma análise filogenética. Este autor usou uma matriz modificada de Nesbitt (2007) e apresentou duas possíveis apomorfias para *R. tiradentes*: vértebras cervicais curtas que não apresentam uma lâmina pós-zigapófiseal, mas apresentando uma quilha ventral; vértebras caudais alongadas, que possuem um sulco ventral e um espinho neural acessório, além de uma lâmina pós-espinhal.

Niedźwiedzki et al., (2012) descreveram um esqueleto quase completo do arcossauro denominado *Smokwawelski*. Este material foi encontrado na Polônia e corresponde ao maior carnívoro já encontrado para no Neotriássico/Eojurássico da Europa Central, podendo alcançar 6 metros de comprimento com um crânio de 1 metro.

## **5- ALGUMAS CONSIDERAÇÕES SOBRE POSTURA E LOCOMOÇÃO DOS “RAUISSÚQUIOS”**

A locomoção é um mecanismo de extrema importância para que um vertebrado realize as suas interações ecológicas. Diferentes modelos de locomoção vêm sendo moldados pela evolução há mais de 350 milhões de anos (LIPARINI, 2011). Nesse contexto, o Período Triássico foi marcado pelo surgimento de uma diversidade de inovações morfológicas e anatômicas, as quais tiveram importantes reflexos na postura e na locomoção dos arcossauros (LIPARINI, 2011). Nas últimas duas décadas, importantes avanços foram alcançados no estudo das linhagens crocodiliana (*Pseudosuchia*) e aviária (*Ornithodira*), apesar do pequeno número de espécies completas e bem preservadas (GAUTHIER et al., 2011). De um modo geral, sempre se deu mais atenção para os clados relacionados aos dinossauros (LIPARINI et al., 2013). Devido a isso, a linhagem crocodiliana apresenta um quadro bastante impreciso no que diz respeito da evolução da locomoção desse grupo, necessitando, assim, de novos trabalhos tendo, como base, espécimes mais completos. Levando em consideração as observações de Liparini (2011), que estudou os aspectos biomecânicos e morfofuncionais do esqueleto apendicular de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), esta espécie possuiria uma postura



intermediária entre a quadrupede e a bípede. Charig (1972) propôs uma postura mesógrada para *P. chiniquensis* com base em algumas características anatômicas como, por exemplo, duas vértebras sacrais, asa pré-acetabular do ílio pouco desenvolvida, acetábulo fechado, cabeça do fêmur indistinta e medialmente deslocada, fêmur levemente sigmoide, quarto trocânter pouco incipiente, tíbia sem torção, articulação crurotarsal do tornozelo, presença de um tubérculo no calcâneo, pé plantígrado, falanges iguais em tamanho e um pouco menores do que os ossos metatarsais. Além disso, esse autor reconheceu o tipo postural “esparramado” (sprawled) como mais primitivo, como semiaperfeiçoado (semi improved). Tal postura é vista em pseudosúquios e crocodilos. Adicionalmente, o modelo ereto visto em Ornithischia e Saurischia foi denominado de totalmente aperfeiçoado (fully improved). Os caracteres osteológicos que definem o modelo postural totalmente aperfeiçoado são: acetábulo perfurado, processo anterior do ílio fortemente desenvolvido, crista supra acetabular bem desenvolvida, púbis e isquíio bastante alongados, torção na tíbia, tornozelo crurotarsal sem tuberosidade do calcâneo e pés com postura digitígrada.

Bonaparte (1981) demonstrou que os “rauissúquios” tiveram importantes modificações na pelve e nos membros posteriores, mostrando um arranjo diferente, mas visto em outros arcossauros, por exemplo, como o observado em aetossauros. Neste caso, o ílio teria uma posição horizontal com o acetábulo disposto ventralmente como observado em *Aetosauroides scagliai* e *Polesinesuchus aurelioi* (CASAMIQUELA, 1961; DESOJO & EZCURRA, 2011; ROBERTO-DA-SILVA et al., 2014). Esta disposição da pelve acarreta transformações nos fêmures, como trocânteres vestigiais e uma modesta projeção da cabeça do fêmur. Bonaparte (1984) citou tais características como uma condição primitiva para os “rauissúquios”, mas não menos eficaz do que é visto em dinossauros “prossaurópodes”. Além disso, não concordou com as interpretações apresentadas por Charig (1972), e atribuiu uma postura mais colunar para os membros posteriores dos “rauissúquios”. Entretanto, Liparini (2011) afirmou que *P. chiniquensis* não apresenta todas as características que foram generalizadas por Bonaparte (1984), em concordância com Charig (1972).

A postura ereta costuma ser entendida como tendo evoluído a partir de posturas semieretas. Muitos arcossauros basais foram considerados táxons de transição entre os grandes grupos de arcossauros e os dinossauros de postura ereta (CHARIG, 1972; CRUICKSHANK, 1979; PARISH, 1986; BRUSATTE et al., 2010). Chatterjee (1982)

observou que muitos pseudossúquios apresentaram uma postura bípede, mas morfologicamente distinta daquela apresentada pelos dinossauros. Os primeiros trabalhos cladísticos realizados no início da década de 1990 sugeriram que a postura ereta teria evoluído ainda na base de Archosauria, sem passar por posturas semieretas intermediárias (SERENO, 1991; PARRISH, 1993; BRUSATTE et al., 2010). De acordo com Brusatte et al., (2010), os grupos externos mais próximos de Archosauria (proterossuquídeos, eritrossuquídeos, proterocampsídeos) possuíam postura “esparramada” (“sprawling”). *Euparkeria* é frequentemente descrito como um animal de postura semiereta, algo difícil de definir (SERENO, 1991). Assim, é mais coerente dizer que *Euparkeria* não possuía uma postura totalmente ereta como a de muitos arcossauros mais derivados (BRUSATTE et al., 2010). Esse tipo de marcha ereta é visto em muitos arcossauros. Com a difícil definição de certos tipos posturais a partir de espécims fósseis e as dificuldades taxonômicas de muitos grupos, mais estudos são necessários para se entender as possíveis homologias posturais entre Avemetatarsalia e Suchia.

## **6- O HISTÓRICO DE PESQUISA DOS RAUISSÚQUIOS NO RIO GRANDE DO SUL**

Desde a expedição do paleontólogo alemão Friedrich Von Huene, realizada no Estado do Rio Grande do Sul durante os anos 1920, inúmeros fósseis atribuídos a “Rauisuchia” foram coletados e publicados (LACERDA, 2016). Dentre os materiais coletados e publicados por Huene (1935-42) encontra-se *Rauisuchus tiradentes*, que veio a ser o embrião do termo “Rauisuchia” (LIPARINI, 2011), Juntamente com esse, foram publicadas outros “rauissúquios”, *Procerosuchus celer*, *Prestosuchus loricatus* e *Prestosuchus chiniquensis*. Krebs (1976) e Barberena (1978) consideraram estas duas últimas como sendo sinônimos (LACERDA, 2016). Entretanto, Desojo & Rauhut (2009) afirmaram que somente o paralectótipo de *P. loricatus* poderia ser atribuído a *P. chiniquensis*, sendo que o lectótipo poderia ser uma espécie diferente (LACERDA, 2016).

Essas questões também foram discutidas por Kischlat (2000), que atribuiu um novo gênero para o material supracitado, “*Abaporu loricatus*”. No entanto, esse estudo não foi publicado de acordo com as normas do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN). Assim, somente a espécie *Prestosuchus chiniquensis* permanece válida (MASTRANTÔNIO, 2010).

Barberena (1978) descreveu um crânio e alguns elementos pós-craniais (UFRGS-PV-0156-T), os quais foram atribuídos a *Prestosuchus chiniquensis*, entretanto esta designação foi contestada por alguns autores, os quais defendiam a possibilidade deste se constituir em uma nova espécie, juntamente com o paralectótipo BSPG1933L/7, (SERENO, 1991; PARRISH, 1993; KISCHLAT & BARBERENA, 1999). Kischlat (2000) considerou também que o espécime UFRGS-PV-0152-T pertenceria a um novo táxon, o que foi posteriormente descartado devido a pouca consistência dos caracteres usados (MASTRANTÔNIO, 2010). Além disso, como foi o caso de “*Abaporu loricatus*”, o estudo não foi publicado de acordo com o ICZN. Em um resumo, Kischlat & Barberena (1999), consideraram esse suposto novo táxon como *Crurotarsi indeterminata*, deixando pendente uma designação taxonômica, o que Kischlat (2000) fez um ano depois em um capítulo de livro, “*Karamuru vorax*”, o qual, novamente, não é considerado válido por não seguir as normas do ICZN (MASTRANTÔNIO, 2010; RAUGUST, 2014; LACERDA, 2016).

Huene (1935-42) publicou *Hoplitosuchus rauli* como sendo um rauisúquio, entretanto, em uma revisão posterior desse material (DESOJO & RAUHUT, 2008) constatou-se que o mesmo compreende de um conjunto de materiais de diferentes táxons, identificados como restos de dinossauros e pseudosúquios. Por essa razão, *Hoplitosuchus* é considerado *nomen dubium* (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA 2012; RAUGUST, 2010; LACERDA et al., 2016). *Procerosuchus celer*, também descrito por Huene (1935-42) foi reinterpretado mais tarde como sendo um juvenil de *Prestosuchus chiniquensis* (KISCHLAT, 2000; DESOJO & RAUHUT, 2009).

Em 2010 foi encontrado um novo material muito completo descrito por Mastrantônio (2010) na forma de tese de doutorado e atribuído a *P. chiniquensis* (UFRGS-PV0629-T). Sua caixa craniana foi descrita em detalhes por Mastrantônio et al., (2013), onde foram discutidas tanto questões filogenéticas quanto aspectos ontogenéticos dos “rauissúquios” (MASTRANTÔNIO, 2010). Também usando como base UFRGS-PV0629-T, Liparini (2011), levantou aspectos biomecânicos e morfofuncionais de *Prestosuchus chiniquensis* e a suas implicações para a locomoção em sua dissertação de mestrado. Dois anos mais tarde, partes dos seus resultados foram publicados em um artigo científico (LIPARINI et al., 2013).

França et al., (2011), apresentaram uma nova espécie para Mesotriássico do Rio Grande do Sul, *Decuriasuchus quartacolonia* (holótipo: MCN PV10105a), descrita com base em dez indivíduos coletados no mesmo sítio (Sítio Posto de Gasolina), onde foram encontrados outros espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* ( UFRGS-PV0629-T, Mastrantônio, 2010; ULBRA-PVT-281).

Raugust (2014) apresentou, também, na forma de tese de doutorado, a descrição do espécime (UFRGS-PV0152-T), que havia sido interpretado por Kischlat (2000) como sendo um novo táxon, entretanto, a análise mostrou se tratar de outro exemplar de *P. chiniquensis*. Adicionalmente, Nesbitt (2011), já havia mencionado (UFRGS-PV-0152-T) em sua extensa análise filogenética dos arcossauriformes, embora o mesmo ainda não tivesse sido totalmente estudado. Os resultados de Raugust (2014), ainda serão apresentados em uma futura publicação.

Lacerda et al., (2015) apresentaram mais um novo raiusúquio, *Dagasuchus santacruzensis*, com base em uma pelve incompleta e desarticulada. O material foi encontrado em níveis da Sequência Santa Cruz (Z A *Santacruzodon*), sendo o único raiusúquio encontrado até o presente momento nessa zona de associação. Um ano depois, Lacerda et al., (2016) descreveram novos espécimes de *Prestosuchus chiniquensis*, provenientes de São Pedro do Sul, Sequência Pinheiros-Chiniquá, aumentando o conhecimento sobre a anatomia dessa emblemática espécie do Triássico do Rio Grande do Sul. Apresentamos um quadro abaixo com os diferentes espécimens atribuídos a *Prestosuchus chiniquensis*, publicados até o presente momento e usados para comparações na presente Tese (Tabela 2).

Código/Tombo	Autor	Horizonte Estratigráfico	Localidade
BSPG 1933L 1-3/5-11/28-41/41	Huene, 1942	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	São Pedro do Sul-RS.
BSPG 1933L/7	Huene, 1942	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	São Pedro do Sul-RS.
UFRGS-PV-0152-T	Kischlat, 1999, 2000; Nesbitt, 2011; Raugust, 2014.	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	Vale Verde-RS
UFRGS-PV-0156-T	Barberena, 1978; Azevedo, 1991.	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	Candelária-RS
UFRGS-PV-0629-T	Mastrantônio, 2010; Mastrantônio et al., 2013.	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	Dona Francisca-RS
CPEZ-239	Lacerda et al., 2016.	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	São Pedro do Sul-RS.

ULBRA-PVT-281	Roberto-da-Silva et al., 2016.	Sequência Pinheiros-Chiniquá.	Dona Francisca-RS
---------------	--------------------------------	-------------------------------	-------------------

Tabela 2. Tabela explicitando os diferentes espécimens de *Prestosuchus chiniquensis* já publicados na literatura. Os materiais tombados na UFRGS e ULBRA foram examinados pessoalmente por LRS. Os outros materiais foram examinados pessoalmente pelo co-orientador Marco Aurélio de Gallo França.

## 7- CONTEXTO GEOLÓGICO

As rochas de idade triássica do Estado do Rio Grande do Sul estão incluídas em depósitos sedimentares pertencentes à Bacia do Paraná. Essa bacia se distribui em uma área de aproximadamente 1,6 milhões de Km<sup>2</sup> entre o Uruguai, Paraguai, Argentina e Brasil (Fig. 9), (; MILANI et al., 2007). No Brasil, a Bacia do Paraná se distribui entre os Estados RS, SC, PR, SP e MS e sua extensão temporal vai do Ordoviciano ao Cretáceo (MILANI et al., 2007 ). Esta bacia intracratônica originou-se durante a formação do Gondwana, no final do ciclo Brasileiro, individualizou-se quando sofreu subsidência termal, formando uma depressão inicialmente aberta para o Oeste. Mais tarde, sendo fechada aos poucos devido ao levantamento dos arcos estruturais. A Bacia do Paraná apresenta uma forma elíptica com o seu maior eixo no sentido Norte-Sul (HOLZ, 1991; ). Seu pacote sedimentar pode chegar até 8000 mil metros de espessura, sendo constituído de rochas sedimentares e ígneas, as quais foram formadas em diferentes ambientes (ZERFASS et al., 2003 ).

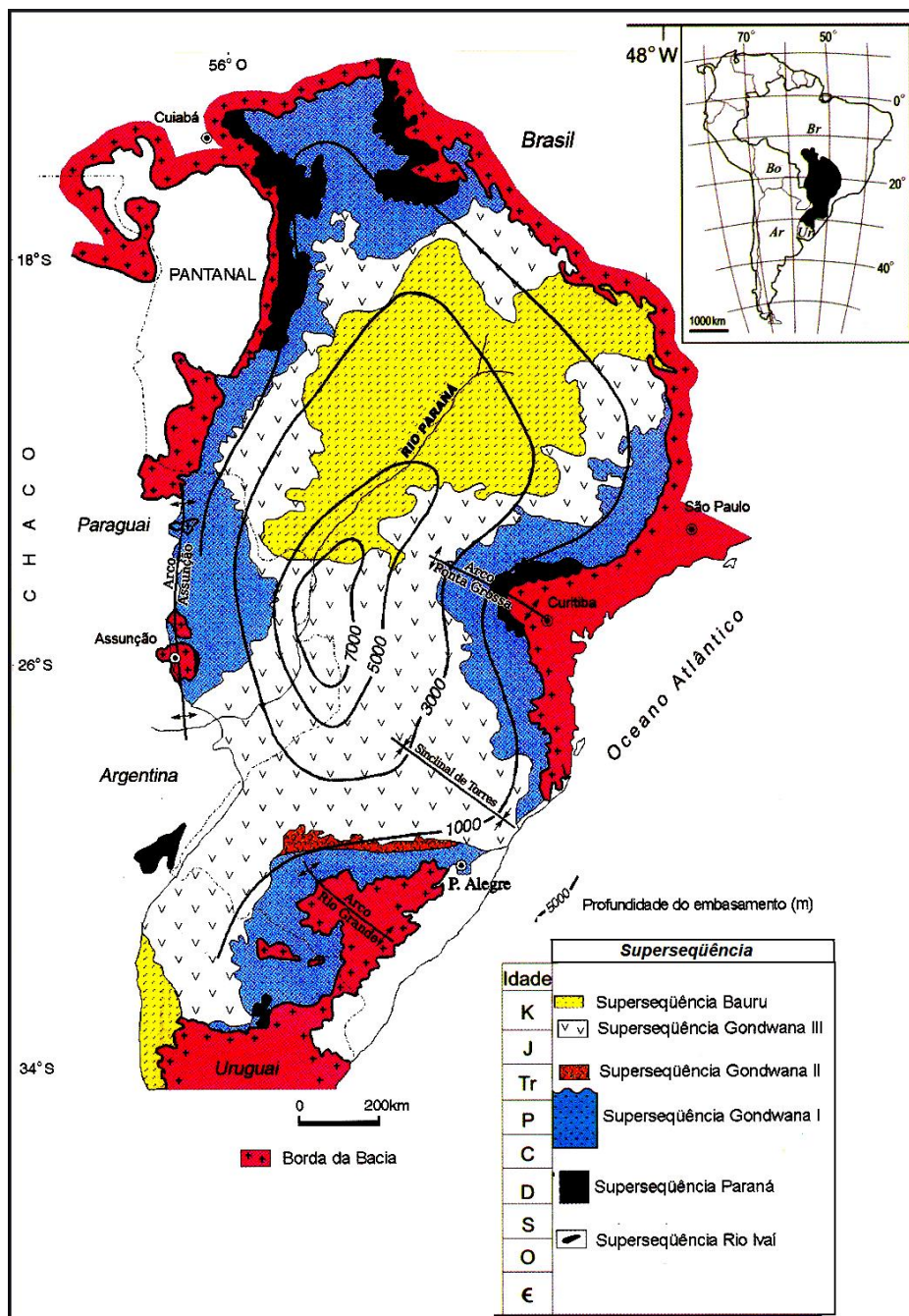


Fig 9. Mapa geológico da Bacia do Paraná mostrando as áreas de ocorrência de suas seis unidades aloestratigráficas e idades relativas (modificado de MILANI et al., 2007). Retirado de Raugust (2014).

Milani et al., (2007) apresentaram uma divisão da referida Bacia em seis unidades aloestratigráficas de segunda ordem (superseqüências). As Superseqüências Rio Ivaí (Ordoviciano - Siluriano), Paraná (Devoniano) e Gondwana I (Neocarbonífero - Eotriássico) dizem respeito a grandes ciclos transgressivos/regressivos de variação do nível de base, enquanto que as Superseqüências Gondwana II (Mesotriássico-Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico - Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo)

documentam sucessões sedimentares continentais e rochas ígneas associadas . Nesse esquema de Milani et al., (2007), a Supersequência Gondwana II era a que representava depósitos exclusivos do Rio Grande do Sul e caracterizava-se por sua paleofauna distinta, o que permitia correlações com a Argentina e a África (MILANI et al., 2007).

Devido a essas semelhanças do pacote sul-riograndense com a Argentina e a África, Zerfass et al., (2003), assumiram que a sedimentação continental da região sul da América do Sul estaria intimamente ligada à orogênese Gondwanides. Muito das Bacias triássicas pertencentes ao sudoeste do Gondwana, como a Bacia do Karoo, Chinle e ocidental da Argentina são diretamente relacionadas à orogênese Cape-Sierra de La Ventana, parte da orogênese Gondwanides (ZERFASS et al., 2003). Essa hipótese contrariava a mais tradicional, que conecta o Triássico do Rio Grande do Sul com a história sedimentar intracratônica da Bacia do Paraná (RAUGUST, 2014). Essa designação é referente à proposta inicial de Keidel (1917), porém na década de 1930, A. L. Du Toit redefiniu essa faixa orogênica, chamando - a de Samfrau (ZERFASS et al., 2003; RAUGUST, 2014).

Huene & Stahlecker (1931) foram os primeiros autores a estudarem o pacote de “red beds” do Rio Grande do Sul em um contexto estratigráfico. Esses autores avaliaram as áreas fossilíferas de Santa Maria e São Pedro do Sul e caracterizaram os pacotes que continham tetrápodes fósseis, com uma característica alternância de argilas vermelhas e arenitos vermelhos e claros, mais ou menos argilosos (ZERFASS et al., 2003). Zerfass (1998) mencionou uma observação faciológica importante realizada por Huene & Stahlecker (1931), em que a porção mais inferior de todo esse pacote, em todas as localidades, é mais rica em arenitos do que a superior. Isso parece fazer referência ao que Bortoluzzi (1974) chamou mais tarde de fácies Passo das Tropas (RAUGUST, 2014).

Gordon Jr. (1947), elevou as Camadas de Santa Maria, anteriormente vinculadas às Camadas Rio do Rasto, ao status de Formação Santa Maria (de idade Triássica ocorrendo apenas no Rio Grande do Sul). Deixando as Camadas Rio do Rasto restritas ao Permiano. Desde então, muitos trabalhos estratigráficos foram propostos dentro do paradigma da estratigrafia clássica, a qual era realizada com o objetivo de “empilhar as camadas”, não considerando sua gênese e a forma de deposição dos estratos. Sendo assim, alguns problemas ocorriam quando eram feitas correlações entre pacotes com litologias semelhantes. Litologias semelhantes eram interpretadas como pertencendo ao mesmo evento deposicional, quando de fato não eram. Isso gerou diferentes propostas, muitas delas antagônicas, como é o caso da Bacia do Paraná até 1974, onde cerca de 25

colunas estratigráficas diferentes foram publicadas (HOLTZ & SIMÕES, 2002; RAUGUST, 2014).

Faccini (1989) foi o primeiro autor a apresentar o pacote sedimentar da Bacia do Paraná com base na estratigrafia de sequências. Essa abordagem leva em conta o clima, a tectônica e a eustasia como fatores que influenciavam a sedimentação. Além disso, essa abordagem busca explicar os fatores cíclicos envolvidos na origem das sequências deposicionais (HOLTZ & SIMÕES, 2002; RAUGUST, 2014). Faccini (1989) dividiu o pacote referente ao intervalo Neopermiano-Eocretáceo em quatro sequências deposicionais (Fig 10).

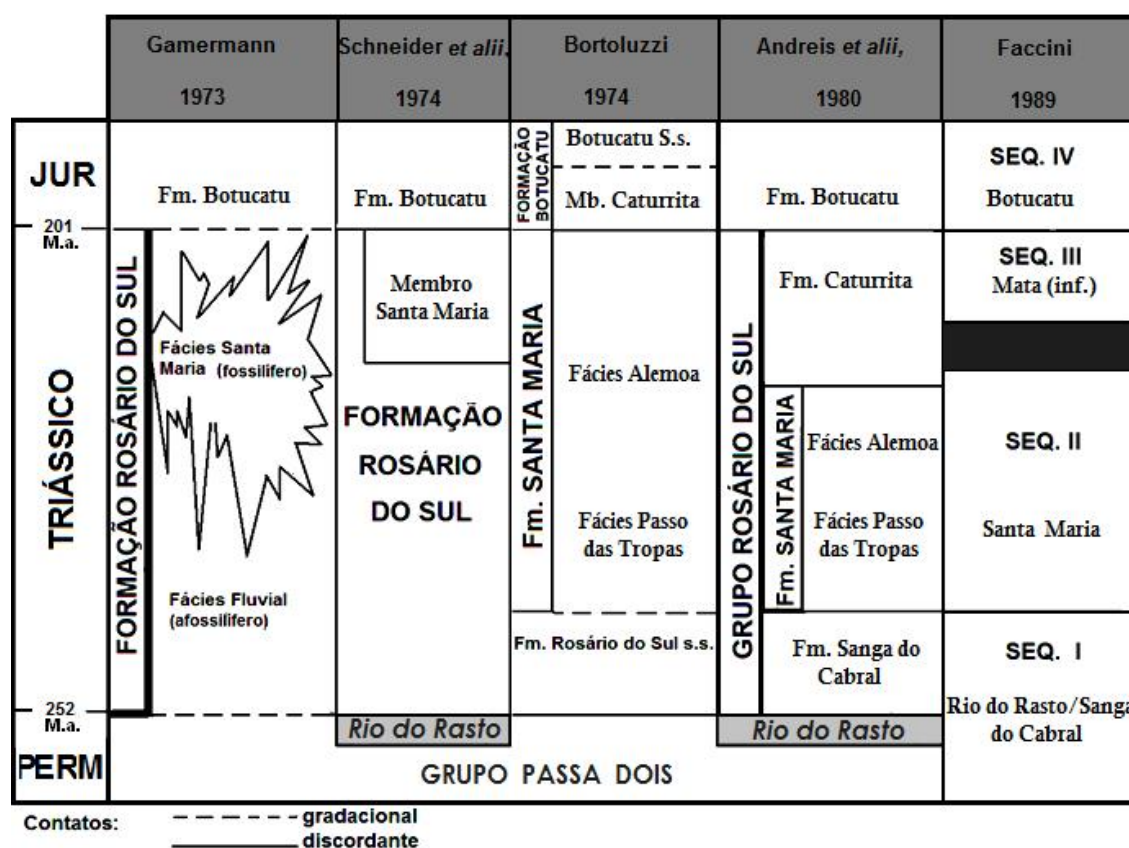


Fig 10. Representação comparativa de cinco propostas estratigráficas referentes ao Triássico sul-rio-grandense. Gamermann (1973) relatou como ausentes no RS as camadas do Rio do Rasto. Contudo Schneider *et al.* (1974) assumiram o retorno das camadas Rio do Rasto, do Grupo Passa Dois, em sua coluna estratigráfica. Andreis *et al.* (1980) fizeram referência a um possível contato da base da Fm. Sanga do Cabral (que tinha idade compreendida entre Permiano Superior e Triássico Médio) com as camadas vermelhas da Fm. Rio do Rasto em furos de sondagem. Faccini (1989), a modelo dos autores supracitados, reconheceu a presença da Fm. Rio do Rasto no Estado baseado na estratigrafia de sequências. Modificado de Faccini (1989). Legendas: Fm: formação; inf: inferior; JUR: Jurássico; M.a.: milhões de anos; PERM: Permiano. Outras propostas foram posteriormente elaboradas por Zerfass *et al.* (2003), Langer *et al.* (2007) e Horn *et al.* (2014), ver adiante. Retirado de Raugust (2014).



Ainda segundo Faccini (1989), as sequências II e III não foram consideradas correlacionáveis com outras unidades da Bacia do Paraná, principalmente considerando o seu conteúdo fossilífero. A sequência I foi reconhecida diferentemente de Andreis et al. (1980). Assim, a Formação Rio do Rasto e a Formação Sanga do Cabral possuíam um contato gradacional que, em níveis superiores da Formação Sanga do Cabral, seriam semelhantes à Formação Piramboia. Nesta última, seus níveis superiores pertenceriam ao Eotriássico, considerando o conteúdo fossilífero do topo da sequência (RAUGUST, 2014).

A sequência II (Santa Maria) é caracterizada pela presença de pelitos subaquosos, vermelhos e ricos em vertebrados fósseis, aos quais se interdigitam, tanto na base como no topo, sedimentos arenosos e esbranquiçados de origem fluvial. Essa sequência correspondia a toda a Formação Santa Maria e à parte basal da Formação Caturrita (ANDREIS et al. 1980; RAUGUST, 2014). A sequência III, inicialmente chamada de Arenito Mata, era caracterizada por arenitos quartzosos, esbranquiçados, fluviais contendo troncos silicificados. Bortoluzzi (1974) chamou esses níveis de Membro Caturrita (Jurássico) e considerou-os pertencentes à porção inferior da Formação Botucatu.

Scherer et al., (2000) apresentaram um panorama generalizado da estratigrafia e sedimentologia do pacote mesozoico gaúcho. Esses autores subdividiram o pacote mesozóico da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul, em cinco sequências deposicionais, cujos depósitos são estritamente continentais. Assim, suas gêneses são controladas pela tectônica e pelo clima. São elas: Sequência Eoscytiana, correspondente a Formação Sanga do Cabral; Sequência Ladiniana-Eonoriana, representadas pelas Formações Santa Maria e Caturrita; Sequência Rética, representada pelo Arenito Mata; Sequência Neojurassica, representada pela Formação Guará; Sequência Neocomiana, constituída pela Formação Botucatu e pelos derrames vulcânicos da Formação Serra Geral.

Mais tarde, Zerfass et al., (2003) considerou que a sucessão triássica continental do Sul do Brasil, compreendia duas supersequências deposicionais de segunda ordem, Sanga do Cabral (EoTriássico) e Santa Maria (Meso/NeoTriássico). A sequência Sanga do Cabral representa depósitos fluviais de baixa sinuosidade, desenvolvidos em um gradiente baixo de planície. Já a sequência Santa Maria, apresenta fácies que correspondem, além de rios de baixa sinuosidade, deltas e lagos (ZERFASS et al., 2003). Esta última supersequência foi dividida em três sequências de terceira ordem, Santa Maria 1 (Ladiniano), Santa Maria 2 (Carniano/Noriano) e Santa Maria 3 (provavelmente Rético ou EoJurássico), (ZERFASS et al., 2003). A sequência Santa Maria 1, na qual se

inclui o material estudado na presente tese, alcança cerca de 50 metros de espessura. Esta é suportada por conglomerados e arenitos estratificados cobertos por lamitos laminados. Foi associada com depósitos fluviais progradando para lacustres rasos (ZERFASS et al., 2003), (Fig. 11). Posteriormente, Horn et al. (2014) reinterpretraram o trabalho de Zerfass et al, atualizando os dados de Zerfass dentro de uma perspectiva bioestratigráfica (ver capítulo seguinte).

Da-Rosa & Faccini (2005) apresentaram uma proposta de subdivisão dos depósitos sedimentares do Triássico Médio a Superior, pertencentes aos Membros Alemoa e Passo das tropas. Nesse trabalho foram delimitados blocos estruturais em rochas sedimentares ampliando, assim, as possibilidades de correlação em áreas densamente cobertas por vegetação. Além disso, o reconhecimento dos blocos estruturais evitariam as duvidas devido ao desordenamento bioestratigráfico pela justaposição lateral de diferentes biozonas. Seis blocos estruturais foram reconhecidos pelos autores, são eles: Santa Maria, São João do Polêsine, Faxinal do Soturno, Agudo, Paraíso do Sul e Candelária.

## 8 - CONTEXTO BIOESTRATIGRÁFICO.

Barberena (1977) foi o primeiro pesquisador a propor um zoneamento bioestratigráfico para a Formação Santa Maria com base na diferença entre as paleofaunas que ocorriam em diferentes localidades (Pinheiros, Candelária, Chiniquá, São Pedro do Sul e Santa Maria) (Lacerda, 2012). Três zonas de associação foram apresentadas, da base para o topo: Cenozona de Therapsida, Cenozona de *Dicroidium* e Cenozona de Rynchocephalia. A Cenozona de Therapsida (reconhecida nas localidades de Pinheiros e Chiniquá) era caracterizada pela abundância de terápsidos e rauissúquios (“tecodontes”) e pela ausência de rincossauros (LACERDA, 2012). A segunda, Cenozona de *Dicroidium*, era composta por uma paleoflora representada por um único gênero, *Dicroidium*, alguns invertebrados e peixes. A terceira cenozona, chamada de Rynchocephalia (Santa Maria), apresentava abundância de rincossauros e poucos registros de cinodontes (RAUGUST, 2014).

Mais tarde, Barberena et al., (1985) dividiram o intervalo Permo-Triássico nas chamadas Faunas-Locais, sendo quatro delas pertencentes ao Meso/Neotrássico. São elas: Fauna-Local de Pinheiros (Ladiniano), Fauna-Local de Chiniquá (Ladiniano), Fauna-

Local de Alemoa (Carniano) e a Fauna-Local de Botucaraí (Neocarniano-Eonorian) (MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA, 2012; RAUGUST, 2014). No que diz respeito ao registro dos “rauissúquios”, *Prestosuchus chiniquensis* (materiais publicados por Huene, 1938-42), *Prestosuchus loricatus* e *Procerosuchus celer* são provenientes da Fauna-Local de Chiniquá, interior de São Pedro do Sul e o espécime UFRGS-PV-0156-T (publicado por BARBERENA, 1978) pertence à Fauna-Local de Pinheiros em Candelária. Já as espécies *Rauisuchus tiradentes* e *Hoplitosuchus rauli* (descritas por HUENE, 1938-42) pertencem a Fauna-Local de Alemoa em Santa Maria (MASTRANTÔNIO, 2010).

Schultz et al., (2000) retomaram a proposta das Zonas de Associação (as cenozonas de BARBERENA, 1977), porém utilizando apenas paleofaunas de tetrápodes. Da base para o topo, mantiveram-se as cenozonas de Therapsida e de Rynchosauria, sendo acrescentado o intervalo de *Jachaleria*, o qual integrava a Fauna-Local de Botucaraí. Posteriormente, Abdala (2001) propôs uma mudança na nomenclatura das Cenozonas: de Therapsida para *Dinodontosaurus* e de Rynchosauria para *Hyperdapedon*. Definiu ainda um novo intervalo bioestratigráfico entre essas duas, o de Traversodontidae (LACERDA, 2012).

Rubert & Schultz (2004), apresentaram um novo horizonte de correlação, a Cenozona de Ictidosauria, compondo a parte basal da Formação Caturrita, ampliando dessa forma o intervalo de *Jachaleria*. Além desse gênero de dicinodonte, também foram encontrados dentes de arcossauros indeterminados, o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte et al., 1999, parte do rosto de um fitossauro (KISCHLAT & LUCAS, 2003), microvertebrados (mammaliomorfos como *Riograndia* por exemplo), esfenodontídeos (posteriormente descritos como *Clevosaurus brasiliensis* BONAPARTE & SUESS, 2006) e um procolofonídeo (*Soturnia caliodon*), (LACERDA, 2012; RAUGUST, 2014).

Duas associações de fauna são consistentemente reconhecidas para o Meso/Neo Triássico do Sul do Brasil, tendo como base comparações com as faunas Argentinas, agora chamadas de Zonas de Assembléia: a de *Dinodontosaurus* (Ladiniano) e a de *Hyperodapedon* são comparáveis às faunas de tetrápodes das formações Los Chañares e Ischigualasto, respectivamente.

Langer et al., (2007) apresentaram um estudo bioestratigráfico considerando a fauna de tetrápodes do Sul do Brasil, afirmando que o Triássico Médio (Formação Santa Maria) possuiria uma idade Ladiniana. Essa afirmação teve com base as correlações de faunas (em grande parte, formadas por cinodontes e dicinodontes) com a Formação Los Chañares na Argentina. Essa fauna faria parte, portanto, da Zona de Assembléia de *Dinodontosaurus*. Entretanto, esses autores chamam a atenção para possíveis discrepâncias de idades entre as diferentes localidades pertencentes a Sequência Santa Maria I (ZERFASS et al., 2003).

