

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

Rodrigo Temp Müller

**DESCRIÇÃO E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO  
ESPÉCIME DE SAUROPODOMORFA DA FORMAÇÃO CATURRITA**

Santa Maria, RS, Brasil  
2016

**Rodrigo Temp Müller**

**DESCRIÇÃO E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO ESPÉCIME  
DE SAUROPODOMORFA DA FORMAÇÃO CATURRITA**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Área de Concentração em Sistemática e Biologia Evolutiva, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Biológicas - Área Biodiversidade Animal**.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Dias da Silva  
Co-orientador: Prof Dr. Max Cardoso Langer

Santa Maria, RS, Brasil  
2016

**Rodrigo Temp Müller**

**DESCRIÇÃO E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO ESPÉCIME  
DE SAUROPODOMORFA DA FORMAÇÃO CATURRITA**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Área de Concentração em Sistemática e Biologia Evolutiva, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Biológicas - Área Biodiversidade Animal**.


**Aprovado em 22 de Fevereiro de 2016:**



**Sérgio Dias da Silva, Dr.  
(Presidente/Orientador)**



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



**Marco Brandalise de Andrade, Dr. (PUCRS)**

Santa Maria, RS  
2016

## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus pais, Estefânia Temp Müller e Gercides Müller por todo o apoio das diversas maneiras. Cada parte deste e qualquer outro estudo que eu venha a desenvolver terá algo de vocês.

Ao Dr. Sérgio Dias da Silva pela orientação ao longo do mestrado e por possibilitar que eu continue fazendo o que gosto.

Ao Dr. Max Cardoso Langer por ter atuado como meu co-orientador durante o mestrado.

Ao Sr. Dilo Wachholz que permitiu o acesso a sua propriedade para a coleta do espécime principal deste estudo.

Aos que participaram da coleta dos espécimes no Sítio Wachholz entre o final do ano de 2012 e início de 2013.

Aos curadores Dra. Ana Maria Ribeiro, Dr. Átila Augusto Stock da Rosa, Sr. Carlos Nunes Rodrigues, Dr. César Leandro Schultz, Dr. Marco Brandalise de Andrade e Dr. Sérgio Furtado Cabreira, por permitirem o acesso aos espécimes sob seus cuidados.

Ao Dr. Felipe Lima Pinheiro, Dr. Marco Brandalise de Andrade e Dr. Nilton Carlos Cáceres pela participação como membros da banca examinadora desta dissertação.

Aos colegas do Laboratório de Paleobiodiversidade Triássica da UFSM.

A Coordenação e Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da UFSM pela oportunidade de desenvolver este estudo.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo.

## RESUMO

### DESCRIÇÃO E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO ESPÉCIME DE SAURODOMORFA DA FORMAÇÃO CATURRITA

AUTOR: RODRIGO TEMP MÜLLER  
ORIENTADOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA  
CO-ORIENTADOR: MAX CARDOSO LANGER

A presente dissertação tem como objetivo principal apresentar a anatomia óssea de um sauropodomorfo primitivo descoberto em rochas Triássicas no município de Agudo, Rio Grande do Sul (RS), Brasil. Além disso, objetiva-se testar o espécime em estudos de correlação bioestratigráfica. O espécime CAPP/UFMS 0002 é composto por elementos pós-cranianos recuperados na localidade conhecida como Sítio Wachholz, atribuída à Formação Caturrita. É possível verificar a presença de características consideradas típicas dos ‘prossaurópodes’. Por exemplo, a forma côncava da margem caudal dos processos espinhosos das vértebras mediais truncais, a superfície convexa da extremidade proximal do metacarpal V e a extremidade distal do ísquio com altura maior do que duas vezes sua largura. Por outro lado, feições típicas de grupos mais derivados do que Plateosauridae não foram encontradas e a primeira falange do dígito I do pé apresenta morfologia delgada, comum em sauropodomorfos mais basais. Uma análise comparativa e filogenética dentre diversos sauropodomorfos primitivos sugere afinidades com *Unaysaurus tolentinoi*, até o momento o único sauropodomorfo inequívoco da Formação Caturrita. Com base em tais resultados, é proposto um esquema de correlação entre os sítios Wachholz, Botucaraí (Candelária, RS) e Água Negra (São Martinho da Serra, RS), este último tendo produzido o único registro de *U. tolentinoi* até o momento. Assim, esta é a primeira proposta bioestratigráfica envolvendo a localidade tipo de *U. tolentinoi* com base em vertebrados fósseis. Dada a presença do gênero *Jachaleria* na Formação Los Colorados (Argentina) e no Sítio Cerro Botucaraí, é sugerida idade Noriana inicial para os sítios correlacionados neste esquema, uma vez que estudos recentes apontam a mesma idade para a porção com registro do gênero na Formação Los Colorados. Esta idade coloca *U. tolentinoi* e os outros espécimes avaliados aqui em uma posição única na história evolutiva dos sauropodomorfos, sugerindo que eles viveram em um momento de transição de um período de baixa representatividade para um de extrema abundância do grupo na Terra.

**Palavras-chave:** Noriano. “Prosauropoda”. Sequencia Candelária.

## ABSTRACT

### DESCRIPTION AND PHYLOGENETIC POSITION OF A NEW SAUROPODOMORPH SPECIMEN FROM THE CATURRITA FORMATION

AUTHOR: RODRIGO TEMP MÜLLER  
ADVISOR: SÉRGIO DIAS DA SILVA  
CO-ADVISOR: MAX CARDOSO LANGER

The present dissertation aims to present the osteological anatomy of an early sauropodomorph found in Triassic rocks from the municipality of Agudo, Rio Grande do Sul (RS), Brazil. In addition, it aims to test the biostratigraphic utility of this specimen. CAPP/UFMS 0002 is composed of postcranial elements from the locality called Sítio Wachholz, ascribed to the Caturrita Formation. Some typical features present in “prosauropods” are verified in the specimen. For instance, the concave caudal margin of the neural spines of the medial trunk vertebrae, the convex proximal surface of the metacarpal V, and the distal end of the ischium higher than two times the width. On the other hand, typical features of more derived groups than Plateosauridae are absent and the slender shape of the first phalanx of the digit I of the foot corresponds to a common state of basalmost sauropodomorphs. A comparative and phylogenetic analysis among several early sauropodomorphs suggests affinities with *Unaysaurus tolentinoi*, the only unequivocal sauropodomorph from Caturrita Formation. Based upon such results, a biostratigraphic framework is proposed, which includes the Wachholz, Botucaraí Hill (Candelária, RS), and the Água Negra sites (São Martinho da Serra, RS), this last one so far producing the only record of *U. tolentinoi*. This corresponds to the first biostratigraphic framework proposed based on fossil vertebrates for the type locality of *U. tolentinoi*. Considering the presence of the genus *Jachaleira* in the Los Colorados Formation (Argentina) and in the Botucaraí Hill Site, an early Norian age is suggested to the correlated sites, as recent studies point this age to the portion that yielded *Jachaleria* in the Los Colorados Formation. Such age places *U. tolentinoi* and the other sauropodomorphs evaluated here in a unique position regarding the evolutionary history of the sauropodomorphs, suggesting that they lived in a transitional moment, between a period of low representativeness to an of extreme abundance of the group on Earth.

**Keywords:** Norian. “Prosauropoda”. Candelária Sequence.

## LISTA DE FIGURAS

### TEXTO INTEGRADOR

Figura 1 – Afinidades filogenéticas e distribuição temporal dos principais grupos de dinossaromorfos durante o Triássico.....	11
Figura 2 – Plano corpóreo e características típicas dos sauropodomorfos primitivos.....	13
Figura 3 – Comparação do tamanho corpóreo de alguns sauropodomorfos primitivos.....	14
Figura 4 – Distribuição paleogeográfica dos registros esqueléticos de sauropodomorfos primitivos.....	15
Figura 5 – Principais hipóteses de relacionamento filogenético dos sauropodomorfos primitivos.....	16
Figura 6 – Alguns grupos menos inclusivos de sauropodomorfos primitivos.....	18
Figura 7 – Posicionamento bioestratigráfico das espécies de sauropodomorfos primitivos do Rio Grande do Sul.....	21
Figura 8 – Silhueta com os elementos preservados de CAPP/UFMS 0002.....	25

### ARTIGO - Biostratigraphic significance of a new early sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of southern Brazil

Figure 1. A, map of the Agudo area, Rio Grande do Sul, Brazil, showing the location of the Wachholz site. Surface distribution of geological units according to Zerfass <i>et al.</i> (2007). B, outline of CAPP/UFMS 0002, showing the preserved bones.....	65
Figure 2. CAPP/UFMS 0002, photographs of trunk vertebrae.....	66
Figure 3. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of trunk vertebrae.....	65
Figure 5. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of the left humeru.....	66
Figure 5. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of the left forearm.....	67
Figure 6. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of right metacarpal V.....	68
Figure 7. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of right ischium.....	69
Figure 8. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of left pedal phalanges.....	70
Figure 9. Results of phylogenetic analyses.....	71
Figure 11. Map of the central Rio Grande do Sul, Brazil, showing the sauropodomorph-bearing localities of the Caturrita Formation.....	72
Figure 11. Age of Caturrita Formation sauropodomorphs and evolutionary patterns of the group through Late Triassic and Early Jurassic.....	73

## **LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

CAPPA/UFSM	Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia
MMACR	Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues
MN	Museu Nacional
UFPel	Universidade Federal de Pelotas
UFRGS	Universidade Federal do Rio Grande do Sul
UFSM	Universidade Federal de Santa Maria



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	10
1.1 PRECURSORES.....	10
1.2 SAUROPODOMORFOS PRIMITIVOS.....	12
1.3 SAUROPODOMORFOS PRIMITIVOS DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL.....	20
1.4 CAPP/UFSC 0002.....	24
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	26
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	26
<b>3 ARTIGO</b> .....	27
<b>4 CONCLUSÕES</b> .....	76
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	77

## APRESENTAÇÃO

A presente dissertação, estruturada de acordo com as normas do Manual de Dissertações e Teses da UFSM (MDT), integra os requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal, pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria. Ela é composta por um texto integrador, um artigo e conclusões.

O texto integrador inclui inicialmente uma contextualização dos sauropodomorfos primitivos, seguida por um breve levantamento dos espécimes atribuídos ao grupo no Rio Grande do Sul. Logo após, o material de estudo é apresentado, bem como os objetivos desta dissertação.

O artigo tem como foco a descrição osteológica do espécime alvo deste estudo, seu posicionamento filogenético e suas implicações bioestratigráficas. O manuscrito é apresentado de acordo com as normas de formatação exigidas pelo periódico científico *Historical Biology*, no qual o mesmo foi publicado.

Nas conclusões são apresentados os resultados obtidos ao longo deste estudo em relação aos objetivos apresentados ao final do texto integrador.

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 PRECURSORES

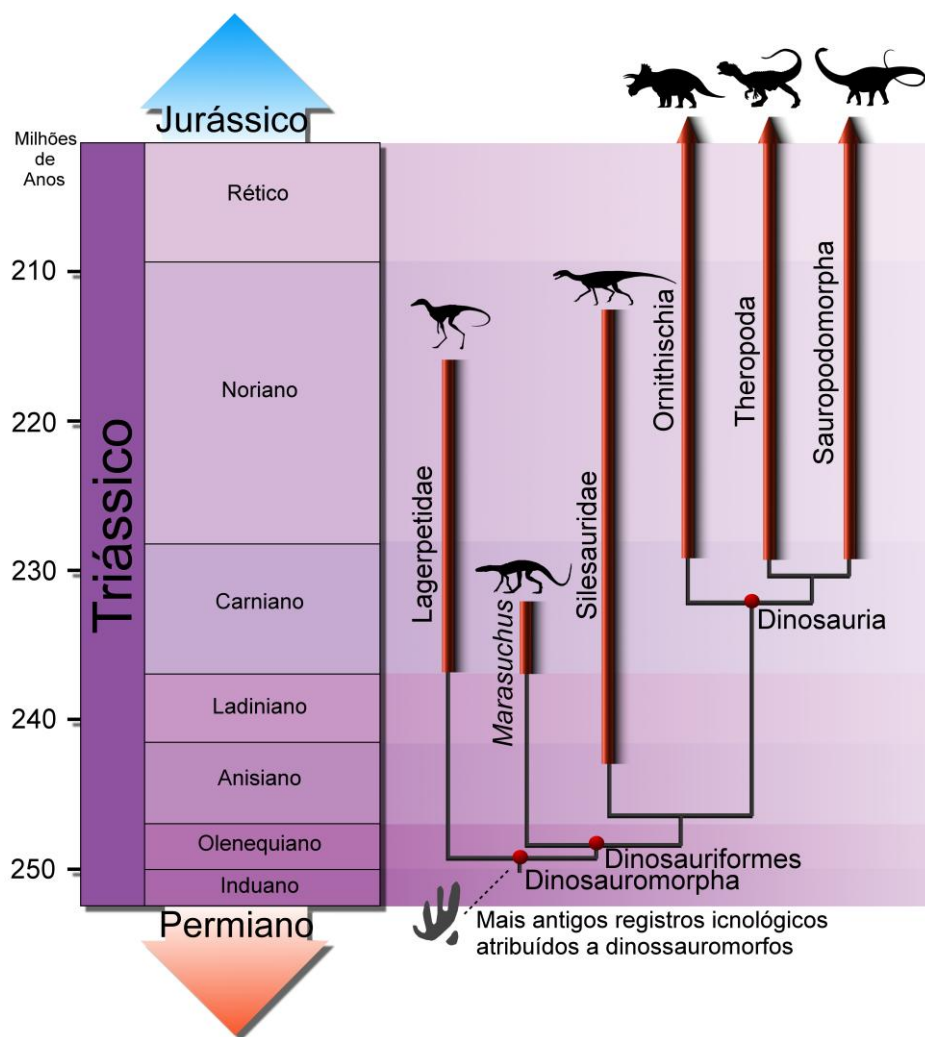
Por volta de 250 (249-251) milhões de anos atrás, cerca de 2.3 milhões de anos após a maior extinção em massa da história da Terra, foram registrados os primeiros membros do grupo denominado por Benton (1985) como Dinosauomorpha (BRUSATTE et al., 2011). Dinossauromorfos desta idade são reconhecidos através de pegadas do Olenekiano inicial da Polônia (BRUSATTE et al., 2011). No entanto, restos de esqueletos são registrados somente a partir do Anisiano da Tanzânia e da Zâmbia (NESBITT et al., 2010; 2012; PEECOOK et al., 2013). Estudos filogenéticos (NESBITT et al., 2012) sugerem que, ainda durante o Triássico Médio, os dinossauromorfos teriam divergido em três principais linhagens (Figura 1): Lagerpetidae (ARCUCCI, 1986); Silesauridae (LANGER et al., 2010); e Dinosauria (OWEN, 1842).

Lagerpetidae, o grupo mais basal, tem até o momento seus representantes mais antigos registrados em estratos Carnianos da Argentina (ROMER, 1971; MARSICANO et al., 2015), enquanto que as formas mais recentes são originárias do Noriano dos Estados Unidos e da Argentina (IRMIS et al., 2007; NESBITT et al., 2009; MARTÍNEZ et al., 2015). Os outros dois grupos, juntamente com *Marasuchus lilloensis* (SERENO e ARCUCCI, 1994), fazem parte do clado Dinosauriformes (NOVAS, 1992), o qual é tido como grupo-irmão de Lagerpetidae (LANGER et al., 2013). Dentre os dinossauriformes, *M. lilloensis* do Carniano da Argentina, é aninhado como grupo-irmão do nodo que une os silesaurídeos e os dinossauros (NESBITT, 2011). Porém, ainda existem incertezas envolvendo as afinidades filogenéticas dos silesaurídeos. Langer e Ferigolo (2013) sugerem que o grupo possa ter feito parte do clado Dinosauria, ao invés de ser seu grupo-irmão. Seguindo esta hipótese, alguns silesaurídeos apresentariam afinidades com os dinossauros ornitísquios (LANGER e FERIGOLO, 2013), o que ajudaria a explicar a escassez de ornitísquios Triássicos.

Os registros ósseos mais antigos de silesaurídeos incluem as espécies *Asilisaurus kongwe* (NESBITT et al., 2010) e *Lutungutali sitwensis* (PEECCOOK et al., 2013) do Anisiano da Tanzânia e da Zâmbia respectivamente. Assim como os lagerpetídeos, as ocorrências mais recentes de silesaurídeos datam do Triássico Superior (SMALL, 2009). Registros de silesaurídeos tornaram-se bastante frequentes na literatura a partir da última década, especialmente devido a reavaliações de espécies previamente atribuídas a outros clados (e.g.,

EZCURRA, 2006). Este fator veio a revelar uma ampla distribuição geográfica do grupo durante sua história evolutiva, com registros oriundos da Argentina (ARCUCCI, 1987; MARTÍNEZ et al., 2013), Brasil (FERIGOLO e LANGER, 2007), Polônia (DZIK, 2003; NIEDŹWIEDZKI et al., 2014), Marrocos (KAMMERER et al., 2011), Estados Unidos (CHATTERJEE, 1984; SULLIVAN e LUCAS, 1999; SMALL, 2009), além dos já mencionados registros da Tanzânia e Zâmbia.

Figura 1 – Afinidades filogenéticas e distribuição temporal dos principais grupos de dinossauros durante o Triássico



Fonte: Tabela do tempo baseada em Gradstein et al. (2012). Silhuetas adaptadas de fontes diversas.

Tanto os silesaurídeos como os lagerpetídeos conviveram com as formas iniciais e mais basais de dinossauros (IRMIS et al., 2007), uma vez que o registro de ambos estende-se até próximo do final do Triássico. Após este momento, iniciando no Jurássico, os

dinossauiromorfos passam a ser representados unicamente por dinossauros, sendo que na atualidade o grupo continua representado através das aves (BRUSATTE et al., 2015).

Até o momento, os fósseis inequívocos mais antigos de dinossauros são de idade carniana (MARTÍNEZ et al., 2011) e procedentes de depósitos da Argentina (REIG 1963; SERENO et al., 1993; EZCURRA 2010; MARTÍNEZ et al., 2011), Brasil (COLBERT 1970; LANGER et al., 1999; CABREIRA et al., 2011), África (RAATH, 1996) e Índia (CHATTERJEE, 1987). No entanto, um membro potencial do grupo com idade Anisiana e descoberto na Tanzânia foi sugerido por Nesbitt et al. (2012). Porém, devido à natureza fragmentária do espécime, a afinidade dinosauriana deste registro ainda deve ser considerada com cuidado. De qualquer forma, os principais grupos de dinossauros já estão presentes durante o Carniano. Estes incluem os clados Ornithischia (SEELEY, 1888), representado por *Pisanosaurus mertii* (CASAMIQUELA, 1967) da Formação Ischigualasto da Argentina; e Saurischia (SEELEY, 1888), o qual é representado por uma série de espécies distribuídas principalmente no sudoeste do Pangeia (EZCURRA, 2012). Adicionalmente podem ser reconhecidos, também no Carniano, membros dos dois grandes subgrupos de saurísquios, Theropoda e Sauropodomorpha. O clado Theropoda (MARSH, 1881), ainda pouco amostrado, registra o pequeno carnívoro *Eodromaeus murphi* (MARTÍNEZ et al., 2011). Entretanto, alguns estudos filogenéticos (MARTÍNEZ et al., 2011; NESBITT e EZCURRA, 2015) sugerem que os herrerasaurídeos poderiam ter afinidades teropodianas, o que aumentaria substancialmente o registro de Theropoda no Carniano. Porém a inclusão de Herrerasauridae dentro de Theropoda necessita maior corroboração. Já o clado Sauropodomorpha (HUENE, 1932) aumentou consideravelmente sua representatividade no registro fóssil do Carniano ao longo da última década, principalmente através de descobertas no Brasil (CABREIRA et al., 2011) e na Argentina (EZCURRA, 2010; MARTÍNEZ e ALCOBER, 2009), além da reinterpretação (MARTÍNEZ et al., 2011) das afinidades filogenéticas de *Eoraptor lunensis* (SERENO et al., 1993).