Schultz & Soares (2011) propuseram uma mudança nomenclatural para a Cenozona de Ictidiosauria, com base na identificação e discussão de problemas taxonômicos, para Cenozona de Mammaliomorpha alegando que seria mais adequado em termos filogenéticos, devido à predominância de pequenos cinodontes não-mamaliaformes nesse horizonte (*Riograndia*, *Irajatherium*, *Brasilodon*, *Brasilitherium*). No mesmo ano, Soares et al., (2011) definiram que Zona de Associação de *Riograndia* seria um nome de intervalo bioestratigráfico mais adequado para esse horizonte, devido à predominância de fósseis desse gênero em comparação com os demais encontrados nesses níveis sedimentares. Atualmente, o esquema bioestratigráfico baseado em tetrápodes para o Triássico Médio e Superior se organiza da seguinte forma, da base para o topo: Zona de Associação de *Dinodontosaurus*, Zona de Associação de *Santacruzodon*, Zona de Associação de *Hyperodapedon* e, finalmente, Zona de Associação de *Riograndia* (SOARES et al., 2011), (Fig 11 abaixo-legenda na próxima página).

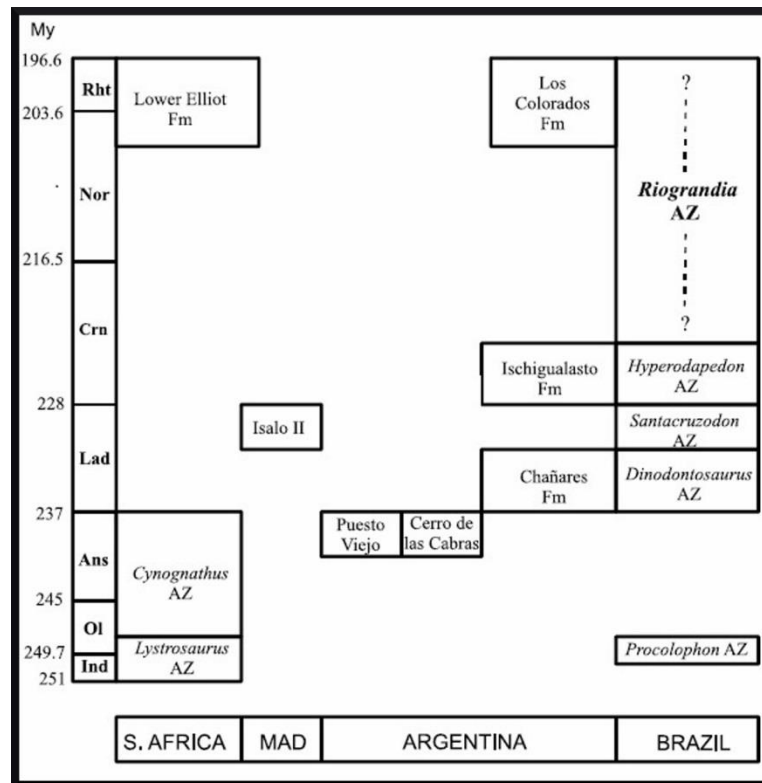


Fig 11. Carta bioestratigráfica das faunas terrestres triássicas do Gondwana mostrando ZA *Riograndia*; ZA *Dinodontosaurus* (sensu BARBERENA et al., 1985); ZA *Santacruzodon* (sensu ABDALA & RIBEIRO, 2010); ZA *Hyperodapedon* (Sensu ABDALA et al., 2001). Ans, Anisian; AZ, Assemblage Zone; Crn, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Mad, Madagascar; Nor, Noriano; Ol, Olenekiano; Rht, Retico; S. Africa, South Africa. Modificado de Abdala and Ribeiro (2010). Escala do tempo geológico baseado em Gradstein & Ogg (2004). Retirado de Soares et al., (2011).

Mais recentemente, Horn et al., (2014) apresentaram uma nova nomenclatura para as seqüências deposicionais, com base nas distintas associações de fauna, tendo como base o trabalho realizado por Zerfass et al., (2003). (Fig. 12).

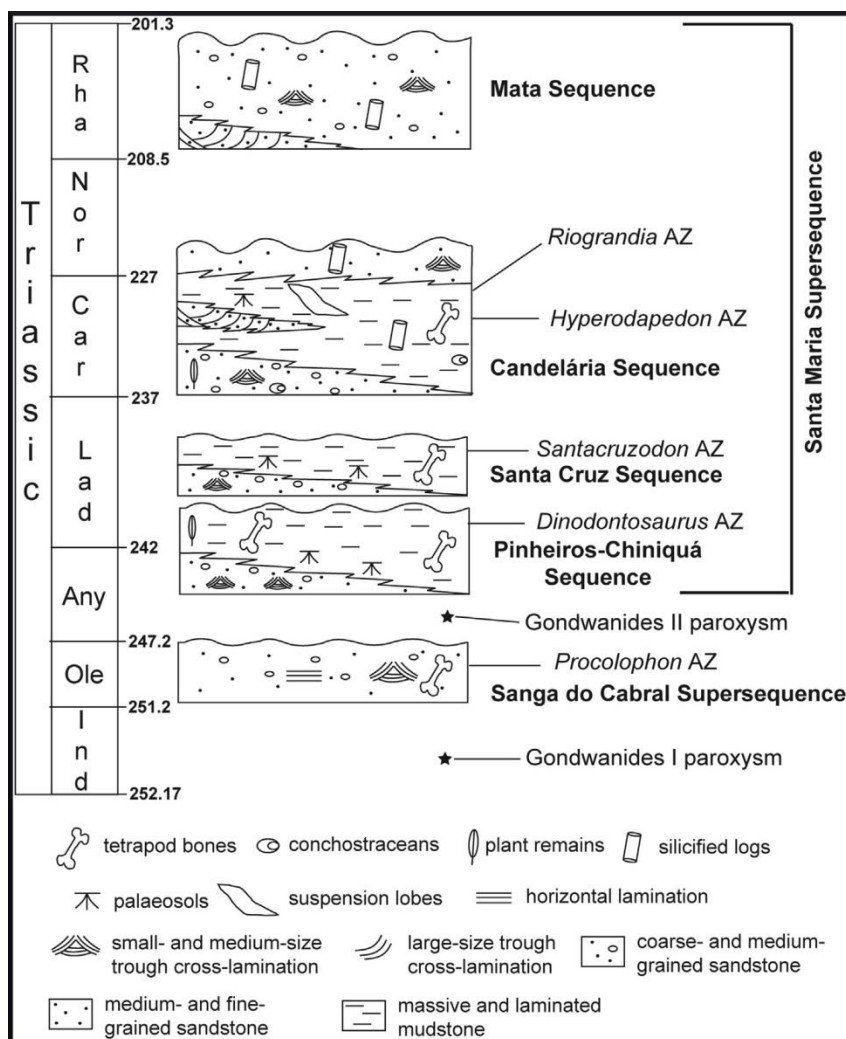


Fig 12. Proposta bioestratigráfica apresentada por Zeffass et al., (2003) modificada por Horn et al., (2014).

No esquema das figuras 12 e 13, tanto a Sequência Pinheiros-Chiniquá quanto a Sequência Santa Cruz tem idade Ladiniana. Recentemente, Marsicano et al., (2016), com base em datações radioisotópicas em depósitos da Argentina (Formação Los Chañares), chegaram a calibrações diferentes das conhecidas até então apenas com base em assembleias de tetrápodes. Segundo esses autores, o topo desses depósitos seria 5-10 milhões de anos mais recente do que anteriormente proposto, atribuindo para Los Chañares uma idade referente ao Eocarniano. Isso levanta a possibilidade de que há discrepâncias de idade semelhantes em outras bacias Gondwanicas, como é o caso da Bacia do Paraná. Sendo assim, a sequência Pinheiros-Chiniquá anteriormente interpretada como pertencendo ao Ladiniano, pode também incluir pertence aos estratos neotriássicos. (MARSICANO et al., 2016; ROMO-de-VIVAR-MARTINÉZ et al., 2016). Assim, a Sequência Pinheiros-Chiniquá (Z.A. *Dinodontosaurus*) pode, na verdade, adentrar no Carniano e a Sequência Santa Cruz (Z. A. *Santacruzodon*) pode ter sido toda depositada

nesse mesmo andar. Contudo, é preciso que sejam feitas datações absolutas desses depósitos da Bacia do Paraná para corroborar tal hipótese.

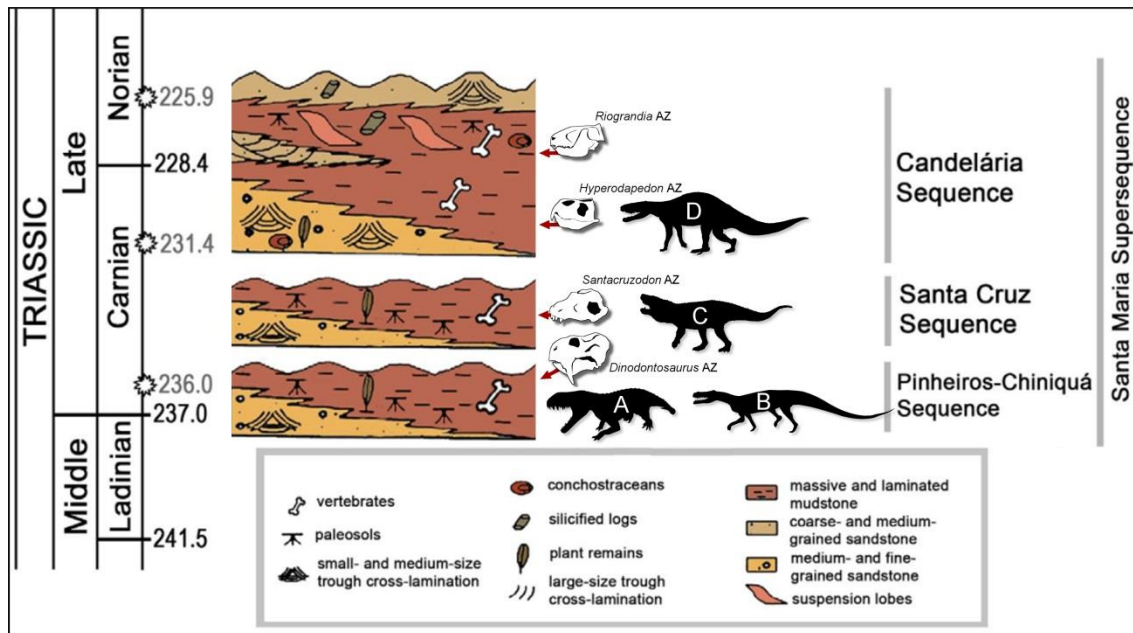


Fig 13. Crono e bioestratigrafia modificado de Zerfass et al., (2003) e Horn et al., (2014). Datações radiométricas de 236, 231.4 e 225.9 Ma correspondente a primeira metade da Formação Chañares (MARSICANO et al., 2015), a base da Formação Ischigualasto e a base da Formação Los Colorados (MARTÍNEZ et al., 2013). Em A, *Prestosuchus chiniquensis*; B, *Decuriasuchus quartacolonias*; C, *Dagasuchus santacruzensis*; D, *Rauisuchus tiradentes*. Retirado de Romo-de-Vivar-Martínez et al., (2016).

## 9 - MATERIAIS E MÉTODOS

### 9.1- Materiais

ULBRA-PVT-281 é constituído por um esqueleto parcialmente completo e bem preservado, representado por crânio completo com aparato hióide preservado e considerável parte do esqueleto pós-craniano em posição de articulação (Fig 14-15). Devido à disposição do material, o qual ainda se encontra parcialmente incluso na matriz rochosa, a grande maioria das estruturas visíveis compreendem a norma direita do animal. O pós-crânio compreende grande parte do esqueleto axial (elementos cervicais, dorsais, caudais e costelas), cintura escapular (escápula, coracóide e clavícula) e um membro posterior completo (fêmur, tíbia, fíbula, astrágalo, calcâneo, tarsais, metatarsais e falanges). O material encontra-se depositado no Laboratório de Paleontologia da Universidade Luterana do Brasil (ULBRA), e é proveniente do município de Dona

Francisca (Afloramento do Posto de Gasolina, em frente à rótula de acesso à cidade), região central do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig 16).



Fig 14. Imagem mostrando a disposição de ULBRA-PVT-281, ainda no bloco de rocha no campo.

## 9.2- Métodos

Os estudos de descrição anatômica dos novos materiais foram realizados de forma comparativa com os demais exemplares de “Rauisuchia” conhecidos. Dentro do possível, visitas a coleções paleontológicas de diferentes instituições foram realizadas para os estudos comparativos dos materiais atribuídos a “Rauisuchia”. Comparações com dados disponibilizados na literatura também foram realizadas. Foram realizadas visitas a coleções de instituições brasileiras e argentinas. Materiais de outros países foram analisados através de material fotográfico produzido e disponibilizado pelo co-orientador deste doutorado. Para os estudos filogenéticos foi utilizado o programa TNT® de uso livre (Goloboff et al ., 2003; 2008).



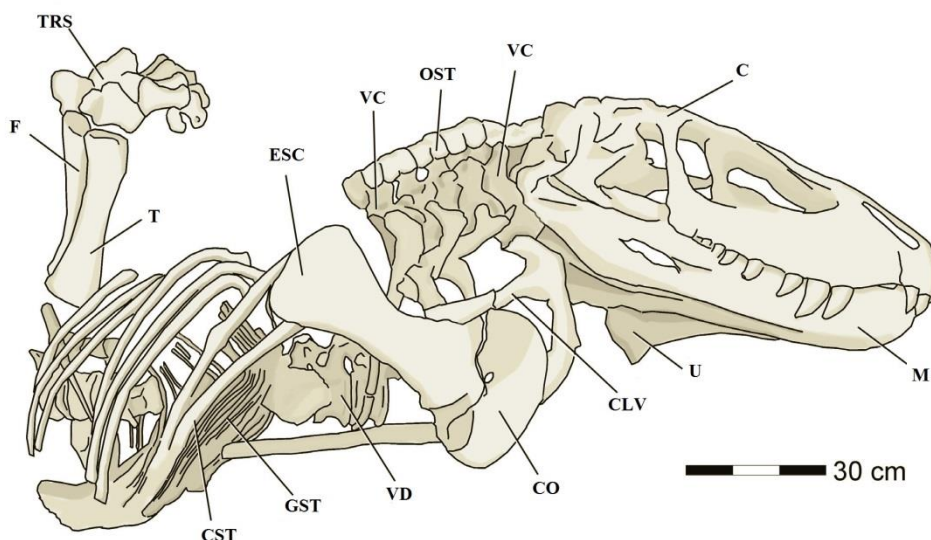


Fig 15. Desenho esquemático mostrando as principais estruturas anatômicas preservadas em ULBRA-PVT-281. Abreviações: C, crânio; CO, coracóide; E, escápula; F, fíbula; GST, gastralias; M, mandíbula; O, osteodermas; TRS, tarsais; U, ulna; VC, vértebra cervical; VD, vértebra dorsal. (Crédito da figura: Rodrigo Temp Müller).

A preparação do material foi feita de forma mecânica com o uso de agulhas, curetas (ferramentas de uso odontológico) e martelos, nas dependências da Universidade Luterana do Brasil, Campus Canoas. As fotografias foram feitas com uma câmera Nikon 1100 e as demais ilustrações foram confeccionadas com o programa Gimp 2.8, também de uso livre.

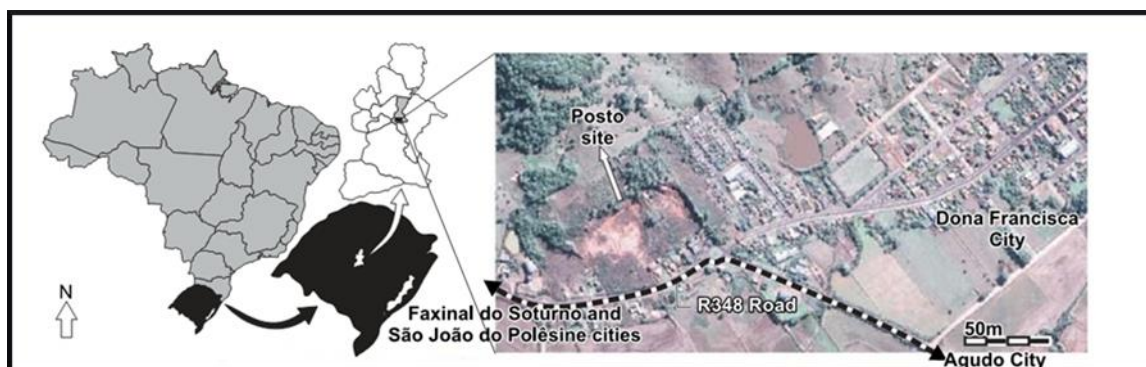


Fig 16. Mapa mostrando a localidade onde foi encontrado ULBRA-PVT-281, em Dona Francisca interior do Estado do Rio Grande do Sul (Retirado de FRANÇA et al., 2013).

## **10- OBJETIVOS**

A presente Tese de doutorado teve como objetivo geral tornar conhecida a anatomia de um novo espécime de “Rauisuchia” preliminarmente atribuído a *Prestosuchus chiniquensis*.

### **10.1 Objetivos específicos**

- Averiguar a identificação prévia de ULBRA-PVT-281 como pertencente a *Prestosuchus chiniquensis*, através da verificação de seu posicionamento filogenético junto a outros exemplares previamente atribuídos a esse táxon.
- Avaliar o status filogenético de Rauisuchidae e sua relação com outros loricatos.
- Obter subsídios para revisar as hipóteses prévias das relações filogenéticas dos “Rauisuchia”, através da reanálise dos caracteres até hoje utilizados e, se possível, pela proposição de novas formas de codificação de estruturas que possuam sinal filogenético dentro da linhagem Loricata.

## 11- PRIMEIRO ARTIGO



Anais da Academia Brasileira de Ciências (2016) 88(3): 1309-1323  
 (Annals of the Brazilian Academy of Sciences)  
 Printed version ISSN 0001-3765 / Online version ISSN 1678-2690  
<http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201620150456>  
[www.scielo.br/aabc](http://www.scielo.br/aabc)

### On the presence of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis* (Pseudosuchia: Loricata) with remarks on its phylogenetic distribution

LÚCIO ROBERTO-DA-SILVA<sup>1,2</sup>, MARCO A.G. FRANÇA<sup>3</sup>, SÉRGIO F. CABREIRA<sup>3</sup>,  
 RODRIGO T. MÜLLER<sup>1</sup> and SÉRGIO DIAS-DA-SILVA<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima, 1000, Bairro Camobi, 97105-900 Santa Maria, RS, Brasil

<sup>2</sup>Laboratório de Paleontologia, Universidade Luterana do Brasil, Av. Farroupilha, 8001, Bairro São José, 92425-900 Canoas, RS, Brasil

<sup>3</sup>Laboratório de Paleontologia e Evolução de Petrolina, Campus de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Rodovia BR 407, Km12, Lote 543, 56300-000 Petrolina, PE, Brasil

<sup>4</sup>Centro de Apoio à Pesquisa da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000 São João do Polêsine, RS, Brasil

*Manuscript received on July 1, 2015; accepted for publication on April 15, 2016*

**Abstract.** Many authors have discussed the subnarial foramen in Archosauriformes. Here presence among Archosauriformes, shape, and position of this structure is reported and its phylogenetic importance is investigated. Based on distribution and the phylogenetic tree, it probably arose independently in *Erythrosuchus*, *Herrerasaurus*, and Paracrocodylomorpha. In Paracrocodylomorpha the subnarial foramen is oval-shaped, placed in the middle height of the main body of the maxilla, and does not reach the height of ascending process. In basal loricatans from South America (*Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei*) the subnarial foramen is ‘drop-like’ shaped, the subnarial foramen is located above the middle height of the main body of the maxilla, reaching the height of ascending process, a condition also present in *Herrerasaurus ischigualastensis*.

These results suggest that this structure might be phylogenetically important and further investigation with a large set of valid taxa is necessary to properly evaluate its importance among Archosauria.

**Key words:** Archosauria, extra cranial opening, Santa Maria Formation, Brazil

**Resumo.** Muitos autores têm discutido o forâmen subnarial em Archosauriformes. Nesta contribuição, a presença entre os Archosauriformes, formato e posição dessa estrutura é reportada e sua importância filogenética foi investigada. Ela provavelmente surgiu em *Erythrosuchus*, *Herrerasaurus* e Paracrocodylomorpha. Nesse último, o forâmen subnarial tem formato oval, posicionando-se na altura média em relação ao corpo da maxila, não atingindo a altura do processo ascendente. Em loricatos basais sulamericanos (*Prestosuchus chiniquensis* e *Saurosuchus galilei*) o forâmen subnarial possui formato de gota, localizado acima da linha média do corpo da maxila, não alcançando a altura do processo ascendente, uma condição também presente em *Herrerasaurus ischigualastensis*. Esses resultados sugerem que o forâmen subnarial pode ser filogeneticamente importante. Sendo assim, futuras investigações tendo como base um grande conjunto de táxons válidos tornam-se necessárias, devido à sua possível importância dentro os Archosauria.

**Palavras-chave:** Archosauria, abertura cranial extra, Formação Santa Maria,

## INTRODUCTION

“Rauisuchia” is an important group of pseudosuchian archosaurs, including several taxa regarded as top terrestrial predators of their ecosystem during Triassic (Gower 2000; Nesbitt et al. 2013). As its phylogenetic status is controversial, it is herein placed in quotation (because it is considered paraphyletic by many authors, Nesbitt et al. 2013). Taxonomic problems and presence of convergent characters with other archosaurs could explain these alternative or divergent hypotheses (Desojo and Arcucci 2009). In spite of this, it provides valuable insights regarding radiation of Archosauria during the Mesozoic (Gower 2000). Actually, rauisuchians were widespread in Pangaea, except in the landmasses that now comprise Antarctica and Australia (Gower 2000, Brusatte et al. 2010, França et al. 2011, 2013, Nesbitt et al. 2013). “Rauisuchia” was an important group during the Early-Middle Triassic, significant to the diversification of Archosauria after the Permo-Triassic extinction (Nesbitt et al. 2013). The South America records include the following species: from Brazil, *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938, *Rauisuchus tiradentes* Huene, 1938, *Procerosuchus celer* Huene, 1938, *Decuriasuchus quartacolonia* França et al. 2011, and *Dagasuchus santacruzensis* Lacerda et al. 2015; from Argentina, *Luperosuchus fractus* Romer 1971, *Saurosuchus galilei* Reig 1959, *Fasolasuchus tenax* Bonaparte 1981 and *Sillosuchus longicervix* Alcober and Parrish, 1997 (Nesbitt et al. 2013). Despite their diversity and increasing number of documented contributions in the last 10 years regarding cranial osteology of “Rauisuchia”, the presence or absence of a dermatocranial opening between premaxilla and maxilla - the subnarial foramen - is still open to debate (Gower 2000, Mastrantônio 2010, França et al. 2011, Nesbitt 2011, Lacerda 2012). This opening received different designations in the literature: subnarial fenestra/foramen by some (e.g. Chatterjee 1985, Galton 1985, Parrish 1993) or extra accessory antorbital fenestra by others (e.g. Sill 1974, Dawley et al. 1979,

Benton 1986, Long and Murry 1995, Gower 2000, Langer 2004). According to Gower (2000), presence or absence of such feature is potentially phylogenetically informative for rauisuchians. Indeed, the subnarial foramen was accepted as a diagnostic character by Chatterjee (1985), Benton (1986), Long and Murry (1995), and Gower (2000). As a result, including *Prestosuchus chiniquensis* within “Rauisuchia” was considered problematic as it was considered devoid of such feature (Gower 2000). Recent descriptions confirmed the presence of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis*, but its actual position and shape is open to interpretation due the supposed mobile joint between the premaxilla and maxilla (Mastrantônio 2010). Additionally, in cranial material of “Rauisuchia”, this joint may have suffered taphonomic distortions (Nesbitt 2011, Lacerda 2012). The aims of this contribution are the evaluation of new evidence regarding presence, size, shape, and position of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis* and discuss its implication for archosaurian phylogeny. The study is based upon a new nearly complete individual of *P. chiniquensis* from the municipality of Dona Francisca (central region of Rio Grande do Sul State, southern Brazil). The specimen (Fig. 1) is housed at the Universidade Luterana do Brasil (ULBRA-PVT-281). It comprises a large complete skull and a partial postcranial skeleton.

## INSTITUTIONAL ABBREVIATIONS

**CPEZ**, Coleção de Paleontologia do Museu Walter Ilha, São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil; **MCN**, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Estado do Rio Grande do Sul, Brazil; **PVL**, Paleontologia de Vertebrados, Instituto “Miguel Lillo”, San Miguel de Tucumán, Argentina; **PVSJ**, División de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales y Universidad Nacional de San Juan, Argentina; **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany; **TTUP**, Texas Tech University Paleontology collections, Lubbock, Texas, USA; **ZPAL**, Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland; **UFRGS**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Paleontologia de Vertebrados, Porto Alegre, Brazil; **ULBRA**, Universidade Luterana do Brasil, Coleção de Paleovertebrados, Canoas, Rio Grande do Sul, Brazil.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Archosauria *sensu* Gauthier 1986

Pseudosuchia *sensu* Sereno 2005

Loricata Merrem 1820 (*sensu* Nesbitt 2011)

*Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938

ULBRA-PVT-281 (Figs 1, 4, and 5a) is referred to *P. chiniquensis* based on the presence of two characters: (1) the presence of sharp leading from the glenoid to anteroventral corner of the coracoid (shared with *Procerosuchus*) and (2) anteroventrally directed ventral process of the squamosal (Nesbitt 2011). Additional diagnostic characters of ULBRA-PVT-281 (still under preparation) will be provided in a full description elsewhere (Roberto-da-Silva in progress.).

## TYPE LOCALITY AND HORIZON

ULBRA-PVT-281 was recovered in the “Posto de Gasolina” outcrop, nearby the main access to Dona Francisca city, central region of Rio Grande do Sul State (21°37' 38''S 53°22'07'' W) (Fig. 2). This locality also had yielded other specimens ascribed to Loricata including *Decuriasuchus quartacolonina* (França et al. 2011, 2013); and additional material referred to *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; Mastrantônio 2010).

According to Zerfass et al. (2003), Ladinian-Rhaetian strata from the Rio Grande do Sul are attributed to three depositional sequences (Santa Maria 1, 2 and 3). ULBRA-PVT-281 was collected in levels from the Santa Maria 1 (Pinheiros-Chiniquá sequence, *sensu* Horn et al. 2014) characterized by the prevalence of reddish mudstones with sub aerial exposure and carbonate concretions (Rubert and Schultz 2004). The dicynodont *Dinodontosaurus* and the cynodont *Massetognathus ochagaviae* also come from the same outcrop and stratigraphic level of ULBRA-PVT-281. Together those synapsids characterize the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (Pavanatto et al. 2015). Such Assemblage Zone is inserted at the base of the Santa Maria 1 (Pinheiros-Chiniquá) Sequence, and this is dated as Ladinian-early Carnian age from biostratigraphic data (Zerfass et al. 2003, Soares et al. 2011, Desojo et al. 2011; Horn et al. 2014) (Fig. 3).

## DESCRIPTION

As a detailed description of ULBRA-PVT-281 will be provided elsewhere, herein we focus solely on the description of the subnarial foramen and its surrounding bone elements (maxilla and premaxilla), discussing its relevance in archosaurian studies (Fig.



4). The subnarial foramen is ‘drop-like’ shaped, and is bordered by the main body and ascending process of the maxilla.

**Premaxilla.** The right premaxilla of ULBRA-PVT-281 is exposed in lateral view. It is labiolingually compressed, with a subquadrangular main body in lateral view, resembling *P. chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0629-T, UFRGS-PV-0156-T, BSPG AS XXV 28). In contrast, *Decuriasuchus quartacolonía*, *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL/AbIII-563), *Fasolasuchus tenax* (PVL-3850), *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-80260), and *Postosuchus kirkpatricki*, this bone shows a subrectangular shape (França et al. 2013). However, intraspecific variations are recognized for *Saurosuchus galilei* (either subquadrangular or subrectangular, see Alcober 2000). In *Luperosuchus fractus* the premaxilla ranges from slightly oval to quadrangular (Desojo and Arcucci 2009).

The premaxilla possesses two long dorsoposteriorly oriented projections: the anterodorsal and posterodorsal (= postnarial) processes. In ULBRA-PVT-281, both processes meet the nasal, forming both anterior and posterior margins of the external naris. Unlike some “Rauisuchia” (e.g. *Batrachotomus kupferzellensis*), in ULBRA-PVT-281 the maxilla does not participate in the external naris. The posteroventral margin of the posterodorsal process contacts the ascending process of the maxilla and forms an angle of 55°, in relation to the body of premaxilla, contrasting with 45° observed in *Decuriasuchus quartacolonía* (França et al. 2013). The anterodorsal process is semicircular in cross-section. The anterior margin of the main body of the premaxilla is straight and vertical (not sinuous). The contact between premaxilla and maxilla is slightly sigmoidal. The ventral margin of the premaxilla is horizontal, bearing four teeth. This number of teeth is shared with several loricatans, such as *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Polonosuchus*, and other specimens of *Prestosuchus* (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T) (Barberena 1978, Bonaparte 1981, Long and

Murry 1995, Gower 1999, Weinbaum 2002, Sulej 2005, Mastrantônio 2010). The medial surface is not visible due to lower jaw occlusion, precluding morphological description of the medial surface, interdental plates and palatal process of premaxilla.

**Maxilla.** The main body of maxilla extends over the lateral surface of the skull. The lateral surface bears slightly rugosities and foramina close to its ventral margin. The maxilla articulates with the premaxilla, nasal, jugal, and lacrimal, as in nearly all archosauromorphs (França et al. 2013). The maxilla forms the ventral and anterior margin of the antorbital fenestra in ULBRA-PVT-281. In *Prestosuchus chiniquensis*, as well as ULBRA-PVT-281, the ventral margin of the antorbital fenestra does not possess a ridge, unlike *Postosuchus* (Long and Murry 1995: fig 122, Alcober 2000, Weinbaum 2002) and *Rauisuchus* (Lautenschlager and Rauhut 2014). The ventral margin of the maxilla of ULBRA-PVT-281 is convex, with at least eleven teeth (eight visible elements and approximately three more alveoli present). In other *P. chiniquensis* specimens the number of alveoli is variable. At least eleven are present in UFRGS-PV-0156-T whereas thirteen are present in UFRGS-PV-0629-T (Barberena 1978; Mastrantônio 2010). This is in contrast to *Decuriasuchus* in which at least 17 alveoli are observed (França et al. 2011).

**Subnarial foramen of *Prestosuchus chiniquensis*.** In the first description of a complete skull of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV0156T) by Barberena (1978), the subnarial foramen was not recognized and it was acknowledged as absent. Nesbitt (2011), in his extensive phylogenetic analysis of archosaurs, also argued that this structure is absent in *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei*, drawing attention to taphonomic distortion in both species. Based upon new material, this structure was recently mentioned as present in *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; Mastrantônio 2010). However, França et al. (2013) suggested that the subnarial foramen

was also present in the specimen described by Barberena (1978 - UFRGS-PV-0156-T) regardless the unquestionable fact that this particular specimen is clearly taphonomically distorted. Accordingly, Mastrantônio (2010) sustained that the shape of this structure should be considered with caution as a probable movable joint between maxilla and premaxilla that could have been distorted in UFRGS-PV-0156T during taphonomic processes. The present specimen (ULBRA-PVT-281, ascribed to *P. chiniquensis*) does not present any visible sign of taphonomic distortion and clearly possess the subnarial foramen, which is well evident between the maxillary/premaxillary suture (Fig. 5a). Both shape and position of the subnarial fenestra varies in rauisuchians as relative medium-sized foramina occur in *Prestosuchus* and *Postosuchus*, whereas a large fenestra is observable in *Luperosuchus fractus* (Fig. 5c). In the latter taxon, a taphonomic or disarticulated origin of fenestra is questionable, added to uncommon position of fenestra. Other remarkable feature of ULBRA-PVT-281 is the presence of a well-marked groove, which starts at the premaxilla-maxilla suture and runs anteroventrally to the premaxillary body. Previously, this premaxillary groove was not mentioned to any other known specimen of *Prestosuchus*. However, at this point taphonomic artifact cannot be ruled out regarding this structure, as both taphonomically distorted specimens UFRGS-PV-0156-T and 0629-T (ascribed to *P. chiniquensis*) presents this feature in one side of the skull, whereas, in the other side, it is apparently absent. The premaxillary groove is also absent in many other rauisuchians, such as *Luperosuchus fractus*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Decuriasuchus quartacolonina*, *Rauisuchus tiradentes* and *Saurosuchus galilei* (Alcober 2000, Weinbaum 2002, Lautenschlager 2008, Desojo and Arcucci 2009, França et al. 2011, 2013). Therefore, further examination of more specimens attributable to *P. chiniquensis* is necessary in order to solve this question. If it is not taphonomic, the premaxillary groove would represent an

autapomorphic character of *P. chiniquensis*. This groove differs from those described by Nesbitt (2011) for *Revueltosaurus* and *Erythrosuchus*, because, in these taxa, the groove is posteriorly directed on the maxilla. Conversely, in *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) this groove is anteriorly directed on the premaxilla.

In *Prestosuchus chiniquensis* the subnarial foramen is a drop-like shaped opening located between premaxilla and maxilla, both equally contributing to its borders in ULBRA-PVT-281. The height of the foramen occupies part of the main bodies and posterodorsal processes of maxilla/premaxilla, as in *Saurosuchus galilei* (Fig. 5b) (Alcober 2000). In *Saurosuchus galilei*, the subnarial foramen is slit-like in juvenile specimens (Alcober 2000). According to Nesbitt (2011), this structure would be absent in this taxon and those alleged openings would be artifact of preservation. However, in the holotype of *S. galilei* (PVL 2068), considered an adult individual, there is a subnarial foramen, in spite of the fact that this specimen shows signs of taphonomic distortion in some degree. Its morphology and position is quite similar to that of ULBRA-PVT-281. In *Batrachotomus kupferzellensis*, *Fasolasuchus tenax*, *Effigia okeeffeae*, *Shuvosaurus inexpectatus*, *Qianosuchus mixtus*, *Lotosaurus adentus*, and *Postosuchus kirkpatricki* the subnarial foramen is oval, located at the average height regarding the main body of maxilla, not reaching the height of the posterodorsal process (Chatterjee 1985, , Bonaparte 1981, Gower 1999, Nesbitt and Norell 2006, Weinbaum 2011). Additionally, in *Decuriasuchus quartacolonias* the subnarial foramen occupies part of main body of maxilla and reaches the base of the ascending process, resembling *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei* (Alcober 2000, França et al. 2013). Despite the vast literature regarding “Rauisuchia”, occurrence/description of the subnarial foramen is dubious in some taxa. For instance, in *Polonosuchus silesiacus* (Sulej 2005) the

presence/absence of such feature is doubtful due the lack of a preserved premaxilla and maxilla in articulation.

## PHYLOGENETIC ANALYSIS

Phylogenetic status and inner relationships of “Rauisuchia” are still open to debate, in spite of many new descriptions and revisions (Brusatte et al. 2010, Nesbitt 2011, Lautenschlager and Rauhut 2014). Different results created many challenges to provide a satisfactory phylogenetic definition to this group (Nesbitt et al. 2013). Presence/absence of the subnarial foramen has been previously considered useful for taxonomical purposes; however, its phylogenetic utility was also challenged. Gower (2000) pointed out that using this structure is problematic due to its highly homoplastic distribution among Archosauria. Conversely, previous contributions claimed that the presence of the subnarial foramen is phylogenetically important to some rauisuchians (Benton and Clark 1988, Parrish 1993, Juul 1994). Nesbitt (2011) provided a comprehensive phylogenetic analysis of Archosauria, scoring the subnarial foramen (either absent or present and the contribution of maxilla and premaxilla to its borders) in his data-matrix (character 12), but did not recognize its presence in *Prestosuchus chiniquensis*. In this contribution, we change the scores of some operational taxonomic units (OTUs) regarding such character in the dataset of Butler et al. (2014), which is a modified version of the matrix presented by Nesbitt (2011). Originally, *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei* were scored as lacking the subnarial foramen (0). In this contribution, in both species the subnarial foramen is scored as present and limited by both maxilla and premaxilla (character state 1). The herrerasaurid *Herrerasaurus ischigualastensis* bears two openings along the suture between premaxilla and maxilla (Serenó and Novas 1993), in which the more ventral is topologically similar to

saurischian dinosaurs (e.g. *Efraasia minor*, *Plateosaurus engelhardti*, and *Eoraptor lunensis*), whereas the larger and more dorsal opening is topologically equivalent to that present in pseudosuchians (Fig. 5h). Therefore, among evaluated saurischians, just *Herrerasaurus ischigualastensis* is scored here with the condition (1). In the remaining saurischians, this structure is considered absent (character state 0). Another modification in the dataset of Butler et al. (2014) includes the addition of a new character (414) related to the position of the subnarial foramen. Such character includes two states: (0) in the middle average height regarding the maxillary body, not reaching the ascending process; (1) above the middle height of the main body of the maxilla, reaching at least the base of the ascending process. Those taxa without subnarial foramen are encoded as inapplicable "-". The subnarial foramen of Crocodylomorpha is considered inapplicable, as it is an artifact resulting from the insertion of the caniniform teeth in the maxilla, not being homologous to the subnarial foramen (the full codification of the new character is in appendix 1).

The analysis was performed under equally weighted parsimony using the software TNT 1.1 (Goloboff et al. 2003, 2008). A traditional search with 100 replicates of Wagner trees (with random addition sequence) followed by TBR branch-swapping (holding 10 trees per replicate) was performed. The analysis recovered 81 most parsimonious trees (MPTs) of 1312 steps each (consistence index=0.369; retention index=0.771). Bremer and bootstraps values (1000 replicates) were also obtained from TNT v 1.1 (Goloboff et al. 2008). *Decuriasuchus quartacolonía* (Fig. 5d) was not included in this dataset because it is currently under review by M.A.G.F.

## **DISCUSSION**

In spite of the discussion regarding the subnarial fenestra/foramen in archosaurs, there is no consensus about its function. According to Gower (2000), two hypotheses are in dispute, the first would be related to the air sinus system and the second to either blood vessels or nerve transmission. However, no evidence has been provided to corroborate either. In *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower 1999), *Saurosuchus galilei* (Alcober 2000), *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV0156T, Barberena 1978; UFRGS-PV-0629-T, Mastrantônio 2010; CPEZ-239b, Lacerda 2012; UFRGS-PV-0152-T, Raugust 2014), *Postosuchus kirpatricki* (Weinbaum 2011), and *Luperosuchus fractus* (Desojo and Arcucci 2009), the subnarial foramen is only mentioned as present and no additional information is provided for this structure.

Despite the possible phylogenetic importance of the subnarial foramen, recent contributions discuss inconsistencies and alternative interpretations regarding this structure (Gower 2000, Mastrantônio 2010, Lacerda 2012). According to Gower (2000), its presence is homoplastic amongst “Rauisuchia”. Additionally, a similar opening occurs in other non-rauisuchian archosaurs, such as the erythrosuchid *Shansisuchus shansisuchus*, the herrerasaurid dinosaur *Herrerasaurus ischigualastensis* (Sereno and Novas 1993), and pterosaurs (e.g. *Dorygnathus banthensis*) (Ösi . 2010). Moreover, in *Shansisuchus shansisuchus*, for instance, the subnarial foramen is formed by a bifurcation of the anteroventral process of the nasal and extends ventrally interrupting the premaxilar/maxilar contact (Fig. 5g). Therefore, this configures an analogous condition in relation to the feature present in “rauisuchians”. In addition, this structure was recognized as an autapomorphy for the saurischian dinosaur *Herrerasaurus ischigualastensis* (Sereno and Novas 1993). So, it would have been convergently developed in taxa other than rauisuchians (Desojo and Arcucci 2009, Lacerda 2012). On the other hand, the subnarial foramen was recognized as a diagnostic character of “Rauisuchia” (Chatterjee 1985,

Gower 2000; Lautenschlager 2008, Lautenschlager and Rauhut 2014). Both presence and shape of the subnarial foramen is uncertain in many rauisuchians, as the majority of specimens are incomplete or with disarticulated bones. Additionally, the shape of the subnarial foramen would be subject to both taphonomic distortion and ontogenetic variation as well (Alcober 2000, Nesbitt 2011). Based on specimens of *Saurosuchus galilei*, Alcober (2000) suggested that the subnarial fenestra is only present in juvenile individuals, fully closing in adults. However, this statement is dubious as the ontogenetic state of *S. galilei* specimens is uncertain. Actually, the two specimens of *Saurosuchus galilei* (PVL 2062 and PVSJ 32, respectively putative adult and young individuals) show an evident opening between premaxilla and maxilla. In addition, putative adult specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T; UFRGS-PV-0629-T; ULBRA-PVT-281) possess this structure. There are also differences between UFRGS-PV-0629-T and ULBRA-PVT-281. In the first, the subnarial foramen is slit-like and elongated (Mastrantônio 2010), whereas in ULBRA-PVT-281 it is “drop-like” shaped. According to Mastrantônio (2010), these differences can be explained by the presence of kinesis between maxilla and premaxilla (a mobile joint between these two bones). In both cases, Mastrantônio (2010) argued that this joint would show distortions due to diagenesis, resulting in different shapes and sizes. Given the accentuated lateral deformation of UFRGS-PV-0629-T, we consider that the elongated shape of its subnarial foramen is an artifact of preservation (Fig. 5f).

The presence of relative movement among intracranial joints is discussed by many paleontologists. Different types of kinesis were defined according to the joint location in dorsal parts of the skull (Versluys 1910, 1912, 1936, Holliday and Witmer 2008). In extant taxa, as in most lizards, there are three types of cranial kinesis: mesokinesis (between frontal/parietal), metakinesis (quadrate/paroccipital) and pleurokinesis (occipital



condyle laterally) (Rieppel and Zaher 2001). So far, extant taxa lack mobility between maxilla and premaxilla. Additionally, in several extant lineages, such as turtles, crocodylians, and *Sphenodon*, cranial kinesis is totally absent (Iordansky 1990, Holliday and Witmer 2008). In neither case, a kinetic joint between premaxilla and maxilla was mentioned by the aforementioned authors. Moreover, according to Holliday and Witmer (2008), an animal may exhibit morphological features suggestive of intracranial mobility but not necessarily demonstrate significant functional mobility *in vivo*. Based upon these arguments, we state that a kinetic joint between premaxilla and maxilla is possible only if new data were obtained.

In *Postosuchus kirkipatricki* there is an excavation (visible in medial view) that starts in the premaxilla and ends in the maxilla. According to Chatterjee (1985) it would serve to accommodate the Jacobson's organ (also called vomeronasal organ), a chemoreceptor which is part of the olfactory system of amphibians, reptiles, and mammals, although it does not occur in all tetrapod groups (Rehorek et al. 2000). Probably, due to the presence of a Jacobson's organ there would be a movable premaxillary/maxillary joint in this taxon. However, other authors (Sill 1974, Bonaparte 1981, Witmer 1995, Gower 1999, Sulej 2005, Weinbaum 2011) do not agree with the presence of this organ in *Postosuchus*. In some basal archosauriforms, like *Euparkeria capensis* (Ewer 1965), the anterior region of lateral surface of maxilla bears a foramen. Most rauisuchians have a rostromedial foramen on the anterior surface of maxilla, as *Decuriasuchus quartacolonius* (França et al. 2013), whereas others also have a rostromedial foramen, as *Polonosuchus* and *Teratosaurus* (Sulej 2005). The presence of these structures in taxa with distinct affinities indicate that this region would be the end extremity for blood vessels or nerve transmission, independently if subnarial foramen is present.

The inclusion of the new character in the phylogenetic analysis did not change the topology of “Rauisuchia” presented by Butler et al. (2014) and the results allow the proposal of the likely evolutionary pathway for the subnarial foramen among paracrocodylomorphs (Fig. 6). The presence of the subnarial foramen probably begins in the common ancestor of Paracrocodylomorpha, in which the small subnarial foramen is oval shaped in average height regarding the main body of maxilla, not reaching the base of the ascending process [414(0)], occurring in *Qianosuchus mixtus*, *Lotosaurus adentus*, *Effigia okeeffeae*, *Shuvosaurus inexpectatus*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Fasolasuchus tenax*, and *Postosuchus kirkpatricki* (Fig. 5E). In basal loricatans from South America, *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei*, the subnarial foramen presents a new condition, related to its position: located above the middle height of the main body of the maxilla, reaching the base of the ascending process [414(1)]. Although not revealed in this analysis, this could suggest the presence of a less inclusive monophyletic group composed of some rauisuchians from Gondwana, as *Prestosuchus*, *Saurosuchus* and, possibly, *Decuriasuchus*, a hypothesis to be further evaluated. Considering only the pseudosuchian lineage, the subnarial foramen is shared by several pseudosuchian taxa other than Aetosauria, Crocodylomorpha, Gracilisuchidae or Ornithosuchidae (e.g. Nesbitt 2011). In this context, the presence of the subnarial foramen is a possible synapomorphy of Paracrocodylomorpha, being small, oval-shaped and restricted to main body of maxilla (Fig. 6). This condition is retained in Popsauroidea, but modified to drop-like, occupying the main body and ascending process of maxilla in basal Loricata, as *Prestosuchus* and *Saurosuchus*. Subsequently, the condition is reversed to a small oval-shaped fenestra in the clade including *Batrachotomus*, *Fasolasuchus* and Rauisuchidae.

Despite the close geographic distribution of *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, as well as several shared characteristics including the presence and shape of subnarial foramen, our phylogenetic analysis did not recover them as sister taxa. Concluding, the results presented here suggest that there is a phylogenetic signal linked to the presence and position of the subnarial foramen in Archosauria. However, the lack of knowledge regarding its presence in several fragmentary and badly-preserved taxa is an obstacle to the understanding of the importance of this structure among this large group of Archosaurs, stressing the necessity of discover of more complete and better preserved specimens to clarify this issue.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank the Fundação de Apoio à Tecnologia e Ciência (FATEC - process 3.01.0046) for the financial support to LRS; the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research grant to SDS (process 301801/2012-6); the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nivel Superior (CAPES) for the scholarship to RTM; and the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEP) (process APQ-0165-2.04/14) for the financial support to MAGF. We thank the Willi Hennig Society, for the gratuity of TNT software. We also thank Martin Ezcurra and an anonymous referee for their valuable suggestions that greatly improved the manuscript.

#### **REFERENCES**

- ALCOBER O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rausuchidae). *J. Vert. Paleontol.* 20: 302-316.
- BARBERENA MC. 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas.* 9: 62-75.
- BENTON MJ. 1986. The Late Triassic reptile *Teratosaurus*- a rausuchian, not a dinosaur. *Paleontology.* 29: 293-301.
- BENTON, M.J. & CLARK, J., 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. pp. 289-332, 11 figs. *In*: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. I. Amphibians, reptiles, birds.* Clarendon Press, Oxford. x+377 pp.
- BONAPARTE JF. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del MACN "Bernardino Rivadavia".* 3: 55-101.
- BRUSATTE, S. L., BENTON, M. J., DESOJO, J. B. & LANGER, M. C., 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *J. Syst. Palaeontol.* 8(1):3-47.
- BUTLER RJ, SULLIVAN C, EZCURRA MD, LIU J, LECUONA A AND SOOKIAS RB. 2014. New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *Evol. Biol.* 14:128
- CHATTERJEE S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian Reptile from the Triassic of Texas and the origin of *Tyrannosaurus*. *Phil. Trans.R.Soc. Lond. B.* 309: 395-460.
- DAWLEY RM, ZAWISKIE JM AND COSGRIFF JW. 1979. A rausuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. *J. Vert. Paleont.* 53: 1428-1431.

DESOJO JB AND ARCUCCI AB. 2009. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the middle Triassic of Argentina: The earliest known South American rauisuchian. *J. Vert. Paleontol.* 29: 1311-1315.

DESOJO JB, EZCURRA MD AND SCHULTZ CL. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle–Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zool. J. Linn. Soc.* 161: 839–871.

EWER, R. F. 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Brom. *Phil. Trans.R. Soc. B* 248:379-439. FRANÇA MAG, FERIGOLO J AND LANGER MC. 2011. Associated skeletons of the new middle Triassic “Rauisuchian” from the Brazil. *Naturwissenschaften.* 98: 389-395

FRANÇA MAG, LANGER MC AND FERIGOLO J. 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonía* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. NESBITT SJ, DESOJO JB AND IRMIS RB. (eds) *Anatomy, Phylogeny and Paleobiology of Early Archosaurs and their Kin.* Geol. Soc. London. Special Publications. 379 p.

GALTON PM. 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaur, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stutt. Beitr. Naturkd. B.* 116: 1-29.

GOLOBOFF PA, FARRIS J AND NIXON KC. 2003. TNT: Tree analyses using new technology. Program and Documentation. [www.zmuck.dk/public/phylogeny](http://www.zmuck.dk/public/phylogeny).

GOLOBOFF PA, FARRIS J AND NIXON KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics.* 24(5): 774-786.

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

GOWER DJ. 2000. Rauisuchian archosaur (Reptilia, Diapsida): An overview. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol.* 218: 447-488.

REHOREK SJ, FIRTH BT AND HUTCHINSON MN. 2000. The structure of the nasal chemosensory system in squamate reptiles. 2 Lubricatory capacity of the vomeronasal organ. *J Bioscience.* 1: 181-190.

HOLLIDAY CM AND WITMER LM. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *J. Vert. Paleontol.* 28: 1073-1088.

HORN BLD, MELO TM, SCHULTZ CL, PHILIPP RP, KLOSS HP AND GOLDBERG K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *J. S. Am. Earth Sci.* 55: 123-132.

IORDANSKY NN. 1990. Evolution of cranial kinesis in lower Tetrapods. *Neth. J. Zool.* 40: 32-54.

JUUL L. 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana.* 31:1-38.

LACERDA MB. 2012. Descrição e estudos 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. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. 157p. (Unpublished).

LACERDA MB, SCHULTZ LC AND BERTONI-MACHADO C. 2015. First ‘Rauisuchian’ archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon*

Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. Plos one. Doi: 10.1371/journal.pone.0118563.

LANGER MC. 2004. Basal saurischians. In: David Weishampel; Peter Dodson; Halska Osmólska. (Org.). The Dinosauria. 2ed. Berkeley: University of California Press, 1: 25-46.

LAUTENSCHLAGER S. 2008. Revision of *Rauisuchus tiradentes* (Archosauria: Rausuchia) from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implications for rausuchian phylogeny. Department für Geo und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, Diplomarbeit. 77p.

LAUTENSCHLAGER S AND RAUHUT OWM. 2014. Osteology of *Rauisuchus tiradentes* from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil, and its implication for rausuchid anatomy and phylogeny. Zool. J. Linn. Soc. 173: 55-91.

LONG RA AND MURRY PA. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. N. M.M. N. H. and Science Bulletin. 4: 1–254.

MASTRANTÔNIO BM. 2010. Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rausuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rausúquios. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado. 244p.

NESBITT S J AND NORELL M A. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). Proc. R. Soc. Lond. B. 273: 1045–1048.

NESBITT SJ. 2011. The early evolution of archosaurs: Relationships and the origin of major clades. Bulletin of A. M.N. H.. 352: 1-292.

NESBITT SJ, DESOJO JB. AND IRMIS RB. 2013. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin in Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R.

- B. (eds) 2013. Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Geol. Soc. London Spec. Publ., 379.
- ÖSI A. 2010. Feeding-related characters in basal pterosaurs: implications for jaw mechanism dental function and diet. *Lethaia*. 44: 136-152.
- PAVANATTO AEB, MÜLLER RT, DA-ROSA AAS & DIAS-DA-SILVA S (2015): New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae), from the Middle Triassic of Southern Brazil, *Historical Biology: An Inter.J. Paleo.*, DOI: 10.1080/08912963.2015.1070148.
- PARRISH JM. 1993. Phylogeny of Crocodylotarsy, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *J.Vert.Paleontol.* 13: 287-308.
- RAUGUST T. 2014. Descrição e análise filogenética de um novo material de *Rauisuchia* (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio Sul-Rio-Grandense, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. 378p.
- RIEPEL O AND ZAHER H. 2001. Re-building the bridge between mosasaurs and snakes. *N.Jb.Geol. Paläont. Abh.* 221: 111-132.
- RUBERT RR AND SCHULTZ CL. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*. 31: 71-88.
- SERENO PC AND NOVAS FE. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J.Vert.Paleontol.* 4: 451-476
- SERENO PC. 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Syst. Biol.* 54: 595–619.
- SILL W D.1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. *BullMusCompZool* 7:317-362.



- SOARES MB, SCHULTZ CL AND HORN BLD. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. An. Acad. Bras.Ciênc. 83: 329-354.
- SULEJ T. 2005. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. J.Vert. Paleontol. 25: 78-86.
- VERSLUYS J. 1910. Das streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 30: 175-260.
- VERSLUYS J. 1912. Das Streptostylie-Problem und die Bewegung im Schädel bei Sauropsida. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere 2 (Suppl.15): 545-716.
- VERSLUYS J. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden. 1. Reptilien. 699-808. In L. Bolk, E Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch (eds). Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. V.4. Urban and Schwarzenberg. Berlin.
- WEINBAUM JC. 2002. Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi). Texas Tech University, Lubbock, Texas, M.S. thesis. 78p.
- WEINBAUM JC. 2011. The skull of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Paracrocodyliformes) from the Upper Triassic of the United States. PaleoBios. 30: 18-44.
- WITMER LM. 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians) with the special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. J. Morphol. 225:269-327.
- ZERFASS H, LAVINA EL, SCHULTZ, CL, GARCIA AJV, FACCINI UF AND CHEMALE JR F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of

Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana paleogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*. 161: 85-105.

ZERFASS, H., SANDER, A., FLORES, A.E., 2007. Agudo, Folha SH.22-V.C.V, escala 1:100.000, Rio Grande do Sul. Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Brasília, 97 pp.

Appendix 1.

#### ADDITIONALI CHARACTER DESCRIPTION AND CODIFICATION

**414.** Dorsoventral position of the subnarial foramen: (0) in middle height regarding the maxillary body, not reaching the ascendant process; (1) above the middle height of the main body of the maxilla, reaching at least the base of the ascendant process.

*Mesosuchus browni* (-), *Prolacerta broomi* (-), *Proterosuchus fergusi* (-), *Erythrosuchus africanus* (0), *Vancleavea campi* (-), *Chanaresuchus bonapartei* (-), *Tropidosuchus romeri* (-), *Euparkeria capensis* (-), *Parasuchus hislopi* (-), *Smilosuchus gregorii* (-), *Pseudopalatus pristinus* (-), *Gracilisuchus stipanicorum* (-), *Turfanosuchus dabanensis* (-), *Yonghesuchus sangbiensis* (-), *Ornithosuchus longidens* (-), *Riojasuchus tenuisiceps* (-), *Revueltosaurus callenderi* (?), *Stagonolepis robertsoni* (-), *Aetosaurus ferratus* (-), *Longosuchus meadei* (-), *Ticinosuchus ferox* (?), *Qianosuchus mixtus* (0), *Xilousuchus sapingensis* (?), *Arizonasaurus babbitti* (?), *Poposaurus gracilis* holotype (?), *Poposaurus gracilis* yale (?), *Lotosaurus adentus* (0), *Sillosuchus longicervix* (?), *Effigia okeeffeae* (0), *Shuvosaurus inexpectatus* (0), *Prestosuchus chiniquensis* (1), *Saurosuchus galilei* (1), *Batrachotomus kuperferzellensis* (0), *Fasolasuchus tenax* (0), *Rauisuchus triradentes* (?), *Polonosuchus silesiacus* (?), *Postosuchus kirkpatricki* (0), *Postosuchus alisonae* (?), CM 73372 (?), *Hesperosuchus agilis* (?), *Dromicosuchus grillator* (-), *Hesperosuchus agilis* (-), *Dibothrosuchus elaphros* (?), *Terrestrisuchus gracilis* (-), *Sphenosuchus acutus* (-),

*Litargosuchus leptorhynchus* (-), *Kayentasuchus walker* (-), *Orthosuchus stormbergi* (?), *Alligator mississippiensis* (-), *Protosuchus haughtoni* (-), *Protosuchus richardsoni* (-), *Eudimorphodon ranzii* (-), *Dimorphodon macronyx* (?), *Lagerpeton chanarensis* (?), *Dromomeron gregorii* (?), *Dromomeron romeri* (?), *Marasuchus lilloensis* (?), *Asilisaurus kongwe* (?), *Eucoelophysis baldwini* (?), *Sacisaurus agudoensis* (?), *Lewisuchus/Pseudolagosuchus* (?), *Eocursor parvus* (?), *Silesaurus opolensis* (-), *Pisanosaurus mertii* (?), *Heterodontosaurus tucki* (-), *Lesothosaurus diagnosticus* (-), *Scutellosaurus lawleri* (?), *Herrerasaurus ischigualastensis* (1), *Staurikosaurus pricei* (?), *Eoraptor lunensis* (-), *Saturnalia tupiniquim* (?), *Plateosaurus engelhardti* (-), *Efraasia minor* (-), *Tawa hallae* (?), *Coelophysis bauri* (-), *Dilophosaurus wetherelli* (?), *Allosaurus fragilis* (-), *Velociraptor mongoliensis* (-).

### Figure captions

Figure 1 - Schematic drawing of ULBRA-PVT-281, a complete skull and a partial postcranial skeleton. Abbreviations: clv, clavicle; co, coracoid; cv, cervical vertebra; f, fibula; gst, gastralia; hu, humerus; lj, lower jaw; ost, osteoderm; rb, rib; sc, scapula; sk, skull; t, tibia; trs, tarsus; tv, trunk vertebra.

Figure 2 - Location of the “Posto de Gasolina Site” in the municipality of Dona Francisca in the Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. Geological units according to Zerfass et al. (2007).

Figure 3 - Stratigraphic framework of the Triassic package from southern Brazil showing the *Riograndia* AZ; *Hyperdapedon* AZ; *Santracruzodon* AZ; *Dinodontosaurus* AZ; and

*Procolophon AZ*. *Rauisuchian* outline in black indicates *Prestosuchus chiniquensis* level. Modified from Zerfass et al. (2003), Desojo et al. (2011) and Horn et al. (2014). Geological timescale follows Gradstein et al. (2012).

Figure 4 - Photograph and interpretative drawing depicting the rostral region of ULBRAPVT-281. Abbreviations: d, dentary; mx, maxilla; pmg, premaxillar groove; pmx, premaxilla; sf, subnarial foramen. Scale bar equals 10 cm.

Figure 5 - Schematic drawing depicting the rostral region of selected archosauriforms in left lateral view. The subnarial fenestra is depicted in black. a, *Prestosuchus chiniquensis* ULBRA-PVT-281; b, *Saurosuchus galilei*; c, *Luperasuchus fractus*; d, *Decuriasuchus quartacolonias*; e, *Postosuchus kirkpatricki*; f, *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0629-T; g, *Shansisuchus shansisuchus*; h, *Herrerasaurus ischigualastensis*; i, *Batrachotomus kupferzellensis*.

Figure 6 - Simplified strict consensus of 81 MPTs depicting the distribution of the new character among the OTUs. Numbers associated with nodes represent Bootstrap values and Bremer support (between parenthesis).

Figure 1.