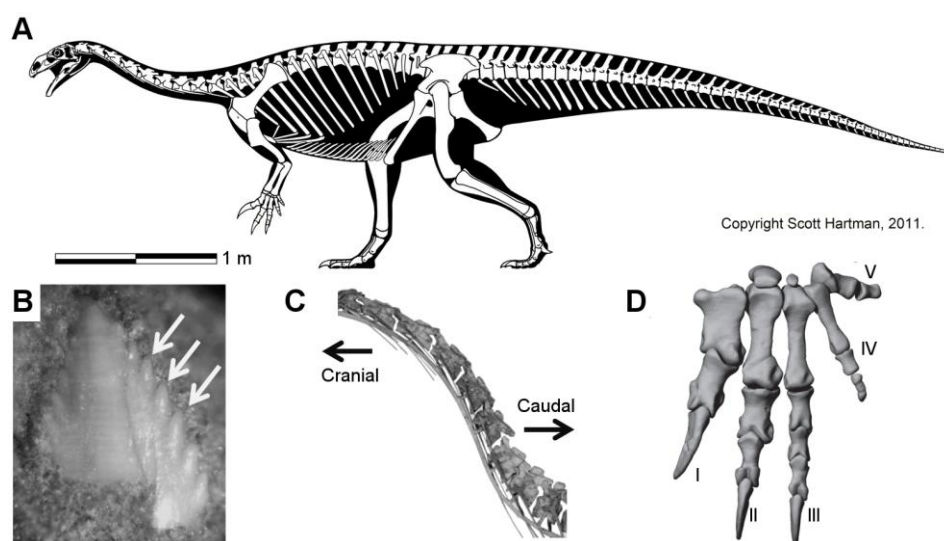
## 1.2 SAUROPODOMORFOS PRIMITIVOS

Usualmente o clado Sauropodomorpha é conhecido por incluir os saurópodes dentre seus membros. Os saurópodes, caracterizados pelo enorme tamanho corporal e pescoço longo, surgem no registro fóssil a partir do Triássico Superior (OTERO e POL, 2013) ou Jurássico Inferior (PEYRE DE FABRÈGUES et al., 2015), dependendo da definição filogenética utilizada e relações internas de alguns de seus membros. Esse registro se estende até o final da

Era Mesozóica, momento em que eles, junto aos terópodes não-avianos e ornitísquios, foram extintos (BRUSATTE et al., 2015). Durante este longo período, os saurópodes alcançaram grande sucesso evolutivo, evidenciado através de sua notável diversidade taxonômica (MANNION et al., 2011), ampla distribuição geográfica (UPCHURCH et al., 2004) e aquisição de várias características que tornaram mais eficiente o seu hábito alimentar herbívoro (SERENO et al., 2007). Entretanto, antes do surgimento dos saurópodes, uma vasta gama de sauropodomorfos primitivos teve seu período de sucesso durante a história evolutiva do grupo (GALTON e UPCHURCH, 2004).

Essas formas precursoras foram, por muito tempo, chamadas de “prossaurópodes”. No entanto, estudos filogenéticos mais recentes sugerem que esse grupo corresponde a uma assembleia parafilética e que, na verdade, o próprio grupo dos saurópodes tenha origem diretamente ligada aos “prossaurópodes”. Por esse motivo, o termo “prossaurópode” é geralmente usado para denominar os sauropodomorfos não-saurópodes. Ainda assim, algumas formas muito primitivas de sauropodomorfos não apresentam características típicas dos “prossaurópodes” (Figura 2), como por exemplo, a cabeça proporcionalmente pequena e os dentes portando dentículos robustos. Portanto, nesta dissertação o termo “sauropodomorfos primitivos” é adotado para designar todos sauropodomorfos que não fazem parte do grupo dos saurópodes

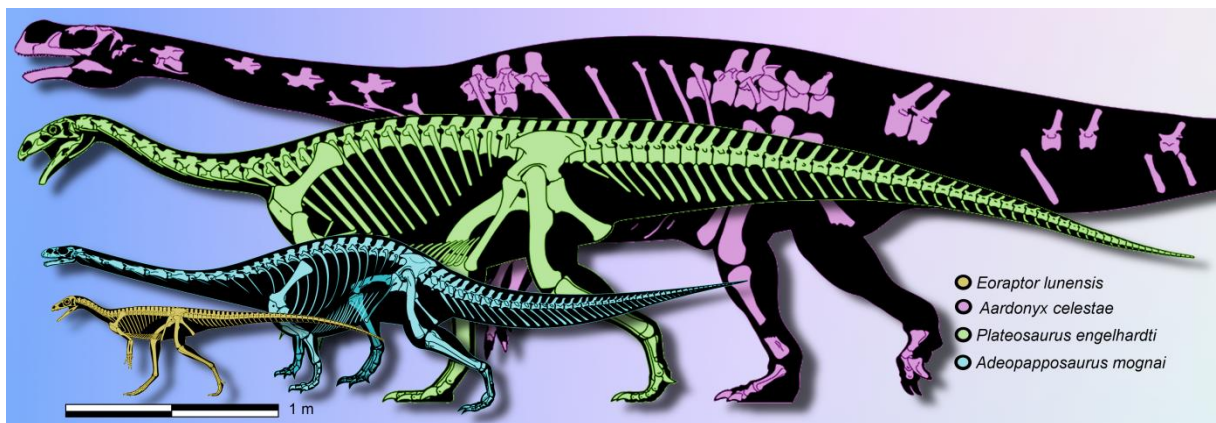
Figura 2 – Plano corpóreo e características típicas dos sauropodomorfos primitivos



A, reconstrução do esqueleto de *Plateosaurus engelhardti*; B, dente de um sauropodomorfo, as setas indicam os dentículos oblíquos; C, pescoço de *Plateosaurus engelhardti* em vista lateral; D, modelo digital da mão esquerda de *Plateosaurus engelhardti*. Fonte: A Scott Hartman (2011); B, autor; C-D, adaptado de Reiss e Mallison (2014).

Os fósseis de sauropodomorfos primitivos mais antigos foram recuperados a partir de rochas de idade carniana, tanto na Argentina (MARTÍNEZ e ALCOBER, 2009; EZCURRA, 2010) como no Brasil (LANGER et al., 1999; CABREIRA et al., 2011), sendo que estes estão entre os mais antigos fósseis de dinossauros. O registro de tais formas alcança o Jurássico Inferior (Toarciano) (MCPHEE et al., 2015a), quando então fósseis de sauropodomorfos ficam restritos aos saurópodes até a extinção do grupo. O plano corpóreo dos sauropodomorfos não-saurópodes (Figura 2A) é caracterizado (de forma geral) por uma cabeça pequena, dentes com dentículos oblíquios em relação ao eixo do dente (Figura 2B), pescoço longo (Figura 2C), membros relativamente robustos, hipertrofia do dígito I da mão (Figura 2D) e presença de uma longa garra pontiaguda nesse mesmo dígito (GALTON e UPCHURCH, 2004). De modo geral, as formas mais antigas eram pequenas, como por exemplo, *Pampadromaeus barberenai* (CABREIRA et al., 2011), cujo comprimento femoral atingia 142 mm (MÜLLER et al., 2015a). Por outro lado, indivíduos mais derivados atingiram tamanhos corporais bastante notáveis, como a forma do Jurássico Inferior *Jingshanosaurus xinwaensis* (ZHANG e YANG, 1995), com comprimento femoral de 845 mm (CARRANO, 2006). Além dessa variação no tamanho corpóreo (Figura 3), também existiram espécies bípedes, bípedes facultativas e quadrúpedes (GALTON e UPCHURCH, 2004).

Figura 3 – Comparação do tamanho corpóreo de alguns sauropodomorfos primitivos



Fonte: Reconstruções adaptadas das seguintes fontes: *Eoraptor lunensis* (Carniano-Triássico Superior) de Scott Hartman (2014); *Adeopapposaurus mognai* (Hettangiano/Sinemuriano-Jurássico Inferior) de Martínez (2009); *Plateosaurus engelhardti* (Noriano-Triássico Superior) de Scott Hartman (2014); *Aardonyx celestae* (Hettangiano/Sinemuriano-Jurássico Inferior) de Yates et al. (2010).

Provavelmente estes animais não foram estritamente herbívoros, em especial as formas mais antigas. Barrett (2000) considera que eles possam ter sido onívoros oportunistas. Todavia, algumas características morfológicas foram extremamente vantajosas em se tratando

de uma dieta herbívora como, por exemplo, o alongamento do pescoço. Essa feição em especial permitiu o forrageio de vegetação mais alta, até então inacessível a vertebrados de porte médio a grande (PARRISH, 1998).

Os sauropodomorfos primitivos foram os primeiros dinossauros a alcançar uma ampla distribuição geográfica (Figura 4), expressa no registro fóssil da Europa, África, Ásia, América do Sul, América do Norte e Antártida (LANGER et al., 2010). No entanto, os padrões de distribuição de alguns grupos menos inclusivos ainda são mal compreendidos (BITTENCOURT et al., 2012). Em parte, esta situação pode estar sendo afetada pelas numerosas controvérsias envolvendo as relações filogenéticas destes animais (PEYRE DE FABRÈGUES et al., 2015). Essa falta de consenso é evidenciada através de hipóteses de monofiletismo (UPCHURCH et al., 2007) ou parafiletismo (YATES, 2007a), das relações ambíguas das formas mais primitivas (LANGER, 2014), da inclusividade incerta de Plateosauridae (BITTENCOURT et al., 2012; APALDETTI et al., 2013; MCPHEE et al., 2015b) e do problemático posicionamento das formas Norte Americanas (ROWE et al., 2010; SERTICH e LOEWEN, 2010).

Figura 4 – Distribuição paleogeográfica dos registros esqueléticos de sauropodomorfos primitivos



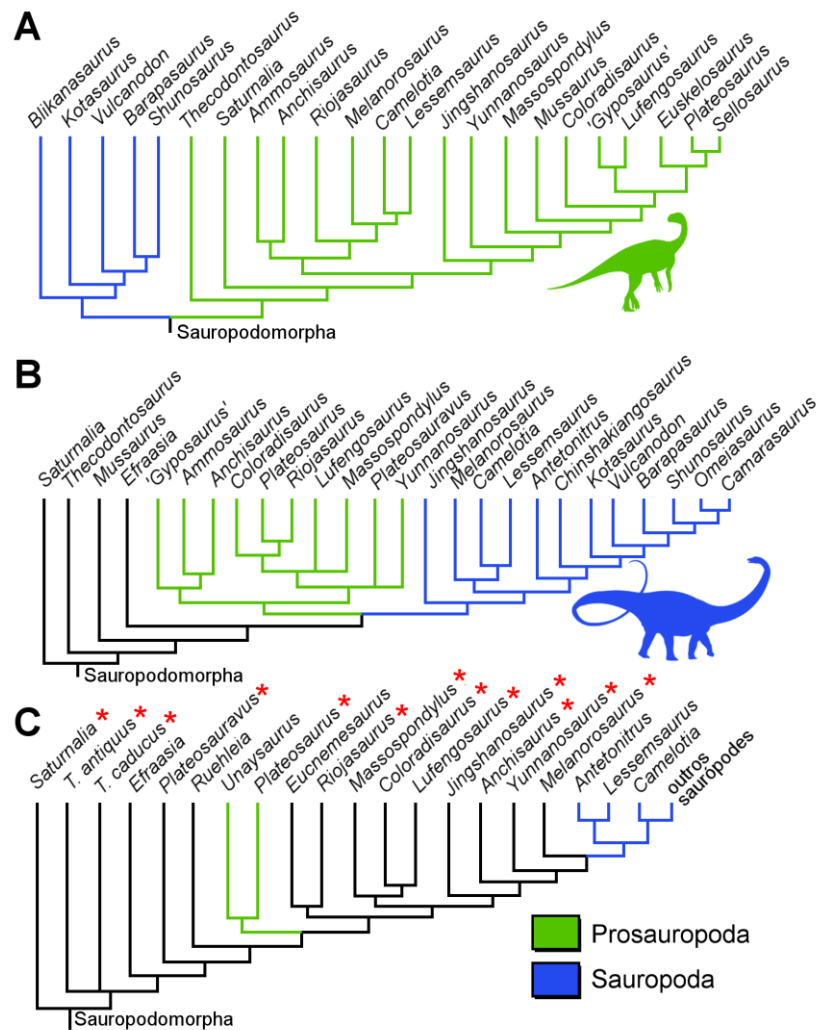
Fonte: ilustração construída com base em dados da *Paleobiology database* (paleobiodb.org)

De acordo com Yates (2012), as análises cladísticas abrangendo sauropodomorfos primitivos têm produzido resultados variados, mas estes podem ser classificados em três



categorias principais: *grand prosauropod monophyly* (Figura 5A), *core prosauropod monophyly* (Figura 5B) e *extreme prosauropod paraphyly* (Figura 5C). A primeira hipótese, apoiada pelos estudos de Sereno (1999), Benton et al. (2000) e Galton e Upchurch (2004), divide todos os sauropodomorfos conhecidos em dois grupos monofiléticos: Prosauropoda e Sauropoda, sendo a definição proposta por Galton e Upchurch (2004) para Prosauropoda como “todos táxons mais estreitamente relacionados a *Plateosaurus* do que a Sauropoda”. Entretanto, o aumento no número amostral de sauropodomorfos não-saurópodes e o avanço nas técnicas de análise filogenética não tem corroborado essa hipótese.

Figura 5 – Principais hipóteses de relacionamento filogenético dos sauropodomorfos não-saurópodes.



A, hipótese *grand prosauropod monophyly*; B, hipótese *core prosauropod monophyly*; C, hipótese *extreme prosauropod paraphyly*, os asteriscos representam os taxa já considerados como prossaurópodes. A Definição de Prosauropoda segue Galton e Upchurch (2004). Fonte: A, adaptado de Galton e Upchurch (2004); B, adaptado de Upchurch et al. (2007); C, adaptado de Yates (2007). Silhuetas adaptadas de fontes diversas.

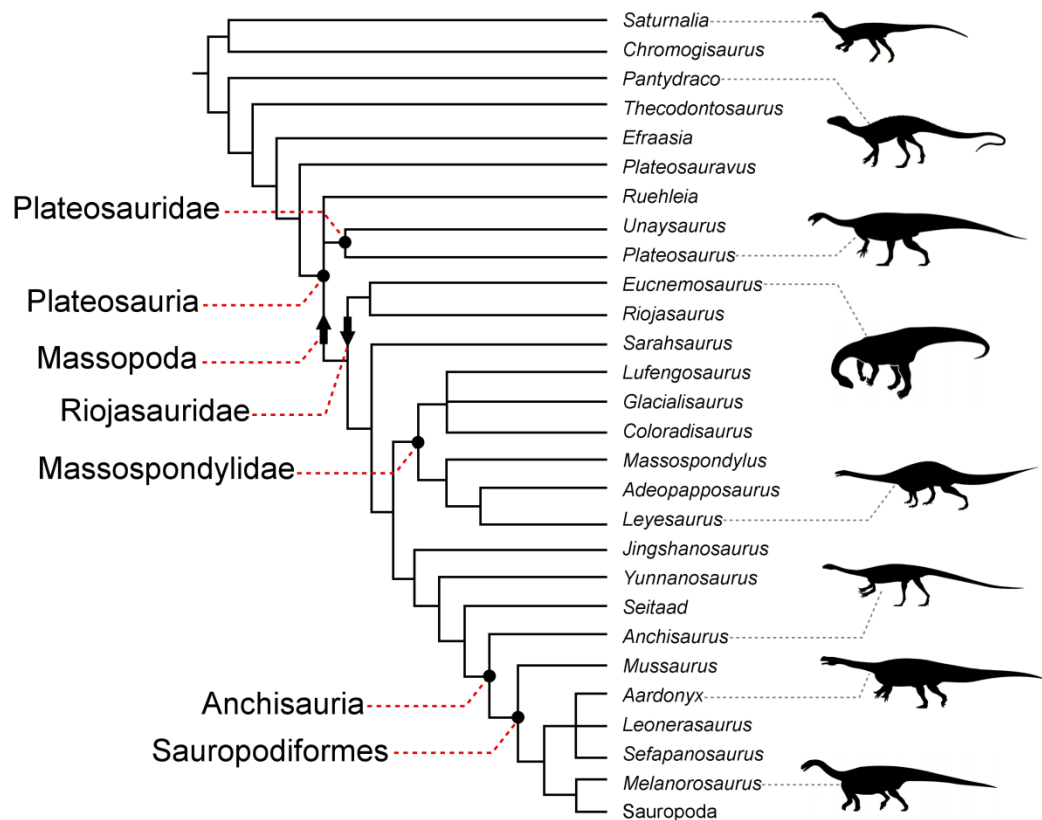
Por outro lado, as outras duas hipóteses vêm sendo sustentadas em estudos mais recentes. A denominada *core prosauropod monophyly*, ainda de acordo com Yates (2012), tem como base a formação de um clado sustentando os membros “tradicionais” de prossaurópodes (e.g., plateosaurídeos, riojasaurídeos e massospondylídeos) como grupo-irmão de Sauropoda, porém com algumas formas (e.g., *Saturnalia*, *Thecodontosaurus* e *Efraasia*) em posição basal a esta dicotomia. Além disso, alguns táxons, tidos em outras análises como parte do clado Prosauropoda, são nesta hipótese classificadas como saurópodes. Exemplos de análises que recuperaram esta topologia incluem: Yates e Kitching (2003), Yates (2004) e Upchurch et al. (2007). Na hipótese *extreme prosauropod paraphyly*, os prossaurópodes “tradicionais” apresentam um arranjo parafilético, onde estes estão distribuídos em clados que fazem parte do ramo que leva a Sauropoda. Tomando como base a definição filogenética de Prosauropoda, proposta por Galton e Upchurch (2004), apenas *Plateosaurus* e *Unaysaurus* poderiam ser considerados membros de Prosauropoda em análises mais recentes (YATES, 2012). Estudos que recuperaram topologias condizentes com esta terceira hipótese incluem Yates (2003a; 2007a) e Pol e Powell (2005).

A hipótese *extreme prosauropod paraphyly* é a que vêm recebendo mais apoio através de novos achados e análises bastante abrangentes. Alguns grupos menos inclusivos de sauropodomorfos primitivos podem ser reconhecidos nessas análises (Figura 6). O grupo nomeado como Plateosauria (TORNIER, 1913) foi definido por Sereno (1998) como o ancestral comum mais recente de *Plateosaurus engelhardti* e *Massospondylus carinatus* e seus descendentes. Já Galton e Upchurch (2004) definem o grupo como o último ancestral comum de *Plateosaurus engelhardti* e *Jingshanosaurus xinwaensis* e seus descendentes. Nas análises filogenéticas, apenas alguns sauropodomorfos primitivos são aninhados fora de Plateosauria, essas formas incluem, por exemplo, *Saturnalia*, *Pantydraco*, *Efraasia* e *Plateosauravus*. Em alguns estudos (e.g., OTERO et al., 2015; APALDETTI et al., 2013) *Ruehleia* é recuperado como membro de Plateosauria, entretanto suas afinidades ainda são mal resolvidas. Algumas das sinapomorfias que dão suporte a Plateosauria incluem o alongamento do processo posterior do pré-frontal e a redução proporcional do autopódio dianteiro (YATES, 2012).

Dois grupos compõem Plateosauria, são eles Plateosauridae (MARSH, 1985) e Massopoda (YATES, 2007b). Atualmente, Plateosauridae inclui poucos membros de acordo com análises cladísticas, todos restritos ao Noriano: as espécies válidas do gênero europeu *Plateosaurus* e o sul-americano *Unaysaurus*. Porém a afinidade de *Unaysaurus* com o clado foi questionada por Bittencourt et al. (2012), mas ainda sem suporte filogenético. Novas et al.

(2011) sugeriram a inclusão de *Jaklapallisaurus* ao clado, e mais recentemente, McPhee et al. (2015a) apontaram *Ruehleia* e *Plateosauravus* como possíveis membros do grupo. No passado alguns outros sauropodomorfos foram classificados como plateosaurídeos, como foi o caso de *Coloradisaurus brevis* (BONAPARTE, 1978), atualmente considerado um massospondilídeo que adquiriu independentemente algumas feições compartilhadas com plateosaurídeos (APALDETTI et al., 2013). As sinapomorfias que dão suporte ao clado Plateosauridae são no geral equivocadas, uma vez que não podem ser acessadas em alguns dos prováveis membros do grupo. Ressalta-se a presença de um processo orientado laterodorsalmente formado pelo frontal e o parietal em *Unaysaurus tolentinoi* e *Plateosaurus engelhardti* (LEAL et al., 2004). A condição em outras espécies do gênero *Plateosaurus* é desconhecida, dado que essa porção do crânio é desconhecida para os mesmos. Novas et al. (2011) apontaram, como uma provável característica do grupo, a superfície proximal da tíbia com côndilos caudais estendendo-se caudalmente com as mesmas proporções. Porém, mais uma vez a condição é inacessível em alguns táxons.

Figura 6 – Alguns grupos menos inclusivos de sauropodomorfos primitivos



Fonte: Árvore de consenso estrito adaptada de Otero et al. (2015). Silhuetas adaptadas de fontes diversas.

Massopoda é definido por Yates (2007b) como o clado mais inclusivo contendo *Saltasaurus loricatus*, mas não *Plateosaurus engelhardti*. Deste modo, este inclui os saurópodes dentre seus membros, mas também uma série de formas mais basais. Riojasauridae é um destes grupos, o clado contém os gêneros Triássicos *Riojasaurus* e *Eucnemesaurus*, o qual é composto por duas espécies (MCPHEE et al., 2015a). Outro clado que compõe Massopoda, mas não faz parte do grupo dos saurópodes, é Massospondylidae. Este último tem aumentado sua diversidade drasticamente como resposta à descrição de novos sauropodomorfos. Exceto por *Coloradisaurus*, de idade Noriana (Triássico Superior), todos os outros membros são de idade Jurássica. A distribuição geográfica dos massospondilídeos foi notável, alcançando inclusive a região onde hoje é localizada a Antártida (SMITH e POL, 2007). Algumas das sinapomorfias que dão apoio a Massospondylidae incluem os centros vertebrais cervicais com comprimento quatro vezes maior que a altura cranial dos centros e o quarto trocânter do fêmur com forma simétrica (APALDETTI et al., 2013).

Uma grande instabilidade na posição de várias formas mais derivadas que os massospondilídeos dificulta o estabelecimento de grupos monofiléticos até o clado Sauropoda, o que, inclusive, é frequentemente alvo de desacordo a respeito de sua definição filogenética (MCPHEE et al., 2015b).