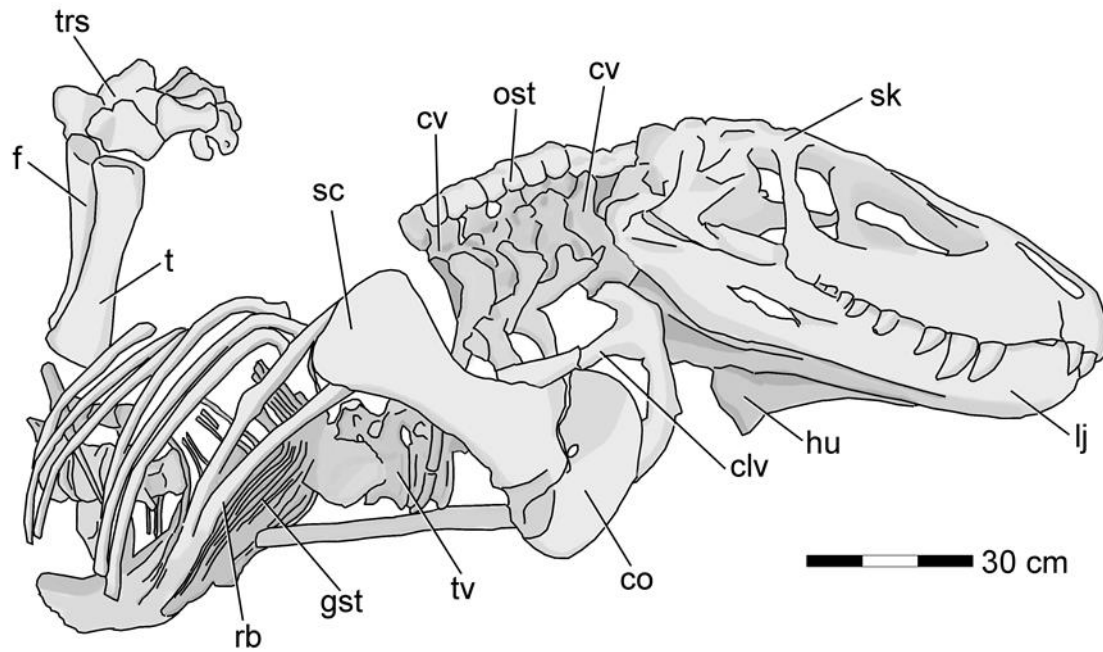


Figure 2

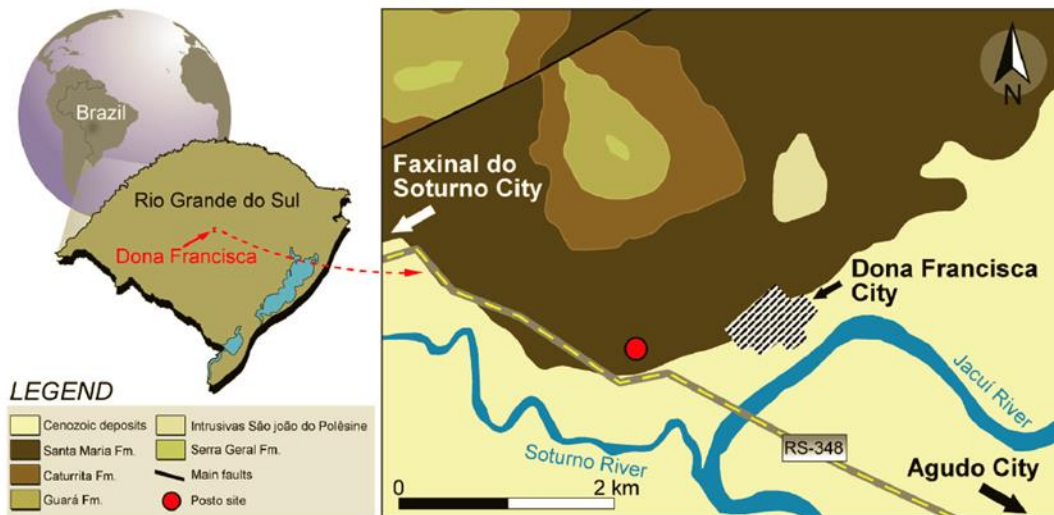


Figure 3

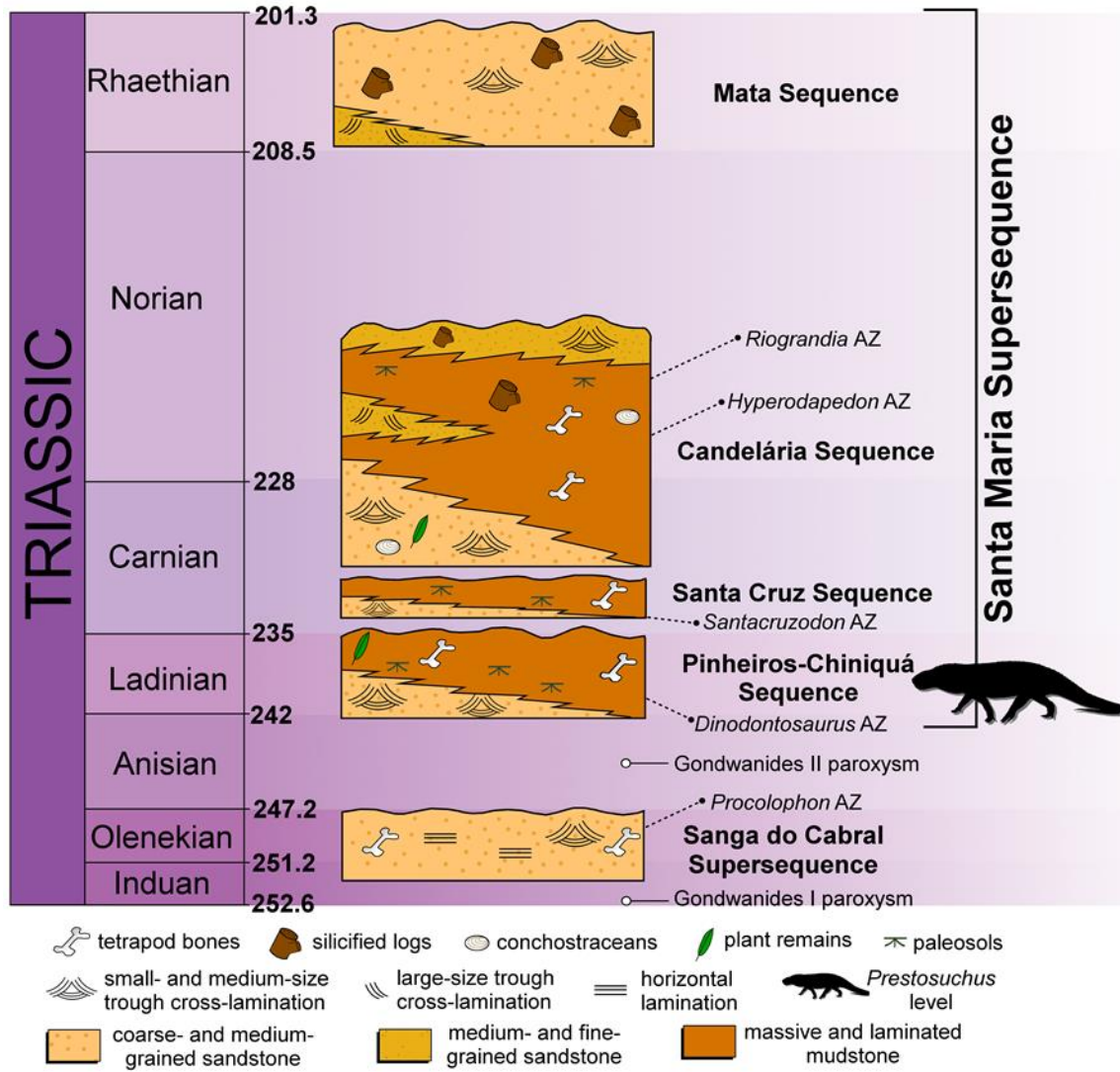


Figure 4

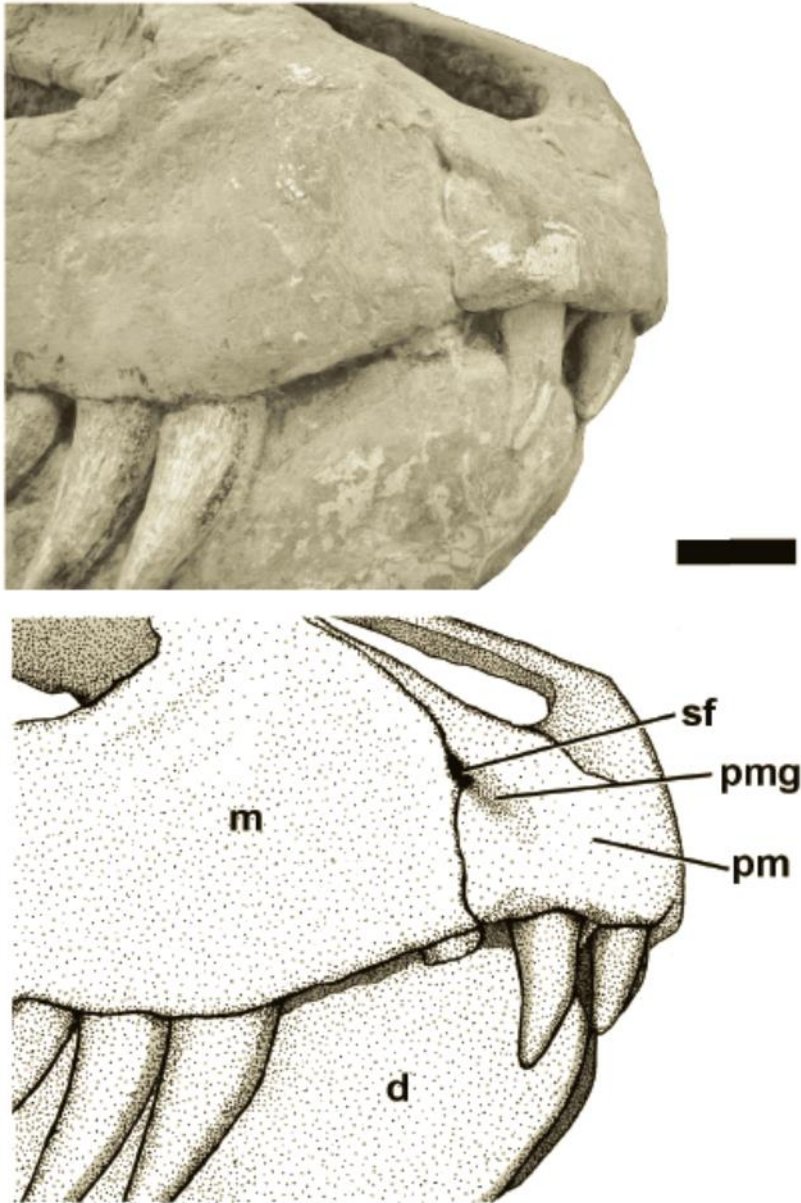


Figure 5

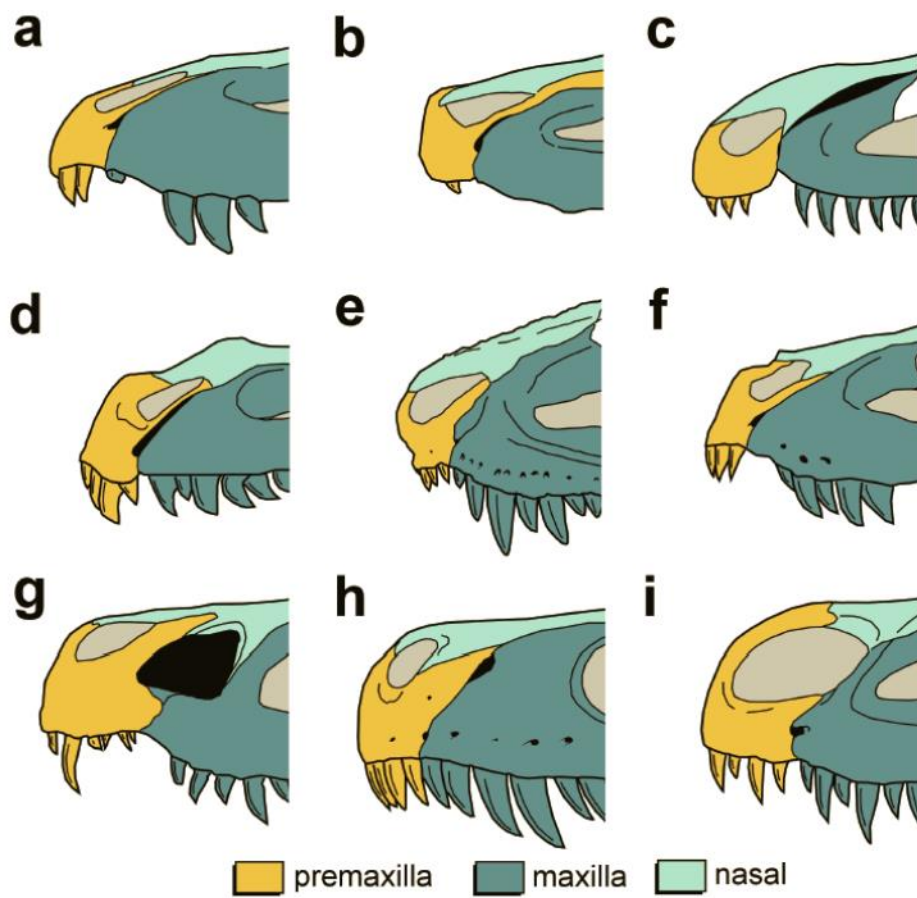
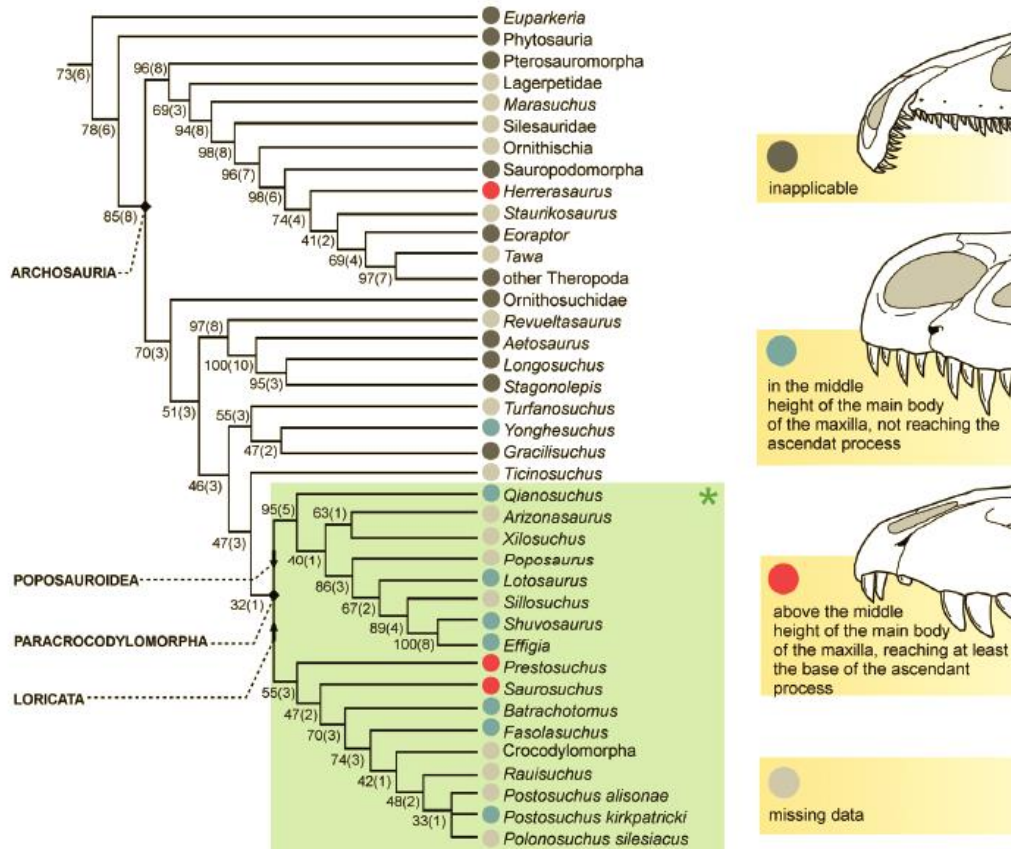




Figure 6



\* Average height regarding the maxillary body, not reaching the ascendant process is inferred for Paracrocodylomorpha.

## 12- SEGUNDO ARTIGO

New osteological information on a nearly complete skeleton of the giant top predator *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Loricata) from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone, Middle/Late Triassic of Southern Brazil)

LÚCIO ROBERTO-DA-SILVA<sup>1,2</sup>, MARCO A.G. FRANÇA<sup>3</sup>, SÉRGIO F CABREIRA<sup>2</sup>, RODRIGO T MÜLLER<sup>1,4</sup> and SÉRGIO DIAS-DA-SILVA<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima, 1000, Bairro Camobi, 97105-900 Santa Maria, RS, Brasil

<sup>2</sup>Laboratório de Paleontologia, Universidade Luterana do Brasil, Av. Farroupilha, 8001, Bairro São José, 92425-900 Canoas, RS, Brasil

<sup>3</sup>Laboratório de Paleontologia e Evolução de Petrolina, Campus de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Rodovia BR 407, Km12, Lote 543, 56300-000 Petrolina, PE, Brasil

<sup>4</sup>Centro de Apoio à Pesquisa da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000 São João do Polêsine, RS, Brasil

“Rauisuchia” is a problematic taxon due to taxonomic uncertainties, fragmentary register and poorly complete material described at present. A description of new and well complete specimen was found in southern Brazil (Pinheiros-Chiniquá sequence) of Paraná Basin, ascribed to *Prestosuchus chiniquensis*, is provided in the present contribution. The material (ULBRA-PVT-281) comprises a complete skull with hyoid apparatus and most postcranial elements (pectoral girdle, cervical, dorsal and caudal vertebrae, femur, tibia, fibula and pes). . The phylogenetic analysis showed that ULBRA-PVT-281 is a *Prestosuchus chiniquensis* and did not have impact to rauisuchian topology. *P. chiniquensis* formed a group with *Saurosuchus galilei* basal to Loricata in which Popsauroidea was included. Also “Rauisuchia” was not recovered as monophyletic. In spite of this, the analysis suggests a close relationship between *P. chiniquensis* and *S.*

*galilei*, which can be evidenced by the shared presence of a premaxillar groove along the subnarial foramen, herein described for the first time.

Key words: *P. chiniquensis*, Pinheiros –Chiniquá Sequence, southern Brazil

## INTRODUCTION

“Rauisuchia” is a diverse group of archosaurs with ecological and morphological disparity during the Triassic Period (Desojo & Arcucci, 2009; França *et al.* 2011; Nesbitt *et al.*, 2013). It comprises both huge quadrupedal predators (*Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942; *Saurosuchus galilei* Reig, 1959; *Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1981), cursorial bipeds bearing teeth (*Poposaurus gracilis* Mehl 1915), small edentulous cursorial bipeds (*Shuvosaurus inexpectatus* Chatterjee, 1993 and *Effigia okeefeae* Nesbitt & Norell, 1996), and partially aquatic (*Qianosuchus mixtus* Li *et al.*, 2006). Investigation of this group provides important insights regarding archosaurian radiation during Mesozoic (Gower, 2000). “Rauisuchians” were widespread in Pangea, with records in almost all continents excepting Antarctica and Australia (Gower, 2000; Brusatte *et al.* 2010; França *et al.* 2011; Nesbitt *et al.* 2013). However, their phylogenetic relationships are still very controversial (e.g. França *et al.* 2013). Taxonomic problems and existence of convergent characters with other archosaurs are accepted as explanations for the poor knowledge regarding their evolutionary history (Desojo & Arcucci, 2009; Lautenschlager & Desojo, 2011). Presently, there is no consensus whatsoever if “rauisuchians” are monophyletic, paraphyletic, or polyphyletic (Gower, 2000; Brusatte *et al.*, 2010; Nesbitt, 2011; Nesbitt *et al.* 2013). Therefore, recent works use “Rauisuchia” between commas to highlight its unclear affinities (Nesbitt *et al.* 2013; Lacerda *et al.* 2016). In South America the “rauisuchian” record is restricted to Brazil and Argentina. Argentina yields *Luperosuchus fractus* Romer, 1971 (Chañares Formation/Middle-Late Triassic);

*Sillosuchus longicervix* Alcober & Parrish, 1997; *Saurosuchus galilei* Reig, 1959 (both from Ischigualasto Formation), and *Fasolasuchus tenax* Bonaparte 1981 (Los Colorados Formation (Desojo & Lautenschlager, 2011; França *et al.* 2011, 2013; Lacerda *et al.* 2015, 2016). In Brazil, “rauisuchians” are restricted to the Rio Grande do Sul state (Santa Maria Supersequence) in levels of Pinheiros-Chiniquá and Santa Cruz sequences (Zerfass *et al.* 2003; Horn *et al.* 2014; Lacerda *et al.* 2016), with four valid species so far: *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938 (Upper Triassic, *Dinodontosaurus* Assemblage Zone); *Decuriasuchus quartacolonia* França *et al.* 2011 (Upper Middle Triassic, *Dinodontosaurus* Assemblage Zone); *Rauisuchus tiradentes* Huene, 1938 - Lautenschlager & Rauhut, 2014 (Upper Triassic, *Hyperodapedon* Assemblage Zone), and *Dagasuchus santacruzensis* Lacerda *et al.* 2015 (Upper Triassic, *Santacruzodon* Assemblage Zone) (Desojo & Lautenschlager, 2011; França *et al.* 2011, 2013; Nesbitt *et al.*, 2013; Lacerda *et al.* 2015, 2016). Additionally, two Brazilian taxa are based on fragmentary materials, needing taxonomic revision: *Prestosuchus loricatus* Huene, 1938 and *Procerosuchus celer* Huene, 1938. Since the first report by Friedrich Von Huene (1935-1942), many specimens were collected and ascribed to *Prestosuchus chiniquensis*. However, many taxonomic problems still persist involving these specimens (Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014; Lacerda *et al.* 2015, 2016). According to Desojo (personal communication), a comprehensive review is currently in progress, (for a detailed discussion, see Lacerda *et al.* 2016). In the present contribution, we provide description and phylogenetic analysis of a partial skeleton of a new *Prestosuchus chiniquensis* individual comprising an articulate skull and much of postcranial elements, found in the municipality of Dona Francisca in the central region of Rio Grande do Sul State (Middle Triassic, Pinheiros-Chiniquá Sequence *sensu* Horn *et al.* 2014) (Fig. 1).

This specimen is housed at the Universidade Luterana do Brazil under collection number ULBRA-PVT-281.

## GEOLOGICAL SETTING

ULBRA-PVT-281 was recovered at the “Posto de Gasolina” outcrop, nearby the main access to the municipality of Dona Francisca, central region of Rio Grande do Sul State (29°37'38''S 53°22'07''W) (Fig. 1). This outcrop is situated in the Faxinal do Soturno structural block of sedimentary rocks from the central region of Rio Grande do Sul State (Da-Rosa & Faccini, 2005). The “Posto de Gasolina” locality also had yielded other specimens ascribed to Loricata, including *Decuriasuchus quartacolonina* (França *et al.* 2011, 2013); and additional material referred to *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGSPV- 0629-T; Mastrantônio, 2010). According to Zerfass *et al.* (2003), Ladinian-Rhaetian strata from the Rio Grande do Sul are included into three depositional sequences (Santa Maria 1, 2 and 3 – altogether, The Santa Maria Supersequence). ULBRA-PVT-281 was collected in the Santa Maria 1 Sequence (Pinheiros-Chiniquá sequence, *sensu* Horn *et al.* 2014), characterized by the prevalence of reddish mudstones with sub aerial exposure and carbonate concretions (Rubert & Schultz, 2004). The dicynodont *Dinodontosaurus* and the cynodont *Massetognathus ochagaviae* also come from the same outcrop/ stratigraphic level of ULBRA-PVT-281. Together, those synapsids characterize the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (Pavanatto *et al.* 2014). Such Assemblage Zone is inserted at the base of the Santa Maria 1 (Pinheiros-Chiniquá) Sequence, dated as Ladinian-early Carnian age based on biostratigraphic correlation with the Los Chañares Formation in Argentina (Zerfass *et al.* 2003, Soares *et al.* 2011, Desojo *et al.* 2011, Horn *et al.* 2014, see also Marsicano *et al.* 2016) (Fig. 2).

#### INSTITUTIONAL ABBREVIATIONS

BSPG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany; CPEZ, Coleção Paleontológica do Museu Paleontológico e Arqueológico Walter Ilha, São Pedro do Sul, Brazil; MCN, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MCP, Paleontology Collection of the Museu de Ciências e Tecnologia of the Pontifícia Universidade do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard, Cambridge, United States of America; MSM, Arizona Museum of Natural History, Mesa, United States of America; NHMUK, Natural History Museum, London, United Kingdom; PULR, Museu de Ciencias Naturales, Universidade Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; PVL, Instituto Miguel Lillo, Tucuman, Argentina; PVSJ, Division of Vertebrate Paleontology of the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany; UFRGS-PV, Paleovertebrate Collection of the Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; ZPAL, Institute of Paleobiology, Polish Academy of Science, Warsaw, Poland.

#### MATERIAL AND METHODS

The specimen was collected in the central part of the “Posto de Gasolina” very close to other specimen (3 meters) (UFRGS-PV-0629-T; Mastrantônio, 2010, 2013) and to ten individuals ascribed to *Decuriasuchus quartacolonia* about 30 meters of

ULBRA-PVT-281 (França *et al.* 2011, 2013). ULBRA-PVT-281 preserves the following bone elements: a complete and articulated skull, cervical series with cervical osteoderms and ribs, three dorsal and three caudal vertebrae, two dorsal osteoderms, nine dorsal ribs, partial gastralia basket, a right ulna, a right scapula and coracoid, clavicles, interclavicle, a right femur with right tibia, fibula, tarsals, and pes (Fig. 1, 3-8).

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Archosauria *sensu* Gauthier 1986

Pseudosuchia *sensu* Sereno 2005

Loricata Merrem 1820 (*sensu* Nesbitt 2011)

*Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938

*Lectotype* (*sensu* Krebs, 1976): BSPG 1933L 1-3/5-11/28-41/41 (Excavation 34; Huene, 1942): Splenial, anterior portion of the surangular, anterior portion of the angular, prearticular, right partial maxilla, fragmentary dentary, three incomplete cervical vertebrae, fragmentary ribs, one sacral vertebra, two sacral ribs, five anterior caudal vertebrae with chevron bones, 14 middle and posterior caudal vertebrae, right and left scapulacoracoids, interclavicle and clavicle, distal left humerus, right proximal and distal humerus, distal radius, fragmentary ulna, one manual phalanx, an incomplete ilium, fragmentary ischia, pubes and a complete left hind limb.

*Paralectotype* (*sensu* Krebs, 1976): BSPG 1933L/7 (Excavation 41; Huene, 1942): an articulated vertebral sequence, composed of two sacral vertebrae with sacral ribs, incomplete last dorsal and the first caudal vertebra, dorsal portion of the right ilium, a series of osteoderms articulated with neural spines.

Referred specimens: UFRGS-PV-0156-T, a large and complete skull, thirty one vertebrae, including the axis, many with articulated osteoderms, together with unidentified fragmentary material (Barberena, 1978); UFRGS-PV-0629-T, an almost complete disarticulated skull, complete presacral vertebrae sequence (eight cervical, 13 dorsal), two sacral and three caudal vertebrae, scapular and pelvic girdle, mostly complete appendicular elements (both humerus, proximal portions of the left ulna and radius, one left metacarpal of an anterior manus, femora, a right tibia and fibula, three isolated phalanges of a pes) (Mastrantônio, 2010; Mastrantônio et al. 2013); UFRGS-PV-0152-T, an incomplete skull (maxillae, nasals, quadrates, partial quadratojugal, braincase, parietal, ectopterygoid, partial pterygoid, jugal, squamosal, anterior portion of the dentary, prearticular, articular), vertebral sequence composed of cervical, dorsal, sacral and caudal elements, complete scapular and pelvic girdles, humerus, proximal portion of a ulna, femora, tibia and fibulas, complete calcaneum and pes, chevrons and osteoderm cover (Nesbitt, 2011); CPEZ-239b, an fragmentary material with cranial and post-cranial elements (at least two individuals of roughly the same size, based on the presence of 2 sets of mandible bones of similar dimensions), with cranial elements, there is an articulated rostrum and posterior portion of a skull with associated mandibular elements and two separate rami of a second skull. Of post-cranial material, there is a vertebral sequence including the axis, the first 8 cervical vertebrae and 3 neural arches of indeterminate position in the axial sequence. All these vertebrae display osteoderms. A right scapula and coracoid and a dorsal portion of a scapula are the only elements preserved of a shoulder girdle, while the pelvic girdle is represented by a fragment of an anterior process of an iliac blade and a ventral portion of a right ischium. The appendicular elements are represented by a complete right humerus and an incomplete left ulna, while of the posterior elements there is a complete left femur, the distal portion



of a right femur and an incomplete left tibia. The autopodials are represented only by a right fifth metatarsal and some incomplete phalanges (Lacerda et al. 2016).

#### *Type locality and horizon*

ULBRA-PVT-281 comes from a municipality of central region of southern Brazil named Dona Francisca. The outcrop is located about 200 m north of RS 348 road in a site know “Posto de Gasolina”, behind a gas station close to entrance of city (29°37’38’’S 53°22’07’’ W ). The site, as mentioned above, belongs to Pinheiro-Chiniquá Sequence (Horn *et al.* 2014). Based on new radioisotopic data, Marsicano et al. (2016) indicated that Middle Triassic ages previously determined to the Argentinean Los Chañares Formation, based mainly on vertebrate biostratigraphy, would be 5–10 million years younger, reaching Carnian times. As the Pinheiros-chiniquá Sequence (*Dinodontosaurus* Z A) is correlated with Los Chañares Formation, this would be the same situation in Brazilian strata. However, absolute dating of the Pinheiros-Chiniquá Sequence is necessary in order to verify if the same geochronology can be applied to Brazilian strata.

#### *Diagnosis*

Three autapomorphies are described for *Prestosuchus chiniquensis*: an anterior notch between the scapula and coracoid; a longitudinal ridge on the dorsal surface of the ilium (Desojo & Rauhut, 2008); presence of sharp leading from the glenoid to anteroventral corner of the coracoid (Nesbitt 2011).

#### DESCRIPTION

Rock matrix partially encloses ULBRA-PVT-281 and most bones are exposed in right lateral view. Hence, the present description mainly focuses this side of the skeleton. ULBRA-PVT-281 is covered by a hard layer of crocretioncalcium carbonate and iron

oxide, characteristic of many materials found in the Pinheiros-Chiniquá Sequence. Moreover, most bones of this specimen are articulated, indicating little or absence of hydraulic transport. Additionally, in the ULBRA-PVT-281 site, other rauisuchian specimens are complete and articulated, such as *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) and *Decuriasuchus quartacolonias* França et al. 2013. According to Mori (2006) the sediments of the Posto de Gasolina outcrop are fine, presenting pedogenical and freatic alterations indicative of reasonable distance from principal source of water.

## SKULL

### *Premaxilla*

The right premaxilla is lateromedially compressed, with a subquadrangular main body in lateral view, in that the dorsoventral and anteroposterior length are subequal, resembling other specimens of *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T, UFRGS-PV-0156-T, BSPG AS XXV 28),(Fig 3) (Barberena, 1978; Mastrantônio, 2010). In contrast, some basal loricatans this bone is subrectangular as in *Decuriasuchus quartacolonias*, *Polonosuchus silesiacus*, *Fasolasuchus tenax*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Vivarodon haydeni* (França et al. 2013; Lessner et al. 2016). However, intraspecific variations are recognized for *Saurosuchus galilei* (either subquadrangular or subrectangular, see Alcober, 2000). The main body of premaxilla is subrectangular in CPEZ- 239b, considered a juvenile of *Prestosuchus chiniquensis* (Lacerda et al., 2016), probably also representing an intraspecific variation or an ontogenetic variation.

The two dorsal projections of premaxilla (anterodorsal and posterodorsal =postnarial processes) are slender, resembling those of UFRGS-PV-0156-T and UFRGS-PV-0629-T (Lacerda et al. 2016). In contrast, in *Fasolasuchus tenax* and *Saurosuchus galilei* these processes are dorsoventrally wide (Bonaparte 1981; Alcober 2000). In

ULBRA-PVT-281, both processes meet the nasal, forming both anterior and posterior margins of the external naris as occurs in *Saurosuchus galilei* ( PVSJ-32: Alcober, 2000). The posteroventral margin of the posterodorsal process contacts the ascending process of the maxilla as in others referred to *Prestosuchus chiniquensis*, as CPEZ-239b (Lacerda *et al.* 2016). This process forms an angle of 55° in relation to the body of the premaxilla, contrasting with 45° observed in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). The anterodorsal process is semicircular in cross-section, forming an angle of 45° with main body of premaxilla. This region on UFRGS-PV156-T is more slender, lacking an acute corner.

The anterior margin of the main body of the premaxilla is straight and vertical (not sinuous). ULBRA-PVT-281 shows a well-marked groove which starts at the premaxillar-maxillar suture together with the subnarial foramen, which runs anteroventrally to the premaxillary body. Previously, this premaxillary groove was not described for any other known specimen of *Prestosuchus chiniquensis* (Roberto-da-Silva *et al.* 2016). However, according to Mastrantônio (personal communication) *P. chiniquensis* specimen UFRGS-PV-0156-T might present a similar structure, still undescribed. The premaxillary groove is absent in many other “rauisuchians”, such as *Luperosuchus fractus*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Decuriasuchus quartacolonía*, and *Rauisuchus tiradentes* (Weinbaum 2002, Lautenschlager 2008, Desojo & Arcucci 2009, França *et al.* 2011, 2013). ULBRA-PVT-281 shares the premaxillary groove with *Saurosuchus galilei* (PVSJ 32; PVL 2062) However, this morphology can also represent a taphonomic distortion. The left premaxilla of UFRGS-PV-156-T bears this structure, whereas in the right side the presence is not clear.

### *Maxilla*

The maxilla contributes to the ventral, dorsal and anterior margin of the antorbital fenestra in ULBRA-PVT-281, and resembles that from *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). The robust maxilla bears slender rugosities and foramina close to its ventral margin on lateral surface (Fig 3). In ULBRA-PVT-281, the posterior process and main body of maxillae lack the anteroposterior bulbous ridge present on *Postosuchus* (Long & Murry, 1995: fig 122, Alcober, 2000, Weinbaum, 2002) and *Rauisuchus* (Lautenschlager & Rauhut, 2015). The absence of a ridge is shared by others specimens of *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0152-T; UFRGS-PV- 0156-T; UFRGS-PV-0629-T). The maxilla of ULBRA-PVT-281 does not contribute to the external naris. In contrast, in *Batrachotomus kupferzellensis* the maxilla form part of narial margin (Gower & Schoch, 1999; Lautenschlager & Rauhut, 2014). The anterior margin of maxilla is almost straight as occurs in *P. chiniquensis* (UFRGS-PV0156-T). Conversely, in other specimens as UFRGS-PV-0629-T and CPEZ-239b the anterior margin is slightly angular. The maxillar ascendant process is dorsoposteriorly displaced and contact the ventral part of the nasal as in CPEZ-239b (Lacerda *et al.* 2016). This process contributes to form the posterodorsal margin of antorbital fenestra. The posterior process of maxilla gently tapers posteriorly to articulate with jugal.

The ventral margin of the maxilla is convex on anterior region, with sinuous morphology on posterior region. The shape of the antorbital fossa is subtriangular, with broad contribution of ascendant process of maxilla on dorsal region. Similarly, the antorbital fenestra is subtrangular in shape, but forming an acute angle on anterior region, just on contact of ascendant process and main body of maxilla, very similar to other *Prestosuchus chiquiquensis* specimens (UFRGS-PV-0156-T; CPEZ-239b). ULBRA-

PVT-281 presents a recess in posterodorsal margin of antorbital fenestra accompanied by a small process. However, these structures might also be explained as artifacts of preservation. The other *P. chiniquensis* specimens already cited here do not possess these structures. In addition, the antorbital fenestra in UFRGS-PV156-T more dorsoventral narrow than ULBRA-PVT-281, mainly on posterior region.

#### *The subnarial foramen*

Barberena (1978) did not mention the presence of a subnarial foramen/fenestra when firstly describing a complete skull of *Prestosuchus chiniquensis*. Further descriptions reported the presence of this structure in this taxon, but with no information regarding its shape and position (Mastrantônio, 2010; França et al. 2013; Lacerda et al. 2016). Nesbitt (2011) in his extensive phylogenetic analysis of archosaurs, stated that this structure is absent in *Prestosuchus chiniquensis*. Recently, with basis in ULBRA-PVT-281, a contribution corroborated the presence of subnarial foramen in *P. chiniquensis* and discussed its phylogenetic significance for Archosauria (Roberto-da-Silva et al. 2016). The subnarial foramen in ULBRA-PVT-281 is a “drop-like” shaped opening between premaxilla/maxilla bordered by the main body and ascending process of the maxilla as occurs in *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000; Roberto-da-Silva et al. 2016), (Fig 3).

#### *Nasal*

The nasal of ULBRA-PVT-281 is an elongated element comprising about 60% the total length of the skull roof (Fig 3). An elongated nasal also occurs in *Postosuchus kirkpatricki* and other *Prestosuchus chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0152-T; UFRGS-PV-0156-T; CEPZ-239b), (Barberena, 1978; Chatterjee, 1985; Raugust, 2014; Lacerda et al. 2016). Its anterior region bears two processes: anteroventral and

posteroventral. The anteroventral process contacts the anterodorsal process of the premaxilla, establishing the dorsal margin of the external naris. The posteroventral process contacts the posterodorsal process of premaxilla. Dorsally the nasal shows a massive and rugous ridge as observed in *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower, 1999), *Postosuchus kirkpatricki* (Weinbaum, 2011), *Polonosuchus silesiacus* (Brusatte et al. 2009), and *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschlager & Rauhut, 2014). This ridge runs almost entirely along the nasal body. In *Batrachotomus kupferzellensis* the ridge is well-developed. Conversely, it is less prominent in ULBRA-PVT-281, like others *P. chiniquensis* (UFRGS-PV156-T; UFRGS-PV0629T; Mastrantônio, 2010). In *Decuriasuchus quartacolonía* this ridge is present but appears as a lateral laminar margin (França et al. 2013). The anterodorsal process is not covered by the ascendant process of the maxilla and its lateral margin is laminar. The convexity between the external naris and the antorbital fenestra named by Romer (1971) as “roman nose” observed in many “rauisuchians” is present in ULBRAPVT-281 and shared with *Decuriasuchus quartacolonía* (MCN-PV10.105a), *Luperosuchus fractus* (PULR-04), other *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T; CEPZ-239), *Saurosuchus galilei* (PVL-2062; PVSJ-32), and *Riojasuchus tenuisiceps* (PVL-3827), (Desojo & Arcucci, 2009; França et al. 2013; Lacerda et al. 2016). However, the convexity is more prominent on UFRGS-PV156-T than ULBRA-PVT-281. In addition, the external naris on UFRGS-PV156-T extends to the half length of “roman nose”, whereas in ULBRA-PVT-281 it does not reach the level of “roman nose”. Accordingly, the external naris on ULBRA-PVT-281 is anteroposterior narrow. Posteriorly, the nasal articulates with the frontal, prefrontal, and lacrimal.

### *Lacrima*

This bone shows an inverted L-shape, is laterally compressed and forms the posterodorsal margin and posterior border of the antorbital fenestra as in *Saurosuchus galilei*, *Postosuchus kirkipatricki* (Alcober, 2000; Weinbaum, 2011), (Fig 3). The lacrimal is formed by the anterior ramus and the descending process. The anterior ramus is longer than the descending process, as in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013) and other *P. chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T) (Barberena, 1978; Mastrantônio, 2010). In contrast, in *Postosuchus kirkipatricki* and *Polonosuchus silesiacus* the anterior ramus is short (França *et al.* 2013). The anterior ramus is laminar, becoming most robust posteriorly. On the posterior region of anterior ramus of ULBRA-PVT-281 the dorsal margin of antorbital fenestra is slightly convex, contrasting with straight margin observed on UFRGS-PV-0156-T. The lacrimal foramen is not visible in ULBRA-PVT-281, but described in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010). The descending process is slender, contacts medially the jugal, and composes the posterior margin of the antorbital fossa/fenestra as occurs in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). Ventrally, it contacts the jugal, on a firm attachment as occurs in other *Prestosuchus chiniquensis* specimen (UFRGS-PV-0156-T; Barberena, 1978) and *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013), contrasting with what was described for UFRGS-PV-0629-T and *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000; Mastrantônio, 2010).

### *Prefrontal*

In lateral view the prefrontal is a small triangular element. In dorsal view, it is an irregular rectangle (Fig 3). The prefrontal forms part of the anterodorsal region of orbital margin. Posteromedially, the prefrontal contacts the frontal as in *Saurosuchus galilei*

(PVL 2062; PVSJ-32) and contrasting with *Decuriasuchus quartacolonina*, in which this element is subtriangular (Alcober, 2000; França *et al.* 2013). Ventrally, the descending process meets anteriorly the lacrimal, excluding this bone from the anterior orbital margin. The ventral process on UFRGS-PV-156-T is comparatively longer and posterodorsally inclined than ULBRA-PVT-281, consequently the orbita is dorsoventrally lower and more anteroposteriorly broad in ULBRA-PVT-28.

### *Frontal*

Due to the so far laterally exposed area, this element is only partially visible. Even so, it comprises most of the skull roof. It is anteriorly limited by the nasal, laterally by the prefrontal (Fig 3), posteriorly by the parietal and postfrontal, as in *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). Dorsally, a small portion of the frontal contributes to the orbit, as in *Decuriasuchus quartacolonina* (França *et al.* 2013). In *Postosuchus kirkpatricki* this element does not participate in the orbital margin (Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011). Posteriorly, the frontal/parietal suture is not visible.

### *Postfrontal*

The postfrontal is a subretangular element from which a small portion contributes to the dorsal border of orbit, as in other specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T; CEPZ-239b), *Arizonasaurus babbitti*, *Saurosuchus galilei*, and *Decuriasuchus quartacolonina* (Alcober, 2000; Nesbitt, 2005; Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2013; Lacerda *et al.* 2016), (Fig 3). In contrast, in *Postosuchus kirkpatricki* this bone does not reach the lateral margin of the skull roof (Weinbaum, 2011). Anteriorly, the postfrontal is limited by the frontal, medially by the parietal, and posteriorly by the postorbital. Moreover, these limits are not visible as described to *Postosuchus kirkpatricki* (Weinbaum, 2011).



### *Parietal*

In spite of the difficult visualization of this bone, in ULBRA-PVT-281 the parietal constitutes the posterior portion of skull roof and most of the medial border of the supratemporal fenestra (Fig 3). This element contacts the frontal anteriorly, both postorbital and postfrontal anterolaterally, and the supraoccipital posteroventrally. Posteriorly, it shows a vertical crest that posteromedially borders the upper temporal fenestra, it rises in the dorsal margin and continues ventrally, as in *Decuriasuchus quartacolonia*, *Saurosuchus galilei*, *Arizonasaurus babbitti*, and *Postosuchus kirkipatricki* (Alcober, 2000; Nesbitt, 2005; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011; França *et al.* 2013). This sagittal ridge is also visible in other *Prestosuchus chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0156-T).

### *Postorbital*

The shape of this element is typical of that from other rauisuchians as (see Weinbaum, 2011), in which is 'T shaped' in lateral view, with medial, posterior and ventral processes (Fig 3). The medial process contacts the posterior margin of the postfrontal and the anterolateral margin of the parietal as in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010). In dorsal view, both posterior and ventral processes are not visible. The lateral margin of the postorbital shows a rugose area, a condition shared with UFRGS-PV-0629-T and *Decuriasuchus quartacolonia* (Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2013). In contrast, a comparatively denser rugose area is present in *Postosuchus kirpatricki* (Weinbaum, 2011) and *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-52970; SMNS-80260) (Gower, 1999; França *et al.* 2013). The posterior process contacts the squamosal, both constituting the anterodorsal border of the lower temporal and the lateral border of the upper temporal fenestra, as in *Decuriasuchus quartacolonia* and *Saurosuchus galilei*

(Alcober, 2000; França *et al.* 2013). The descendent process forms a typical ‘key-hole’ shaped orbit in rauisuchids, as this structure advances into the orbit, for instance, in *Postosuchus kirkipatricki*, *Batrachotomus kupferzellensis*, and *Saurosuchus galilei* (Gower, 1999; Alcober, 2000; Weinbaum, 2011). Additionally, the descendent process forms the postorbital bar *plus* the ascending process of the jugal.

### *Squamosal*

This element comprises four rami constituted by anterior, posterior, ventral, and anteromedial processes (Gower, 1999; Alcober, 2000; Mastrantônio, 2010), (Fig 3). The anterior process is short and semicircular. In cross-section it articulates with the postorbital and forms a bar that splits the temporal fenestra in two parts as in both UFRGS-PV-0156-T and UFRGS-PV-0152-T, *Decuriasuchus quartacolonia*, and *Saurosuchus galilei* (PVSJ-32) (Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2013; Raugust, 2013). In contrast, a suboval shaped anterior process occurs in *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-80260) and *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL/abIII-563), (França *et al.* 2013). The squamosal contribution to the posterodorsal margin of bar is small, as in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010), *Decuriasuchus quartacolonia* (França *et al.* 2013), and *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). Conversely, a larger contribution is observed in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011) and *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-80260) (França *et al.* 2013). The lateral surface of the anterior process does not present any sign of rugosity as occurs in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011), *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-80260), and *Polonosuchus silesiacus* (ZPAL/abIII-563), as in these taxa a dense rugose ridge is present (França *et al.* 2013). The posterior process is short, with two concavities towards its dorsal surface, and separated by a crest, as in UFRGS-PV-0629-T and UFRGS-PV-0152-T (Mastrantônio, 2010; Raugust, 2013). The anteromedial process is vertical and

contacts the lateral margin the occipital process of the parietal. The anteroventral process bears a ridge that perforates the lower temporal fenestra, as occurs in *Saurosuchus galilei* (Nesbitt, 2011). Distinctly, in *Postosuchus kirkipatrcki*, *Polonosuchus silesiacus* and *Rauisuchus* an anterior process on the ventral process perforates, but also bisects the lower temporal fenestra (Nesbitt, 2011).

### *Jugal*

The jugal is a flattened bone formed by the anterior, dorsal and posterior processes (Fig 3). Neither ridge nor swelling occurs on the lateral surface of ULBRA-PVT-281 and other *P. chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T). In contrast, in *Postosuchus kirkipatrcki* this bone displays a large swelling on its lateral surface (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011). Regarding *Decuriasuchus quartacolonía*, it presents an anteroposteriorly directed ridge on its ventral portion of the lateral surface (França *et al.* 2013). The anterior process contacts the maxilla anteriorly and the lacrimal dorsally, contributing with antorbital fenestra. The anterior process presents a dorsal blade that articulates to the lacrimal/prefrontal bar, also contributing with anteroventral margin of orbit as in the *P. chiniquensis* specimen UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010). The ascending process is long, anteroposteriorly slender and dorsoposteriorly directed. It also possesses an expanded base that tapers dorsally as in the specimens UFRGS-PV-0629-T and UFRGS-PV-0156-T (Mastrantônio, 2010). The entire anterior surface of the ascending process forms an articular facet for the ventral process of the postorbital as occurs in *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) and *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). This articulation extends along the entire length of the process as in UFRGS-PV-0629-T, *Decuriasuchus quartacolonía*, and *Saurosuchus galilei* (França *et al.* 2013). Additionally, in *Batrachotomus kupferzellensis* the ascending process has a higher participation in the orbital margin (França *et al.* 2013). The posterior

process is flattened and tapers both dorsally and ventrally, as in *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). Moreover, it is devoid of a rugose ridge as in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). In contrast, a rugose ridge is present in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011). In ULBRA-PVT-281 the posterior process is broken and do not present the ‘expected’ position in which it would contact the quadratojugal, dorsally overlapping the anterior process of this bone.

### *Quadratojugal*

The quadratojugal is a “V” shaped element constituted by an anterior and an ascending process. The anterior process articulates to the posterior process of the jugal forming the posteroventral border of the lower temporal fenestra. This process forms a 45 ° angle with the ascending process. (Fig 3). The ascending process is a large ‘plate-like’ bone as in *Postosuchus kirkipatricki* (Weinbaum, 2011). The process extends slightly more than the half length of posterior bar of lower temporal fenestra, like in *Saurosuchus galilei* (PVSJ-32). This element posteromedially contacts the ascending process of the quadrate and, between the contact areas, the quadrate foramen should be present, but this structure is not visible in ULBRA-PVT-281, probably as an artifact of preservation. In other specimen of *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) the quadrate foramen is present and in *Postosuchus kirkipatricki* and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower, 1999; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011).

### *Quadrate*

The quadrate is a vertical bone, which possess two basic portions: a columnar posteriorly and a plate-like anteriorly (Fig 3). This morphology is similar to many other “rauisuchians” as *Postosuchus kirkipatricki* (Weinbaum, 2011), *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000), and *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2011, 2013). As usual,

the ventral end articulates with the lower jaw. The dorsal end presents the so-called dorsal head, an attachment area to the ventral surface of squamosal as in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011). Anteriorly, the quadrate possesses two ridges, one medial and other ventral. The medial one is not visible in ULBRA-PVT-281 as it is articulated, preventing direct observation, but there is no reason to assume that it would not be present in the specimen. Its medial ridge is shorter than the ventral one and both form a notch that attaches to the ascendant process of the quadratojugal as in *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). In contrast, *Decuriasuchus quartacolonía* shows a thin blade to attach the quadratojugal (França *et al.* 2013). The ventral end of this element is constituted of two separated condyles due the presence of well-marked groove, as in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010), *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011), and *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2011, 2013).

#### *Sclerotic ring*

Two ossicles from the sclerotic ring are visible in ULBRA-PVT-281. These elements show a plate-like format and are strongly curved. These two plates are articulated and placed dorsally, close to dorsal border of the orbit. They constituted the sclera, a subunit that contributes to visual acuity in many vertebrates. The sclerotic ring serves to accommodate the eye and as an attachment area to ciliary muscles. Some inferences regarding the visual acuity can therefore be discussed, which will be provided in a further contribution.

#### MANDIBILE

ULBRA-PVT-281 preserves right mandibular ramus constituted by articular, surangular, angular and dentary. Only the labial surface is visible.

#### *Articular*

The articular is a robust and shows five distinct articular radiations and forms the largest area of the retroarticular process, as in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011), *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2011, 2013), and other specimens of *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T, UFRGS-PV-0152-T) (Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014) (Fig 3). Many details are not visible due to the fact that mandible is attached to the skull. However, its dorsal face shows two glenoids that contact the correspondent two condyles from the ventral, posterior end of the quadrate, as in *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschlager & Rauhut, 2014), *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2011, 2013), UFRGS-PV-0629-T, and UFRGS-PV-0152-T (Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014).

#### *Surangular*

This element is firmly articulated to the articular, as in *Decuriasuchus quartacolonía* (MCN-PV10.105a; França *et al.* 2013). In ULBRA-PVT-281, it is mediolaterally compressed and visible only in lateral view (Fig 3). It mostly forms the posterolateral region of the mandible as in *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011). The surangular composes the posterodorsal margin of the mandibular fenestra, as in UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0152-T, UFRGS-PV-0629-T, *Decuriasuchus quartacolonía*, and *Postosuchus kirkipatricki* (Chatterjee, 1985; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011; Raugust, 2014). It anterodorsally contacts the dentary, ventrally the angular, and, posteriorly and medially, the articular as in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). Moreover, it presents an elongated

crest in both lateral and dorsal views, as in *Decuriasuchus quartacolonía* and UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010; França *et al.* (2013). This crest, according França *et al.* (2013) is the so-called lateral shelf of Sampson & Witmer (2007). In dorsal view, this protuberance also forms a narrow flat surface as in *Decuriasuchus quartacolonía* (França *et al.* 2013). Just below the protuberance, there is a small excavated area probably to the insertion of *M. adductor mandibulae externus* (Sampson & Witmer, 2007; França *et al.* 2013). Both surangular and angular bones are crossed by a fractured line, causing a deformation in the mandibular fenestra.

#### *Angular*

This element contributes to the mandibular fenestra in many ‘rauisuchians’ as *Postosuchus kirkipatricki*, *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T; UFRGS-PV-0629-T), and *Decuriasuchus quartacolonía*, (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011; Barberena, 1978; Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2011, 2013), (Fig 3). Anteriorly, the angular contacts the dentary and, posterodorsally, the surangular as in *Postosuchus kirkipatricki* and *Decuriasuchus quartacolonía* (Weinbaum, 2011; França *et al.* 2013). Dorsally it meets the surangular as in *Postosuchus kirkipatricki* (Weinbaum, 2013). The dorsoventrally height of angular on level of mandibular fenestra is slightly more robust in ULBRA-PVT-281 than UFRGS-PV-0156-T.

#### *Dentary*

The dentary is an anteroposteriorly is a slender and elongate bone, which mostly forms the mandibular element (Fig 3). Laterally, it meets the surangular posterodorsally, the angular posteroventrally, as occurs in UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T and *Decuriasuchus quartacolonía* (Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2013). Its ventral margin is slightly convex as in *Decuriasuchus quartacolonía* and *Saurosuchus galilei* (Alcober,

2000; França *et al.* 2013). In contrast, the *P. chiniquensis* specimen BSPG/ASXXV-1, *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS-80260), *Arganasuchus*, and *Arizonasaurus babbitti* present a straight margin (Nesbitt, 2005; Jalil & Peyer, 2007; França *et al.* 2013). Additionally, in *Postosuchus kirkipatricki* there is a sinuous margin in this bone (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2011).

#### *Hyoid apparatus*

To this date, the hyoid apparatus was unknown in *Prestosuchus chiniquensis*, being this the first report and description of this structure. The right hyoid element is preserved in ULBRA-PVT-281, but just its most caudal region is visible in lateral view (Fig 4). This element is long and slightly curved. Its corpus shows a ‘rod-like’ shape as in *Decuriasuchus quartacolonina* and *Qianosuchus mixtus* (Li *et al.* 2006; França *et al.* 2013). Also, its morphology is similar to the dinosaurs *Syntarsus kayentakatae* and *Coelophysis bauri* (Tykosky, 1998). Unfortunately, the relation of hyoid and mandibular length is not visible.

#### *Dentition*

Three premaxillary teeth are preserved in right side of ULBRA-PVT-281, plus one empty alveolus, totalizing four tooth positions in this bone (Fig 3). These elements are relatively long alveolous, curved and slightly cylindrical in comparison with the maxillary teeth and comparatively longer than those of *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschlager & Rauhut, 2014). The presence of four premaxillary teeth is also present on other specimen referred to *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0156-T; CPEZ-239b), and shared with several loricatans, such as *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Batrachotomus*, *Postosuchus*, *Polonosuchus*, *Rauisuchus* (Barberena, 1978; Bonaparte, 1981; Long & Murry; 1995, Gower; 1999, Weinbaum, 2002; Sulej, 2005, Mastrantônio, 2010;



Lautenschlager & Rauhut, 2015; Lacerda et al 2016). Distinctly, *Vivaron haydeni* shows five alveoli, a condition shared with basal crocodylomorphs (Nesbitt, 2011; Lessner et al. 2016). The medial surface on ULBRA -PVT-281 is not visible because the lower jaw is in occlusion, precluding morphological description of the medial surface, interdental plates and palatal process of premaxilla/maxilla. The maxilla bears eight teeth plus three alveoli, totalizing a number of eleven dental elements. These teeth are compressed, posteriorly curved and present a gentle serrated. The first three are very large compared to the remaining ones that become gradually smaller than the first ones. In other *P. chiniquensis* specimens the number of alveoli is variable. As stated, at least eleven are present in UFRGS-PV-0156-T whereas thirteen are present in UFRGS-PV-0629-T (Barberena, 1978; Mastrantônio, 2010). This contrasts with *Decuriasuchus* in which at least 17 alveoli are observed (França et al. 2011). *Saurosuchus galilei* shows the same number of the 11teeth seen in ULBRA-PVT-281.

## AXIAL SKELETON

### *Vertebrae*

Almost all cervical series, including articulated osteoderms, is preserved in ULBRA-PVT-281. Unfortunately, the atlas is not visible, as it is probably covered by the skull (Fig 5). From the remaining axial skeleton, just a few elements are preserved, some of them covered by other elements. Posterior to the cervical series two sets constituted of three dorsal vertebrae are enclosed in the rock matrix.

### *Cervical vertebrae*

ULBRA-PVT-281 shows a series of eight vertebrae preserved and articulated with their adjacent osteoderms (Fig 5). Following to the last cervical element, there are three intermediary vertebrae with transitional anatomy between cervical and dorsal series. Unfortunately, their preservation state prevents a detailed description. Osteoderms are dorsally articulated to their respective neural spines. Moreover, at least two cervical ribs are placed close to their original articulation with the C6 (?) and C7 (?). The parapophysis is anteroventrally placed in the vertebral centrum and the diapophysis above the distal end of the transverse process. Moreover, this transversal process is ventrally oriented. The transverse process is short and increases in size posteriorly. The diapophyses and parapophyses are placed in the limit between the centrum and the neural arch as in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010).

#### *Axis*

The axis is preserved but partially covered by the skull. The neural spine is thin and laterally exposed, with the dorsal edge convex as in *Rauisuchus tiradentes* and *Polonosuchus silesiacus* (Gower & Schoch, 2009). In contrast, in *Batrachotomus kupferzellensis* and *Fasolasuchus tenax* the dorsal edge is concave (Bonaparte, 1981; Gower & Schoch, 2009). Unfortunately, both centrum and the intercentrum, prezygapophyses and postzygapophyses cannot be observed in ULBRA-PVT-281

In C3 (?), C4 (?) and C5 (?), the neural spines are partially visible. The centra of these elements are subretangular in lateral view (Fig 5). The distal end of neural spines are poorly expanded transversally and show a slight T-shaped expansion, as in *Saurosuchus galilei* and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009; Trotteyn *et al.* 2011). Conversely, in *Postosuchus kirkpatricki* this expansion is distinctly 'heart-shaped' (Weinbaum, 2013). None hyposphene-hypantrum, prezygapophyseal and

postzygapophyseal laminae, and lateral fossa at the centrum as ventral keel can be observed in ULBRA-PVT-281, but these structures were already described in UFRGS-PV-0629T (Mastrantônio, 2010). The direct observation of the cervical centrum is not possible but, given its proportions we infer they are laterally constricted and anteriorposteriorly shorter than middle dorsal centrum.

#### *Cervical ribs*

Two right cervical ribs are preserved in ULBRA-PVT-281. The largest one is more than twice longer than the centrum, resembling the fifth cervical rib of *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008), (Fig 5). The smaller one is short and consequently the distance between the articular surfaces is shorter. Both cervical ribs show flattened and relatively wide articular surfaces, resembling those from *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). In contrast, the articular surfaces of the cervical ribs of *Postosuchus alisonae* are circular in outline (Peyer *et al.* 2008). The *capitulum* and *tuberculum* of cervical ribs tapers just after their articular surfaces, resulting in a very sharp distal end, as in UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010). An accessory head in the cervical ribs is reported for *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009), a feature absent in the preserved elements of ULBRA-PVT-281 and other *P. chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0152-T; Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014).

#### *Dorsal vertebrae*

Six elements are preserved in ULBRA-PVT-281: one set of three vertebrae articulated to the posterior element from the cervical series, therefore being transitional (Mastrantônio, 2010, called similar dorsal elements articulated with the cervical series “transitional”) and three posterior articulated, but isolated from the first set (Fig 6). In

ULBRA-PVT-281, posterior non-transitional dorsal elements possess the parapophysis and the diapophysis is placed in the transverse process, being laterally oriented, as in UFRGS-PV-0629-T and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010). In lateral view, the diapophyses are laterally oriented and placed in the transverse process, whereas the parapophysis reaches the height of the neural canal, as in *Saurosuchus galilei* (Trotteyn *et al.* 2011). Diapophysis and parapophysis are connected to the paradiapophyseal lamina resembling *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008). The centra of middle dorsal elements of ULBRA-PVT-281 are amphicoelous and show a quadrangular format as in UFRGS-PV-0152-T (Raugust, 2014). A well-marked lateral fossa is present in the lateral surface of the centrum as in *Batrachotomus kupferzellensis*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Postosuchus alisonae*, *Rauisuchus tiradentes*, and other *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV0629T, UFRGS-PV0152T), (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011; Raugust, 2014; Lautenschlager & Rauhut, 2014). In ventral view, the centrum of ULBRA-PVT-281 is devoid of a keel, which resembles *Batrachotomus kupferzellensis*, *Postosuchus kirkpatricki*, *Postosuchus alisonae*, *Rauisuchus tiradentes*, and UFRGS-PV0629T, UFRGS-PV0152T (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2011; Raugust, 2014; Lautenschlager & Rauhut, 2014). Unfortunately, the neural spines are not visible, as they are covered by the scapula.

#### *Dorsal ribs*

Nine dorsal ribs are preserved (Fig 6). The first one is placed near to the articulation with the last “transitional” vertebra. Strangely, this rib folds under the scapula and its distal end enfolds the centrum of a dorsal vertebra positioned below. This is indicative that probably all cervical region and skull suffered some degree of folding before or during the diagenetic process. This element is slightly flattened close to the

proximal end and becomes cylindrical toward to distal end. The remaining ribs are associated with the gastralia basket, but some elements are not complete. Two ribs are completely preserved. Their morphology is very similar to that from *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). The flattened part corresponds to the *tuberculum* and a rounded *capitulum* is present, as in *Postosuchus alisonae* and *Batrachotomus kupferzellensis* (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009).

### *Gastralia*

Placed in the ventral surface of the truck, ULBRA-PVT-281 presents parts of the gastralia basket, whose elements are delicate and slender, as in *Postosuchus kirkpatricki* (Weinbaum, 2013), (Fig 6). Only a few pairs of gastralia are preserved over a sequence of dorsal vertebrae and ribs. This elements are cylindrical and show a well-marked curvature on their distal end as in *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008). The observed curvature serves to meet the distal ends of the thoracic ribs. Its posterior end is flattened as in *Postosuchus kirkpatricki* (Weinbaum, 2013). According to Peyer *et al.* (2008) the ‘gastralian’ morphology of *Postosuchus alisonae* resembles the one of *Ticinosuchus ferox*, being similar to ULBRA-PVT-281

### *Osteoderms*

Only one paramedian osteoderm plus those in association with the cervical series are preserved in ULBRA-PVT-281. The paramedian osteoderm is displaced, being located on the jugal bone (Fig 1). It shows two districts faces; a ‘plate-like’ and a ventrolateral, which forms an angle, resembling *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). The paramedian osteoderm is similar in both form and size to *Batrachotomus kupferzellensis* and UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010), with the so-called “leaf-shape” (Lautenschlager & Desojo, 2011). The remaining preserved osteoderms change

their morphology throughout the cervical series. Unfortunately, a diagenetic carbonate layer covered the dorsal surface of the paramedian osteoderm preventing accessing its pattern of ornamentation. In UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010) the ornamentation shows a radial pattern, constituted of lower ridges that begin in a dorsal protuberance, resembling *Saurosuchus galilei* (Trotteyn *et al.* 2015). At this point, there is no reason to assume that, in the paramedian element of ULBRA-PVT-281, ornamentation would be different. The cervical osteoderms are wider than long and show a slight morphologic transition among the series, becoming wider close to the dorsal series. These osteoderms are arranged in pairs and imbricated to each other, being two pairs anteroposteriorly displaced for each vertebral element. Their morphology is different from that present in *Postosuchus alisonae* and *Rauisuchus tiradentes* which are longer than wide (Peyer *et al.* 2008). The ornamentation is similar to that from UFRGS-PV-0629-T (Mastrantônio, 2010).

#### *Caudal vertebrae*

Three caudal elements are present in ULBRA-PVT-281 (Fig 6). They are overlapped by dorsal ribs and a layer of concretion. The centrum is visible in two elements, whereas in the third only parts of the centrum, plus neural pedicle and neural arch are preserved. All centra are spool-shaped. In lateral view, no signs of fossa are observed. Conversely, in *Prestosuchus chiniquensis* (BSPG 1933L/7) and *Batrachotomus kupferzellensis* a lateral fossa is evident (Gower & Schoch, 2009).

## APPENDICULAR SKELETON

### *Scapula*

The right scapula is preserved in ULBRA-PVT-281 (Fig 7). It is dorsally convex, ventrally concave, elongated, and narrow. Its central region presents a constriction as in UFRGS-PV-0629-T, *Rauisuchus tiradentes*, *Batrachotomus kupferzellensis*, and *Postosuchus kirkpatricki* (Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010; Weinbaum, 2013; Lautenschleger & Rauhut, 2014). The dorsal expansion end is similar on comparison with other specimens of *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T), although it is more expanded than UFRGS-PV-0152-T. Additionally, in *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009) the dorsal expansion is more marked than specimens of *P. chiniquensis*. This contrast on expansion length might result from the large size of ULBRA-PVT-281 or intraspecific variation. The ventral end of scapula forms the glenoid, which becomes thinner dorsally as in *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschleger & Rauhut, 2014), with posterolateral orientation. The scapula is firmly attached to the coracoid and their suture is well visible as in *Postosuchus alisonae*, *Postosuchus kirkpatricki*, and *Rauisuchus tiradentes* (Payer *et al.* 2008; Weinbaum, 2013; Lautenschleger & Rauhut, 2014). Additionally, in *Postosuchus kirkpatricki* (TTU-P9002; TTU-P9000) a firm contact between these two elements is also mentioned, but there is no fusion due the juvenile ontogenetic stages in these specimens (Weinbaum, 2013). ULBRA-PVT-281 is apparently a fully-grown mature individual and there is no sign of fusion between scapula and coracoid, similarly to the condition found in *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). The posterior margin of this articulation is marked by a notch between those bones. In lateral view, the scapula shows a convex surface along its total length as in *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschleger & Rauhut, 2014). Close to the posteroventral margin, there is a tubercle placed dorsally to the supraglenoid lip which attaches the triceps muscle (Mastrantônio, 2010). This structure is elongated laterally and forms a

slightly concave area lateroventrally, which is different from other specimens of *Prestosuchus* specimens (UFRGS-PV0629-T; and BSPHG AS 1933L-12- see Mastrantônio, 2010; Huene, 1942). In *P. chiniquensis* UFRGS-PV0629-T and BSPHG AS 1933L-12, this tubercle is poorly prominent in comparison to ULBRA-PVT-281. In contrast, *Arizonasaurus babbitti* presents a suboval tubercle with slender rugosities (Nesbitt, 2005). Additionally, the format of this tubercle in ULBRA-PVT-281 resembles that from *Rauisuchus tiradentes* (Lautenschlager & Rauhut, 2014). Distally, the scapula shows a slightly prominent acromial process, as in UFRGS-PV0629-T (Mastrantônio, 2010) and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009), which serves as a point of attachment to the clavicle (Romer, 1956). In ULBRA-PVT-281, both clavicle and interclavicle are associated to the scapula in almost the actual expected position. The ventral end of the scapula bears the articular facet to the coracoid. Anteriorly, it is slender as in BSPHG AS 1933L-12 and *Rauisuchus tiradentes* (BSPG AS XXV 91) (Mastrantônio, 2010, Lautenschlager & Rauhut, 2014). Posterodorsally, the ventral end contributes to most part of glenoid fossa. Dorsally to glenoid fossa, there is a well-marked supraglenoid lip as in UFRGS-PV0629-T (Mastrantônio, 2010).

#### *Coracoid*

The coracoid is subretangular and about twice longer than tall, what is observed in UFRGS-PV0629-T (Mastrantônio, 2010), (Fig 7). Conversely, in *Postosuchus alisonae* and *Postosuchus kirkpatricki* the coracoid is more than twice taller than long (Peyer *et al.* 2008; Weinbaum, 2013). Its lateral surface is convex and medially concave as in *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). The coracoidal foramen is placed within the coracoid corpus as in several specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV0152-T; UFRGS-PV0629-T; BSPHG AS 1933L-12), *Batrachotomus kupferzellensis* and *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009;



Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014). The coracoidal foramen serves for the passage of the supracoracoid nerve as reported for *Postosuchus alisonae* and *Batrachotomus kupferzellensis* (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009). The coracoid forms most part of the glenoid cavity as in UFRGS-0629-T, *Postosuchus alisonae*, and *Batrachotomus kupferzellensis* (Peyer *et al.* 2008; Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010). In UFRGS-PV0629-T and *Batrachotomus kupferzellensis* the coracoid surface of glenoid show two discrete areas. However, these structures are not visible in ULBRA-PVT-281. However, a fracture crosses the coracoid anteroposteriorly, dorsally to the coracoid foramen. Ventrally to the coracoid foramen there is a crest that starts at the posteroventral margin and protrudes anterodorsally as in many specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; UFRGS-PV-0152-T; BSPHG AS 1933L-12), (Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014). According to Nesbitt (2011), this crest is an autapomorphy of *Prestosuchus chiniquensis*. However, according to Raugust (2014), the same structure is present in *Procerosuchus celer* (BSPHG AS 1933L-34) and *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS 80271). Unfortunately, the coracoid is not preserved in *Saurosuchus galilei*.

### *Interclavicle*

The interclavicle is a blade-like shaped element placed between the coracoids, as in *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008), (Fig 7). The shaft is ventrally convex and its anterior end shows a slight expansion that accommodates two articular facets for the clavicles, as in other *P. chiniquensis* specimens (UFRGS-PV-0629-T, Mastrantônio, 2010; BSPG1933L, Huene, 1942) and in the aetosaur *Polesinesuchus aurelioi* (Robertoda-Silva *et al.* 2013). In ULBRA-PVT-281, the interclavicle is in articulation with both

clavicles. Distally, the body of interclavicle is more expanded towards its distal end. Some striations are visible along the body, as in *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008).

### *Clavicle*

ULBRA-PVT-281 preserves both clavicles. They are rod-like shaped as in *Postosuchus alisonae* and *P. chiniquensis* (BSPG1933L, Huene, 1942), (Fig 7). The right element is more visible, it is expanded, with both ends almost the same proportion. There is a fracture across the midline shaft, but not displaced from the original position. The distal end contacts the anterodorsal margin of the scapula close to its distal end. The left clavicle is less visible as its distal end is covered by a cervical spine.

### *Ulna*

Solely the proximal end of the ulna is preserved in ULBRA-PVT-281 and this element is poorly visible as it is covered by the skull (Fig 1). Its articular surface to the humerus is ‘comma-shaped’ and relatively slender than both tibia and fibula from this specimen.

### *Femur*

The right femur of ULBRA-PVT-281 is a strong bone (1.72 times the tibial length) that presents a slightly sigmoidal shape as in UFRGS-PV0629-T and *Batrachotomus kupferzellensis* (SMNS 52970), (Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010), (Fig 8). Also, the distal end is slightly downturned. The femoral head is not prominent and slightly displaced medially in order to connect to the acetabulum, and there is no sign of a neck connecting to the shaft as occurs in *Postosuchus kirkpatricki* and *Arganasuchus dutuiti* (Weinbaum, 2013; Jalil & Peyer, 2007). In contrast, in Argentinean *Fasolasuchus tenax* and *Saurosuchus galilei*, a neck is present right below the femoral head (Bonaparte, 1981; Jalil & Peyer, 2007; Weinbaum, 2013). Moreover,

ULBRA-PVT-281 possesses the femoral shaft columnar, differently than observed in *Fasolasuchus tenax*, in which the femoral shaft is slender in comparison. Laterally, the great trochanter is present. A small and rounded anteromedial tuber is distally placed from the femoral head in ULBRA-PVT-281, as in UFRGS-PV0152T (Nesbitt, 2011; Raugust, 2014). In the posterior face a well-marked tuber is present as in UFRGS-PV0629T (Mastrantônio, 2010). The fourth trochanter in ULBRA-PVT-281 is little prominent, being a slight protuberance dorsoventrally oriented, resembling *Batrachotomus kupferzellensis* and UFRGS-PV0152T (Gower & Schoch, 2009; Raugust, 2014). In contrast, it is a low, elongate, knob-shaped structure in *Postosuchus kirkpatricki*, *Saurosuchus galilei*, and *Hesperosuchus* (Weinbaum, 2013). The fourth trochanter of *Fasolasuchus tenax* is more pronounced than in ULBRA-PVT-281. This trochanter is mentioned as the insertion area for the *caudiofemoralis muscle* (Jalil & Peyer, 2007). Additionally, the femur of *Fasolasuchus* is comparatively more gentle and sigmoid. The distal end bears two condyles. The medial one articulates to the tibia and the lateral to the fibula. Both condyles are separated posteriorly by an intercondylar groove.

### *Tibia*

The right tibia is visible in lateroposterior view (Fig 9). It is a robust element in which the proximal end is more expanded than the distal one, as in *Postosuchus*

*kirkpatricki* and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009; Weinbaum, 2013). The tibial shaft is a columnar and transversally cylindrical structure, resembling that from other specimens of *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T; BSPHG AS 1933L-12) and *Batrachotomus kupferzellensis*, (Huene, 1942; Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010). The proximal end shows two concave areas for articulation with the femur. Close to the proximal end, medially, there is a deep excavation (pit) perhaps for insertion of the *puboischiotibialis* muscle, as occurs in UFRGS-PV-0629-T and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010; Raugust, 2014). The distal end possesses a dorsoventrally orientated notch between the articulation from astragalus and the ventromedial margin as in UFRGS-PV-0152-T (Raugust, 2014).

### *Fibula*

The fibula is articulated to the tibia in ULBRA-PVT-281, and both have the same length (Fig 9). This is an elongate and slightly sigmoidal bone as in UFRGS-PV-0629-T and *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al*, 2008; Mastrantônio, 2010). Its proximal end poorly visible, as it is partially covered by the tibia. The shaft is not expanded as that from *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). Its articulation with the femur is concave and anteroposteriorly elongate as in UFRGS-PV-0629-T and *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009; Mastrantônio, 2010). Unfortunately, the region of trochanter for the *iliofibularis* muscle is not visible in ULBRA-PVT-281.

### *Pes*

The right posterior autopodium of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) is partially preserved and articulated (Fig 9). The pes is plantigrade, almost symmetrical and possesses a prominent calcaneal tuber as in *Postosuchus alisonae* (Peyer *et al.* 2008). Four metatarsals are observed in ULBRA-PVT-281 and only the metatarsal V is not preserved. These elements are very similar to that of other specimen of *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG AS 1933L 11) being the metatarsal IV more robust as in *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2013). The element I is more gracile compared to IV, whereas I and II show intermediary condition. The metatarsal III, together with IV are more elongated. In all elements both proximal and distal ends are very expanded and turn inward towards the fourth distal tarsal, resembling *Postosuchus kirkpatricki* and *Postosuchus alisonae* (Chatterjee, 1985; Peyer *et al.* 2008; Weinbaum, 2013). A separate description of both astragalus and calcaneum is provided below.

#### *Astragalus*

Visible in posteroventral view, the right astragalus is preserved in close association with the calcaneum, but not articulated. Their articulation surface is a typical crocodile normal (*sensu* Chatterjee 1982), found in pseudosuchians, in which the astragalus projects a lateral peg which fits into the socket of the calcaneum, so that there is a rotating ankle joint between these two elements (Weinbaum, 2013), (Fig 9). Also, the astragalus is robust and bears two articulation facets (fibial and tibial), as in *Postosuchus kirkpatricki* (Weinbaum, 2013). In ULBRA-PVT-281 the size of the astragalus matches that of the calcaneum. In contrast, the astragalus of the *Fasolasuchus tenax* is smaller than the calcaneum (Bonaparte, 1981). The tibial facet is visible posteriorly and its surface is slightly concave. In contrast, *Effigia okeefeae* shows a well-marked concave tibial facet (Nesbitt, 2007). This facet is divided into two articular diverging surfaces separated by a

ridge, resembling that of *Saurosuchus galilei* and *Fasolasuchus tenax* (Lecuona & Desojo, 2011), the so-called screw joint articulation to the tibia, typical for Pseudosuchia (Lecuona and Desojo, 2011). In anterior view, the astragalus shows a smooth and concave surface of articulation to metatarsals I and II (roller *sensu* Nesbitt, 2011) as in *Fasolasuchus tenax* (Bonaparte, 1981).

### *Calcaneum*

This element shows a typical ventral articulation with the astragalus, constituted of a deep socket supported from a dorsally concave lip (Martz, 2002), (Fig 9). Overall, the calcaneum of *Prestosuchus chiniquensis* (Huene, 1942; Raugust, 2014; ULBRA-PVT-281) resembles that from *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower & Schoch, 2009). Many details are not visible due to the presence of a layer of concretion covering this element, as also occurs with the astragalus. In posterodistal view the calcaneum shows a proximal rolling with two articular facets to fibula and to the fourth tarsal distal as in *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee, 1985; Weinbaum, 2013). Medially to the calcaneal condyle there is a deep calcaneal socket inside a concave surface of the distal astragalar facet, as in the aetosaur *Polesinesuchus aurelioi* (Roberto-da-Silva *et al.* 2014).

## PHYLOGENETIC ANALYSIS

The incomplete and fragmentary record of “Rauisuchia” is usually regarded as the main reason for its poorly resolved phylogenetic framework (Gower, 2000; França *et al.* 2011, 2013; Lautenschlager & Desojo, 2011; Lacerda *et al.* 2015, 2016).