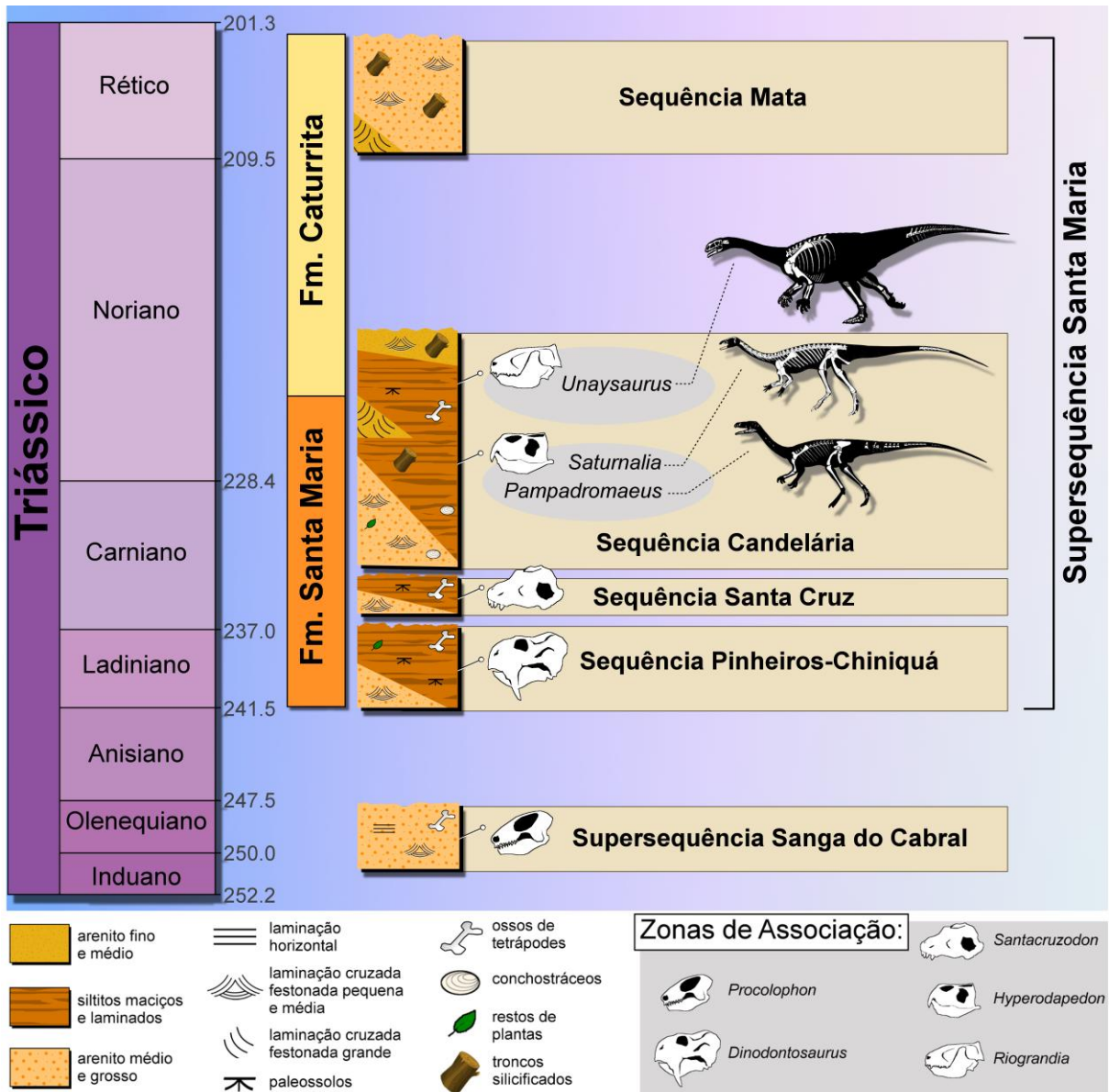
Embora estudos atuais a respeito das afinidades filogenéticas dos sauropodomorfos primitivos ainda apresentem resultados conflitantes, um evento relacionado à história evolutiva do grupo é notório e muito bem documentado através do registro fóssil. Com exceção da América do Norte, a partir do Noriano tardio os sauropodomorfos primitivos passam a ser mais abundantes do que quaisquer outros herbívoros terrestres em seus ecossistemas (BENTON 1983; BENTON et al., 2014; GALTON e UPCHURCH, 2007). Anderson e Cruickshank (1978) conferem o nome de “Império Melanosaurid/Plateosaurid” para este período, posteriormente renomeado por Benton (1983) como “Império Prosauropoda”. Esse foi o primeiro momento em que os dinossauros experimentaram o domínio das faunas terrestres, as quais haviam sido previamente dominadas por terápsidos, rincossauros e pseudosúquios (BENTON, 1983; EZCURRA, 2012). Portanto, apesar de sua extinção por volta do Jurássico Inferior, os sauropodomorfos primitivos tiveram um papel marcante na história evolutiva dos dinossauros, tanto através do pioneirismo em diversos aspectos, como também por sua estreita relação filogenética com os saurópodes.

### 1.3 SAUROPODOMORFOS DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL

No Brasil, sauropodomorfos do Período Triássico são registrados na região central do estado do Rio Grande do Sul, na Supersequência Gondwana II da Bacia do Paraná (MILANI et al., 2007). Esta unidade aloestratigráfica de segunda ordem corresponde ao Mesotriássico-Neotriássico. Nela, fósseis de sauropodomorfos ocorrem nas Formações Santa Maria e Caturrita, as quais fazem parte do Grupo Rosário do Sul (*sensu* ANDREIS et al., 1980). As porções destas Formações que incluem tais fósseis de sauropodomorfos são assignadas ao Carniano e Noriano (e.g., LANGER et al., 2007). Em termos litoestratigráficos, ambas as Formações correspondem a Sequência Candelária (*sensu* HORN et al., 2014). Entretanto, a porção mais basal da Formação Santa Maria, não é inclusa na Sequência Candelária. De qualquer modo, sauropodomorfos são registrados apenas na porção mais superior da Formação Santa Maria (LANGER et al., 1999; CABREIRA et al., 2011). Já a Formação Caturrita é litoestratigraficamente correspondente à porção mais superior da Sequência Candelária.

Historicamente, o primeiro registro mundial de um sauropodomorfo primitivo ocorreu há mais de um século e meio, através da descrição do *Thecodontosaurus* da Europa por Riley e Stutchbury (1836). Já no Brasil, as referências são muito mais recentes. As primeiras descrições foram realizadas há pouco mais de uma década e meia, quando Langer et al. (1999) tornaram conhecida a espécie *Saturnalia tupiniquim*, da Formação Santa Maria (Figura 7). Esse dinossauro é conhecido por pelo menos três indivíduos incompletos coletados em um afloramento no município de Santa Maria. Neste mesmo afloramento, há ocorrência do rincossauro *Hyperodapedon*, a qual permite a atribuição de uma idade Carniana para o sítio, tomando como base a correlação bioestratigráfica com a Formação Ischigualasto da Argentina (LANGER et al., 2007). *S. tupiniquim* é um dos mais antigos sauropodomorfos conhecidos e já foi considerado o membro mais basal do grupo (LANGER et al., 1999). Diferente de outros sauropodomorfos derivados, *S. tupiniquim* foi bastante pequeno, fato evidenciado pelo comprimento femoral de 157 mm (LANGER, 2003). Alguns autores (BONAPARTE et al., 2007; EZCURRA, 2010) defendem o posicionamento de *S. tupiniquim* como membro da família Guaibasauridae. Ezcurra (2010), inclusive sugere o nome de Saturnaliinae ao nodo que sustenta *S. tupiniquim* e *Chromogisaurus novasi* (EZCURRA, 2010) dentro de Guaibasauridae. Porém, poucas análises cladísticas recuperaram topologias em que os táxons apontados como membros do grupo Guaibasauridae formam um clado monofilético, podendo assim significar que este não se trata de um grupo natural.

Figura 7 – Posicionamento bioestratigráfico das espécies de sauropodomorfos primitivos do Rio Grande do Sul



Fonte: Idades seguem Gradstein et al. (2012). Pacotes estratigráficos adaptados de Zeffass et al. (2003). Seqüências seguem Horn et al. (2014). Zonas de Associação seguem Soares et al. (2011). Silhueta de *Pampadromaeus* adaptada de Cabreira et al. (2011), *Saturnalia* de Yates (2012) e *Unaysaurus* de Leal et al. (2004). Nota: *Unaysaurus* é apenas tentativamente inserido na ZA de *Riograndia*.

No mesmo ano em que *S. tupiniquim* foi descrito, Bonaparte et al. (1999) apresentaram *Guaibasaurus candelariensis*, outro provável sauropodomorfo primitivo proveniente do Triássico do Rio Grande do Sul. Na época, *G. candelariensis* foi descrito com base em dois espécimes incompletos, os quais foram escavados de rochas da Formação Caturrita, no município de Candelária (BONAPARTE et al. 1999). Os autores consideraram a espécie como um saurísquio muito primitivo, talvez pertencente à Theropoda. Por outro lado,

estudos posteriores (EZCURRA, 2010; NOVAS et al., 2011), bem como a descoberta de um espécime mais completo (BONAPARTE et al., 2007), passaram a sugerir que *G. candelariensis* possa ter pertencido ao grupo dos sauropodomorfos. Porém, um dos estudos mais abrangentes em relação à morfologia de *G. candelariensis* sugeriu novamente afinidades com o clado Theropoda (LANGER et al., 2011). Todavia, com exceção de sua posição como saurísquio, ainda não há um consenso em relação às afinidades filogenéticas da espécie. Parte desta disputa filogenética se dá pela não recuperação do crânio nos espécimes conhecidos. Além disso, questões de ordem evolutiva, como altos índices de homoplasia dentre os grupos avaliados, também podem contribuir para esta falta de consenso (LANGER, 2014).

A espécie *G. candelariensis* não foi contemporânea de *S. tupiniquim*, já que a Formação Caturrita sobrepõe a Formação Santa Maria. Logo, *G. candelariensis* viveu em um momento mais recente. A presença do gênero de dicinodonte *Jachalera* em um afloramento da Formação Caturrita (ARAÚJO e GONZAGA, 1980) é um indicativo de idade Noriana (SCHULTZ et al. 2000; LANGER et al., 2007), por outro lado, diferentes associações, tanto de elementos de fauna e flora, em diferentes afloramentos desta unidade, podem sugerir idades ainda mais recentes, como Rético ou até Jurássico Inicial (SILVA et al., 2012; BARBONI e DUTRA, 2013; ROHN et al., 2014).

Também da Formação Caturrita, Leal et al. (2004) descreveram *Unaysaurus tolentinoi* (Figura 7), com base em um espécime proveniente do município de São Martinho da Serra. Um dos pontos mais interessantes da descoberta deste sauropodomorfo foi o fato de que grande parte do crânio encontrava-se associado ao restante do esqueleto, possibilitando que várias características de interesse filogenético fossem examinadas. Deste modo, Leal et al. (2004) sugerem que a *U. tolentinoi* apresenta uma maior afinidade filogenética com o gênero *Plateosaurus*, da Europa, do que com qualquer outro sauropodomorfo. Esse resultado foi suportado por estudos posteriores, inclusive em análises bastante recentes (e.g., YATES, 2007a; APALDETTI et al., 2013; OTERO et al., 2015). Entretanto, Bittencourt et al. (2012) questionaram essa relação ao sugerir uma possível afinidade entre *U. tolentinoi* e *Sarhsaurus aurifontanalís* da América do Norte (ROWE et al., 2011). Se de fato essa relação apontada por Bittencourt et al. (2012) for sustentada em futuras análises cladísticas, *U. tolentinoi* poderá fazer parte do clado Massopoda, ao invés de Plateosauridae, clado em que atualmente se insere. De qualquer maneira, é consensual que *U. tolentinoi* corresponde a um sauropodomorfo primitivo, porém mais derivado do que *S. tupiniquim*.

*Pampadromaeus barberenai* (CABREIRA et al., 2011) é a espécie de sauropodomorfo primitivo mais recentemente descrita a partir de rochas triássicas do Rio Grande do Sul

(Figura 7). A espécie foi apresentada com base no esqueleto parcial de um único indivíduo, o qual foi extraído do afloramento conhecido como Sítio Janner, situado no município de Agudo. Este sítio fossilífero é atribuído à Formação Santa Maria (ZERFASS et al., 2003), e a presença dos gêneros *Hyperodapedon* e *Exaeretodon* sugere idade carniana para o depósito, tomando como base a semelhança faunística presente na Formação Ischigualasto da Argentina (LANGER et al., 2007). Adicionalmente, Müller et al. (2015b) reportaram um segundo espécime de *P. barberenai* constituído unicamente do fêmur esquerdo, o qual foi escavado do mesmo afloramento em que o holótipo foi descoberto. Abordagens filogenéticas utilizando diferentes matrizes de dados sugerem que *P. barberenai* represente um dos membros mais basais do clado dos sauropodomorfos (CABREIRA et al., 2011). De fato, a condição basal de *P. barberenai* é evidenciada pela presença de características comuns em membros do grupo Theropoda (e.g., comprimento do crânio maior do que metade do comprimento do fêmur; margem ventral da articulação entre o pré-maxilar e o maxilar com forma côncava).

Além das espécies mencionadas até então, outros materiais coletados no Rio Grande do Sul foram descritos e atribuídos a sauropodomorfos na literatura. Da-Rosa et al. (2006) reportaram um dinossauro (UFSM 11330) com prováveis afinidades com Sauropodomorpha e que seria maior e mais derivado do que *S. tupiniquim*. O espécime, constituído de elementos pós-cranianos, é procedente do mesmo sítio fossilífero do qual *S. tupiniquim* é oriundo, portanto é considerado de idade carniana. Alguns outros espécimes apresentando afinidades com Sauropodomorpha, escavados deste mesmo sítio, também foram reportados e atualmente se encontram em fase de estudo (MARSOLA et al., 2013; VARGAS-PEIXOTO e DA-ROSA, 2013).

Também da Formação Santa Maria, mas do mesmo afloramento que produziu os registros de *P. barberenai*, outro sauropodomorfo (UFRGS-PV-1099-T) em fase de estudos foi reportado por Pretto et al. (2013). Segundo os autores, o espécime, constituído tanto de elementos cranianos como pós-cranianos, agrega características que o diferenciam de *P. barberenai* e de outros sauropodomorfos de mesma idade.

Já da Formação Caturrita foram registrados cerca de mais dez espécimes. Bittencourt e Langer (2011) descreveram preliminarmente um espécime, constituído de um ílio e um par de fêmures, proveniente do sítio fossilífero que rendeu os únicos registros do silesaurídeo *Sacisaurus agudoensis* (FERIGOLO e LANGER, 2007). Este sítio fossilífero se situava na área urbana do município de Agudo, entretanto atualmente ele não é mais acessível por ter sido soterrado com a finalidade da construção de uma residência. O espécime seguinte, MN 1326-V, descrito por Bittencourt et al. (2012), coletado próximo dos municípios de São



Martinho da Serra e Santa Maria. O material é constituído de um fíio e um ísquio incompletos associados a vários elementos mais fragmentários. Um ano mais tarde, Bittencourt et al. (2013), descreveram mais três espécimes constituídos de elementos isolados, coletados no município de Candelária. O primeiro dos materiais (UFPel 014) corresponde a uma vértebra sacral, o outro a púbis associado a um ísquio (UFRGS-PV-0761-T) e o último a um ísquio (MMACR PV 037-T). A natureza incompleta dos espécimes impediu que os autores inserissem os espécimes em um clado menos inclusivo.

Os outros cinco espécimes atribuídos a Sauropodomorpha foram brevemente apresentados em uma publicação descrevendo uma nova localidade fossilífera no interior do município de Agudo. Trata-se do afloramento conhecido como Sítio Wachholz, o qual apresenta faciologia (arenito alaranjado de granulação fina a média) condizente com a descrita para a Formação Caturrita (MÜLLER et al., 2015b). Foram reportados a partir desta localidade fossilífera: três sauropodomorfos associados (CAPP/UFMS 0001), sendo dois destes praticamente completos; um autopódio referenciado a Sauropodomorpha (CAPP/UFMS 0003); um esqueleto parcial (CAPP/UFMS 0002), também atribuído a Sauropodomorpha; e um dente isolado de um arcossauriforme carnívoro (CAPP/UFMS 0004). Todos os espécimes estão em fase de preparação ou estudo, sendo um deles (CAPP/UFMS 0002) o foco desta dissertação.

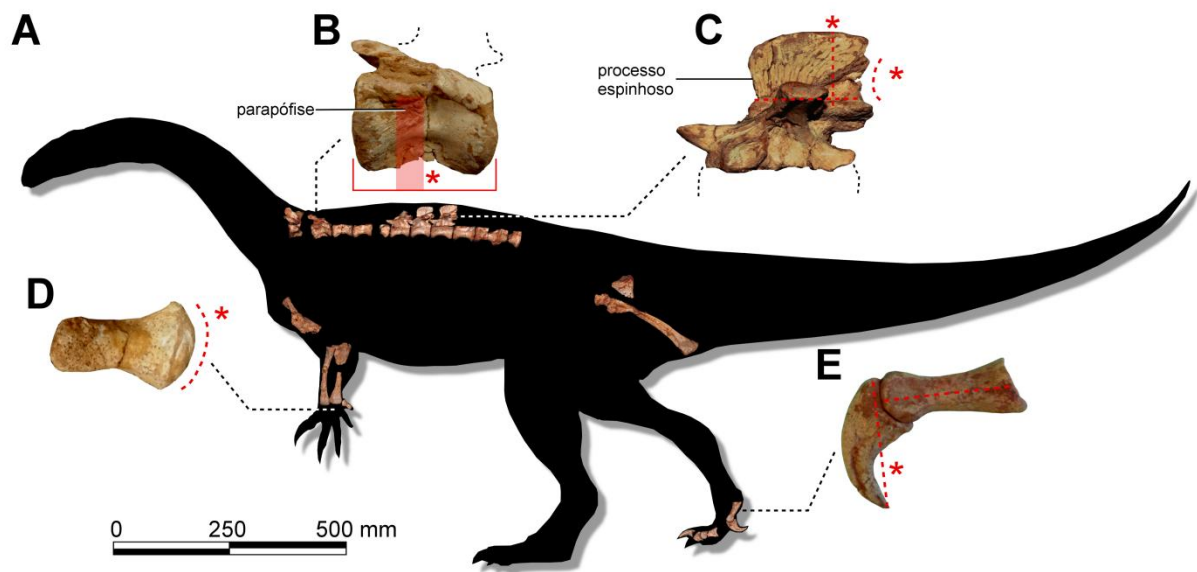
#### 1.4 CAPP/UFMS 0002

O presente espécime (Figura 8) foi descoberto no início do ano de 2013, durante a coleta de três sauropodomorfos associados (CAPP/UFMS 0001) mencionados acima. No entanto, CAPP/UFMS 0002 foi extraído de um nível cerca de 1 m abaixo destes materiais (MÜLLER et al., 2015b). Atualmente o espécime faz parte da coleção do Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. CAPP/UFMS 0002 pode ser reconhecido como um único indivíduo devido à ausência de ossos duplicados, proximidade dos elementos no afloramento, ocorrência de ossos articulados e as proporções equivalentes entre eles. Os elementos ósseos preservados incluem apenas parte do esqueleto pós-craniano, sendo: uma série de onze vértebras dorsais, o úmero esquerdo, a ulna esquerda, ambos os rádios, o metacarpal V direito, o ísquio direito e seis falanges do pé esquerdo.

Uma série de características presentes unicamente no grupo dos sauropodomorfos dentre os dinossauros do Triássico Superior e Jurássico Inferior, permite o reconhecimento de

CAPPA/UFSM 0002 como um Sauropodomorpha. Algumas delas são: parapófise localizada mais próxima ao ponto médio do que da extremidade cranial do centro das primeiras vértebras truncais (Figura 8B); processo espinhoso das vértebras truncais medias mais longo do que alto (Figura 8C); processo espinhoso das vértebras truncais medias com a margem caudal côncava (Figura 8C); extremidade proximal do metacarpal V fortemente convexa (Figura 8D); a falange ungueal do dígito I do pé bastante longa (mais longa que a primeira falange do mesmo dígito) (Figura 8E).

Figura 8 – Silhueta com os elementos preservados de CAPPA/UFSM 0002



A, silhueta de CAPPA/UFSM 0002 com os elementos preservados, alguns ossos foram espelhados para melhor adaptar-se a reconstrução; B, segunda vértebra truncais em vista lateral, note a parapófise posicionada mais próxima ao centro do que da margem cranial da vértebra; C, oitava vértebra truncais em vista lateral, note a forma côncava da margem caudal do processo espinhoso e a altura do mesmo em relação ao seu comprimento; D, metacarpal V direito em vista dorsal, note a superfície articular proximal fortemente convexa; E, primeira e segunda falange do dígito I do pé esquerdo em vista lateral, note o comprimento da ungueal em relação ao comprimento da primeira falange. Nota: os asteriscos indicam as feições encontradas em sauropodomorfos.

## **2 OBJETIVOS**

O objetivo geral desta dissertação é tornar conhecida a anatomia óssea do espécime CAPP/UFMS 0002 e realizar sua identificação taxonômica no menor nível inclusivo possível.