Notwithstanding, a significant number of phylogenetic studies were recently published (e.g., Brusatte et al., 2010; Nesbitt 2011, Ezcurra 2016). Yet, the topology, inner relationships and phylogenetic status of ‘rausuchians’ still remain largely unsolved (Lautenschlager & Desojo, 2011; França et al. 2011, 2013; Lacerda et al. 2016). Two most comprehensive high-level phylogenies of Archosauria, provided by Brusatte et al. (2010) and Nesbitt (2011), furnished different and somehow conflicting results. Brusatte et al (2010), recovered “Rauisuchian” as a monophyletic group divided into two major subclades, Pposauroida and Rauisuchoida. This latter is constituted by Prestosuchidae and Rauisuchidae plus an additional clade including *Arganasuchus*, *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus* and *Ticinosuchus*. Altogether, the rausuchian taxa are represented by 20 species in Brusatte *et al.* (2010). According to Nesbitt (2011), “Rauisuchia” would be a paraphyletic branch group regarding Crocodylomorpha. Pposauroida is recovered on this analysis as a monophyletic clade in a sister group relationship with Loricata, both forming the large Paracrocodylomorpha. *Ticinosuchus*, was recovered as sister group of Paracrocodylomorpha. *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus*, and *Fasolasuchus* are considered as an early paraphyletic branch regarding Rauisuchidae plus Crocodylomorpha. . Butler *et al.*, (2014) proposed a more extensive analysis of pseudosuchians, including new taxa modifying the dataset of Nesbitt (2011). The inclusion of Erpetosuchidae and Gracilisuchidae collapsed Archosauria into a polytomic clade, composed of Ornithodira, Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Phytosauria, Revueltosaurus *plus* Aetosauria, and Paracrocodylomorpha. This latter is recovered as identical to the original analysis of Nesbitt (2011). In this sense, the paraphyletic feature of “rausuchians” was maintained when new data were added on the dataset of Nestitt (2011), although the inner relationships of Archosauria were poorly resolved.

In order to verify the position of *Prestosuchus chiniquensis* on archosaurians relationship and the influence of new data observed on ULBRA-PVT-281, a series of experimental analyses are conducted. First, in order to test our taxonomic proposal, which includes the ascription of ULBRA-PVT-281 to *Prestosuchus chiniquensis*, we scored the specimen on the modified data-matrix by Nesbitt (2011) and Butler *et al.* (2014), published by Roberto-da-Silva *et al.* (2016) together with three other well known *P. chiniquensis* specimens (e.g., BSPG 1933L; UFRGS-PV-0156-T; UFRGS-PV-0152-T). In addition, some changes are performed here in few character states based on personal analysis or literature, mainly in *Ticinosuchus* and *Saurosuchus*, as showing the Table 3. In the next steps of our analyses, *Prestosuchus chiniquensis* is treated as a unique OTU, which combines data from the muenchen specimens, UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0152-T, ULBRA-PVT-281, and braincase characters described to UFRGS-PV-0629-T (Mastrantonio *et al.*, 2013). Thus, a “new Combined *Prestosuchus chiniquensis*” is provided on matrix, whereas the “old Combined *Prestosuchus chiniquensis*” is also maintained on matrix in order to execute some comparative tests. This latter is only based on original scores from Nesbitt (2011).

The matrix here used is composed by 89 OTUs and 414 characters. Some OTUs are present on matrix, but not included on analysis, following Nesbitt (2011). They are: *Archosaurus rossicus*, *Pseudolagosuchus majori* and *Lewisuchus admixtus*. The two latter are represented with based only unique operational taxonomic unity (OTU), named *Lewisuchus/Pseudolagosuchus* (Nesbitt, 2011). All characters received the same weight and 19 (32, 52, 75, 121, 137, 139, 156, 168, 188, 223, 247, 258, 269, 271, 291, 297, 328, 356 and 399) were treated as ordered following the studies of Nesbitt (2011) and Butler *et al.* (2014).



Two test with tree levels are performed to verify the influence of the news data for *Prestosuchus chiniquensis*, added to replicate of original analysis (Table 3). On the first analysis with all specimens of *Prestosuchus chiniquensis* as a single OTU is included only the “old Combined *Prestosuchus chiniquensis*”. The first level would be show the influence of few changes on interpretation for some character states conducted here for others taxa than *Prestosuchus chiniquensis*. The second level of this first analysis is forced the constrain among *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei*. This analysis would be result in how many steps is necessary to recupered the closer relationship among these two South American raiisuchians. The third level of this first analysis is forced the constrain of raiisuchians taxa, alming discovery how many steps is necessary to this. On the second analysis is also performed the threes levels, but including the “new Combined *Prestosuchus chiniquensis*” as OTU. The first level on this second analysis would be indicate the influence of news data for *Prestosuchus chiniquensis*. Further, the second level (with *Saurosuchus* and *Prestosuchus* constrain) and third level (raiiisuchian monophyly constrain) also are be performed on this second analysis.

Every analysis and level are performed using 1000 replicates, with 10 Hold, Tree Bisection and Reconnection (TBR) collapsing of zero-length branches, using the software TNT (Goloboff et al. 2003, 2008). To contrast the results obtained here, the original matrix from Butler *et al.* (2014), including Erpetosuchidae taxa, also are replicated with the three levels: without constrains, with constrain to *Saurosuchus* plus *Prestosuchus*, and with constrain with raiisuchian taxa as clade.

## *Results*

The replicate from Butler *et al.* (2014) original matrix rescued the original result, with 1330 steps on 630 most parsimonious trees (MPTs) (Table 1; Figure 11. The

Archosauria clade is revealed, as original analysis, as a polytomic clade, constitute of Phytosauridae, Ornithodira, Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, *Revueltosaurus* plus Aetosauria, and Paracrocodylomorpha lineages. The latter, composing by *Ticinosuchus* as sister group of a clade constituted by poposauroida and Loricata, being *Prestosuchus chiniquensis* the most early branch of Loricata. When added the constrain of *Prestosuchus* and *Saurosuchus* as sister groups, the analysis revealed the most resolved Archosauria, only needed a juts one more step (1332 steps on 90 MPTs). In this sense, the relationship is very similar on the Nesbitt (2011) original analysis, in that Phytosauria is sister group of Archosauria, and this composed by Ornithodira and Pseudosuchia clades (Figure 11). On this latter, Ornithosuchidae, *Revueltosaurus* plus Aetosauria, and Erpetosuchidae are an early branch closer to Paracrocodylomorpha. *Ticinosuchus* is the more early branch, with *Saurosuchus* plus *Prestosuchus* as sister group as a clade composed by Poposauroida, *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, Rausuchidae and Crocodylomorpha. These results indicate that only one step is enough to resolved the polytomic Archosauria obtained on the original analysis from Butler *et al.* (2014). In addition, when Rausuchia monophyly is forced using this data set, 33 steps more are recovery on analysis (1363 steps on 144 MPTs). The archosaurian polytomic clade is obtained, composed by Phytosauria, Ornithodira, Ornithosuchidae, Erpetosuchidae, *Revueltosaurus* plus Aetosauria, and a lineage composed by Crocodylomorpha, Rausuchia and their relative taxa (Figure 11). On this latter clade, Rausuchia is a sister clade of a lineage composed by early branch by gracilisuchids taxa (*Trufanosuchus*, *Gracilisuchus* and *Yonghesuchus*) closer to Crocodylomorpha. On rausuchians, *Ticinosuchus* is the more early branch in that is sister group of a clade composed by Poposauroida plus a lineage where *Ticinosuchus*, *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Batrachotomus* and *Fasolasuchus* are early branch taxa closer to Rausuchidae.

The first analysis, where *Prestosuchus chiniquensis* is divided in four OTUs recovered 990 most parsimonious trees (MPTs) of 1335 steps each, with consistency index (CI) of 0.363 and retention index (RI) of 0.778. ULBRA-PVT-281 was recovered in an unsolved node with the other specimens of *Prestosuchus chiniquensis* in all MPTs (Fig. 10). This node is supported by two synapomorphies: character 29: 0→1, 229: 0→1. The first character state corresponds to the dorsal process of the maxilla with the same dorsoventral height posteriorly along its length. The second corresponds to the sharp ridge leading from the glenoid to the anteroventral corner of the coracoid. The node supporting the specimens ascribed to *Prestosuchus chiniquensis* is recovered as the basalmost clade of Loricata in all MPTs (Loricata is supported by the following synapomorphies: character 2: 0→1, 6: 2→1, 27: 0→1, 41: 0→1, 51: 0→1, 52: 0→1, 114: 0→1, 142: 0→1, 219: 0→1, 278: 0→1, 282: 0→1, 340: 0→1, 371: 1→2, 397: 0→1).

The next analysis performed here is based only on original scores from “Combined *Prestosuchus*” from Nesbitt (2011) and Butler *et al.* (2014), including some changes on scores of few taxa, resulting on 1260 MPTs with 1335 steps. These results represent five added steps to original analysis (1330 steps) due to reinterpretation some character states of few taxa. However, the very similar topology is obtained on this analysis in relation to original analysis, with an Archosauria Polytomic clade (Figure 10). The exception is restricted to a polytomy on the Paracrocodylomorpha clade, composed by *Ticinosuchus*, Pposauroidea and Loricata. *Prestosuchus chiniquensis* is also recovery as early branch on Loricata clade. The constrain from *Prestosuchus* and *Saurosuchus* reveals 900 MPTs with 1337 steps, representing only two more steps to this data set. The changes on topology is restrict to Paracrocodylomorpha clade, with *Ticinosuchus* as early branch and sister group of polytomic clade (Figure 11). This unsolved clade is composed by *Prestosuchus* plus *Saurosuchus* lineage, Pposauroidea, and a lineage composed by

*Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, Raulisuchidae and Crocodylomorpha. When the monophyly of Raulisuchia is forced on this data set, the polytomic Archosauria is returned, composed by Phytosauria, Ornithodira, Ornithosuchidae, Erpetosuchidae, *Revuletosaurus* plus Aetosauria, and a lineage composed by raulisuchians, gracilisuchids and crocodylomorphs taxa. On this latter, Raulisuchia and some crocodylomorphs are a two lineage unsolved on several taxa. On Raulisuchia, the relationship among *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Fasolasuchus*, *Batrachotomus*, and *Ticinosuchus* are unsolved with a clade composed by Raulisuchidae and Popsauroidea. This closer relationship among two divergent lineage of classic raulisuchians (Popsauroidea and Raulisuchidae) is only recovery on this analysis under the constrain parameters.

The last phylogenetic test is conducted when news character states are incorporated on “Combined *Prestosuchus*”, including additional morphological observation on ULBRA-PVT-269. This analysis resulted on 990 MPTs with 1335 steps. The steps numbers are identical to previous analysis (using the level 1 and “old Combined *Prestosuchus*” as OTU), but the MPTs is reduced on 270 units. This more accurate result are probably due to reduction on missing data on *Prestosuchus* (almost 15% of missing data from previous combination to 11% on the new combination). However, the topology among two analysis is identical, including the relationship of *Prestosuchus* as the earlier branch of Loricata. Using constrain among *Prestosuchus* and *Saurosuchus* (level 2), the topology is distinct to analysis 1 level 2 only to basal paracrocodylomorphs. *Ticinosuchus* is the earlier branch. Popsauroidea is a sister group of a clade composed by *Prestosuchus* plus *Saurusuchus*, and a lineage composed by *Batrachotomus*, *Fasolasuchus*, Raulisuchidae and Crocodylomorpha. Thereby, the new scores from *Prestosuchus* solved the polytomy of previous analysis. Lastly, when Raulisuchia monophyly is forced on constrain, using the “new Combined *Prestosuchus*”, were obtained 108 MPTs with 1366 steps, indicating

31 more steps in relation to the without constrain analysis (level 1, analysis 2). Comparing the analysis and levels, the few changes on matrix here proposed represents the added of 5 steps (1330 on Analysis 0 to 1335 on analysis 1 or 2), but the new scores from *Prestosuchus* is not influence on steps number of analysis. In additional, the new Combined *Prestosuchus* represents a decrease of steps number of analysis when constrain are forced. However, the monophyly of “Rauisuchia” required an increase of significant steps on analysis (33 on analysis 0; 33 on analysis 1; and 31 on analysis 2), whereas the most closer relationship among *Prestosuchus* and *Saurosuchus* requires only 2 more steps (on analysis 0 and 1) or only 1 more steps (on analysis 2).

## DISCUSSION

As previously stated, the phylogenetic taxonomic status of “Rauisuchia” is historically subject of great controversy, despite its well documented record in many Triassic sites around the world (Gower, 2000; Lautenschlager & Rauhut, 2014; Lacerda *et al.* 2016). Similarly, since the first reports by Friedrich von Huene (1942), research involving *Prestosuchus chiniquensis* usually casts doubts and generate all kinds of controversies.

Two species of *Prestosuchus* were described by Huene (1942), both recovered in Carnian strata from the Santa Maria Supersequence (Pinheiros-Chiniquá sequence *sensu* Horn *et al.* 2014; Marsicano, 2016): *P. chiniquensis* and *P. loricatus*. Both were later considered synonyms, but the paralectotype can be attributed to *P. chiniquensis* and the lectotype to other possibly new, taxon (Krebs, 1976; Barberena, 1978; Desojo & Rauhut, 2009; Lacerda *et al.* 2016). Kischlat (2000) discussed this issue and proposed the new combination “*Abaporu loricatus*”. However, its description was somehow unclear and did not comply the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN). Therefore, until to date, only *Prestosuchus chiniquensis* is considered a valid taxon (Lacerda *et al.* 2016). The huge skull and partial postcranial skeleton (UFRGS-PV-0156-T) (Barberena. 1978; Azevedo, 1991, 1995a, 1995b) was ascribed to *P. chiniquensis*. However, many authors proposed that this material together with the paralectotype of *P. chiniquensis* (BSPG1933/L) would be a new species (Serenó, 1991; Parrish, 1993). Kischlat & Barberena (1999) regarded this alleged new taxon as *Crurotarsi indeterminata*. Again, failing to follow the ICZN and thus considered *nomen nudum* (Lacerda *et al.* 2016). This designation was based upon the presence of a weak mandibular symphysis, a narrow calcaneum with an elongate tuber, and a rectilinear femur. Kischlat (2000) also proposed the name “*Karamuru vorax*” to UFRGS-PV-0156-T, UFRGS-PV-0152-T, paralectotype of *P. chiniquensis* (BSPHG 1933L/7) and parts of *P. loricatus* (BSPHG 1933L/24).

At this point, three autapomorphies are accepted for *Prestosuchus chiniquensis*: an anterior notch between the scapula and coracoid; a longitudinal ridge on the dorsal surface of the ilium, and the presence of sharp leading from the glenoid to anteroventral corner of the coracoid (Desojo & Rauhut, 2008; Nesbitt, 2011), only two can be observed in ULBRA-PVT-281, as its ilium is missing. Raugust (2014) affirmed that the presence of sharp leading in the coracoid is also present in *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower &

Schoch, 2009). This reinforces the necessity of a redescription and taxonomic review for *Prestosuchus*, as well as discovery and description of new specimen as the one here reported. We observed a few differences among the specimens ascribed to *Prestosuchus chiniquensis*, including ULBRA-PVT-281 (morphological, measurements and even new structures present in this new specimen). However, these differences cannot be easily explained, as alternative and equally possible hypotheses can be drawn: sexual dimorphism, ontogenetic features, interspecific polymorphism, artifact of preservation, and even taxonomic misidentification. Unfortunately, at this point there is no available studies addressing to any of these issues (Alcober, 2000; Mastrantônio, 2014; Lacerda *et al.* 2016). Additionally, reviewing these observed differences in all valid “rauisuchian” taxa might contribute to a better understanding of this group of large top Triassic predators.

In a recent contribution, a discussion regarding the presence of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis* and its phylogenetic utility to archosauriformes as provided (Roberto-da-Silva *et al.* 2016). In Nesbitt (2011) *P. chiniquensis* was coded as being devoid of a subnarial foramen, a statement based on a huge, complete and articulated skull (UFRGS-PV-0156-T) described to Barberena (1978). However, recently new contributions attested the presence of subnarial foramen in this taxon, but lacking a discussion about format, position and phylogenetic importance of this structure (Mastrantônio, 2010; França *et al.* 2011, 2013; Raugust, 2014). In this sense, Roberto da Silva *et al.* (2016) propose new character with two states, considering both format e position of subnarial foramen modified the matrix of Butler *et al.* (2014) modified from Nesbitt (2011): subnarial foramen is oval shaped in average height regarding the main body of maxilla, not reaching the base of the ascending process [414(0)]. Subnarial foramen located above the middle height of the main body of the maxilla, reaching the

base of the ascending process [414(1)]. The results suggest that there is a phylogenetic signal linked to the presence and position of the subnarial foramen in Archosauria, needing more studies including more complete material and larger taxonomic set. *Prestosuchus chiniquensis* and *Saurosuchus galilei* share the same state character, which together with their close geographic distribution, lead Roberto-da-Silva *et al.* (2016) to suggest these taxa would be bound in a sister-taxon relationship. Here, the closer position among both taxa is not revealed on phylogenetic analysis, although it is needed only one more step to analysis to recover this relationship.

Considering the morphology description, it was possible to observe the existence of a premaxillar groove starts of subnarial foramen and runs ventrally in main body of premaxilla in ULBRA-PVT-281. This is shared with others specimens of *P. chiniquensis*, as UFRGS-PV-0156-T. This feature was reported by França *et al.* (2013), which interpreted this feature as taphonomic bias of preservation.

## CONCLUSION

Many authors have drawn attention to the difficulties that surround taxonomic and phylogenetic studies of “Rausichia” (Gower, 2000; França *et al.* 2011, 2013; Lautenschlager & Rauhut, 2014; Lacerda *et al.* 2015, 2016). Despite the numeric increase of specimens, the same situation occurs with *Prestosuchus*. Here, ULBRA-PVT-281 is regarded as an especially well-preserved individual of *P. chiniquensis*, a taxonomic assignment fully supported by the phylogenetic analysis. This new specimens presents new anatomic structures and show that the observed differences from other specimens



could result from variable causes, for instance intraspecific variation, as already pointed out by Mastrantônio (2010) and Lacerda et al. (2016). However, this question needs a more clarification, as these differences also could be linked to sexual dimorphism, ontogenetic features, artifact of preservation, and even taxonomic misidentification. The phylogenetic results do not support the monophyly of “Rauisuchia”, reinforcing the necessity of new studies, in collecting efforts as well. Regarding ULBRA-PVT-281, it provides new information regarding the anatomic features of *Prestosuchus chiniquensis*. Additionally, further studies are necessary in order to support (or not) the close relationship between *Prestosuchus chiniquensis* and in *Saurosuchus galilei*, increasing the knowledge regarding these Triassic top predators.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Fundação de Apoio à Tecnologia e Ciência (FATEC - process 3.01.0046) for the financial support to LRS; the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research grant to SDS (process 301801/2012- 6); the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nivel Superior (CAPES) for the scholarship to RTM; and the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEP) (process APQ-0165-2.04/14) for the financial support to MAGF. We thank the Willi Hennig Society, for the gratuity of TNT software.

#### REFERENCES

- Alcober O, Parrish JM. 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *J Vert Paleontol* 17: 548–556.
- Alcober O. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). *J Vert Paleontol* 20: 302-316.

Barberena MC. 1978. A huge tecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas* 9: 62-75.

Bonaparte JF. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado em la sistemática y evolution de los Thecodontia. *Revista del MACN “Bernardino Rivadavia”*

Brusatte SL, Benton MJ, Desojo JB, Langer MC. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *J Syst Palaeontol* 8(1): 3-47.

Cope ED. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the America Philosophical Society* 14: 1–252

Chatterjee S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian Reptile from the Triassic of Texas and the origin of Tyrannosaurus. *Phil Trans R Soc Lond B* 309: 395-460.

Chatterjee S. 1993. *Shuvosaurus*, a new theropod. *National Geographic Research and Exploration* 9: 274–285.

Consgrève, C. R. & Lansdell, J. C. 2016. Implied weighting and its utility in palaeontological datasets: a study using modelled phylogenetic matrices. *Palaeontology*, 59, 447\_462.

Da-Rosa AAS, Faccini UF. 2005. Delimitação de blocos estruturais de diferentes escalas em sequências mesozoicas do Estado do Rio Grande do Sul: implicações bioestratigráficas. *Gaea*, 1:16-23.

Desojo JB, Rauhut O. 2008. New insights on ‘rauisuchian’ taxa (Archosauria: Crurotarsi) from Brazil. In: Dyke G, Naish D, Parkes M, eds. *SVPCA 12, PALAEONTOLOGY*. Dublin: National Museum of Ireland, 31.

Desojo JB, Arcucci AB. 2009. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the middle Triassic of Argentina: The earliest known South American rauisuchian. *J Vert Paleontol* 29: 1311-1315.

Desojo JB, Ezcurra MD, Schultz CL. 2011. An unusual new archosauriform from the Middle–Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zool J Linn Soc* 161: 839-871.

França MAG, Ferigolo J, Langer MC. 2011. Associated skeletons of the new middle Triassic “Rauisuchian” from the Brazil. *Naturwissenschaften* 98: 389-395

França MAG, Langer MC, Ferigolo J. 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonina* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. Nesbitt SJ, Desojo JB and Irmis RB (Eds), *Anatomy, Phylogeny and Paleobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geol Soc London Special Publications, 379 p.

Gauthier, J, 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. (eds) *The Beginning of Birds*. Freunde des Jura Museums, Eichstatt, 185–197.

Goloboff PA, Farris J, Nixon KC. 2003. TNT: Tree analyses using new technology. Program and Documentation. [www.zmuck.dk/public/phylogeny](http://www.zmuck.dk/public/phylogeny).

Goloboff PA, Farris J, Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786.

Gower DJ. 1999. Cranial osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stutt Beitr Naturkd B* 280: 1-49.

Gower DJ. 2000. Rausuchian archosaur (Reptilia, Diapsida): An overview. *Neues Jahrb Geol Paläontol* 218: 447-488.

Gower DJ, Schoch R. 2009. Postcranial anatomy of the rausuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 103–122.

Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. 2014. A new third order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *J S Am Earth Sci* 55: 123-132.

von Hune F. 1938. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B*, 1938, 142–151.

von Huene F. 1942. Eine Reptilfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B*, 84, 1–23.

Jalil NE, Peyer K. 2007. A new rausuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. *Palaeontology* 50:417–30.

Kischlat EE, Barberena MC. 1999. *Prestosuchus chiquensis* (Crurotarsi, Archosauria) does not need a neotype! *Paleontologia em Destaque*, 14 :53.

Kischlat EE. 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.

Krebs B. 1976. Pseudosuchia. In: Kuhn, O (ed.). *Handbuch der Palaeoherpetologie*, Teil 13: Thecondontia. Gustav Fischer-Verlag, p. 40-98.

Lacerda MB, Schultz LC, Bertoni-Machado C. 2015. First 'Rauisuchian' archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic Santacruzodon Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. Plos One 10(2): e0118563.

Lacerda MB, Mastrantônio BM, Fortier, DC, Schultz LC. 2016. New insights on *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942 (Pseudosuchia, Loricata) based on new specimens from the "Tree Sanga" Outcrop, Chiniqua' Region, Rio Grande do Sul, Brazil. PeerJ 4:e1622; DOI 10.7717/peerj.1622

Lautenschlager S, Rauhut OWM. 2014. Osteology of *Rauisuchus tiradentes* from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil, and its implication for rauisuchid anatomy and phylogeny. Zool J Linn Soc 173: 55-91.

Lautenschlager S, Desojo JB. 2011. Reassessment of the Middle Triassic 'rauisuchian' archosaurs *Ticinosuchus ferox* and *Stagonosuchus nyassicus*. Palaontologische Zeitschrift, 85, 357–381.

Lecuona A, Desojo J.B. 2011. Hind limb osteology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia). Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 102: 105–128.

Lessner EJ, Stocker MR, Smith ND, Turner AH, Irmis RB, Nesbitt JS. 2016. A new rauisuchid (Archosauria, Pseudosuchia) from the Upper Triassic (Norian) of New Mexico increases the diversity and temporal range of the clade. PeerJ, DOI 10.7717/peerj.2336.

Li C, Wu XC, Cheng YN, Sato T, Wang L. 2006. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. Naturwissenschaften, 93, 200–206.

Long RA, Murry PA. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. N M M N H and Science Bulletin 4: 1-254.

Martz JW. 2002. The morphology and ontogeny of *Typhothorax coccinarum* (Archosauria, Stagonolepididae) from the Upper Triassic of the American southwest. M.S. Thesis. Texas Tech University, Lubbock, TX, 200 pp.

Mastrantônio BM. 2010. Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rauisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rauiúquios. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado, 244 p.

Mastrantônio BM, Schultz C L, Desojo JB. 2013. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). In: Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. & Irmis, R. B. (eds) *Geological Society, London, Special Publications*, 379. <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.10>

Nesbitt SJ. 2005. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. *Historical Biology* 17:19–47.

Nesbitt SJ, Norell, MA. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**:1045–1048. Nesbitt SJ. 2011. The early evolution of archosaurs: Relationships and the origin of major clades. *Bulletin of AMNH* 352: 1-292.

Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB. 2013. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin, In: Nesbitt SJ, Desojo JB and Irmis RB (Eds), Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. *Geol Soc London Spec Publ*, 379 p.

O'Reilly, J. E., Puttick, M. N., Parry, L., Tanner, A. R., Tarver, J. E., Fleming, J., Pisani, D. & Donoghue, P. C. J. 2016. Bayesian methods outperform parsimony but at the expense of precision in the estimation of phylogeny from discrete morphological data. *Biology Letters*, 12, 20160081.

Pavanatto AEB, Müller RT, Da-Rosa AAS, DIAS-DA-SILVA S. New information on the postcranial skeleton of *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Eucynodontia, Traversodontidae), from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Historical Biology: An Inter J Paleo.*

Peyer K, Carter JG, Sues H, Novak SE, Olsen PE. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 363–381

Raugust T. 2014. Descrição e análise filogenética de um novo material de *Rauisuchia* (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio Sul-Rio-Grandense, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 378 p.

Reig OA. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triásico de Ischigualasto. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13:257–270.

Romer AS. 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p.

Romer AS. 1966. *Vert paleontol*. Third edition. Chicago: The University of Chicago Press, 468 p.

Romer AS. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. *Breviora* 373:1–8.

Rubert RR, Schultz CL. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* 31: 71-88.

Roberto-da-Silva L, Desojo JB, Cabreira SF, Aires ASS, Müller RT, Pacheco CP, Dias-Da-Silva S, 2014. A new aetosaur from the Upper Triassic of the Santa Maria Formation, southern Brazil. *Zootaxa*, 3764 (3): 240–278.

Roberto-da-Silva L, França MAG, Cabreira SF, Müller RT, Dias-da-Silva S. 2016. On the presence of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis* (Pseudosuchia: Loricata) with remarks on its phylogenetic distribution. *An Acad Bras Cienc*, [www.scielo.br/aabc](http://www.scielo.br/aabc).

Sampson SD, Witmer LM. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology* 8, *J Vert Paleontol*, 27: 32–102.

Parrish JM. 1987. The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology*, 13: 396-414.

Soares MB, Schultz CL, Horn BLD. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *An Acad Bras Cienc* 83: 329-354.

Sulej T. 2005. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. *J Vert Paleontol* 25: 78-86.

Tykoski RS. 1998. The osteology of *Syntarsus kayentakatae* and its implications for ceratosaurid phylogeny [M.S. Thesis]: Austin, University of Texas, 214 p.

Trotteyn MJ, Desojo JB, Alcober O. 2011. Nuevo material postcraneano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana*, 48, 605–620.



Weinbaum JC. 2002. Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi). Texas Tech University, Lubbock, Texas, M.S. thesis, 78 p.

Weinbaum JC. 2011. The skull of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Paracrocodyliformes) from the Upper Triassic of the United States. *PaleoBios* 30: 18-44.

Weinbaum JC. 2013. Postcranial skeleton of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Paracrocodylomorpha) from the Upper Triassic of the United States. In: Nesbitt S, Desojo JB, Irmis RB, eds. *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and the Kin*. London: Geological Society of London, Special Publications, 379:525–553.

Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale Jr F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana paleogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology* 161: 85-105.

Appendix 1. Full coding to ULBRA-PVT-281

1010001000001000?00000?000000111?00000000?0?0100101110?000?0?00?0000?11??  
 000??0?0?00??012100?10??10??0?  
 ??00?????00?1?001?01?00???0?0?0?00?????0?1?00?????????????001?10111100100  
 01??01100010  
 000010011001000011001001????0000??000001???????010000?0?0000??0?101022101  
 1000000000?0101?????111?00?00?00

## Figure captions

Figure 1. Photography showing of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) material in the rock block (A) and the location of the “Posto de Gasolina Site” in the municipality of Dona Francisca in the Rio Grande do Sul State, Southern Brasil (B).

Figure 2. Stratigraphic framework of the Triassic Package from southern Brazil showing the vertebrate assemblage zone and depositional sequences. The age (Ma) of the column

according Gradstein et al. (2012). Chrono and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. (2003) and Horn et al. (2014). The radiometric datings of 236, 231.4 and 225.9 Ma correspond to the first half of the Chañares Formation (Marsicano et al. 2015), the base of the Ischigualasto Formation, and the base of Los Colorados Formation (Martínez et al. 2013), respectively. Modified of Romo-de-Vivar-Martínez et al. (2016).

Figure 3. Skull of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in right view. Abbreviations: an, angular; d, dentary; f, frontal; hy, hyoid; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxilla; n, nasal; o, osteoderm; pf, prefrontal; pmx, premaxilla; pmxg, po, postorbital; premaxillary groove; q, quadrate; qj, quadratojugal; sa, surangular; sf, subnarial foramen; scl, sclerotic ring; sq, squamosal; ul, ulna. Scale bar 50 cm.

Figure 4. Skull of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in ventral view. Abbreviations: d, dentary; h, hyoid; j, jugal; qj, quadratojugal; o, osteoderm; pm, premaxilla; pmx, m, maxilla. Scale bar 50cm.

Figure 5. Cervical serie of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: c, centrum; ns, neural spine; o, osteoderm; np, neural process; rb, rib. Scale bar 50 cm.

Figure 6. Truncal region of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: c, centrum; dp, diapophysis; g, gastralia; ifl, infradiapophyseal laminae; n, neural spine; rb, rib; pp, parapophysis; pz, postzigapophysis. Scale bar 50 cm.

Figure 7. Pectoral girdle of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral right view. Abbreviations: an, anterior notch; cf, coracoid foramen; cl, clavicle; co, coracoid; gf, glenoid fossa; i, interclavicle; sc, scapula; sgl, supraglenoid lip; sl, sharp leading. Scale bar 50 cm.

Figure 8. Right Femur of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in A-B anterior and posterior views; C-D medial and lateral views. Abbreviations: fc, fibular condyle; gt, greater trochanter; lc, lateral condyle; pf, popliteal fossa; tc, tibial condyle; 4t, fourt trochanter. Scale bar 50 cm.

Figure 9. Righth Tibia, Fibula and pes of *Prestosuchus chiniquensis* (ULBRA-PVT-281) in lateral view. Abbreviations: as, astragalus; cal, calcaneum; f, fibula; ph, falanges; t, tibia; mt, metatarsal. Scale bar 50cm.

Figure 10. Abbreviated strict consensus tree of the first analysis depicting the phylogenetic position of ULBRA-PVT-281 and the other specimens of *Prestosuchus*. Numbers on nodes represent Bremer support values (left) and Bootstrap values (right).

Figure 11. Results of phylogenetic analizis using the constrain of groups. A, B, C, Reanalysis of original data matrix of Butler *et al.* (2014), (A) without constrain, (B), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (C) with constrain between taxa

considered as “rauisuchians”; D, E, F, Butler`s matrix with modifications in state of character for some taxa and using original coding by Butler et al., (2014) to *Prestosuchus* ("Old Combined *Prestosuchus*"), being (D) without constrain, (E), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (F) with constrain between taxa considered as rauisuchians; G, H, I, Butler`s matrix with modifications in the characters for some taxa using a modified coding in this contribution to I ("new Combined *Prestosuchus*"), being (G) without constrain, (H), with constrain between *Prestosuchus* and *Saurosuchus*, (I) with constrain between taxa considering as rauisuchians.

Table 1. Table showing the new coded to taxa used in phylogenetic analysis.

Figure 1

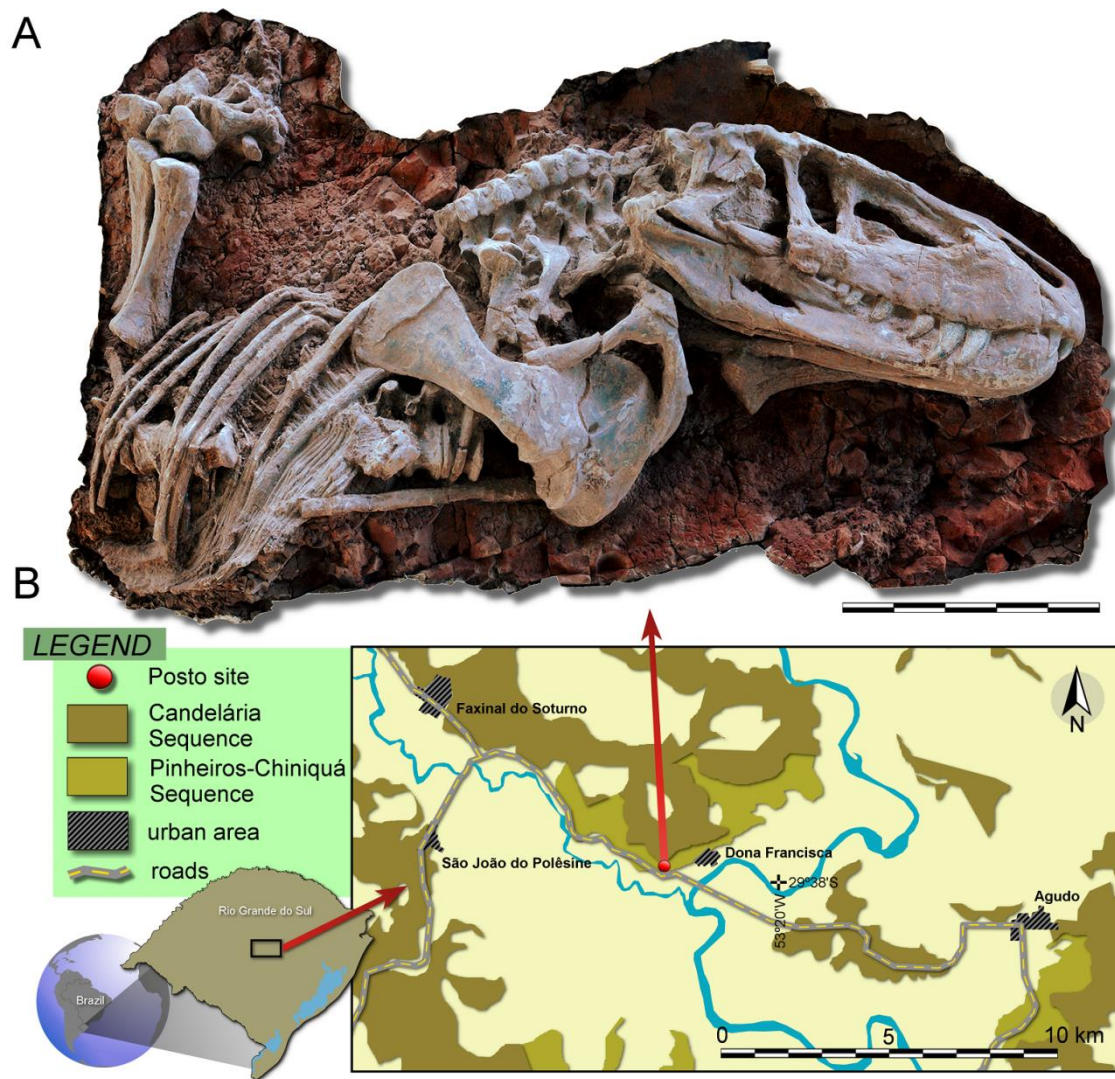
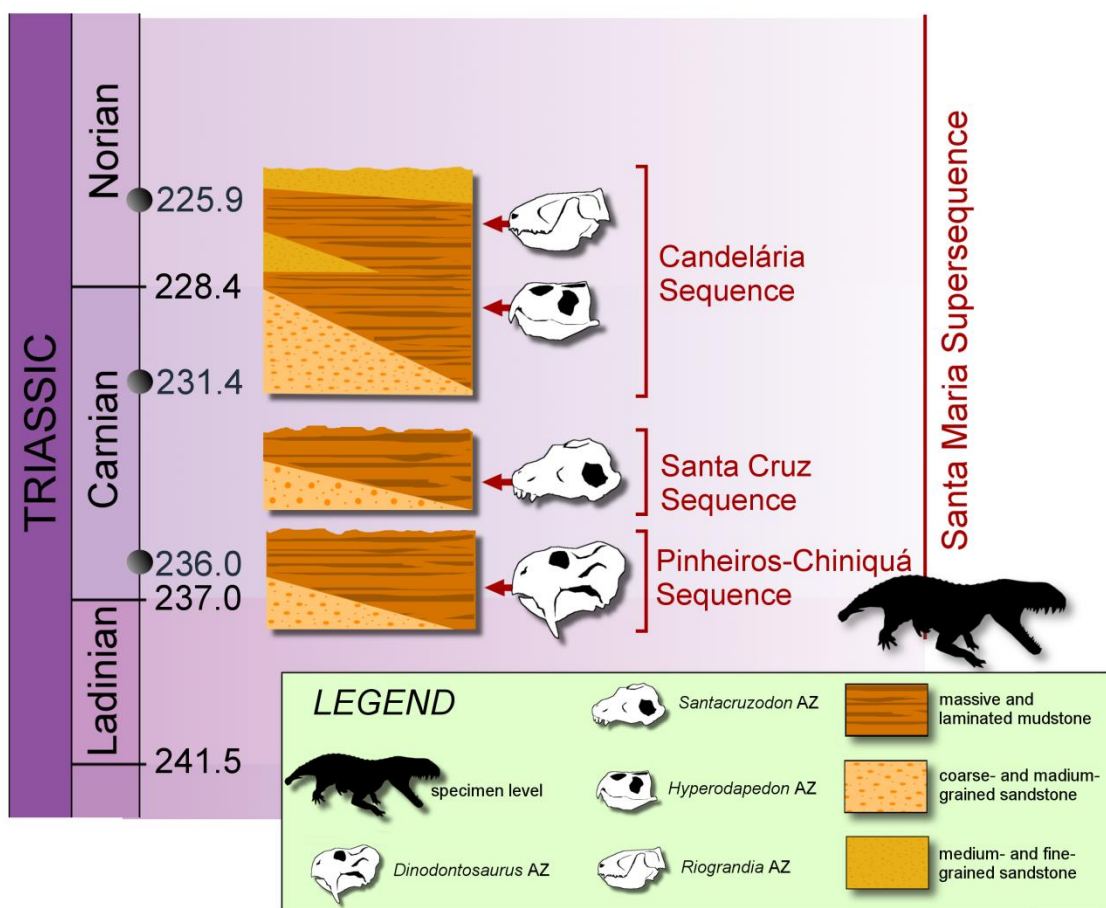


Figure 2



**Figure 3**

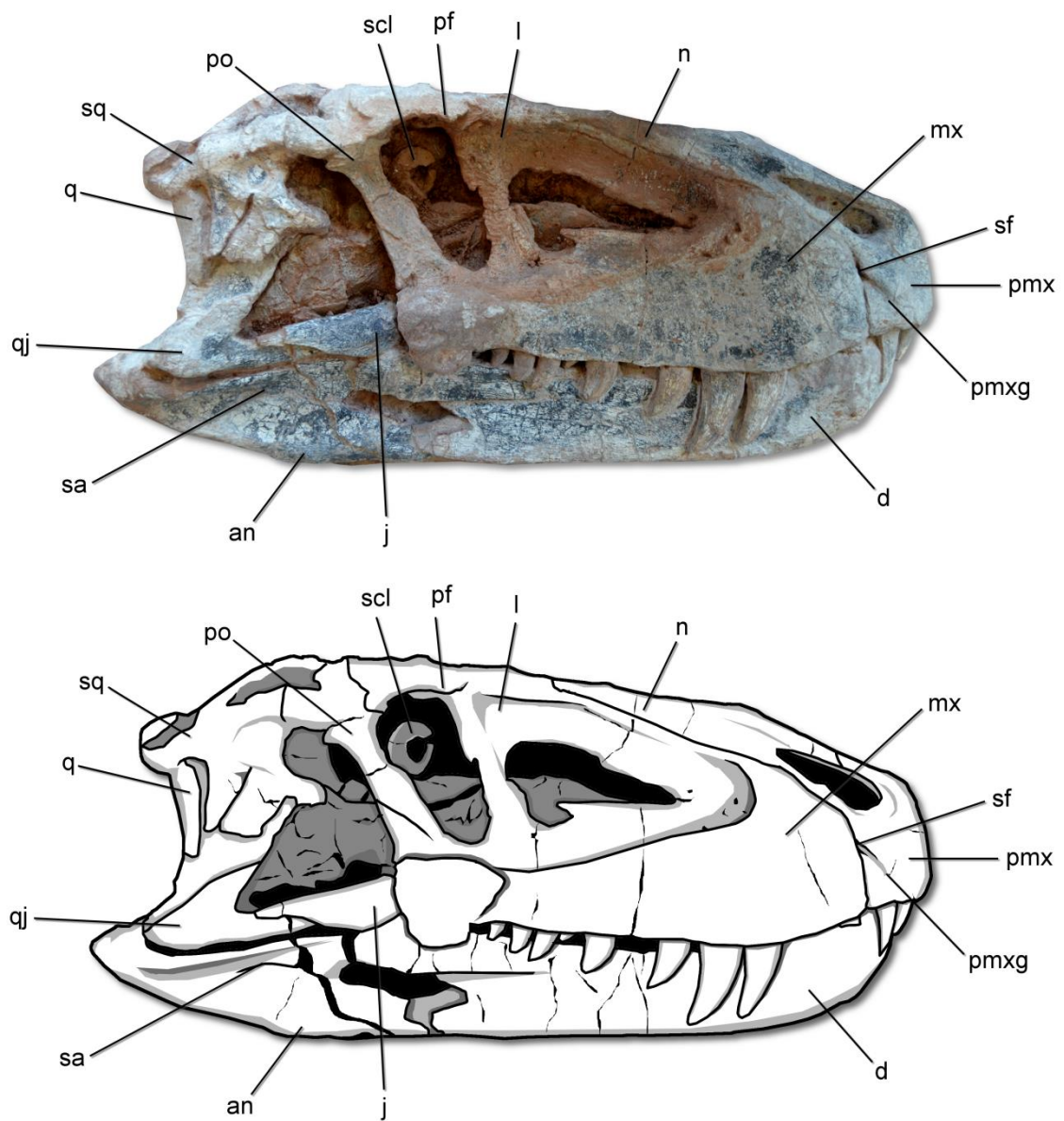


Figure 4

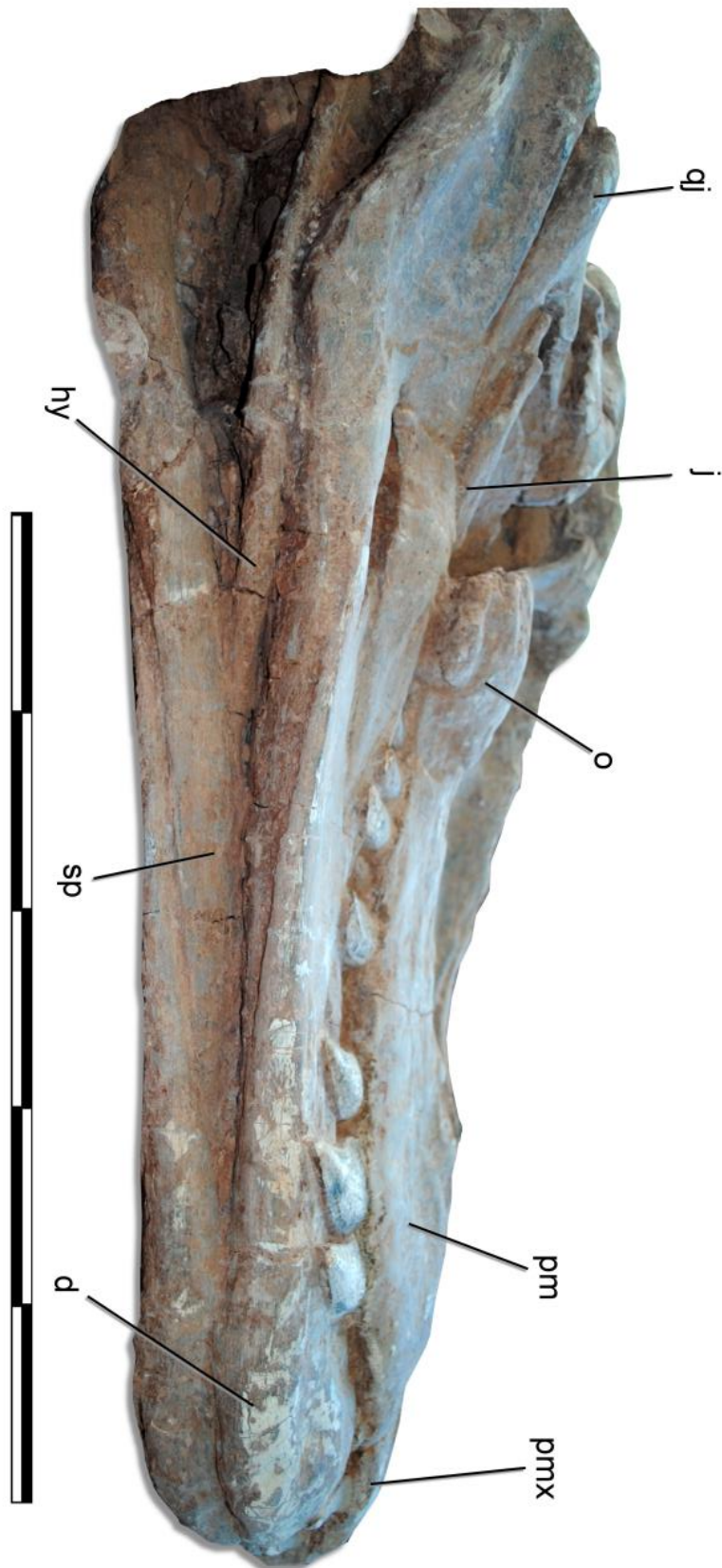


Figure 5

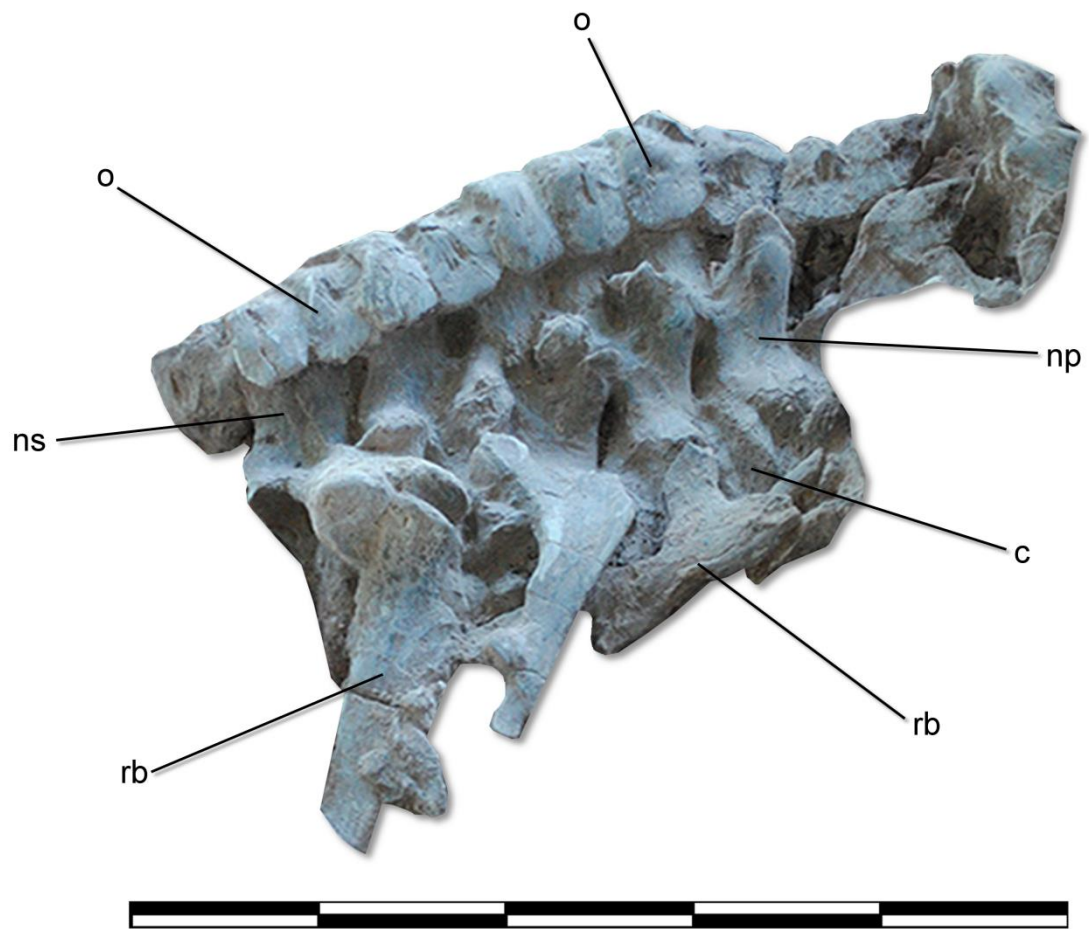




Figure 6

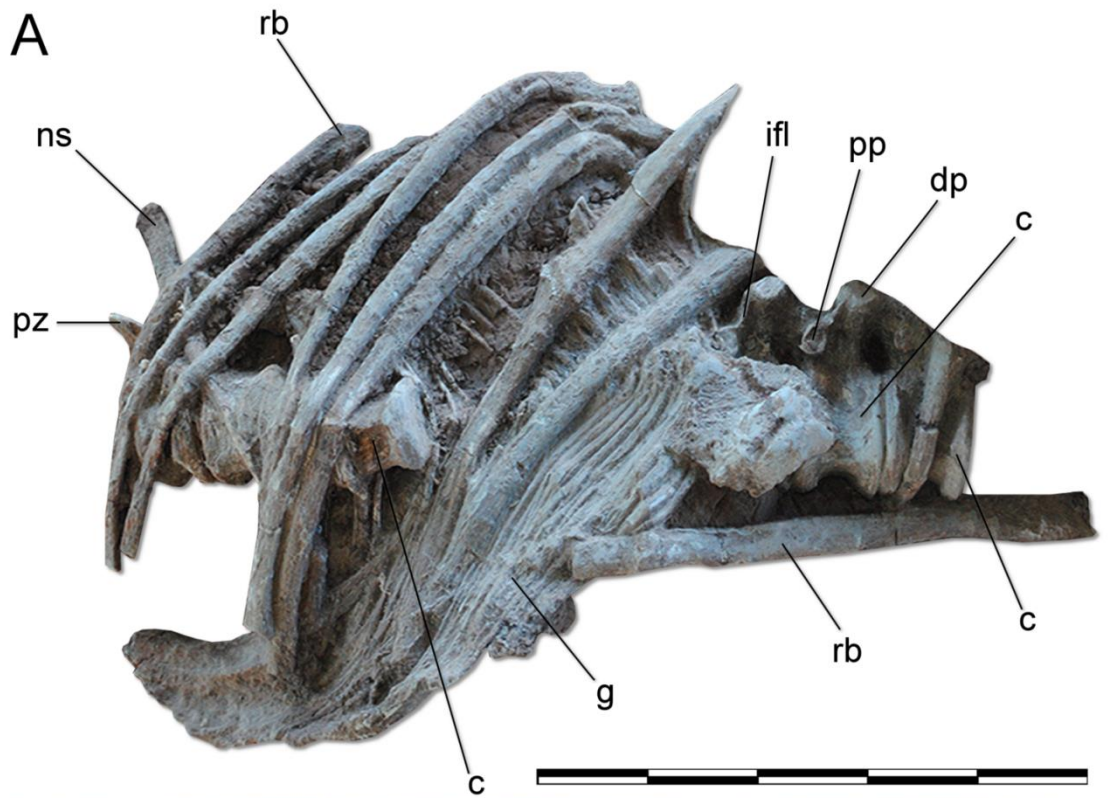


Figure 7

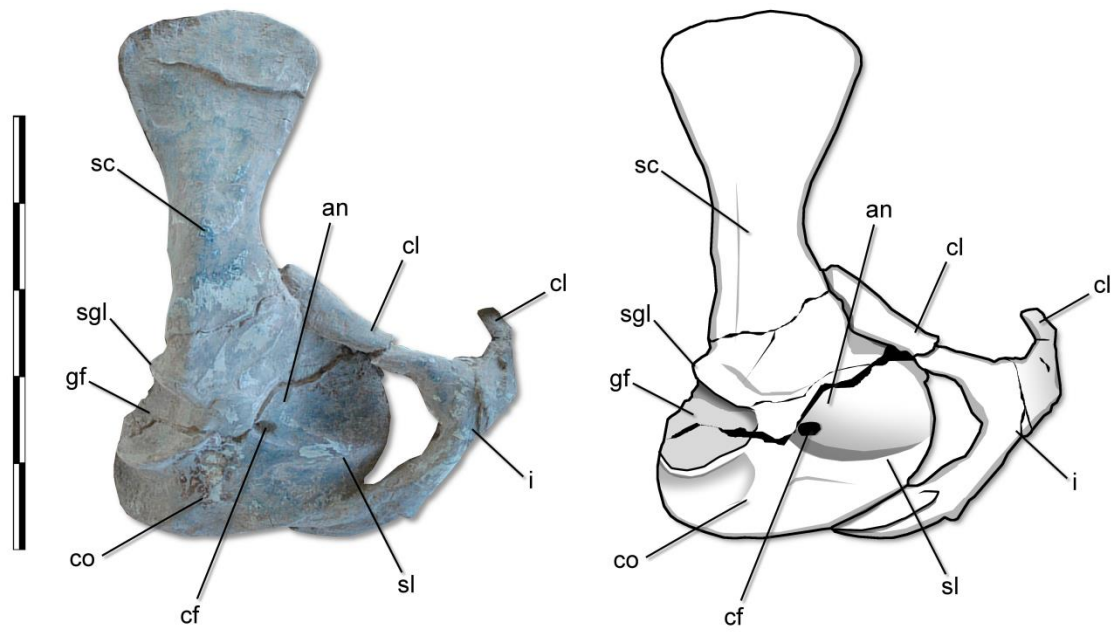


Figure 8

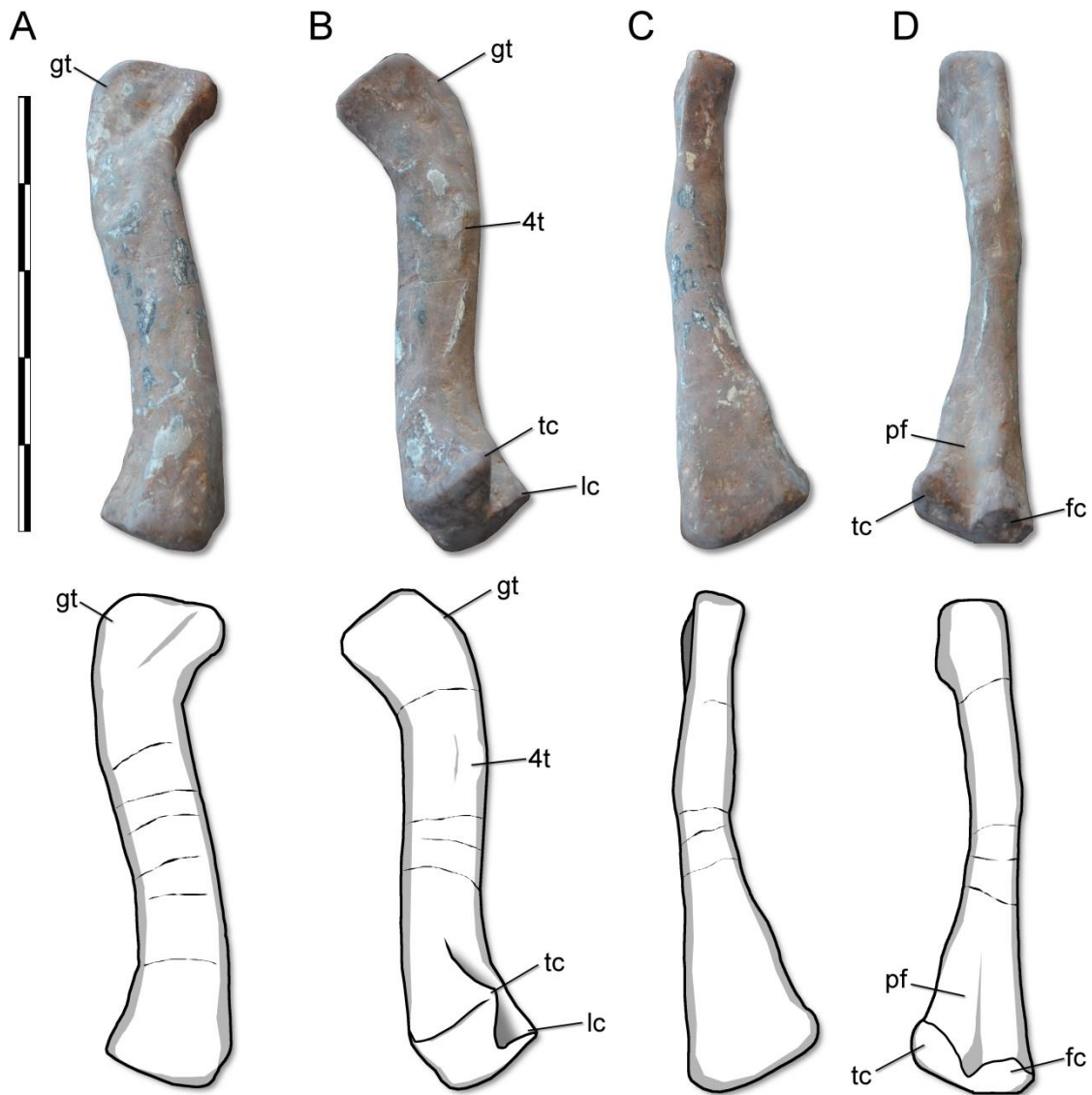


Figure 9

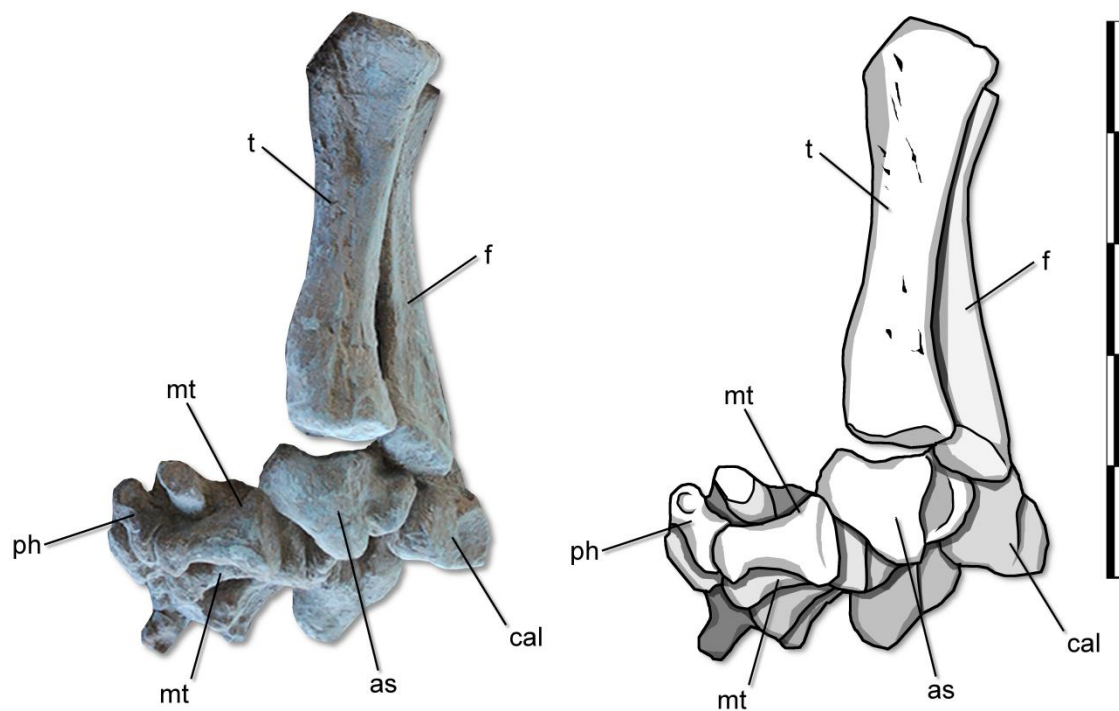
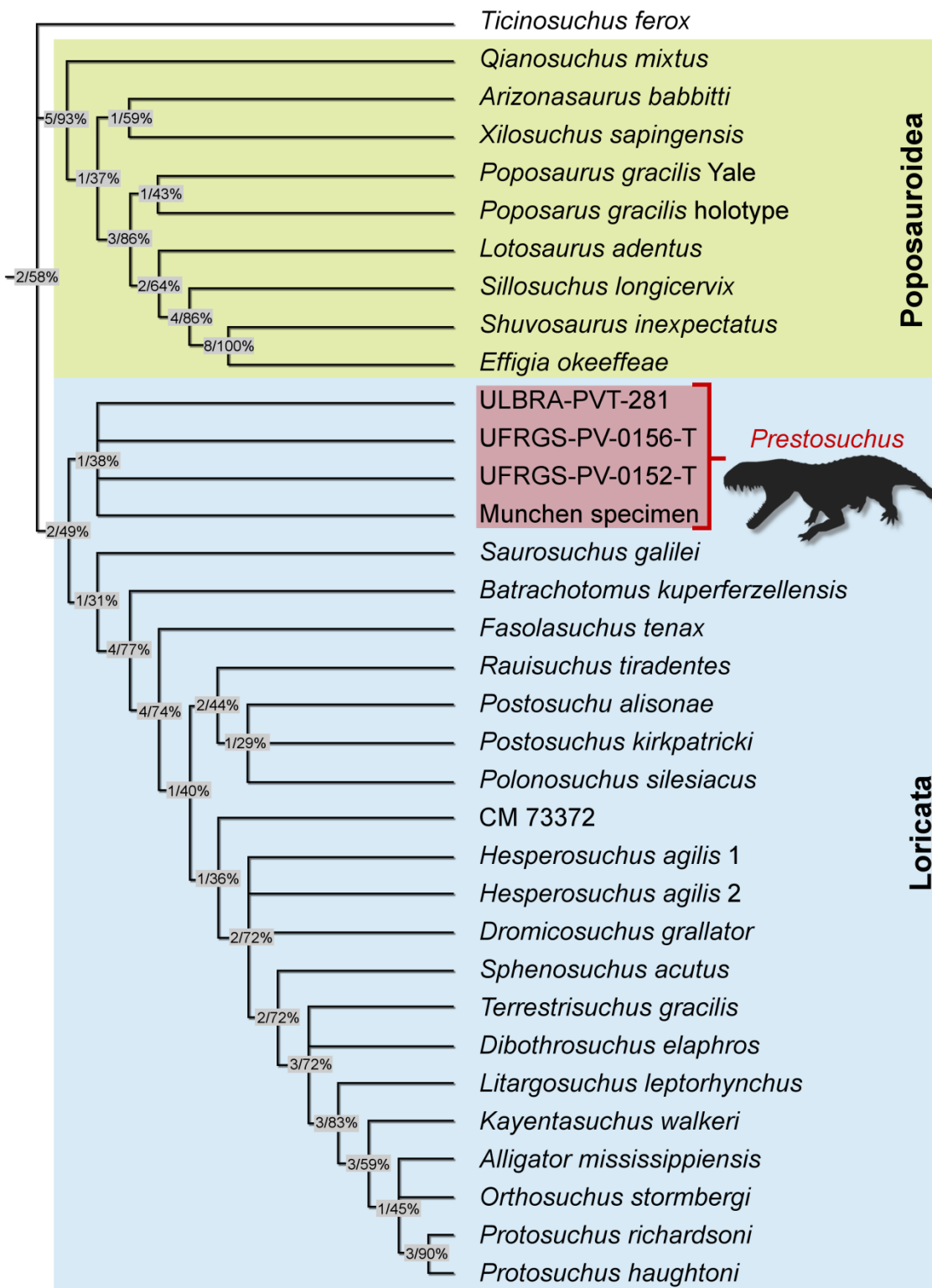
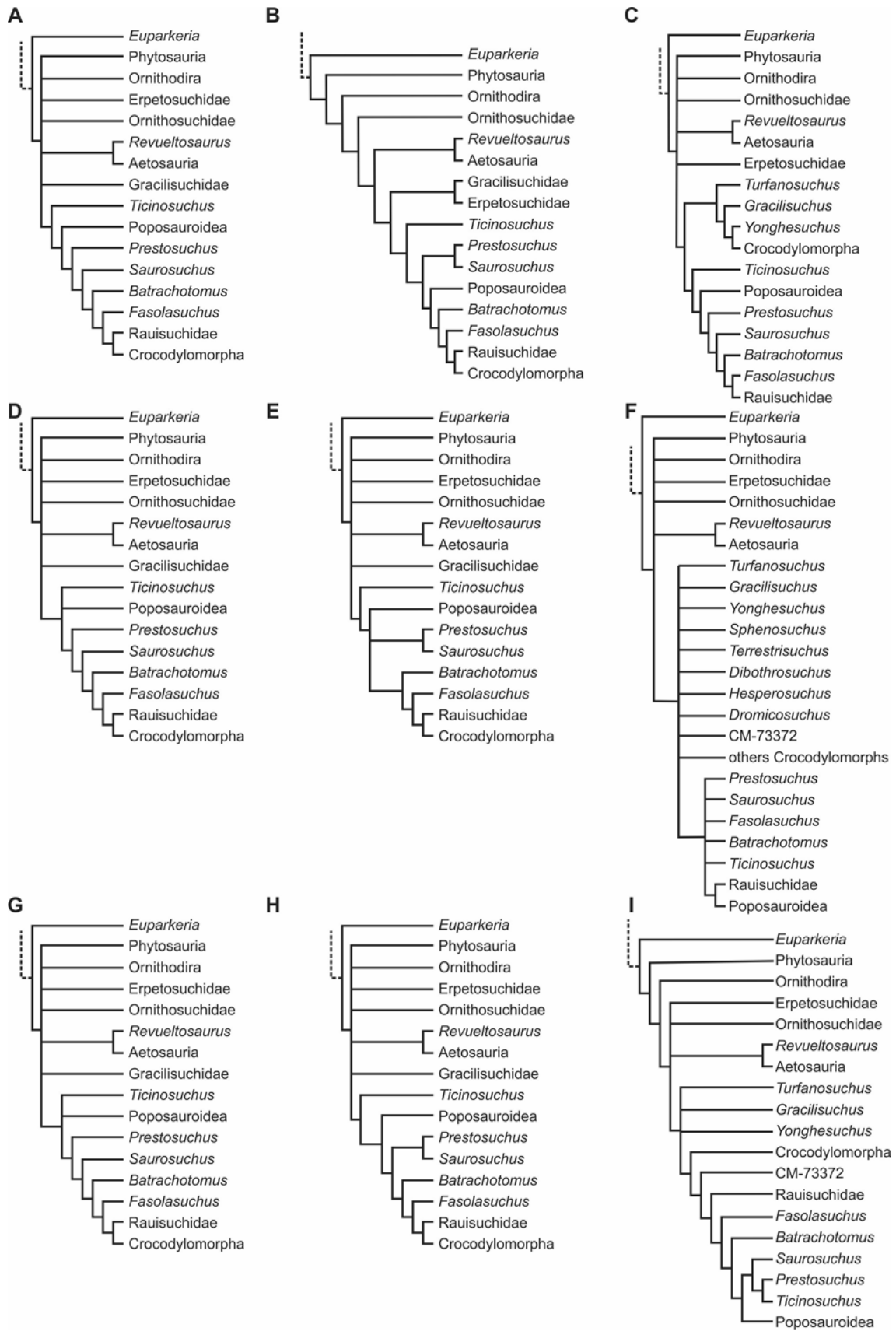


Figure 10



**Figure 11.**



**Table 1**

<b>Character</b>	<b>Taxon</b>	<b>New score</b>	<b>Material from new score</b>
12	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
12	<i>Saurosuchus galilei</i>	0 --> 1	PVSJ-32; PVL-2062
17	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	ULBRA-PVT-281
42	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
50	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	ULBRA-PVT-281
69	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
69	<i>Saurosuchus galilei</i>	1 --> 0	PVL-2062; PVSJ-32
75	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? (0 & 1) --> 1	UFRGS-PV-156-T; UFRGS-PV-281-T; UFRGS-PV-152-T
114	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	2 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
116	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-629-T
126	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
131	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
141	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
160	<i>Saurosuchus galilei</i>	? --> 0	PVSJ-32
191	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 2	UFRGS-PV-156-T
196	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 1	ULBRA-PVT-281
219	<i>Saurosuchus galilei</i>	? --> 1	PVSJ-32
232	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T; Munchen specimens
265	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T
266	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T
267	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T
287	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 1	PIZ-T-2817
308	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 0	PIZ-T-2817
330	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 1	PIZ-T-2817
339	<i>Ticinosuchus ferox</i>	0 --> 1	PIZ-T-2817
395	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	1 --> 0	Munchen specimens; ULBRA-PVT-281



### 13- DISCUSSÃO

Apesar dos novos materiais descritos e publicados na última década, o status taxonômico de *Prestosuchus* é ainda alvo de controvérsia. Em grande parte, esse problema é creditado à escassez de descrições detalhadas integradas, (GOWER, 2000). Um grande exemplo dessas afirmações é comprovado pelo histórico de pesquisa de *Prestosuchus chiniquensis*, e de dos problemas taxonômicos envolvidos em alguns táxons desse grupo. Desde as primeiras descrições de Friedrich Von Huene (1942), passaram mais de 70 anos e, mesmo assim, os caracteres anatômicos que definem *Prestosuchus chiniquensis* são ainda duvidosos. Nas últimas décadas, novos materiais mais completos foram encontrados e descritos (BARBERENA, 1978; MASTRANTÔNIO, 2010; LACERDA et al., 2016). Entretanto, dúvidas ainda persistem quanto às autapomorfias de *P. chiniquensis*. No presente trabalho, foi apresentada uma descrição de um novo espécime atribuído a *P. chiniquensis*. Durante as comparações com os demais espécimes já descritos (BSPG 1933L 1-3/5-11/28-41/41; BSPG 1933L/7; CPEZ-239b; UFRGS-PV-0152-T; UFRGS-PV-0156-T; UFRGS-PV-0629-T), foi possível constatar algumas diferenças morfológicas entre os mesmos. Mastrantônio (2010), já havia chamado atenção para o fato de haver variação intraespecífica e, talvez ainda, também relacionada à presença de dimorfismo sexual. Entretanto, isso ainda é uma tarefa de investigação a ser realizada futuramente. De qualquer forma, essas diferenças levaram a muitas dúvidas ao longo da história desse táxon, exemplificadas pelos trabalhos de Kischlat (1999, 2000, 2003), o qual apresentou novas espécies tendo como base alguns materiais anteriormente atribuídos a *P. chiniquensis* (“*Karamuru vorax*”= BSPG 1933L/7, UFRGS-PV-0152-T e UFRGS-PV-0156-T; “*Abaporu loricatus*”=lectótipo de *P. loritcatus*). Apesar de tais tentativas, a única espécie considerada válida atualmente continua a ser *Prestosuchus chiniquensis* (LACERDA et al., 2016).