### **2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- 1- Formular hipóteses de relacionamento filogenético de CAPP/UFMS 0002 com outros sauropodomorfos;
- 2- Avaliar a utilidade do espécime em estudos de correlação bioestratigráfica entre os diversos depósitos da Formação Caturrita.


## 3 ARTIGO

## Comprovante de publicação do artigo (DOI: 10.1080/08912963.2016.1144749)

HISTORICAL BIOLOGY, 2016  
<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2016.1144749>



## Biostratigraphic significance of a new early sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of southern Brazil

Rodrigo Temp Müller<sup>a</sup> , Max Cardoso Langer<sup>b</sup> and Sérgio Dias-da-Silva<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brazil; <sup>b</sup>Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brazil; <sup>c</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brazil

### ABSTRACT

The Wachholz site (Caturrita Formation, Late Triassic), in Agudo, Rio Grande do Sul (RS), southern Brazil, has yielded several sauropodomorphs. This includes CAPP/UFMS 0002, described here based on associated elements from the basalmost portion of the site. The specimen possesses a set of traits shared with typical 'prosauropods': a concave caudal margin of the trunk neural spines and a broadly convex proximal end of metacarpal V. However, it also retains some plesiomorphic features, for instance, the slender pedal digit I. Some bones closely resemble those of *Unaysaurus tolemtinoi*, the other definitive sauropodomorph from the Caturrita Formation, an affinity corroborated by a new phylogenetic analysis. An updated biostratigraphic framework correlates the Wachholz, Água Negra (São Martinho da Serra/RS) and Botucaraí Hill (Candelária/RS) sites based on their sample of sauropodomorphs. In addition, the record of *Jachaleria* in the Botucaraí Hill site, a dicynodont also known from early Norian deposits of Argentina, indicates an equivalent age to deposits bearing *U. tolemtinoi*. Accordingly, a more constrained age is proposed for the Água Negra site. This is important as the early Norian marks the transition from an epoch of low sauropodomorphs representativeness to a period of extreme abundance of the group in Early-to-Middle Mesozoic ecosystems.

### ARTICLE HISTORY

Received 26 November 2015  
 Accepted 19 January 2016

### KEYWORDS

Dinosauria; Saurischia;  
 Plateosauria; Norian;  
 Candelária Sequence; South  
 America

## **Biostratigraphic significance of a new early sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of southern Brazil**

Rodrigo Temp Müller<sup>a,\*</sup>, Max Cardoso Langer<sup>b</sup>, and Sérgio Dias-da-Silva<sup>c</sup>

*<sup>a</sup>Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, Brazil; <sup>b</sup>Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto-SP, Brazil; <sup>c</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, Brazil.*

\*Corresponding author. E-mail: rodrigotmuller@hotmail.com

### **Acknowledgements**

We are grateful to the curators Ana Maria Ribeiro (FZB/RS), Átila Augusto Stock da Rosa (UFSM), Carlos Nunes Rodrigues (MMACR), Cesar Leandro Schultz (UFRGS), Marco Brandalise de Andrade (PUCRS), and Sérgio Furtado Cabreira (ULBRA) for allowing the access to the specimens under their care. We also thank Mr. Dilo Wachholz (Agudo, Brazil) and family for allowing access to their property to excavate the specimen herein described. The comments and suggestions of Alejandro Otero and Blair W. McPhee greatly improved the quality of this manuscript.

### **Founding**

This work was supported by a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) scholarship for RTM, by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; research grant to SDS, process number 301801/2012-6) and by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP; grant number 2014/03825-3 to MCL).

### **Financial disclosure statement**

The authors have no financial interests relating to this paper.

## Biostratigraphic significance of a new early sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of southern Brazil

The Wachholz site (Caturrita Formation, Late Triassic), in Agudo, Rio Grande do Sul (RS), southern Brazil, has yielded several sauropodomorphs. This includes CAPP/UFMS 0002, here described based on associated elements from the basalmost portion of the site. The specimen possesses a set of traits shared with typical “prosauropods”: a concave caudal margin of the trunk neural spines and a broadly convex proximal end of metacarpal V. However, it also retains some plesiomorphic features, for instance, the slender pedal digit I. Some bones closely resemble those of *Unaysaurus toletinoi*, the other definitive sauropodomorph from the Caturrita Formation, an affinity corroborated by a new phylogenetic analysis. An updated biostratigraphic framework correlates the Wachholz, Água Negra (São Martinho da Serra/RS), and Botucaraí Hill (Candelária/RS) sites based on their sample of sauropodomorphs. In addition, the record of *Jachaleria* in the Botucaraí Hill site, a dicynodont also known from early Norian deposits of Argentina, indicates an equivalent age to deposits bearing *U. toletinoi*. Accordingly, a more constrained age is proposed for the Água Negra site. This is important as the early Norian marks the transition from an epoch of low sauropodomorphs representativeness to a period of extreme abundance of the group in Early-to-Middle Mesozoic ecosystems.

**Keywords:** Dinosauria; Saurischia; Plateosauria; Norian; Candelária Sequence; South America

### 1. Introduction

Sauropodomorpha and Theropoda are the two major saurischian clades. Theropoda mostly comprises carnivorous animals and includes the bird lineage (Gauthier 1986), whereas Sauropodomorpha were predominantly herbivorous, including the largest land animals that ever lived. In addition to colossal size, the sauropodomorph *bauplan* is also generally characterized by a small head, long neck, barrel-shaped body, and columnar limbs (Upchurch et al. 2004). Depending upon taxonomic definitions (node- or stem-based) and the

phylogenetic position of some taxa, the group origin goes back to the Late Triassic (Otero and Pol 2013; Yates et al. 2010) or Early Jurassic (McPhee et al. 2015a), extending until their final demise in the Cretaceous-Paleogene extinction. Sauropodomorphs were successful and diverse (Mannion et al. 2011) during this time range, achieving a worldwide geographical distribution (Upchurch et al. 2004; Cerda et al. 2012). However, before the rise of sauropods, a wide range of “basal” sauropodomorphs exercised a similar dominance over Mesozoic terrestrial ecosystems (Galton and Upchurch 2004).

The term “basal” sauropodomorph typically refers to non-sauropod sauropodomorphs (Yates 2012). A small head with coarse serrated teeth, a moderately long neck, relatively robust limbs, and a hypertrophied manual digit I with a large and sharp claw characterizes their overall morphology (Galton and Upchurch 2004). Earliest forms, such as *Saturnalia tupiniquim* were small (about 1.5 m in length, Langer et al. 1999), whereas later non-sauropod sauropodomorphs reach about nine meters in length, e.g., *Jingshanosaurus xinwaensis* (Zhang and Yang 1995). The oldest non-sauropod sauropodomorph records are from the Carnian of South America (Serenó et al. 1993; 2012; Langer et al. 1999; Martínez and Alcober 2009; Ezcurra 2010; Cabreira et al. 2011), extending until the Early Jurassic (Allain and Aquesbi 2008).

Early sauropodomorphs reached a wide geographical distribution during their evolutionary history (Galton and Upchurch 2004), with records in Europe, Africa, Asia, South America, North America, and Antarctica (Langer et al. 2010). However, distribution patterns of some less inclusive groups are unclear (Bittencourt et al. 2012) and their phylogenetic relationships are controversial (Peyre de Fabrègues et al. 2015), e.g., “prosauropods” have been considered either monophyletic (Serenó 1989; Upchurch et al. 2007) or paraphyletic (Yates 2003a; 2007); phylogenetic relationships are ambiguous for most early taxa (Langer 2014); the inclusivity of Plateosauridae is unclear (Novas et al. 2011; Bittencourt et al. 2012;

Apaldetti et al. 2013); and the phylogenetic status of some North American forms is problematic (Rowe et al. 2010; Sertich and Loewen 2010). In addition, the early Norian record of sauropodomorphs is scarce (Mannion et al. 2011). This moment was crucial for their radiation, as it pinpoints the transition from a low representativeness period to a time of extreme abundance in terrestrial ecosystems. Therefore, new data regarding early Norian sauropodomorphs can help solving some of the aforementioned issues.

The Caturrita Formation (*sensu* Andreis et al. 1980), from southern Brazil, is an important window to early Norian land ecosystems. This geological unit has yielded several specimens ascribed to Sauropodomorpha (Leal et al. 2004; Bittencourt et al. 2012; 2013; Müller et al. 2015a). Yet, only one unambiguous species has been recognized so far, the putative plateosaurid *Unaysaurus tolentinoi* (Leal et al. 2004). In the present study, we describe a new sauropodomorph specimen from the Caturrita Formation and compare its morphology to that from other saurischians found in that stratigraphic unit. The affinity of this specimen is phylogenetically tested and the age of *U. tolentinoi* is discussed, based on data from three different localities with Norian sauropodomorph remains (Leal et al. 2004; Bittencourt et al. 2013; Müller et al. 2015a).

### ***1.1. Institutional abbreviations***

BM HR, National Museum of Natural History, Paris, France. MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, United States of America. MMACR, Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária, Rio Grande do Sul, Brazil; CAPP/UFSC, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brazil; SAM-PK, Iziko-South African Museum, Cape Town, South Africa; UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande



do Sul, Brazil; UFSM, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil.

### ***1.2. Anatomical abbreviations***

caif, caudal infradiapophyseal fossa; cas, convex articular surface; ccdl, caudal centrodiapophyseal lamina; clg, collateral groove; clp, collateral ligament pit; clpr, craniolateral process; cmpr, craniomedial process; crd, central ridge; crif, cranial infradiapophyseal fossa; de, distal ischial expansion; ded, dorsal extensor depression; dfp, deflection point; dip, dorsal intercondylar process; dmr, dorsomedial ridge; dp, diapophysis; dpc, deltopectoral crest; dpr, depression; hh, humeral head; hucc, humeral ulnar condyle contact; hpa, hypapophysis; hy, hyosphene; hyp, hypantrium; iaf, ischial acetabular fossa; ilg, ischiadic longitudinal groove; ipd, iliac peduncle; ldc, lateral distal condyle; lrdg, lateral ridge; mdc, medial distal condyle; mif, middle infradiapophyseal fossa; mlg, medial longitudinal groove; mrd, medial ridge; mvl, mediventral lamina; nc, neural canal; ncs, neurocentral suture; ns, neural spine; ol, olecranon; pa, parapophysis; padl, paradiapophyseal lamina; pi, pit; podl, postzygodiapophyseal lamina; ppd, pubic peduncle; prdl, prezygodiapophyseal lamina; pz, prezygapophysis; rf, radial fossa; rla, radiale articulation; rlu, radial ligament of the ulna; spol, spinopostzygapophyseal lamina; srd, symphyseal ridge; tbr, tubercle; ua, ulnar articulation; vk, ventral keel.

## **2. Systematic paleontology**

**Dinosauriformes** Novas, 1992

**Dinosauria** Owen, 1842

**Saurischia** Seeley, 1887

**Sauropodomorpha** von Huene, 1932

### **2.1. Material**

CAPPA/UFSM 0002 - associated postcranial elements of a single individual (Figure 1(B)), including eleven trunk vertebrae, partial left forelimb, right radius, right metacarpal V, right ischium, and six pedal phalanges. Their direct association is justified by the lack of duplicated bones, proximity of elements in the field, presence of some articulated bones, and equivalent size proportions.

### **2.2. Locality and horizon**

CAPPA/UFSM 0002 was excavated from massive fine sandstones at the base of a newly discovered outcrop known as Wachholz site (Müller et al. 2015a), Linha das Flores locality, Agudo municipality, Rio Grande do Sul (S29°36'46.42''; W53°15'54.06'') (Figure 1(A)). The Wachholz site deposits belong to the Caturrita Formation, which is part of the Candelária Sequence of Horn et al. (2014 = Santa Maria 2 Sequence of Zerfass et al. 2003). Based on biostratigraphic correlation, this site was tentatively dated as early Norian (Müller et al. 2015a).

## **3. Description and comparison**

### **3.1. Trunk vertebrae**

A continuous series of eleven elements was preserved, some of them represented only by centra (Figure 2). Compared to other early sauropodomorphs, details of both the laminae and the position of the parapophyses suggest that they range from the first to the eleventh trunk element.

The vertebral bodies gradually increase in size from the more cranial to the more caudal vertebrae. Centra are spool-shaped and amphicoelous, with the cranial articular

surface slightly higher than the caudal one (Figure 3). The lateral surfaces bear a shallow depression, which does not significantly invade the centrum (= acamerate condition of Wedel et al. 2000). As in many early sauropodomorphs, the ventral surface of the centra is constricted, with a longitudinal ventral keel in the first two trunk vertebrae (Figure 2(E-F)). In these two vertebrae, the contact between the ventral edge of the cranial articular surface and the ventral keel is marked by a well-developed hypapophysis (Figure 2(B)). As in *Efraasia minor*, *Massospondylus carinatus*, and *Adeopapposaurus mognai* (Martinez 2009) the centra are elongated, rather than short and tall, as in massopodans such as *Riojasaurus incertus*, *Lufengosaurus huenei*, and *Coloradisaurus brevis* (Apaldetti et al. 2013). The parapophysis is located near the shallow depression on the lateral surface of the centrum in the second trunk vertebra, but not exactly in the midpoint (dorsoventrally) of the vertebral body. In subsequent vertebrae, the parapophysis changes to the cranial end of the centrum and progressively moves upwards towards the neural arch. From the cranial to middle trunk vertebrae, the parapophysis becomes more excavated and bound by faint bone walls.

Five of the eleven recovered vertebrae preserve neural arches. As in *Unaysaurus tolentinoi*, these are not fused to their respective centrum, suggesting that the specimens did not reach their maximum size (Brochu 1996, but see Irmis 2007). The neural arches (excluding the neural spines) of CAPP/UFM 0002 are somewhat dorsoventrally lower than their respective centra (Figure 3(A)), differing from those of most sauropodomorphs (e.g., *Coloradisaurus brevis*, *Lufengosaurus huenei*), which are much shallower than the centra. Indeed, the condition of CAPP/UFM 0002 approaches that of *Seitaad ruessi*, *Adeopapposaurus mognai*, and *Unaysaurus tolentinoi* (Leal et al. 2004; Martinez 2009; Sertich and Loewen 2010). However, the condition in the latter should be carefully reevaluated, as its trunk vertebrae seem to have been affected by sedimentary compression. There is evident transverse deformation, producing elliptical cranial and caudal centrum

articulations and strongly upwards directed transverse processes. The holotype of '*Ignavusaurus rachelis*' (BM HR 20, Knoll 2010) has a similar taphonomic pattern. The neural canal of the trunk vertebrae in CAPP/UFMS 0002 is subcircular.

The prezygapophysis slightly exceeds the cranial margin of its respective centrum. In the cranial trunk vertebrae, their tips are higher than the transverse processes and the articular facets are oblique in relation to the sagittal plane. In middle trunk vertebrae, the prezygapophyses are lower than the transverse processes and the articular facets form almost right angles to the sagittal plane. The prezygapophysis bear two distinct articular facets: the dorsomedial that articulates with the postzygapophysis, and the hypantrum (Figure 3(G)), a small articular facet located in the medial surface of the prezygapophysis, which articulates with the hyposphene of the previous vertebral element. The hyposphene results from a downwards folding of the medial margins of the postzygapophysis. Different from later sauropodomorphs, such as *Melanorosaurus readi* (SAM-PK 3449) (Gauthier 1986; Yates 2007), the hyposphene of CAPP/UFMS 0002 is not as high as the neural canal.

In cranial view, the transverse processes of the cranial trunk vertebrae are horizontally oriented, whereas they are more dorsally directed in middle trunk elements. In dorsal view, the transverse processes of middle trunk vertebrae are gently directed caudally. There are several laminae connected to each transverse process. Their arrangement results in three distinct infradiapophyseal fossae (*sensu* Yates et al. 2012) in both cranial and middle trunk vertebrae. The cranial infradiapophyseal fossa is bound by the prezygodiapophyseal and paradiapophyseal laminae. This fossa is quite expanded in the cranial trunk vertebra, but reduced in the eighth trunk element. The reduction of this fossa reflects changes in position of both the prezygapophysis and parapophysis, and also the retraction of the prezygodiapophyseal lamina, that does not reach the prezygapophysis in the eighth trunk vertebra. Possibly, that fossa was absent in more caudal elements. The middle

infradiapophyseal fossa is bound by the paradiapophyseal and the caudal centrodiapophyseal laminae. Finally, the caudal infradiapophyseal fossa is bound by the caudal centrodiapophyseal and the postzygodiapophyseal laminae. A prezygoparapophyseal lamina, as seen in *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al. 1999), is absent in the trunk vertebrae of CAPP/UFMS 0002.

Only the seventh and eighth trunk vertebrae preserved neural spines (Figure 3). They are transversally thin (plate-like), subrectangular in lateral view, and lack laterally expanded tables. They differ from the tall neural spines of early diverging sauropodiforms (e.g., *Aardonyx celestae*, *Antetonitrus ingenipes*, *Lessemsaurus sauropoides*, *Tazoudasaurus naimi*) and are longer than high. The eighth trunk vertebra has the caudal margin of the neural spine better preserved. It is gently concave (Figure 3(E)), as in *Plateosaurus engelhardti*, *Mussaurus patagonicus*, and massospondylids, whereas other sauropodomorphs has this margin straight (Yates 2003b; Otero and Pol 2013). On the caudal margin of the neural spines, there is a pair of spinopostzygapophyseal laminae bounding the sides of a spindle-like spinopostzygapophyseal fossa (Figure 3(H)).

### 3.2. Humerus

A partial left humerus includes the proximal half of the shaft and part of the lateral portion of the head (Figure 4). In proximal view, the articulation becomes gradually thicker from lateral to its central portion, where part of the humeral head is preserved. Although incomplete, it is possible to see that the humeral head is somewhat less protruding than in *Adeopapposaurus mognai*. The preserved portion of the proximal surface does not show signs of a marked proximally convex margin, which is present in massospondylids and early diverging sauropodiforms, e.g., *Lessemsaurus sauropoides*, *Melanorosaurus readi*, *Kotasaurus yamanpalliensis* (Pol and Powell 2007; Apaldetti et al. 2013; McPhee et al. 2014). Indeed,

this proximal margin is straight in CAPP/ UFSM 0002, matching the morphology of several non-massopodan sauropodomorphs (Pol and Powell 2007), especially *Plateosaurus engelhardti* and *Unaysaurus tolentinoi*, which completely lack a doming of the humeral head according to Remes (2008).

The lateral corner of the proximal humeral end is deflected distally, forming the proximal part of the deltopectoral crest, which is subrectangular in lateral view, a common trait of dinosaurs (Langer et al. 2010). The main edge of the deltopectoral crest of CAPP/ UFSM 0002 is straight (Figure 4(A)). On the contrary, its proximal summit is medially inflected in various sauropodomorphs (e.g., *Coloradisaurus brevis*, *Lufengosaurus huenei*, *Plateosaurus cullingworthi*), forming a strongly sinuous proximal portion of the crest (Yates 2003a). *Adeopapposaurus mognai* is the only massospondylid that possesses a non-sinuous morphology (Martinez 2009), which is also seen in several other non-massospondylid sauropodomorphs, e.g., *Efraasia minor*, *Plateosaurus engelhardti*, and *Unaysaurus tolentinoi*. However, the role of taphonomy should be carefully considered on the morphology of some specimens.

A proximodistally oriented and elongated ridge extends along the lateral surface of the deltopectoral crest (Figure 4(C)). This closely resembles the ridge present in *Seitaad ruessi* (Sertich and Lowen 2010) and *Unaysaurus tolentinoi* (Leal et al. 2004). Conversely, a less-developed ridge is present in several other early sauropodomorphs (e.g., *Saturnalia tupiniquim*, *Massospondylus carinatus*, *Riojasaurus incertus*). Distal to the end of this ridge, just as in *U. tolentinoi* (Leal et al. 2004) and *S. tupiniquim* (Langer et al. 2007), there is a small pit (Figure 4(C)). In *Lufengosaurus huenei*, *Jingshanosaurus xinwaensis*, and *M. carinatus*, a similar pit (Yates 2007) is located in the center of the lateral surface of the deltopectoral crest. The equivalence of both pits is uncertain, but Remes (2008) considered them as the insertion point for *Musculus latissimus dorsi*.

### 3.3. Ulna

A nearly complete left ulna is preserved (Figure 5(A-D)), but the mid shaft is missing. Its proximal outline is subtriangular (as in most early sauropodomorphs) rather than triradiate (= Y-shaped) of eusauropods (McPhee et al. 2014) and some early diverging sauropodiforms (e.g., *Antetonitrus ingenipes*, *Sefapanosaurus zastronensis*). The craniomedial process is less developed than in *Lufengosaurus huenei* and *Yunnanosaurus xinwaensis*. A slight concavity occurs in the contact between the craniomedial process and the humeral ulnar condyle (Figure 5(A)). Distinct from sauropodomorphs more closely related to sauropods than *Melanorosaurus readi*, the ulnar craniolateral process is rounded and weakly developed, which results in the absence of a deep radial fossa bound by this process (Figure 5(C)). A convex olecranon process is present at the proximal end of the bone, which gives a sigmoid shape to its proximal margin, in lateral and medial views.

The ulnar shaft is quite slender, contrasting with those more robust seen in *Yunnanosaurus xinwaensis* and *Riojasaurus incertus*. On the craniomedial surface of the distal half of the bone, a tubercle for the radial-ulnar ligament is present (Figure 5(A)). In *Massospondylus carinatus* and *Antetonitrus ingenipes* that structure is very prominent (Cooper 1981; MCPhee et al. 2014), but this is not the case in CAPP/UFMSM 0002. The distal articular surface of the ulna is convex and covered by rugose areas, indicating *in vivo* cartilage covered portions (Remes 2008).

### 3.4. Radius

Both preserved radii are gracile and straight bones with expanded extremities (Figure 5(E-H)). Their general morphology resembles that of other early sauropodomorphs. The proximal articular surface is concave and craniocaudally enlarged. Its caudal corner is proximally larger

than the cranial. In proximal view, the medial edge is slightly concave, whereas the lateral is convex, resulting in a sub-ovoid shape. As parts of the cylindrical shaft of both radii are damaged, the cranial radial tubercle was not identified. The radial shaft is perpendicular to the plane of the proximal articulation, differing from the cranially projected shafts of *Antetonitrus ingenipes*, *Massospondylus carinatus*, and *Lufengosaurus huenei* (Remes 2008). In contrast with *Mussaurus patagonicus*, *Sefapanosaurus zastronensis*, *Aardonyx celestae*, (Otero et al. 2015), and some other sauropodomorphs, the radius lacks a proximodistally oriented ridge on the caudal margin of its distal end. The distal condyle is rounded in distal view and subequal (craniocaudally) in length to the proximal end. As in the ulna, a rugose surface covers the distal end of both radii.

### **3.5. Metacarpal V**

This element is preserved from the right manus (Figure 6). Its proximal end is transversely expanded, accounting for about 62% the length of the bone. This differs from the condition of several early sauropodomorphs, such as *Eoraptor lunensis*, *Thecodontosaurus antiquus*, *Efraasia minor*, and *Ruehleia bedheimensis*, where the proximal end of that metacarpal is considerably less expanded transversely. Metacarpal V of CAPP/UFMS 0002 is also transversely wider than deep in proximal view. The articular surface of the proximal end is broadly convex (Figure 6(A-B)) and, in proximal view, has a triangular shape. This is the typical pattern of the sauropodomorphs generally called “prosauropods” (Upchurch et al. 2007), as seen in *Plateosaurus englhardti*, *Massospondylus carinatus*, and *Lufengosaurus huenei*. On the other hand, several other sauropodomorphs (e.g., *Thecodontosaurus antiquus*, *Ruehleia bedheimensis*, *Seitaad ruessi*, *Sefapanosaurus zastronensis*) bear a flat proximal articular surface of metacarpal V.



A ridge, less evident than that of *Massospondylus carinatus* (Cooper 1981), is located on the dorsomedial surface of the proximal half of metacarpal V (Figure 6(A)). In medial and lateral view, the bone shows a dorsally concave and ventrally straight outline. In cross-section, the shaft is elliptical. There are no well-defined collateral ligament pits on the distal portion of the bone. However, a small tubercle is present on the dorsomedial surface of its distal portion (Figure 6(C)). The distal end is moderately expanded in relation to the shaft, with a width of 37% the length of the bone. As for the proximal end, the distal end is convex, wider than deep and circular in outline.

### 3.6. Ischium

The right ischium of CAPP/UFMS 0002 is partially preserved (Figure 7) and divided into two distinct portions (e.g., Otero and Pol 2013): a proximal dorsoventrally expanded plate, which comprises the medioventral lamina, iliac, and pubic peduncles, and a long and slender shaft that expands in the distal end.

The proximal surface of the iliac peduncle is subovoid and transversally larger than the triangular proximal surface of the pubic peduncle. Between them, there is a concave ischial acetabular fossa medially bound by a fractured bone wall (Figure 7(A)). In contrast to *Saturnalia tupiniquim* (Langer 2003), a strongly expanded acetabular margin is absent on the lateral surface of the iliac peduncle. A well-developed thin lamina starts from the ventral surface of the pubic peduncle and extends over the proximal third of the ischial shaft, forming the obturator plate, as in other saurischians (Langer and Benton 2006). The presence or absence of a notch separating the caudoventral end of that lamina from the ischial shaft is uncertain given its fractured condition (see Yates 2003c).

A longitudinal groove, medially bound by a transversely broad symphyseal ridge, extends from the dorsal surface of the iliac peduncle, and nearly reaches the midpoint of the

ischial shaft. At this point, the groove becomes shallow and then disappears. In *Guaibasaurus candelariensis*, this groove extends until close to the distal third of the shaft, and is medially delimited by a sharp, rather than transversely broad, symphyseal ridge (Langer et al. 2011). A lateral ridge (*sensu* Langer 2003) divides the dorsal from the lateral surfaces of the shaft, resulting in the characteristic triangular cross-section of this element in sauropodomorphs. The depth of the medial surface of the shaft is larger than the width of its dorsal surface (Figure 7(C)), whereas the opposite is observed in *Saturnalia tupiniquim*. The aforementioned lateral ridge extends longitudinally along the shaft, but deflects dorsally in its caudal portion, contributing to the dorsocaudal expansion of the distal end (Figure 7(C)). This deflection point is marked by a slight reduction of the dorsal width of the shaft. This pattern is also present in *Herrerasaurus ischigualastensis*, *G. candelariensis*, *S. tupiniquim*, and “core” early sauropodomorphs (Langer 2003). On the flat medial surface, there are two ridges bounding a longitudinal groove, the stronger one extending more distally (Figure 7(B)). According to Bittencourt et al. (2013), a similar arrangement is also present in the ischia of two indeterminate Triassic sauropodomorphs found in the municipality of Candelária (Rio Grande do Sul, Brazil), in the early sauropodomorph *Panphagia protos*, and in the massospondylid *Adeopapposaurus mognai*.

The ischial shaft expands gradually in depth from the middle to the distal end. However, the dorsal corner of the distal end differs from those more dorsally projected of *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al. 1999), *Mussaurus patagonicus* (Otero and Pol 2013), and *Saturnalia tupiniquim* (Langer 2003), resembling more the straight condition present in *Eucnemesaurus entaxonis* (McPhee et al. 2015b). The ventral margin of the distal end is slightly expanded, but not markedly concave as in *Eucnemesaurus entaxonis* (McPhee et al. 2015b) and *Coloradisaurus brevis* (Apaldetti et al. 2013). In distal view, the ischium is sub-ovoid, with a flat medial and a convex lateral margin, with the dorsoventral height more

than twice the lateromedial width (Figure 7(D)). This resembles the condition of *C. brevis*, *Massospondylus carinatus*, and *Plateosaurus engelhardti* (Yates 2003a; Apaldetti et al. 2013). In contrast, the distal ischial depth for the South American sauropodomorphs *Riojasaurus incertus*, *Adeopapposaurus mognai*, *Lessemsaurus sauropoides*, and *Mussaurus patagonicus* is less than twice the transverse width (Yates 2003c; Pol and Powell 2007; Martinez 2009; Otero and Pol 2013).

### 3.7. *Pes*

Only phalanges were recovered from the *pes* (Figure 8), including one proximal, two non-terminal, and three ungual elements from the left side. On the field, these phalanges were mostly disarticulated and not closely associated to the forelimb elements. Just one non-terminal phalanx was found articulated with its corresponding ungual. The dorsal margin of the proximal end of this non-terminal phalanx is convex (Figure 8(A)), lacking a dorsal process, suggesting its articulation with a metatarsal (or metacarpal in the case of manual elements). Thus, these two phalanges correspond to a digit with a single non-terminal phalanx, matching digit I, most likely from the *pes* due to the poorly developed flexor tubercle of the ungual (a condition also present in the other two indeterminate unguals) and their large size in comparison with the forelimb elements. In addition, the ungual articulated to the non-terminal phalanx is transversely compressed (Figure 8(J)), whereas the other two ungual are lateromedially expanded (Figure 8(L)). This discrepancy between the ungual of digit I and the other unguals is a common pattern of the foot among sauropodomorphs. The elements are assigned to the left *pes* due the larger proximal articular facet on the left side of the phalanges and the ventromedial sharp margin on the right side of the unguals (see Martinez 2009). This asymmetry reinforces their assignation to pedal elements, as manual unguals are more symmetrical.

The first phalanx of digit I is proximodistally elongated and quite slender (Figure 8(A)) as in *Pantydraco caducus*, *Unaysaurus toletinoi*, and *Jaklapallisaurus asymmetrica* (Novas et al. 2011) differing from those of sauropodomorphs such as *Plateosaurus engelhardti*, *Adeopapposaurus mognai*, and *Coloradisaurus brevis*, which are stouter. The slender morphology is also present in *Guaibasaurus candelariensis*, *Eoraptor lunensis*, and *Herrerasaurus ischigualastensis* (Novas 1994; Langer et al. 2010; Sereno et al. 2012), corresponding to the plesiomorphic condition for sauropodomorphs. Its distal end has an expanded plantar surface, with the lateral condyle slightly larger than the medial. Together, those condyles are wider at the plantar margin than dorsally. Well-defined and deep collateral ligament pits are present on the medial and lateral surfaces of the distal portion of the phalanx.

The position in the foot of the other two non-terminal phalanges is ambiguous. Their proximal articular surfaces are broader than those of the first phalanx of digit I. A proximal dorsal process is present in both elements (Figure 8(E-G)). Therefore, they do not correspond to the first phalanx of the respective digit. In proximal view, they have a subtriangular shape, with two distinct articular surfaces divided by a central ridge. The articular surface of the lateral distal condyle is larger than that of the medial distal condyle (Figure 8(F)). One of these non-terminal phalanges is incomplete, with only its proximal half preserved. The other complete phalanx is longer than broad and constricted at the mid-shaft (Figure 8(E)). The dorsal surface of its distal half bears an extensor depression and both proximal and distal ends are similar in width.

The ungual phalanx of digit I is extremely curved (Figure 8(I)), with almost the same length of the first phalanx of the same digit. In *Eoraptor lunensis* and *Pantydraco caducus*, the ungual element is shorter in length than the first phalanx of digit I (Galton and Kermack 2010; Sereno et al. 2012), whereas the inverse condition is present in other sauropodomorphs (Yates and Kitching 2003). The extremely curved shape of this element results in a distal

plantar surface that is almost parallel to the articular facets. This resembles the condition found, to a lesser extent, in *Adeopapposaurus mognai*, differing from that of *Coloradisaurus brevis* and *Guaibasaurus candelariensis*, both of which have a less curved ungual of pedal digit I. Only the proximal half of this bone is present in *Unaysaurus tolentinoi*, and its degree of curvature is unknown. The proximal end of ungual I is more transversely compressed than those of the other two preserved unguals. This morphology is observed in a number of other sauropodomorphs (e.g., *Unaysaurus tolentinoi*, *Plateosaurus engelhardti*, *Adeopapposaurus mognai*). A faint central ridge divides two articular facets in the proximal end (Figure 8(J)). The lateral is transversely and dorsoplantarly larger than the medial. Both lateral and medial surfaces, bear deep longitudinal collateral grooves, which extend from the ventral border of the proximal end, reaching the distal tip of the bone, but lack the proximal bifurcation seen in several other sauropodomorphs (Pol and Powell 2007). The plantar surface of the two indeterminate unguals are transversely broader than that of ungual I. The latter also differs from the complete indeterminate unguals in the shape of the distal tip, which is pointed in digit I and slightly rounded in the complete indeterminate ungual.

#### **4. Phylogenetic analysis**

##### ***4.1. Dataset and procedure***

The present phylogenetic analyses aims to assess the affinities of CAPP/UFMSM 0002 in relation to other early sauropodomorphs, based on a modified version of the data matrix of McPhee et al. (2015a). A new state was added to character 212, which refers to the presence of a rugose pit centrally located on the lateral surface of the deltopectoral crest of the humerus. It was originally proposed (Yates 2007), with two states: absent (0) or present (1); and a third subordinate state was added: present and distally located (2). This corresponds to the condition found in *Unaysaurus tolentinoi*, *Saturnalia tupiniquim* and CAPP/UFMSM

0002. The four characters proposed by Otero et al. (2015) were included and numbered 366, 367, 368, and 369. In addition, we included a new character (370), relative to the proportions of the first phalanx of pedal digit I. This correlates the phalanx length (at midpoint) in lateral view by its maximum height at the proximal end (also in lateral view). Specimens in which the ratio is near or above 2.4 were scored as (0), corresponding to the slender condition of early sauropodomorphs. A more robust condition (1) results from a ratio of 2.3 or less. Therefore, the present data matrix includes 370 characters and 55 operational taxonomic units (OTUs). An additional dataset with the inclusion of an isolated sauropodomorph ischium (MMACR PV 037-T) from the Botucaraí Hill site (municipality of Candelária-RS, Brazil) was also analyzed.

The phylogenetic analyses were performed with TNT v1.1 (Goloboff et al. 2008). All characters were equally weighted and 40 (8, 13, 19, 23, 40, 57, 69, 92, 102, 117, 121, 131, 144, 147, 149, 150, 157, 162, 167, 170, 177, 205, 207, 225, 230, 237, 245, 254, 257, 270, 283, 304, 310, 318, 338, 351, 354, 356, 361, and 365) were treated as additive (ordered) following the analysis of McPhee et al. (2015a). The most parsimonious trees (MPTs) were obtained via heuristic searches ('traditional search' mechanism). The applied parameters include 1,000 replicates of Wagner trees (with random addition sequence), tree bisection reconnection (TBR), and branch swapping (holding 10 trees save per replicate). Decay indices (Bremer support values) and bootstrap values (1,000 replicates) were also obtained with TNT v1.1 (Goloboff et al. 2008).

## **4.2. Results**

The first analysis (without MMACR PV 037-T) recovered 24 MPTs of 1,285 steps each (CI = 0.340; RI = 0.688) (Figure 9(A)). In all recovered MPTs, CAPP/UFMS 0002 is the sister-group of *Unaysaurus tolentinoi*, and both are nested within Plateosauridae, as the sister-group

of the genus *Plateosaurus*. The former relation is supported by state 2 of character 212 (presence of a pit on the distal portion of the lateral surface of the deltopectoral crest of the humerus) and state 1 of character 365 (femoral length between 200 and 399 mm). As the femora were not recovered in CAPP/UFMS 0002, the state of character 365 is tentatively inferred following the proportions of the preserved bones. There are six character states supporting Plateosauridae, but only one (character 281) could be scored for CAPP/UFMS 0002. Character 281 was proposed by Yates (2003c) as the transverse width of the conjoined distal ischial expansion in relation to their sagittal depth. In Plateosauridae, the transverse width is smaller than the sagittal depth, but the same condition is also found in some massopodans (*Yunnanosaurus huangi*, *Coloradisaurus brevis*). The present results differ from those of McPhee et al. (2015a) in that *Ruehleia bedheimensis*, Plateosauridae, and Massopoda do not form a trichotomy in the consensus tree, as *R. bedheimensis* is consistently placed outside of Plateosauria, as in some other previous studies (e.g., Yates 2007; Apaldetti et al. 2011). Also, Massospondylidae forms the sister-group of a trichotomy that includes *Y. huangi*, a node holding *Seitaad ruessi* plus *Jingshanosaurus xinwaensis*, and Anchisauria, and *Anchisaurus polyzelus* is basal to *Mussaurus patagonicus* and “other sauropodomorphs”, instead of forming an unresolved trichotomy as in McPhee et al. (2015a).

The second analysis (including MMACR PV 037-T), also recovered 24 MPTs of 1,285 steps each (CI = 0.340; RI = 0.688). In the consensus tree (Figure 9(B)), MMACR PV 037-T is placed in a trichotomy with *Unaysaurus tolentinoi* and CAPP/UFMS 0002. The same two characters that support the node with *U. tolentinoi* and CAPP/UFMS 0002 in the first analysis also support this node. However, only character state 365 is coded to MMACR PV 037-T, based on the estimated size of its femur.

The new character (370) has a congruent distribution among OTUs of the two strict consensus trees. State “0” (slender first phalanx of the digit one of the pes) is plesiomorphic

and present in *Unaysaurus tolentinoi*, CAPPA/UFSM 0002, and all non-plateosaurian taxa, among sauropodomorphs. The more robust shape (state “1”) occurs in *Plateosaurus* and massopodans. Considering that the increase in the robustness of this digit could be linked to the increase in body size, this is not a surprising result. Indeed, the small anchisaurian *Anchisaurus polyzelus* apparently has a relatively slender first phalanx of pedal digit I, but this was not coded in our analysis as this phalanx is partially covered by matrix, precluding a precise measurement. Yet, the robust condition is evident in closely related taxa.

## 5. Discussion

### 5.1. Biostratigraphic significance

During the late Norian, sauropodomorphs became far more abundant than any other large herbivores in terrestrial faunas (Benton 1983; Benton et al. 2014). However, the evolutionary period between that scenario and the earliest sauropodomorphs from the late Carnian is still poorly understood (Benton 1983; Ezcurra 2010). This scarcity of knowledge is mainly related to the meager sauropodomorph record in this time interval (corresponding to the early Norian), so far only comprising the European *Plateosaurus gracilis* (Von Huene 1908; Yates 2003c) and possibly the South American *Unaysaurus tolentinoi* (Leal et al. 2004), both members of Plateosauridae.

Although the early Norian age of *U. tolentinoi* it is usually accepted (Novas 2009; Ezcurra 2010; Irmis 2011; Langer 2014), a number of aspects need further consideration. Its holotype and unique specimen (UFSM 11069) comes from the Água Negra site, São Martinho da Serra-RS, Brazil. Leal et al. (2004) attributed this outcrop to the Caturrita Formation, but in the absence of absolute dating, the age of this unit is based on biostratigraphic data alone. At the Botucaraí Hill site, the Caturrita Formation bears the dicynodont genus *Jachaleria* (Schultz et al. 2000; Langer et al. 2007), which also occurs in the La Chilca Locality at the



base of the Los Colorados Formation, Argentina (Bonaparte 1966; 1997). Martinez et al. (2011) dated the base of the *Jachaleria* Biozone in Argentina as  $225.9 \pm 0.9$  Ma, and magnetostratigraphy dating of the Los Colorados Formation (Kent et al. 2014) yielded an age span of 227 to 213 Ma. Considering that only the basal portion of the Los Colorados Formation has yielded record of *Jachaleria* (Bonaparte 1997), it is possible that the *Jachaleria* biozone is early Norian in age. . However, the problem of correlating the type-locality of *U. tolentinoi* to the *Jachaleria*-bearing Botucaraí Hill (or to any other site of the Caturrita Formation) is that it is yet to yield any additional fossil vertebrates. This scenario is further complicated by other lines of evidence favoring a younger age for some sites of the Caturrita Formation. Abdala and Ribeiro (2010) suggest a late Norian-Rhaetian age for the *Riograndia* Assemblage-Zone, due to the presence of derived tritheledontid and brasilodontid cynodonts (Bonaparte et al. 2001; 2003). In addition, the upper levels of the Linha São Luiz site (an outcrop ascribed to the Caturrita Formation) were recently considered as Rhaetian or Lower Jurassic in age, based on new data from fossil plants, paleoinvertebrates, and ichnofossils (Silva et al. 2012; Barboni and Dutra 2013; Rohn et al. 2014). Thus, the Caturrita Formation may include sites with different ages across a relatively broad (early Norian to Early Jurassic) temporal range, so that the age of *U. tolentinoi* is, in fact, poorly constrained.

The present phylogenetic results and the compatible morphology of CAPP/UFMS 0002 and *Unaysaurus tolentinoi*, support the correlation between the Wachholz and Água Negra sites. Recently, the Wachholz site was correlated to the Botucaraí Hill site based on the congruent morphology of two ischia from those localities (Müller et al. 2015a). As the Botucaraí Hill site has yielded *Jachaleria* (Araújo and Gonzaga 1980) from the same level that produced the sauropodomorph specimens (MMACR PV 037-T; UFRGS-PV-0761-T) (Bittencourt et al. 2013), Müller et al. (2015a) suggested an early Norian age to the Wachholz site. In this context, CAPP/UFMS 0002 provides the first reliable connection between the

Água Negra and the Botucaraí Hill sites (Figure 10). Indeed, the second phylogenetic analysis performed here bounds *U. tolentinoi*, CAPP/UFMS 0002, and MMACR PV 037-T into a trichotomy. This is enhanced by the presence of a notch between the medioventral lamina and the ventral margin of the ischial shaft of MMACR PV 037-T (Bittencourt et al. 2013), that may represent a plateosaurid trait.

The biostratigraphic framework (Figure 10) presented above is the first to include the Água Negra site, and supports previous works favoring an early Norian age for *U. tolentinoi* (Novas 2009; Ezcurra 2010; Irmis 2011; Langer 2014). This age means that *U. tolentinoi* lived just before the first (late Norian–Raethian) global radiation of dinosaurs (Figure 11). After that, sauropodomorphs became much more abundant (Figure 11), reached a wide geographical distribution, and substantially increased their body size (Galton and Upchurch 2004; Upchurch et al. 2004; Irmis 2011). Indeed, the estimated femoral length of *U. tolentinoi* (UFMS 11069) and CAPP/UFMS 0002 is between 300 and 350 mm. Carnian forms have smaller femora: *Saturnalia tupiniquim* = 157 mm (Langer 2003) and *Pampadromaeus barberenai* = 142 mm (Müller et al. 2015b); whereas sauropodomorphs from the late Norian upper portions of the Los Colorados Formation (Kent et al. 2010) bear larger femora: *Coloradisaurus brevis* = 500 mm (Apaldetti et al. 2013) and *Riojasaurus incertus* = 608 mm (Carrano 2006). Therefore, the body size of *U. tolentinoi* and CAPP/UFMS 0002 is also intermediate between those of Carnian and late Norian sauropodomorphs (Figure 11(A)).