No presente momento, três autapomorfias são reconhecidas para *P. chiniquensis*: presença de um entalhe anterior entre a escápula e o coracóide; presença de uma crista longitudinal sob a superfície dorsal do ílio e a presença de uma crista que se estende da glenóide até a borda anteroventral do coracóide (DESOJO & RAUHUT, 2008;

NESBITT, 2011). Apenas duas delas são observadas em ULBRA-PVT-281, pois o ílio não está preservado nesse espécime. Além disso, conforme Raugust (2014), uma crista que se estende da glenóide até a borda anterior do coracóide também é observada em *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999). Isso reforça a necessidade de coletar e descrever novos espécimes (tarefa realizada neste trabalho), realizar redescrições de materiais correntemente atribuídos a *P. chiniquensis* e revisar a taxonomia dos mesmos. Esta última tarefa vem sendo realizada neste momento (DESOJO, comunicação pessoal).

Na presente tese dois temas principais foram discutidos, os quais geraram dois artigos científicos: no primeiro, já publicado, foi descrito o premaxilar e o maxilar de ULBRA-PVT-281, nos quais um forâmen subnarial está presente. Sua forma e a posição entre as duas estruturas (pré-maxilar/maxilar), bem como a possibilidade dessa estrutura apresentar sinal filogenético na linhagem arcossauriana também foi avaliada e discutida, dado o debate sobre a presença e a função dessa estrutura em Archosauria e falta de consenso sobre este tema. Conforme Gower (2000), duas hipóteses são consideradas, a primeira seria de que este serviria de entrada de ar para pneumatização. Na segunda hipótese esta daria passagem para vasos sanguíneos e nervos. Entretanto, não há evidência para nenhuma das alternativas. Na literatura, apenas existe menção sobre a existência do foramen subnarial, mas os diferentes autores não aprofundam a discussão sobre essa estrutura em alguns pseudosúquios como *Batrachotomus kupferzellensis* (GOWER, 1999), *Saurosuchus galilei* (ALCOBER, 2000), *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV0156T, BARBERENA, 1978; UFRGS-PV-0629-T, MASTRANTÔNIO, 2010; CPEZ-239b, LACERDA, 2012; UFRGS-PV-0152-T, RAUGUST, 2014), *Postosuchus kirpatricki* (WEINBAUM, 2011), e *Luperosuchus fractus* (DESOJO & ARCUCCI, 2009). Apesar da possibilidade por nós sugerida dessa estrutura possuir uma importância filogenética (ROBERTO-da-SILVA et al., 2016), publicações recentes discutiram apenas brevemente esse tema. De acordo com Gower (2000) sua presença é homoplásica em “Rauisuchia”. Além disso, uma abertura semelhante aparece em outros arcossauros não-rauissúquios, como, por exemplo, no eritrossuquídeo *Shansisuchus shansisuchus* e no dinossauro herrerassaurídeo *Herrerasaurus ischigualastensis* (SERENO & NOVAS, 1993) e em pterossauros (*Dorignathus banthensis*), (ÖSI, 2010). Em *Shansisuchus*, o forâmen subnarial é formado pela bifurcação do processo anteroventral do nasal e estende-se ventralmente, cortando o contato maxilar/premaxilar. Isso se configura em uma condição análoga à dos “rauissúquios”. A presença de um

forâmen subnarial já foi reconhecida como uma autapomorfia para *Herrerasaurus ischigualastensis* (SERENO & NOVAS, 1993), tendo assim provavelmente se desenvolvido de forma convergente nesse táxon. Em outras contribuições, a presença de um forâmen subnarial já foi considerada um caráter diagnóstico para “Rauisuchia” (CHATTERJEE, 1985; GOWER, 2000; LAUTENSCHLAGER, 2008; LAUTENSCHLAGER & RAUHUT, 2014). Contudo, tanto a presença quanto a forma do forâmen subnarial é incerta em muitos “rauissúquios”, devido à natureza fragmentária e distorções tafonômicas encontradas em muitos materiais atribuídos ao grupo. Alcober (2000) argumentou que, em *Saurosuchus galilei*, o forâmen subnarial estaria presente em formas juvenis e desapareceria em adultos. Contudo, em dois espécimes aceitos atualmente como adultos (PVL 2062 e PVSJ 32), é bem evidente a presença de um forâmen subnarial. Quanto a *Prestosuchus chiniquensis*, dois indivíduos em estágio ontogeneticamente avançado (UFRGS-PV-0156-T; UFRGS-PV-0629-T; ULBRA-PVT-281) possuem esta estrutura. Entretanto, é possível notar algumas diferenças entre esses espécimes, tanto na forma quanto na posição do forâmen. Mastrantônio (2010) afirma que este fato deve-se ao possível cinetismo entre o premaxilar e a maxila, porém não há evidências claras de que existisse movimento entre esses dois elementos ósseos. Além disso, não seria coerente haver movimento em um local que acomodaria nervos e vasos sanguíneos. Em Roberto-da-Silva et al., (2016), foi criado um novo caráter (número 414, tabela 2), relacionado à posição do forâmen subnarial, na intenção de avaliar a verificar a presença de sinal filogenético desta em Archosauria. A codificação do carácter 12 da matriz de Nesbitt (2011) também foi alterada em alguns táxons. *Prestosuchus chiniquensis* e *Saurosuchus galilei* eram codificados como não possuindo um forâmên subnarial (12-0), porém, com base nas novas observações esse estado foi codificado como presente (12-1). O herrerasaurídeo *Herrerasaurus ischigualastensis* possui duas aberturas ao longo da sutura entre o premaxilar e o maxilar (SERENO & NOVAS, 1993), a mais ventral é topologicamente similar aos dinossauros saurísquios e a dorsal é equivalente aos pseudossúquios. Sendo assim, dentre os saurísquios, somente *Herrerasaurus* foi codificado como possuindo um forâmên subnarial (12-1). Além disso, o forâmên visto em Crocodylomorpha foi considerado inaplicável nessa análise e interpretado como uma estrutura que serviria para a inserção do dente caniniforme. Além disso, outras modificações que foram feitas neste trabalho e estão contidas abaixo, na tabela 2.

Tabela 3. Tabela mostrando as recodificações dos táxons realizadas nas análises filogenéticas da presente tese.

<b>Caracter</b>	<b>Taxon</b>	<b>Nova cod.</b>	<b>Materiais com a nova cod.</b>
12	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
12	<i>Saurosuchus galilei</i>	0 --> 1	PVSJ-32; PVL-2062
17	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	ULBRA-PVT-281
42	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
50	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	ULBRA-PVT-281
69	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-156-T; ULBRA-PVT-281
69	<i>Saurosuchus galilei</i>	1 --> 0	PVL-2062; PVSJ-32
75	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? (0 & 1) --> 1	UFRGS-PV-156-T; UFRGS-PV-281-T; UFRGS-PV-152-T
114	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	2 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
116	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-629-T
126	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
131	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
141	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T; UFRGS-PV-629-T
160	<i>Saurosuchus galilei</i>	? --> 0	PVSJ-32
191	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 2	UFRGS-PV-156-T
196	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 1	ULBRA-PVT-281
219	<i>Saurosuchus galilei</i>	? --> 1	PVSJ-32
232	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T; Munchen specimens
265	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	0 --> 1	UFRGS-PV-152-T
266	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T
267	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	UFRGS-PV-152-T
287	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 1	PIZ-T-2817
308	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 0	PIZ-T-2817
330	<i>Ticinosuchus ferox</i>	? --> 1	PIZ-T-2817
339	<i>Ticinosuchus ferox</i>	0 --> 1	PIZ-T-2817

395	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	1 --> 0	Munchen specimens; ULBRA-PVT-281
409	<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	? --> 0	ULBRA-PVT-281

A inclusão do caráter 414 não modificou os resultados topológicos apresentados por Butler et al., (2014) no que se refere a “Rauisuchia” ou qualquer outro grupo estudado nesse trabalho. De qualquer forma, foi possível obter indicação de congruência com relação à progressão desse caráter, o qual parece se configurar em uma sinapomorfia (ainda que equívoca) de Paracrocodylomorpha. Assim, este forâmen provavelmente surgiu em um ancestral comum de Paracrocodylomorpha, tendo inicialmente formato oval e se posicionando na altura média em relação ao corpo principal da maxila e não alcançando a base do processo ascendente [414(0)]. Esse estado ocorre em *Qianosuchus mixtus*, *Lotosaurus adentus*, *Effigia okeeffeae*, *Shuvosaurus inexpectatus*, *Batrachotomus kupferzellensis*, *Fasolasuchus tenax* e *Postosuchus kirkpatricki*. Em loricatos basais sul americanos, no caso, *Prestosuchus chiniquensis* e *Saurosuchus galilei*, o forâmen subnarial apresenta uma nova condição relacionada à sua posição: localizado acima da altura média do corpo principal da maxila, alcançando a base do processo ascendente [414(1)]. Apesar da análise não ter revelado isso, o compartilhamento desse estado de caráter (somado a outros ainda a ser reavaliados) pode suportar um clado menos inclusivo composto por rauiúquios do Gondwana, como *Prestosuchus*, *Saurosuchus* e, possivelmente, *Decuriasuchus*, algo a ser ainda investigado. Considerando somente a linhagem dos pseudosúquios, o forâmen subnarial é compartilhado por vários outros grupos exceto Aetosauria, Crocodylomorpha (onde teria sido perdido secundariamente), Gracilisuchidae ou Ornithosuchidae (e.g. NESBITT, 2011). Neste contexto, a presença do forâmen subnarial é uma possível sinapomorfia de Paracrocodylomorpha, sendo pequeno, oval e restrito ao corpo principal da maxila. Esta condição é retida em Popsauroidae, porém modificada para “forma de gota”, ocupando o corpo principal do processo ascendente da maxilla em Loricata, como *Prestosuchus* e *Saurosuchus*. A condição é revertida para uma fenestra pequena e oval em um clado que inclui *Batrachotomus*, *Fasolasuchus* e Rauisuchidae.

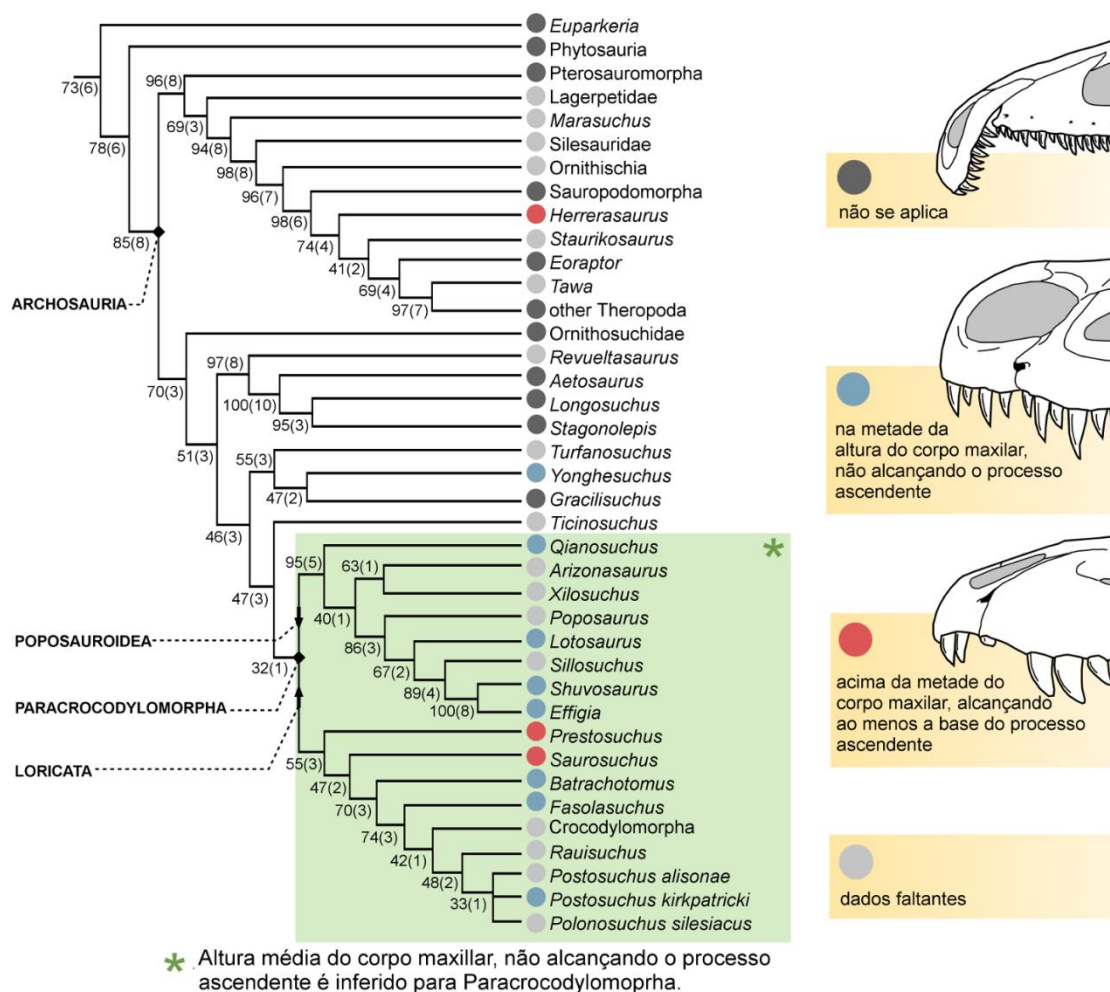


Figura 17. Consenso estrito de 81 árvores mais parcimoniosas mostrando a nova distribuição do novo carácter dentro as unidades taxonômicas terminais. Números associados representam valores de “Bootstrap” e suporte “Bremer” (entre parênteses) (Retirado de Roberto-da-Silva et al. (2014).

Apesar da proximidade geográfica entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, como também várias outras características compartilhadas, incluindo a presença e a forma do forâmen subnarial, nossa análise não os recuperou como táxons irmãos. Considerando o segundo artigo desta tese, o qual apresenta três diferentes análises filogenéticas, em duas delas também não foi confirmada dessa relação entre *P. chiniquensis* e *Saurosuchus*. Ambas suportam ULBRA-PVT-281 como um novo espécime de *Prestosuchus chiniquensis*. A terceira análise, em que foi usado o procedimento de pesagem ponderada (implied weighting com  $k=3$ , GOLOBOFF et al., 2003, 2008) suportou *P. chiniquensis* e *S. galilei* como táxon irmãos e ambos fora de Loricata (embora isso seja provavelmente resultado de artefato metodológico, considerando as sinapomorfias que o colocam dentro de Loricata nas outras duas análises). Além disso, foi possível observar a existência de

um entalhe premaxilar que se inicia no foramen subnarial e entende-se até o corpo da premaxila em ambos os táxons. Essa estrutura é claramente visível em ULBRA-PVT-281 e *Saurosuchus galilei* (PVL 2062, PVSJ 32). Adicionalmente, *P. chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T), também apresenta a mesma estrutura (França, comunicação pessoal).

Uma avaliação da anatomia femoral entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus* mostra significantes diferenças entre ambos. O fêmur de ULBRA-PVT-281 é claramente mais robusto e não apresenta a cabeça do fêmur projetada através de um “pescoço”. Em contraste, *Saurosuchus galilei* mostra a cabeça do fêmur bastante projetada e relativamente mais grácil como também ocorre em *Fasolasuchus tenax* (observação pessoal). Tais características devem ser levadas em conta em estudos futuros, considerando as grandes transformações anatômicas que possivelmente acarretam na cintura pélvica e nas demais estruturas do membro posterior e consequentemente, na postura de tais animais (BONAPARTE, 1984; HUTCHINSON & GATESY, 2000; HUTCHINSON, 2006). Adicionalmente, foi testada uma análise alternativa que será incorporada no segundo artigo. Nessa análise foram evidenciadas algumas fragilidades na análise de Nesbitt (2011), o que pode ter gerado um artefato metodológico que influenciou os resultados apresentados por esse autor. Por exemplo, alguns estados de carácter não foram codificados para a linhagem Ornithodira, o que pode ter influenciado a polarização dos caracteres em Pseudosuchia, uma vez que Nesbitt (2011) argumentou que as modificações ocorridas no tornozelo de Ornithodira não seriam homólogas às ocorridas em Pseudosuchia.

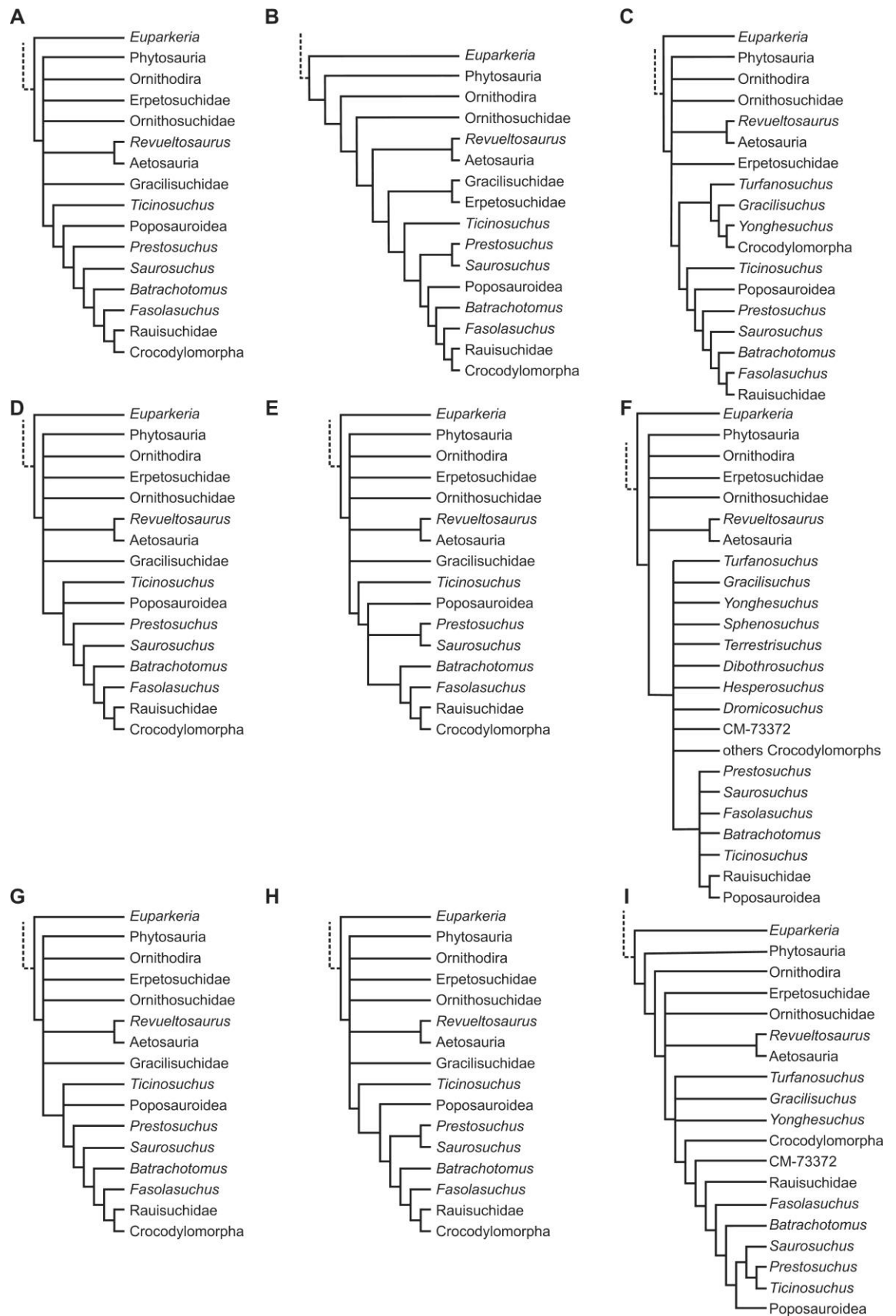


Fig 18. Resultado de análises cladísticas usando constrição de grupos (constrain). A, B, C, Reanálise da matriz original de Butler *et al.* (2014), sendo (A) sem constrain, (B), com cosntrain entre *Prestosuchus* e



*Saurosuchus*, e (C) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios; D, E, F, matriz de Butler *et al.* (2014) com modificações nos estados de caracter para alguns táxons e usando a codificação original destes autores para *Prestosuchus* ("Old Combined *Prestosuchus*"), sendo (D) sem constrain, (E), com cosntrain entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, e (F) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios; G, H, I, matriz de Butler *et al.* (2014) com modificações nos estados de caracter para alguns táxons e usando a codificação modificada neste artigo para I ("new Combined *Prestosuchus*"), sendo (G) sem constrain, (H), com cosntrain entre *Prestosuchus* e *Saurosuchus*, e (I) com cosntrain entre táxons considerados como rauissúquios.

## 14- CONCLUSÕES

Muitos autores têm chamado a atenção para as dificuldades que existem nos estudos taxonômicos e filogenéticos de "Rauisuchia" (GOWER, 2000; FRANÇA *et al.*, 2011, 2013; LAUTENSCHLAGER & RAUHUT, 2014; LACERDA *et al.*, 2015, 2016). Apesar do aumento de novos espécimes publicados na literatura, tais problemas ainda persistem. Aqui, ULBRA-PVT-281 configura-se em mais um espécime de *Prestosuchus chiniquensis*, designação totalmente suportada pela análise filogenética. Mais ainda, este novo espécime apresenta novas estruturas que apontam algumas diferenças com outros *P. chiniquensis*. Mastrantônio (2010) e Lacerda *et al.*, (2016) já chamaram a atenção para variações intraespecíficas, as quais ainda necessitam de futuras investigações. Além disso, tais variações também podem estar ligadas à presença de dimorfismo sexual, problemas tafonômicos e ainda identificação taxonômica inadequada. Os resultados da análise filogenética não suportam a monofilia de "Rauisuchia", corroborando os resultados de Nesbitt (2011) e reforçando a necessidade de novos estudos com espécimes depositados em diferentes instituições, assim como novos esforços de coletas. Através das novas feições anatômicas observadas em ULBRA-PVT-281 foi possível constatar muitas semelhanças entre *Prestosuchus chiniquensis* e *Saurosuchus galilei* as quais devem ser consideradas em novos estudos, para suportar (ou não) a relação próxima entre esses importantes predadores sulamericanos do Período Triássico. Concluindo, também são necessários novos esforços para definição das autapomorfias de *P. chiniquensis* e demais problemas taxonômicos envolvidos com esse táxon.

## 15- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALCOBER, O.; 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rausuchidae). *J Vert Paleontol* 20: 302-316.

ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia*, 31, Balneário Camboriú, Anais, 2:659-673.

BARBERENA, M. C.; ARAUJO, D. C.; LAVINA, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. *National Geographic Research/ Winter 1985* pp5-20.

BARBERENA, M. C. 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas* 9: 62-75.

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

BONAPARTE, J. F. 1982. Classification of the Thecodontia. *Geobios, mémoire spécial* 6. 99-112, 5.

BONAPARTE, J. F. 1981. Descripción de *Fasolasuchus tenax* y su significado en la sistemática y evolution de los Thecodontia. *Revista del MACN "Bernardino Rivadavia"*3: 55-101.

BONAPARTE, J. F. 1984. Locomotion in rausuchid thecodonts. *Ibidem*, 4:210-218.

BONAPARTE, J. E.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *In: Tomida, Y.; Rich, T.H. & Vickers-Rich, P., Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum Monographs*, 15:89-109.

BORTOLUZZI, C. A., 1974. Contribuição á geologia da região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas*, 1: 7-86.

BRUSATTE, S. L. 2012. *Dinosaur Paleobiology*. Wiley-Blackwell. 322p.

BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; DESOJO, J. B.; LANGER, M. C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *J Syst Palaeontol* 1: 3-47.

BUTLER R. J.; SULLIVAN, C.; EZCURRA, M. D.; LIU, J.; LECUONA, A.; SOOKIAS, R. B. 2014. New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *Evol Biol* 14: 128.

CASAMIQUELA, R. M. 1961. Dos nuevos Estagonolepoideos Argentinos (de Ischigualasto, San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 16: 143–203.

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

CHATTERJEE, S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian Reptile from the Triassic of Texas and the origin of *Tyrannosaurus*. *Phil Trans R Soc Lond B* 309: 395-460.

CHARIG, A. J.; 1956. New Triassic archosaurs from Tanganyika, including *Mandasuchus* and *Teleocrater*. Unpublished Ph. D. dissertation, Cambridge, Cambridge University. 503 p.

CHARIG, A. J. 1972. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. Pp. 121-155. *In*: JOYSEY, K.A. & KEMP, T. S. [eds.], *Studies in Vertebrate Evolution* (essays presented to Dr. F.R. Parrington, F.R.S.). Oliver and Boyd, Edinburgh.

CRUICKSHANK, A. R. I. 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science*, 75:168-178.

DA ROSA, A A S; FACCINI, U. F. 2005. Delimitação de blocos estruturais de diferentes escalas em sequências mesozóicas do Estado do Rio Grande do Sul: implicações bioestratigráficas. *Gaea*, 1:16-25.

DESOJO, J. B.; EZCURRA, M. D. 2011. A reappraisal of the taxonomic status of Aetosauroides (Archosauria: Aetosauria) specimens from the Late Triassic of South America and their proposed synonymy with Stagonolepis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 596–609.

DESOJO, J.; RAUHUT, O. 2009 The taxonomic status and phylogenetic position of the late Triassic Brazilian rauisuchian *Prestosuchus*. *J. V. P.*, 3: 87A-88A.

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.

FACCINI, U.F. 2000. Estratigrafia do Permo-Triássico do Rio Grande do Sul: Estilos Depositionais versus Espaço de Acomodação. Geologia do Rio Grande do Sul/Michel Holz; Luiz Fernando De Ros. Editores. Porto Alegre: CIGO/UFRGS Porto Alegre.

FRANÇA, M. A. G.; FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. 2011. Associated skeletons of the new middle Triassic “Rauisuchian” from the Brazil. *Naturwissenschaften* 98:389-395.

FRANÇA, M. A. G.; LANGER, M.C.; FERIGOLO, J. 2013. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonias* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. Nesbitt SJ, Desojo JB and Irmis RB (Eds), *Anatomy, Phylogeny and Paleobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geol Soc London Special Publications, 379 p.

GAUTHIER, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Sciences* 8: 1–56.

GOWER, D. J. 1999. Cranial osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stutt Beitr Naturkd B* 280: 1-49.

GOWER, D. J.; SCHOCH, R. R. 2009. Postcranial anatomy of the rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1:103-122.

GOWER, D. J. 2000. Rauisuchian archosaur (Reptilia, Diapsida): An overview. *Neues Jahrb Geol Paläontol* 218: 447-488.

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

GOLOBOFF P. A.; FARRIS J.; NIXON K. C. 2003. TNT: Tree analyses using new technology. Program and Documentation. [www.zmuck.dk/public/phylogeny](http://www.zmuck.dk/public/phylogeny).

GOLOBOFF P. A.; FARRIS J.; NIXON KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786.

GRADSTEIN, F.; OGG, J.; SCHMITZ, M.; OGG, G. 2012. The geological time scale 2012. Amsterdam: Elsevier, 1129 p. J Vert Paleontol 28: 1073-1088.

HUGHES, B. 1963. The earliest archosaurian reptiles. South African Journal of Science, 5:221- 241.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. 2002. Elementos Fundamentais de Tafonomia. Porto Alegre. Ed. Universidade/UFRGS, 231p.

HORN, B.L.D.; MELO, T.M.; SCHULTZ, C. L.; PHILIPP, R. P.; KLOSS, H. P.; GOLDBERG, K.; 2014. A new thirdorder sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. J S Am Earth Sci 55: 123-132.

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.; STAHLCKER, R. 1931. Geologische Beobactungen in Rio Grande do Sul. In: Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Geologie. 1-82pp.

HUTCHINSON, J. R. 2006. The evolution of locomotion in archosaur. Comptes Redus Paleovol. 3-4: 519-530.

HUTCHINSON, J. R.; GATESY, S. M. 2000. Adductors, abductors and the evolution of archosaur locomotion. Paleobiology 4: 734-751.

KISCHLAT, E. E. 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: M Holz., e L. F. De Ross, (eds.). Paleontologia do Rio Grande do Sul, CIGO/UFRGS, p.273-316.

KISCHLAT, E. E. 2003. Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis. Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. TESE para obtenção do título de Doutor em ciências. PPGE (UFRGS). 451p.

KISCHLAT, E. E.; BARBERENA, M. C. 1999. *Prestosuchus chiquensis* (Crurotarsi, Archosauria) does not need a neotype! Paleontologia em Destaque, 14:26-53.

KREBS, B. 1963. Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Paläont. Z., 37:88-95.

KREBS, B. 1965. *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene), die Pseudosuchia und die Buntsandstein- Reptilien. *Eclogae Geol Helvetiae* 62: 697–714.

KREBS, B. 1974. Die Archosaurier. *Die Naturwissenschaften*, Berlin, 61:17-24, 4.

LACERDA, M. B. 2012. Descrição e estudos de novos espécimes de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rausuchia) do Afloramento “Sanga da Árvore”, Município de São Pedro do Sul, região de Chiniquá, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado, 157 p.

LACERDA, M. B.; SCHULTZ, L. C.; BERTONI-MACHADO, C. 2015. First ‘Rausuchian’ archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. *Plos One* 10(2): e0118563.

LANGER, M. C.; RIBEIRO, A. M & FERIGOLGO, J. 2007 The continental Tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. Lucas, S.G. and Spielmann, J.A., eds. *The Global Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 41.

LAUTENSCHLAGER, S. 2008. Revision of *Rausuchus tiradentes* (Archosauria: Rausuchia) from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implications for rausuchian phylogeny. Department für Geo und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, Diplomarbeit, 77 p.

LAUTENSCHLAGER, S.; DESOJO, J. B. 2011. Reassessment of the Middle Triassic rausuchian archosaurs *Ticinosuchus ferox* and *Stagonosuchus nyassicus*. *Paläontol Z*

LAUTENSCHLAGER, S.; RAUHUT, O. W. M. 2014. Osteology of *Rausuchus tiradentes* from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil, and its implication for rausuchid anatomy and phylogeny. *Zool J Linn Soc* 173: 55-91.

LIPARINI, A. 2011. Evolução da estrutura locomotora em arcossauros, com enfoque em rauissúquios: aspectos biomecânicos e morfofuncionais. Monografia apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências. IGEO/UFRGS.

MARSICANO, C. A.; IRMIS, R. B.; MANCUSO, A. C.; MUNDIL, R.; CHEMALE, F. 2016. The precise temporal calibration of dinosaur origins. PNAS. 3: 509-513.

MASTRANTÔNIO, B. M. 2010. Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Raurisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os raurisúquios. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado, 244 p.

MEYER, H. von. 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. Palaeontographica, 7(5):253-346.

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. 2011. The early evolution of archosaurs: Relationships and the origin of major clades. Bulletin of A M N H 352: 1-292.

NESBITT, S. J.; DESOJO, J. B.; IRMIS, R. B. 2013. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin, In: Nesbitt SJ, Desojo JB and Irmis RB (Eds), Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Geol Soc London Spec Publ, 379 p.

NESBITT, S. J.; NORELL, M. A. 2006. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). Proc R Soc Lond B 273: 1045-1048.

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

PARRISH, J. M. 1993. Phylogeny of Crocodylotarsy, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. J Vert Paleontol 13: 287- 08.

RAUGUST, T. 2014. Descrição e análise filogenética de um novo material de *Rauisuchia* (Archosauria, Crurotarsi) da Formação Santa Maria, Triássico Médio Sul-Rio-Grandense, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 378 p.

REIG, O. A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios Del Triásico de Ischigualasto. *Revista de la Asociacion Geológica Argentina*, 13:257-270.

ROMER, A. S.; 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p

ROMER, A. S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVI. Thecodont Classification. *Breviora*, 395:1-24.

ROBERTO-DA-SILVA, L.; DESOJO, J.B.; CABREIRA, S. F.; AIRES, A. S. S.; MÜLLER, R. T.; PACHECO, P.; DIAS-DA-SILVA, S. 2013. A new aetosaur from the Upper Triassic of Santa Maria Formation, southern Brazil. *Zootaxa*, 3:240-278.

RUBERT, R. R.; SCHULTZ, C. L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* 31: 71-88.

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*, 1:21-52.

SILL, W. D. 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 7:317-362.

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. *An Acad Bras Cienc* 83: 329-354.

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian middle-upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*. 30(3): 491-94.

SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a cenozona de ictidosauria do Triássico superior (formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. *Ciência*



e Natura, edição especial do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. p. 41.

WALKER, A. D. 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. Philosophical Transactions of the Royal Society London, B, 248: 53-134.

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, 2:131–145.

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.; CHEMALE, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata on Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, 1-21p.