## **5.2. CAPP/UFMS 0002 and *Unaysaurus tolentinoi***

Some skeletal parts are preserved both in CAPP/UFMS 0002 and in the holotype of *Unaysaurus tolentinoi* (UFMS 11069). These include parts of the trunk vertebrae, forelimb, and pedal phalanges. The bone elements of CAPP/UFMS 0002 are 30% larger than those of UFMS 11069, but there are few clear differences between both specimens. The centra of the

trunk vertebrae of UFSM 11069 are more lateromedially compressed than those of CAPP/UFM 0002, but (as mentioned above) this seems more likely the result of different taphonomic processes. Another putative difference is the form of the medial margin of the proximal end of the ulna. The sigmoid crest seen in UFSM 11069 is absent in CAPP/UFM 0002. In addition, the proximal articulation of the ulna is transversally convex in UFSM 11069, but concave in CAPP/UFM 0002. This produces a larger articular area with the ulnar condyle of the humerus in UFSM 11069. However, the proximal end of the ulna is crushed in UFSM 11069, and such differences should also be treated with caution.

There are also peculiar similarities between the specimens. Both share a marked flat humeral head in cranial/caudal views, a trait also present in *Plateosaurus* spp and *Saturnalia tupiniquim* (Remes 2008; McPhee et al. 2015a). Also, the position of the pit distal to the deltopectoral crest on the lateral surface of the humerus is shared only with *S. tupiniquim*. Among plateosaurids, both specimens are the only with a quite slender first phalanx of pedal digit I.

The sharing of several morphological traits clearly points towards the referral of CAPP/UFM 0002 to *Unaysaurus tolentinoi*. However, we refrain from formally suggesting so because there are, indeed, few comparable elements. Moreover, more complete specimens (CAPP/UFM 0001) collected from the Wachholz site are still to be prepared and described. These may correspond to the same taxon as CAPP/UFM 0001 and will surely provide a better basis for comparison with *U. tolentinoi*.

## 6. Conclusions

The specimen described here possesses a set of morphological characters shared with typical “prosauropods”, such as a concave caudal margin of the dorsal neural spines, a broadly convex proximal articular surface of the metacarpal V, and the distal end of the ischium twice

deeper than wider. However, it also retains some plesiomorphic features, such as the slender digit I of the foot. The performed phylogenetic analysis suggests that CAPP/UFMS 0002 is closely related to the south Brazilian plateosaurid *Unaysaurus tolentinoi*. Such affinity supports a biostratigraphic framework that assigns an early Norian age to the type locality of *U. tolentinoi*, placing *U. tolentinoi* in a unique position on the evolutionary history of sauropodomorphs. Future studies of more complete specimens (CAPP/UFMS 0001) from the Wachholz site (Müller et al. 2015a) will surely clarify the relationships between CAPP/UFMS 0002 and *U. tolentinoi*, as there are a modest number of comparable elements between them.

### **Acknowledgements**

We are grateful to the curators Ana Maria Ribeiro (FZB/RS), Átila Augusto Stock da Rosa (UFMS), Carlos Nunes Rodrigues (MMACR), Cesar Leandro Schultz (UFRGS), Marco Brandalise de Andrade (PUCRS), and Sérgio Furtado Cabreira (ULBRA) for allowing the access to the specimens under their care. We also thank Mr. Dilo Wachholz (Agudo, Brazil) and family for allowing access to their property to excavate the specimen herein described. The comments and suggestions of Alejandro Otero and Blair W. McPhee greatly improved the quality of this manuscript.

### **Funding**

This work was supported by a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) scholarship for RTM, by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; research grant to SDS, process number 301801/2012-6) and by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP; grant number 2014/03825-3 to MCL).

## References

- Abdala F, Ribeiro AM. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 286:202–217.
- Allain R, Aquesbi N. 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas.* 30:345–424.
- Andreis RR, Bossi GE, Montardo DK. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul – Brasil [The group Rosário do Sul (Triassic) in Rio Grande do Sul – Brazil]. In: Congresso Brasileiro de Geologia. 31. Bal. Camboriú, Anais. Bal. Camburiú (SC): Soc. Brás. Geol.; p. 659–673.
- Apaldetti C, Pol D, Yates AM. 2013. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology.* 56:277–301.
- Apaldetti C, Martínez RN, Alcober OA, Pol D. 2011. A New Basal Sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes- El Carrizal Basin), Northwestern Argentina. *PLoS One.* 6:e26964.
- Araújo DC, Gonzaga TD. 1980. Uma nova especie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triassico do Brasil [A new species of *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) from the Triassic of Brazil]. In: Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía / I Congresso Latinoamericano de Paleontología Buenos Aires; p. 159–174.
- Barboni R, Dutra TL. 2013. New 'flower' and leaves of bennettitales from southern Brazil and their implication in the age of the lower Mesozoic deposits. *Ameghiniana.* 50:14–32.

- Benton MJ. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *The Quarterly Review of Biology*. 58:29–55.
- Benton MJ, Forth J, Langer MC. 2014. Models for the Rise of the Dinosaurs. *Current Biology*. 24:87–95.
- Bittencourt SJ, Da-Rosa AAS, Schultz CL, Langer MC. 2013. Dinosaur remains from the 'Botucaraí Hill' (Caturrita Formation), Late Triassic of south Brazil, and their stratigraphic context. *Hist Biol*. 25:81–93.
- Bittencourt SJ, Leal LA, Langer MC, Azevedo SAK. 2012. An additional basal sauropodomorph specimen from the Upper Triassic Caturrita Formation, southern Brazil, with comments on the biogeography of plateosaurids. *Alcheringa*. 36:269–278.
- Bonaparte JF. 1966. Una nueva 'fauna' triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia, Dicynodontia); consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*. 4:243–296.
- Bonaparte JF. 1997. *El Triásico de San Juan-La Rioja, Argentina y sus dinosaurios*. Buenos Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'.
- Bonaparte JF, Ferigolo J, Riberito AM. 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *Natl Sci Mus Monogr*. 15:89–109.
- Bonaparte JF, Ferigolo J, Riberito AM. 2001. A primitive late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*. 44:623–635.
- Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL, Rubert R. 2003. The sister group of Mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Rev Bras Paleontol*. 5:5–27.
- Brochu CA. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *J Vertebr Paleontol*. 16:49–62.

- Cabreira SF, Schultz CL, Bittencourt JS, Soares MB, Fortier DC, Silva LR, Langer MC. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. *Naturwissenschaften*. 98:1035–1046.
- Carrano MT. 2006. Body-size evolution in the Dinosauria. In: Carrano MT, Gaudin Tj, Blob RW, Wible JR, editors. *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. p. 225–268.
- Cerda IA, Carabajal AP, Salgado L, Coria RA, Reguero MA, Tambussi CP, Moly JJ. 2012. The first record of sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften*. 99:83–87.
- Cooper MR. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occas Pap Nat Mus Monumen Rhodesia Ser B*. 6:689–840.
- Ezcurra MD. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *J Syst Palaeontol*. 8:371–425.
- Galton PM, Upchurch P. 2004. Prosauropoda. In: Weishampel DB, Upchurch P, Osmólsca H, editors. *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley, CA: University of California Press. p. 232–258.
- Galton PM, kermack D. 2010. The anatomy of *Pantyraco caducus*, a very basal sauropodomorph dinosaur from the Rhaetian (Upper Triassic) of South Wales, UK. *Revue de Paléobiologie*. 29:341–404.
- Gauthier JA. 1986. Saurischian monophyly and the origins of birds. *Memoir of the Californian Academy of Sciences*. 8:1–55.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24:774–786.

- Gradstein F, Ogg J, Schmitz M, Ogg G. 2012. The Geological Time Scale 2012. Elsevier.
- Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldber 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.
- Irmis RB. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *J Vertebr Paleontol.* 27:350–361.
- Irmis RB. 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth Environ Sci Trans R Soc (Edinburgh).* 101:397–426.
- Kent DV, Malnis PS, Colombi CE, Alcober OA, Martínez RN. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetochronology of the Los Colorados Formation (Argentina). *P Natl Acad Sci.* 111:7958–7963.
- Knoll F. 2010. A primitive sauropodomorph from the upper Elliot Formation of Lesotho. *Geol Mag.* 147:814–829.
- Langer MC. 2003. The pelvic and hindlimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios.* 23:1–40.
- Langer MC. 2014. The origins of Dinosauria: much ado about nothing. *Palaeontology.* 57:469–478.
- Langer MC, Benton MJ. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *J Syst Palaeontol.* 4:309–358.
- Langer MC, Bittencourt JS, Schultz CL. 2011. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. *Earth Environ Sci Trans R Soc (Edinburgh).* 101:301–332.



- Langer MC, Abdala F, Richter M, Benton MJ. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of Southern Brazil. *Acad Sci Paris Sci Terre et Planetnè..* 329:511–517.
- Langer MC, Ribeiro AM, Schultz CL, Ferigolo J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. *BullAMMus Nat Hist Sci.* 41:201–218.
- Langer MC, Ezcurra MD, Bittencourt JS, Novas FE. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews.* 85:55–110.
- Leal LA, Azevedo SAK, Kellner AWA, Da-Rosa AAS. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa.* 690:1–24.
- Mannion PD, Upchurch P, Carrano MT, Barret PM. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews.* 86:157–181.
- Martínez RN. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *J Vertebr Paleontol.* 29:142–164.
- Martínez RN, Alcober OA. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS One.* 4:e4397.
- Martínez RN, Sereno PC, Alcober OA, Colombi CE, Renne PR, Montañez IP, Currie BS. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science.* 331:201–210.
- McPhee BW, Yates AM, Choiniere JN, Abdala F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. *Zool J Linn Soc-Lond.* 171:151–205.

- McPhee BW, Bonnan MF, Yates AM, Neveling J, Choiniere JN. 2015a. A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary? *Scientific reports*. 5.
- McPhee BW, Choiniere JN, Yates AM, Viglietti PA. 2015b. A second species of *Eucnemesaurus* Van Hoepen, 1920 (Dinosauria, Sauropodomorpha): new information of the diversity and evolution of the sauropodomorph fauna of South Africa's lower Elliot Formation (latest Triassic). *J Vertebr Paleontol*. 29.
- Müller RT, Da-Rosa AAS, Silva LR, Aires ASS, Pacheco CP, Pavanatto AEB, Dias-da-Silva S. 2015a. Wachholz, a new exquisite dinosaur-bearing fossiliferous site from the Upper Triassic of southern Brazil. *J S Am Earth Sci*. 61:120–128.
- Müller RT, Langer MC, Cabreira SF, Dias-da-Silva S. 2015b. The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil. *Hist Biol*. Online-first.
- Novas FE. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*. 35:51–62.
- Novas FE. 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *J Vertebr Paleontol*. 13:400–423.
- Novas FE. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Bloomington: Indiana University Press.
- Novas FE, Ezcurra MD, Chatterjee S, Kuttu TS. 2011. New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. *Earth Environ Sci Trans R Soc (Edinburgh)*. 101:333–349.
- Otero A, Pol D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *J Vertebr Paleontol*. 33:1138–1168.

- Otero A, Krupandan E, Pol D, Chinsamy A, Choiniere J. 2015. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zool J Linn Soc-Lond.* 174:589–634.
- Owen R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. Reports of the British Association for the Advancement of Science. 11:60–204.
- Peyre de Fabrègues C, Allain R, Barriel V. 2015. Root causes of phylogenetic incongruence observed within basal sauropodomorph interrelationships. *Zool J Linn Soc-Lond.* 175:569–586.
- Pol D, Powell JE. 2007. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina. *Spec Pap Palaeontol.* 77:223–243.
- Remes K. 2008. Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): osteology, myology and function [thesis]. Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Rohn R, Dutra TL, Cabral MVB. 2014. Conchostráceos como evidência de níveis jurássicos na Formação Caturrita, Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brasil. *Geologia USP, Série Científica.* 14:3–20.
- Rowe TB, Sues HD, Reisz RR. 2011. Dispersal and diversity in the earliest North American sauropodomorph dinosaurs, with a description of a new taxon. *P Roy Soc Lon B Bio.* 278:1044–1053.
- Schultz CL, Scherer CMS, Barberena MC. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências.* 30:495–498.
- Seeley HG. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *P Roy Soc Lon B Bio.* 43:165–171.

- Sereno PC. 1989. Prosauropod monophyly and basal sauropodomorph phylogeny. *J Vertebr Paleontol.* 9:38A.
- Sereno PC, Martínez RN, Alcober OA. 2012. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *J Vertebr Paleontol.* 32(Suppl. 1):83–179.
- Sereno PC, Forster CA, Rogers RR, Monetta AM. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria. *Nature.* 361:64–66.
- Sertich JJW, Loewen MA. 2010. A new basal sauropodomorph dinosaur from the Lower Jurassic Navajo Sandstone of southern Utah. *PLoS One.* 5:e9789.
- Silva RC, Barboni R, Dutra TL, Godoy MM, Binotto RB. 2012. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. *J S Am Earth Sci.* 39:16–23.
- Upchurch P, Barrett PM, Galton PM. 2007. A phylogenetic analysis of basal Sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. *Spec Pap Palaeontol.* 77:57–90.
- Upchurch P, Barrett PM, Dodson P. 2004. Sauropoda. In: Weishampel DB, Upchurch P, Osmólska H, editors. *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley, CA: University of California Press. p. 259–322.
- Von Huene F. 1908. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. *Geologische und paläontologische Abhandlungen, Supplement.* 1:1–419.
- Von Huene F. 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monogr Geol Palaeontol Ser.* 1(4):1–361.
- Wedel MJ, Cifelli RL, Sanders RK. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontol Pol.* 45:343–388.

- Wildner W, Ramgrab GE, Lopes RC, Iglesias CMF. 2006. Mapa geológico do estado do Rio Grande do Sul, escala 1:175.000, Rio Grande do Sul. Brasília: Serviço Geológico do Brasil (CPRM).
- Yates AM. 2003a. A new species of the primitive dinosaur, *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *J Syst Palaeontol.* 1:1–42.
- Yates AM. 2003b. A definite prosauropod dinosaur from the lower Elliot Formation (Norian: Upper Triassic) of South Africa. *Palaeontologia Africana* 39:63–68.
- Yates AM. 2003c. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology.* 46:317–337.
- Yates AM. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Spec Pap Palaeontol.* 77:9–55.
- Yates AM. 2012. Basal Sauropodomorpha: The “Prosauropods”. In: Brett-Surman MK, Holtz TR, Farlow JON, editors. *The Complete Dinosaur*. 2nd ed. Indiana: Indiana University Press. p. 425–444.
- Yates AM, Kitching JW. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *P Roy Soc Lon B Bio.* 270:1753–1758.
- Yates AM, Boonan MF, Chinsamy A, Blackbeard MG. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *P Roy Soc Lon B Bio.* 277:787–794.
- Yates AM, Wedel, MJ, Bonnan MF. 2012. The early evolution of postcranial skeletal pneumaticity in sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontol Pol.* 57:85–100.
- Zerfass H, Sander A, Flores AF. 2007. Agudo, Folha SH.22-V.C.V, escala 1:100.000, Rio Grande do Sul. Brasília: Serviço Geológico do Brasil (CPRM).

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 South western Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sediment Geol.* 161:85–105.

Zhang Y, Yang Z. 1995. A new complete osteology of prosauropod in Lufeng Basin, Yunnan China: *Jingshanosaurus*. Kunming: Yunnan Publishing House of Science and Technology.

## Appendix 1

### Additional character description and codification

**370.** Division of the length of the first phalanx of the digit I of the foot (at the midpoint) by the maximum height of the proximal end: 2.4 or more (0); 2.3 or less (1).

*Euparkeria* (?), *Crurotarsi* (?), *Marasuchus* (?), *Aardonyx* (?), *Adeopapposaurus* (1), *Anchisaurus* (?), *Antetonitrus* (?), *Barapasaurus* (1), *Blikanasaurus* (1), *Cetiosaurus* (?), *Chindesaurus* (?), *Chromogisaurus* (?), *Coloradisaurus* (1), *Efraasia* (?), *Eoraptor* (0), *Eucnemesaurus* (?), *Glacialisaurus* (?), *Gongxianosaurus* (?), *Guaibasaurus* (0), *Herrerasaurus* (0), *Isanosaurus* (?), *Jingshanosaurus* (1), *Leoneosaurus* (?), *Lessemsaurus* (?), *Leyesaurus* (1), *Lufengosaurus* (1), *Mamenchisaurus* (?), *Massospondylus* (1), *Melanorosaurus* (?), *Mussaurus* (1), Neosauropoda (1), Neotheropoda (?), *Omeisaurus* (?), *Ornithischia* (?), *Panphagia* (?), *Pantydraco* (0), *Patagosaurus* (?), *Plateosaurus engelhardti* (1), *Plateosaurus gracilis* (1), *Plateosauravus* (?), *Pulanesaura* (?), *Riojasaurus* (1), *Ruehleia* (?), *Saturnalia* (?), *Seitaad* (?), *Shunosaurus* (?), *Silesaurus* (?), *Spinophorosaurus* (?), *Staurikosaurus* (?), *Tazoudasaurus* (?), *Thecodontosaurus* (0), *Unaysaurus* (0), *Vulcanodon* (1), *Yunnanosaurus* (1), CAPPA/UFSM 0002 (0), MMACR PV 037-T (?).

**Appendix 2**

**Full coding to CAPP/UFMS 0002 and MMACR PV 037-T**

CAPP/UFMS 0002

??  
??1?0??0?11?0?1?0000?0000?  
00?01??11?02????00????????????????????????????  
????????????????????????11??10111??  
?????????????????????01?00??????10???

MMACR PV 037-T

??  
??  
??  
?????????????????????1?11??10111??  
????????????????????????????????????1?????

**Figure captions**

Figure 1. A, map of the Agudo area, Rio Grande do Sul, Brazil, showing the location of the Wachholz site. Surface distribution of geological units according to Zerfass et al. (2007). B, outline of CAPP/UFMS 0002, showing the preserved bones.

Figure 2. CAPP/UFMS 0002, photographs of trunk vertebrae. A, first to eleventh trunk vertebrae in lateral view. B, first trunk vertebra in cranial view. C, sixth trunk vertebra in

lateral view. D, ninth trunk vertebra in ventral view. E-F, second trunk vertebra in (E) lateral and (F) ventral views. G, third trunk vertebra in lateral view. Abbreviations in the text.

Figure 3. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of trunk vertebrae. A-D, seventh vertebra in (A) lateral, (B) caudal, (C) dorsal, and (D), ventral views. E-H, eighth vertebra in (E) lateral, (F) dorsal, (G) cranial, and (H), caudal views. Abbreviations in the text.

Figure 4. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of the left humerus in (A) cranial, (B) caudal, (C) lateral, and (D) proximal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.

Figure 5. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of the left forearm. A-D ulna in (A) medial, (B) lateral, (C) proximal, and (D) distal views. E-H, radius in (E) medial, (F) lateral, (G) proximal, and (H) distal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.

Figure 6. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of right metacarpal V in (A) dorsal (B) ventral, (C) medial, and (D) proximal views. Abbreviations in the text.

Figure 7. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of right ischium in (A) lateral, (B) medial, (C) dorsal, and (D) distal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.

Figure 8. CAPP/UFMSM 0002, photographs and drawings of left pedal phalanges. A-D, first phalax of digit I in (A) dorsal, (B) proximal, (C) lateral, and (D) distal views. E-H,



indeterminate phalanx in (E) dorsal, (F) proximal, (G) lateral, and (H) distal views. I-J, ungual phalanx of digit I in (I) lateral and (J) proximal views. K-L, indeterminate ungual phalanx in (K) lateral and (L) proximal views. Abbreviations in the text.

Figure 9. Results of phylogenetic analyses. A, abbreviated strict consensus tree of the first analysis depicting the phylogenetic position of CAPPA/UFSM 0002. B, abbreviated strict consensus tree of the second analysis depicting the phylogenetic position of CAPPA/UFSM 0002 and MMACR PV 037-T. Numbers below nodes represent Bremer support values (left) higher than 1 and Bootstrap values (right) higher than 50%. Clade names follow McPhee et al. (2015).

Figure 10. Map of the central Rio Grande do Sul, Brazil, showing the sauropodomorph-bearing localities of the Caturrita Formation. Surface distribution of geological units follows Wildner et al. (2006).

Figure 11. Age of Caturrita Formation sauropodomorphs and evolutionary patterns of the group through Late Triassic and Early Jurassic (Timescale from Gradstein et al. 2012). A, sauropodomorphs body size evolution (from Irmis 2011). B, Convex hull geographic range maps for sauropodomorphs (data from the *Paleobiology Database*).

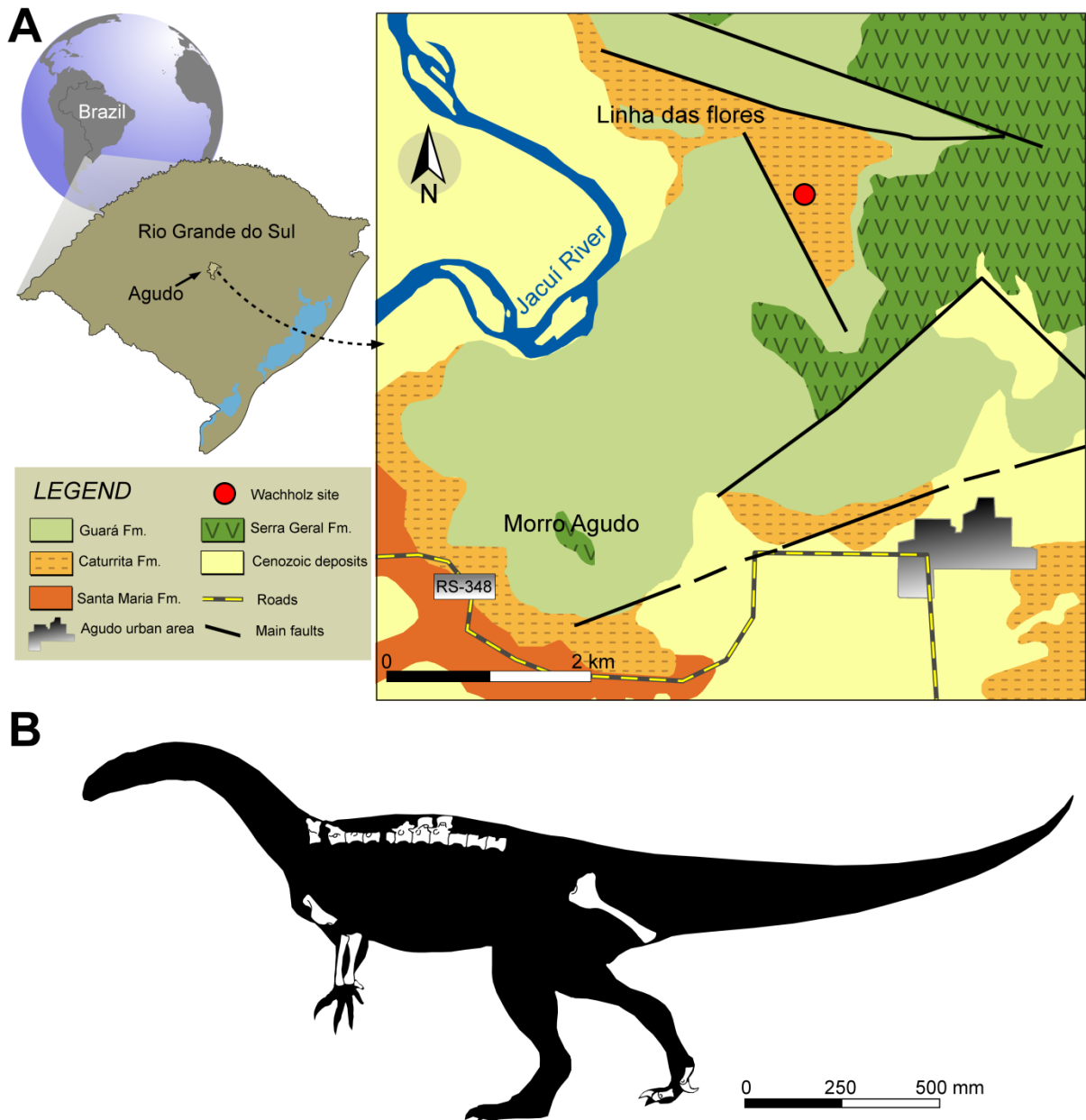


Figure 1. A, map of the Agudo area, Rio Grande do Sul, Brazil, showing the location of the Wachholz site. Surface distribution of geological units according to Zerfass et al. (2007). B, outline of CAPP/UFMS 0002, showing the preserved bones.

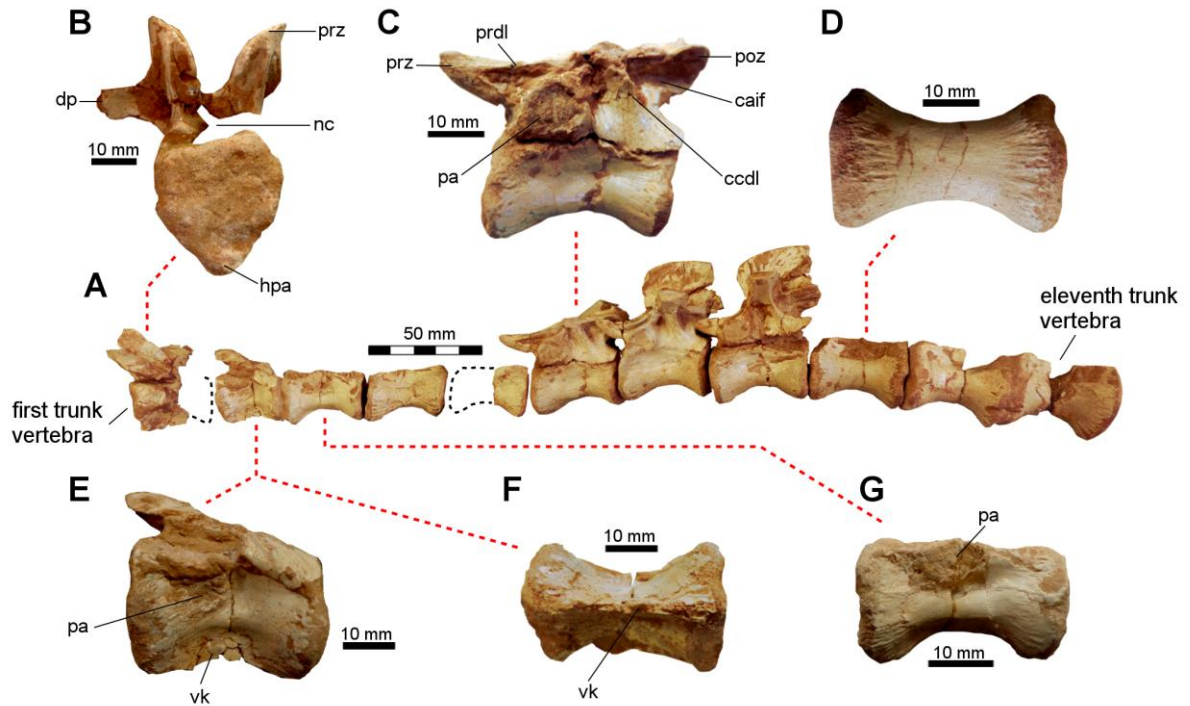


Figure 2. CAPP/UFMSM 0002, photographs of trunk vertebrae. A, first to eleventh trunk vertebrae in lateral view. B, first trunk vertebra in cranial view. C, sixth trunk vertebra in lateral view. D, ninth trunk vertebra in ventral view. E-F, second trunk vertebra in (E) lateral and (F) ventral views. G, third trunk vertebra in lateral view. Abbreviations in the text.

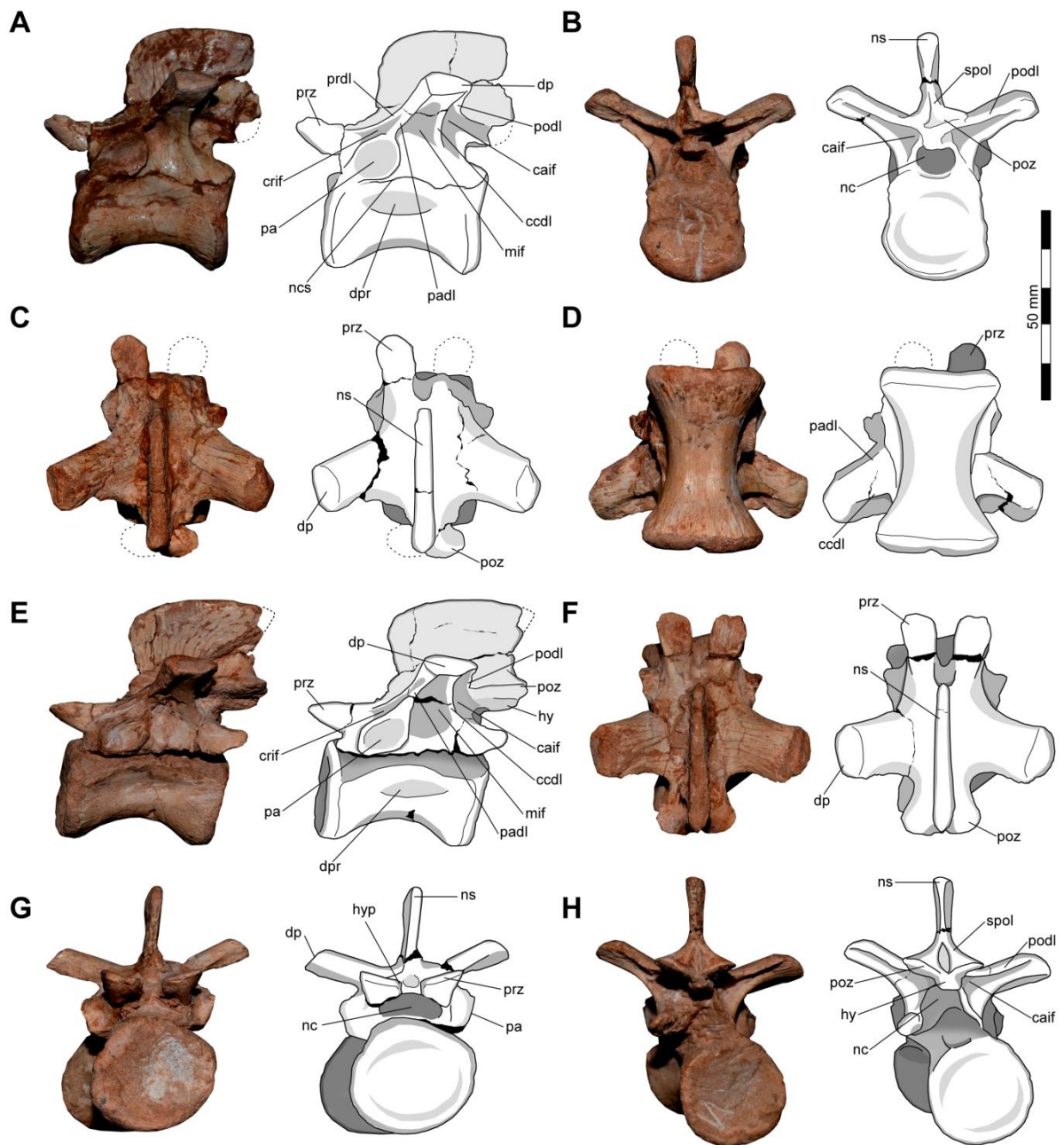


Figure 3. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of trunk vertebrae. A-D, seventh vertebra in (A) lateral, (B) caudal, (C) dorsal, and (D), ventral views. E-H, eighth vertebra in (E) lateral, (F) dorsal, (G) cranial, and (H), caudal views. Abbreviations in the text.

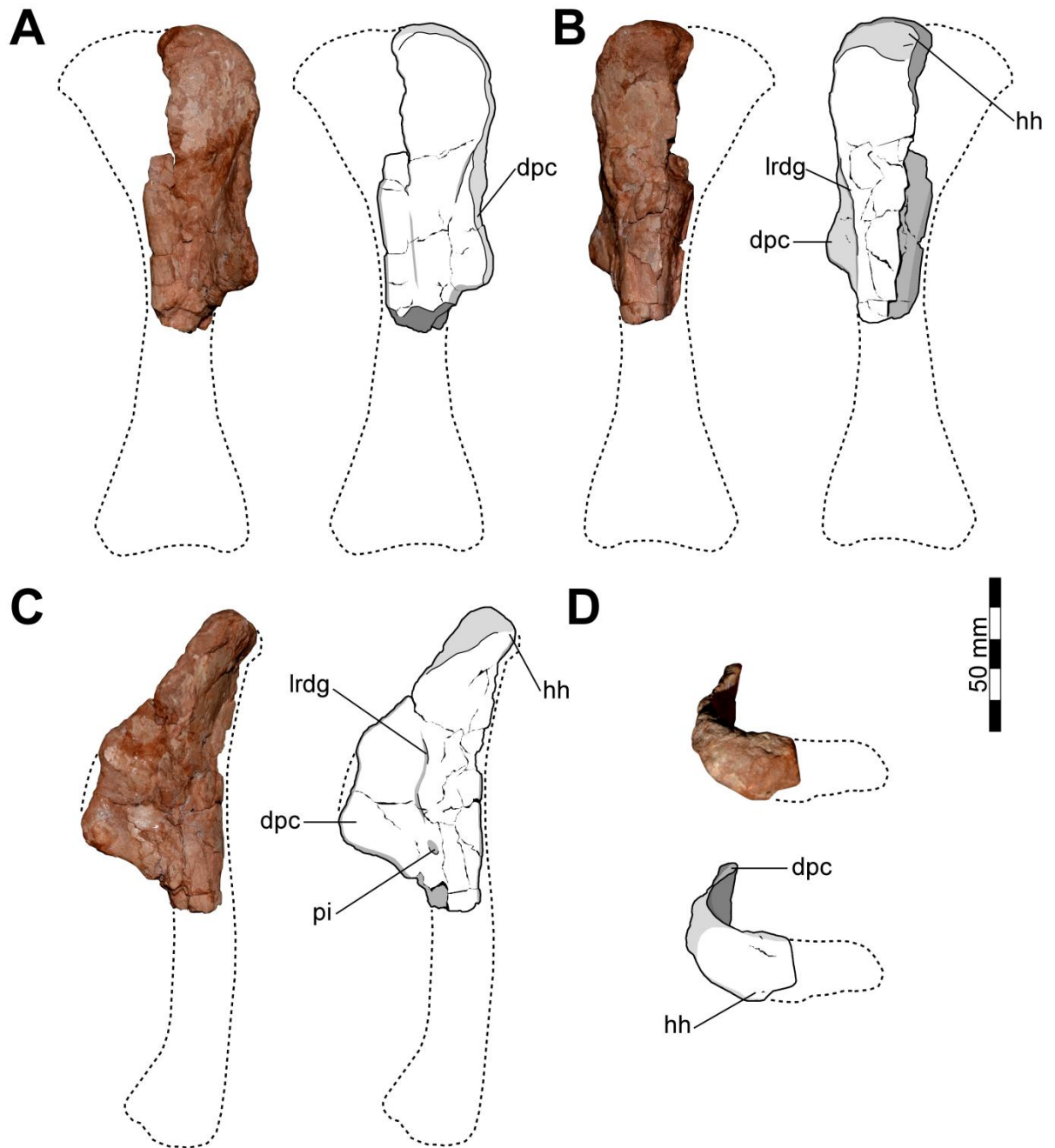


Figure 4. CAPP/UFMS 0002, photographs and drawings of the left humerus in (A) cranial, (B) caudal, (C) lateral, and (D) proximal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.

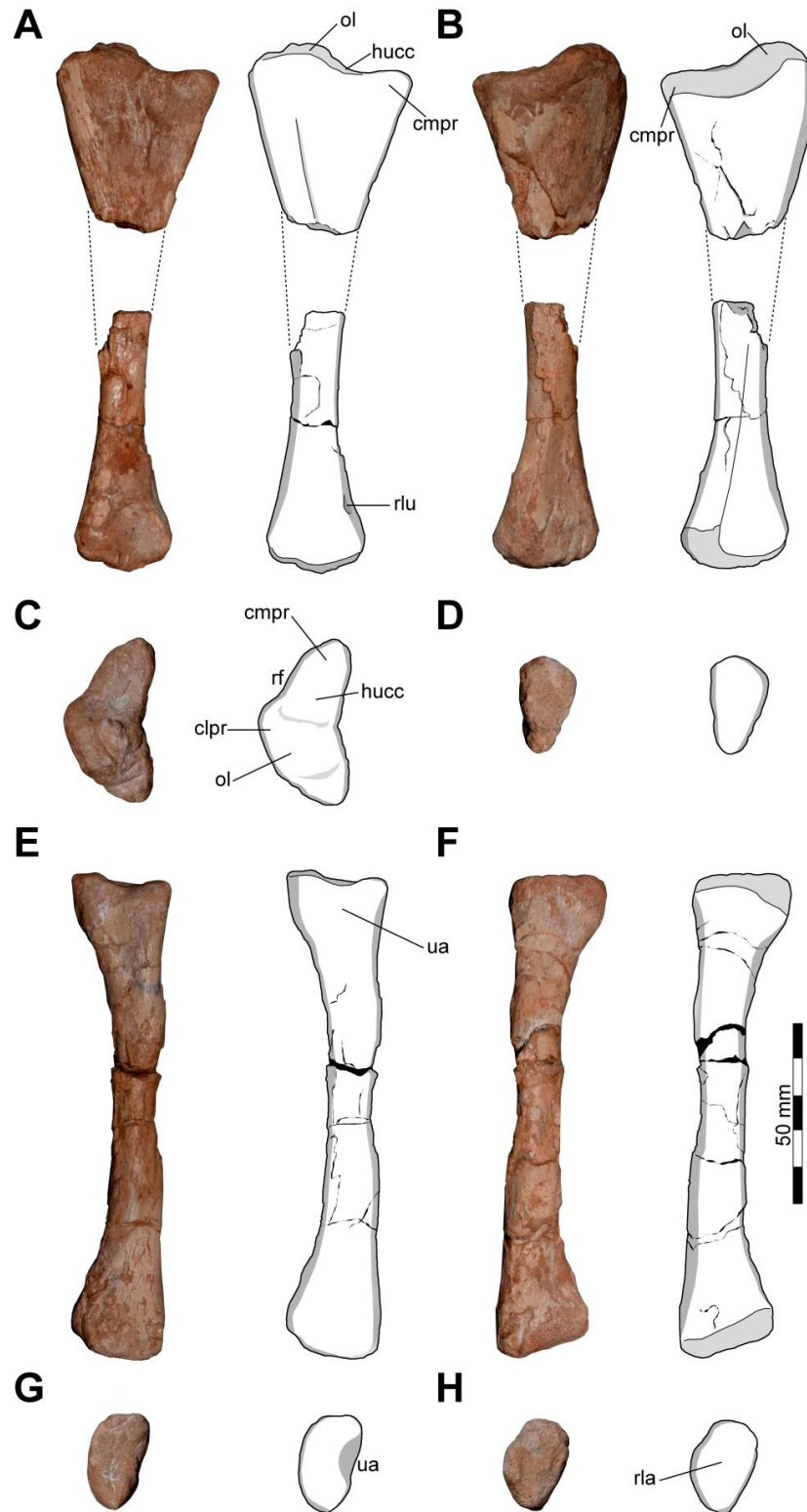


Figure 5. CAPPA/UFSM 0002, photographs and drawings of the left forearm. A-D ulna in (A) medial, (B) lateral, (C) proximal, and (D) distal views. E-H, radius in (E) medial, (F) lateral, (G) proximal, and (H) distal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.



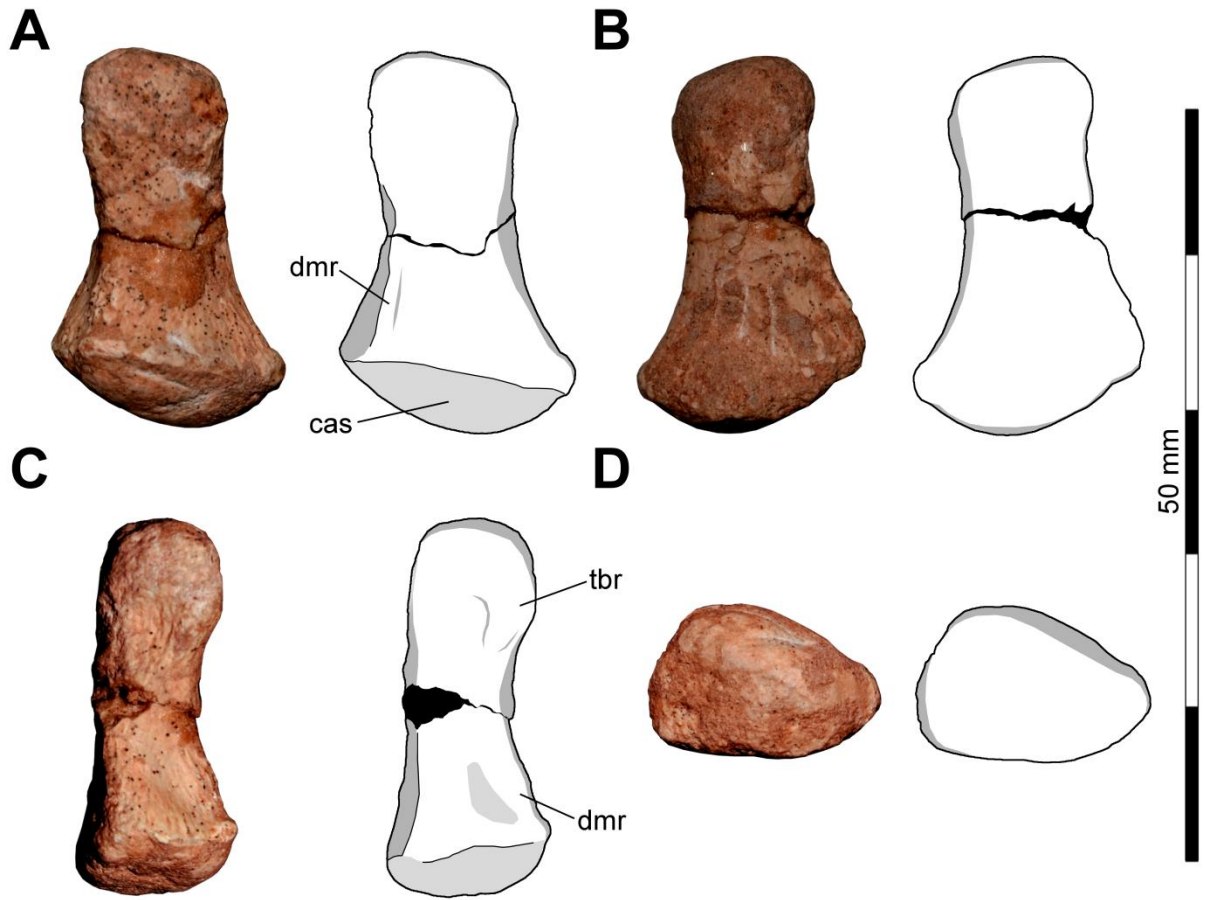


Figure 6. CAPPA/UFSM 0002, photographs and drawings of right metacarpal V in (A) dorsal (B) ventral, (C) medial, and (D) proximal views. Abbreviations in the text.

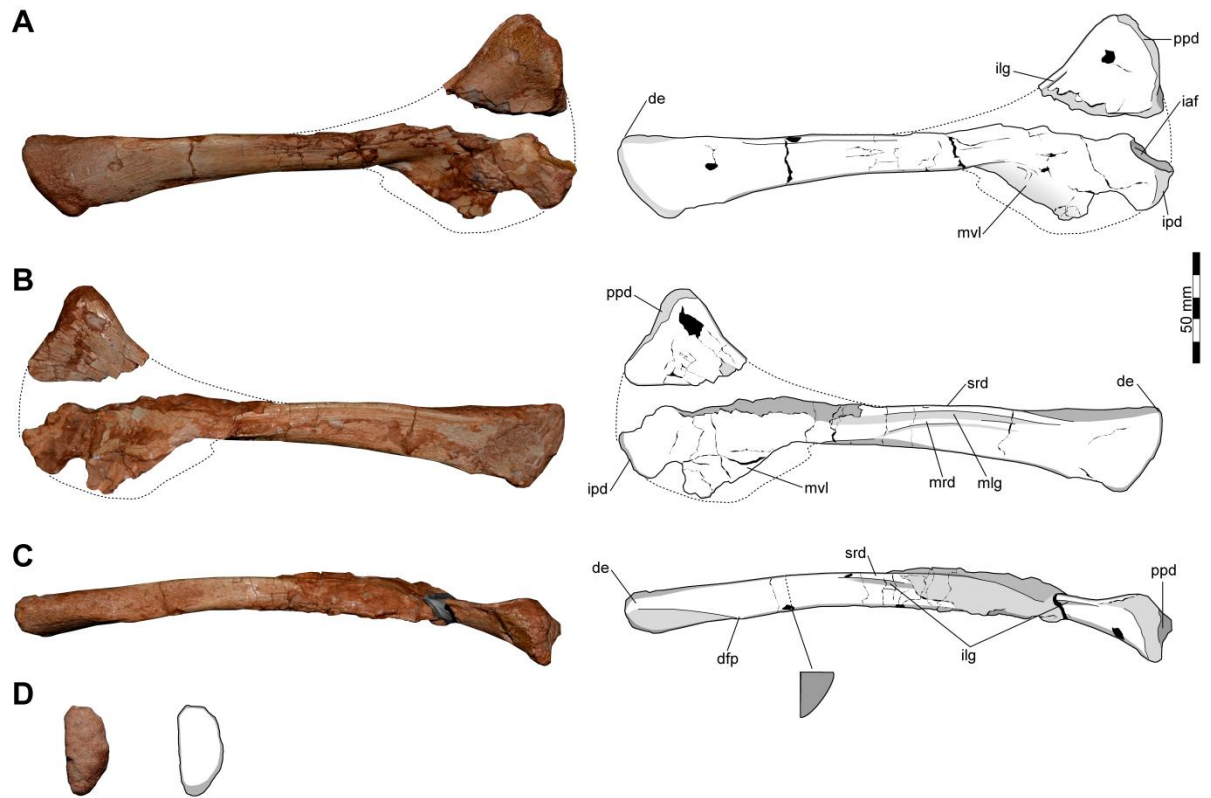


Figure 7. CAPPA/UFSM 0002, photographs and drawings of right ischium in (A) lateral, (B) medial, (C) dorsal, and (D) distal views. Dash lines reconstruct the hypothetical bone shape. Abbreviations in the text.



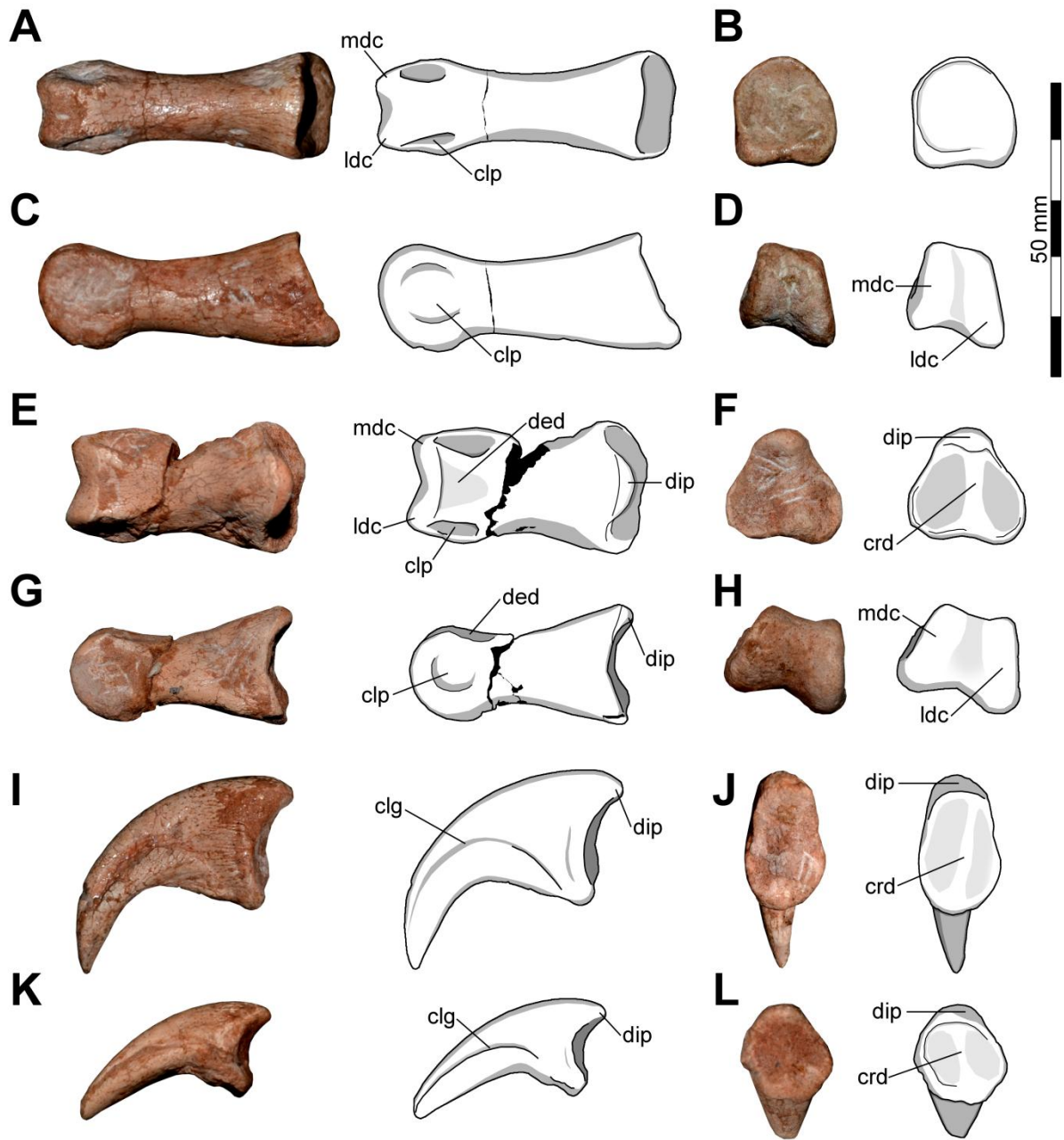


Figure 8. CAPPA/UFSM 0002, photographs and drawings of left pedal phalanges. A-D, first phalanx of digit I in (A) dorsal, (B) proximal, (C) lateral, and (D) distal views. E-H, indeterminate phalanx in (E) dorsal, (F) proximal, (G) lateral, and (H) distal views. I-J, ungual phalanx of digit I in (I) lateral and (J) proximal views. K-L, indeterminate ungual phalanx in (K) lateral and (L) proximal views. Abbreviations in the text.

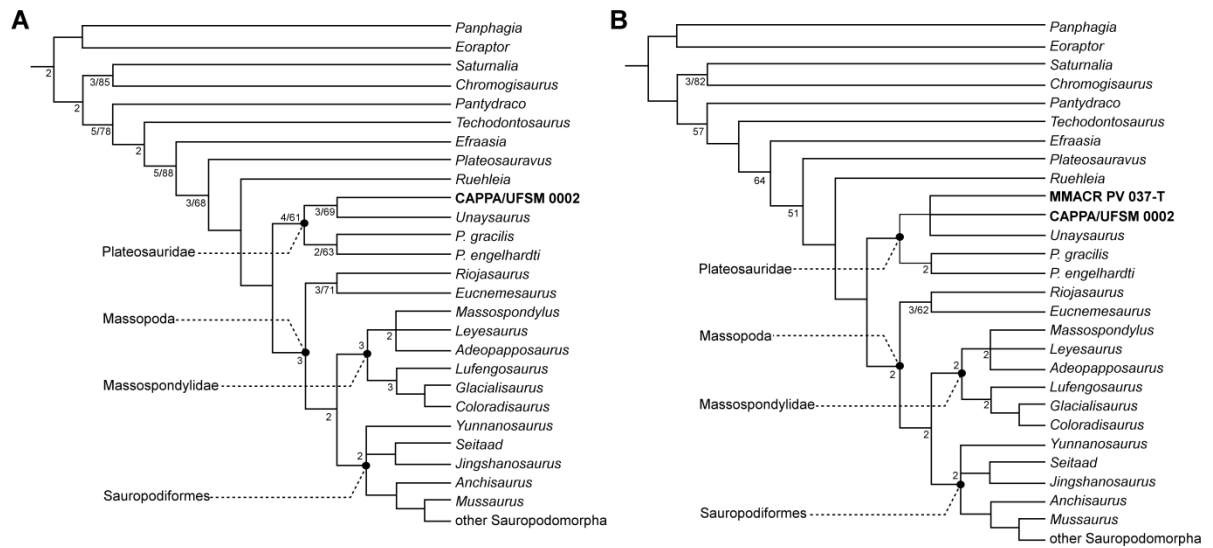


Figure 9. Results of phylogenetic analyses. A, abbreviated strict consensus tree of the first analysis depicting the phylogenetic position of CAPP/UFM 0002. B, abbreviated strict consensus tree of the second analysis depicting the phylogenetic position of CAPP/UFM 0002 and MMACR PV 037-T. Numbers below nodes represent Bremer support values (left) higher than 1 and Bootstrap values (right) higher than 50%. Clade names follow McPhee et al. (2015).

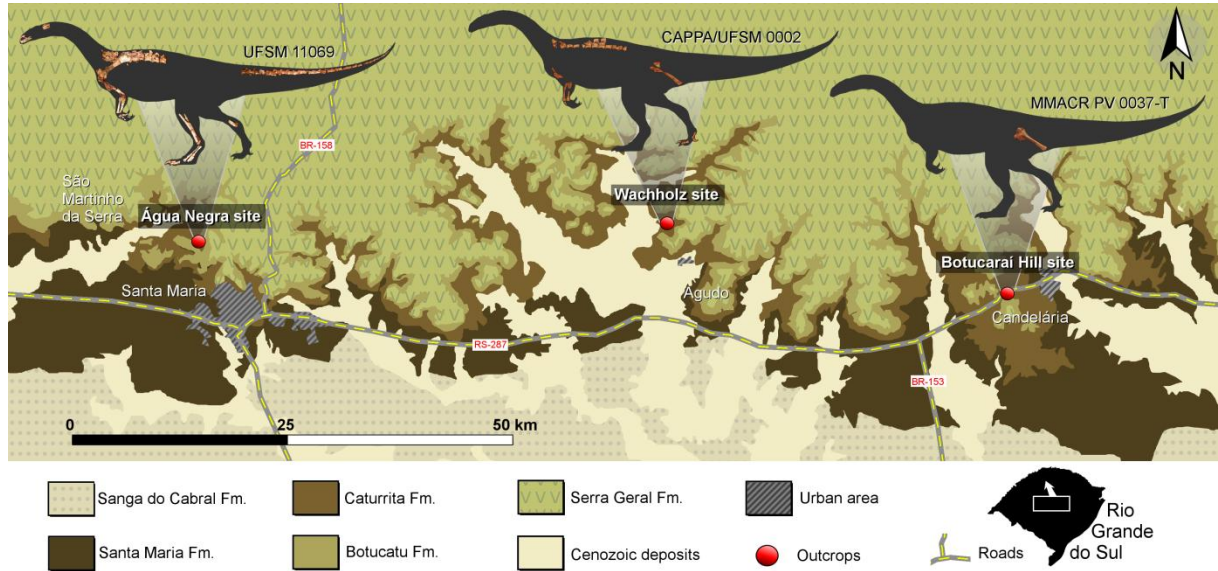


Figure 10. Map of the central Rio Grande do Sul, Brazil, showing the sauroptomorph-bearing localities of the Caturrita Formation. Surface distribution of geological units follows Wildner et al. (2006).

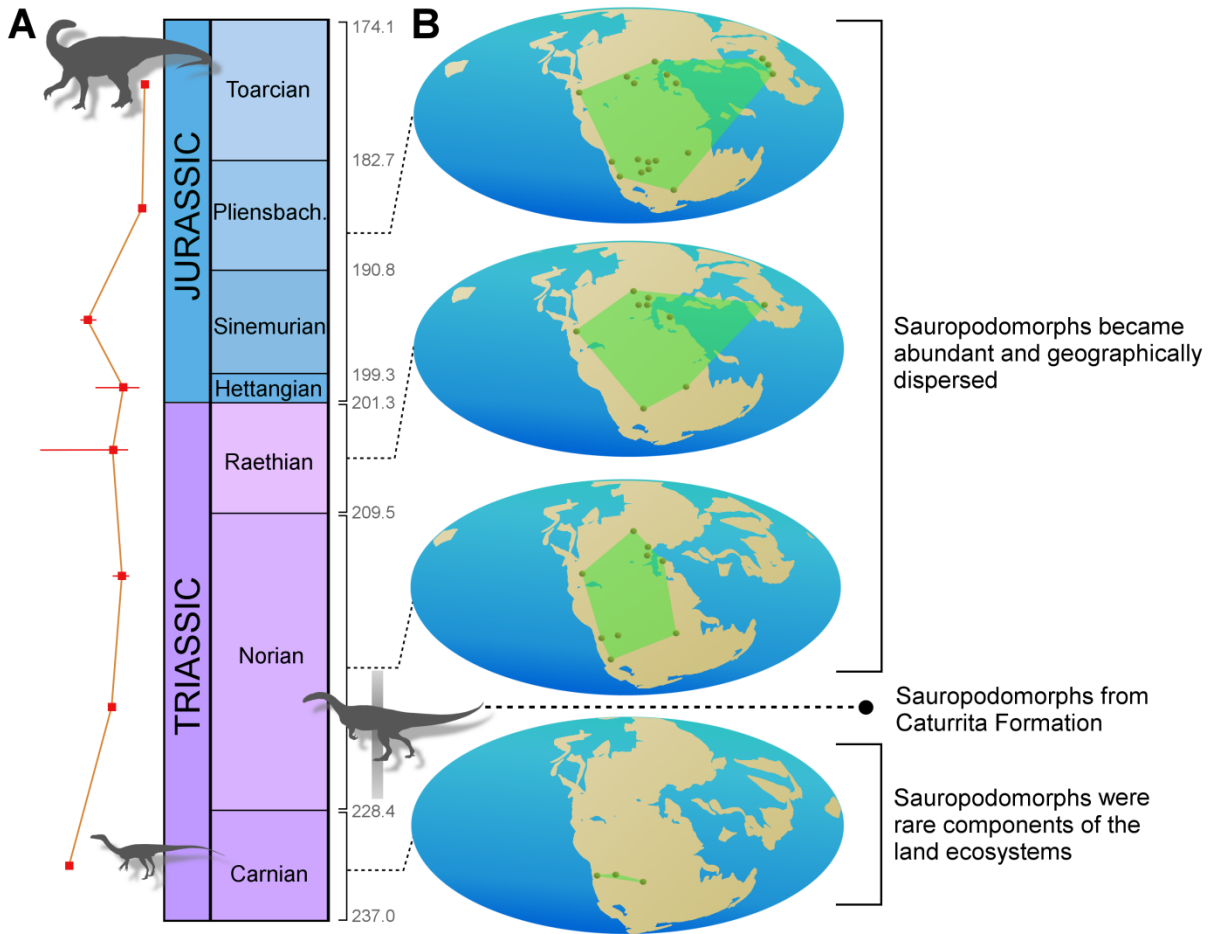


Figure 11. Age of Caturrita Formation sauropodomorphs and evolutionary patterns of the group through Late Triassic and Early Jurassic (Timescale from Gradstein et al. 2012). A, sauropodomorphs body size evolution (from Irmis 2011). B, Convex hull geographic range maps for sauropodomorphs (data from the *Paleobiology Database*).

## 4 CONCLUSÕES

Através da comparação com outros sauropodomorfos, verificou-se que CAPP/UFMS 0002 apresenta morfologia condizente com a de *Unaysaurus tolentinoi*. O mesmo foi observado através da análise filogenética, a qual aninhou ambos como táxons-irmãos. Portanto, é condizente considerar o espécime como um sauropodomorfo muito próximo filogeneticamente de *U. tolentinoi*. Entretanto, a atribuição à espécie ainda foi evitada nesta dissertação por existirem espécimes mais completos da mesma localidade fossilífera de CAPP/UFMS 0002 em fase de estudo. Após análises morfológicas destes novos espécimes, a designação poderá ser feita com maior grau de confiabilidade.

Algumas feições ósseas de CAPP/UFMS 0002, não acessíveis devido à falta de preservação em *U. tolentinoi*, demonstram estados relativamente avançados deste em relação aos sauropodomorfos mais basais. Destacam-se a forma côncava da margem caudal dos processos espinhosos das vértebras truncais da região média, a superfície convexa da proximal do metacarpal V e a extremidade distal do ísquio com altura maior do que duas vezes a largura. Por outro lado, feições típicas de grupos mais derivados do que Plateosauridae não foram verificadas e a forma extremamente delgada da primeira falange do dígito I do pé guarda a condição plesiomórfica. Na verdade, tanto CAPP/UFMS 0002 como *U. tolentinoi* são os sauropodomorfos mais derivados a manter essa condição.

De modo geral, a topologia da árvore de consenso estrito obtida na análise filogenética não apresentou grandes mudanças em relação aos estudos mais recentes já publicados. A posição de CAPP/UFMS 0002 como Plateosauridae não foi suportada por sinapomorfias não ambíguas. Porém a inclusão do espécime não alterou o posicionamento de *U. tolentinoi* em relação ao clado.

As afinidades filogenéticas entre CAPP/UFMS 0002, MMACR PV 037-T e *U. tolentinoi* permitiram estabelecer uma ligação com a porção basal da Formação Los Colorados da Argentina, datada através de magnetoestratigrafia (KENT et al., 2014). Esta se configura na primeira proposta bioestratigráfica para a localidade tipo de *U. tolentinoi* com base em vertebrados fósseis. Deste modo, a presente correlação sugere que estes sauropodomorfos viveram durante o Noriano inicial, um intervalo temporal até então pouco compreendido na história do grupo. Os novos dados a respeito da idade destes animais poderão auxiliar no entendimento de quais foram às características que levaram que estes animais ao domínio dos ambientes terrestres no momento subsequente da história terrestre.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, J. M.; CRUICKSHANK, A. R. I. The biostratigraphy of the Permian and Triassic: Part 5. A review of the classification and distribution of Permo Triassic tetrapods. **Palaeontologia Africana**, v. 21, p. 15-44, 1978.

APALDETTI, C.; POL, D.; YATES, A. M. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. **Palaeontology**, v. 56, p. 277-301, 2013.

ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. Uma nova especie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triassico do Brasil. In: II CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOSTRATIGRAFÍA / I CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA. **Anais...** Buenos Aires, Argentina, 1980. p. 159-174.

ARCUCCI, A. Nuevos materiales y reinterpretacion de *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) del Triasico Medio de La Rioja, Argentina. **Ameghiniana**, v. 23, p. 233-242, 1986.

ARCUCCI, A. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la fauna de Los Chañares (edad reptil Chañarensis, Triasico Medio), La Rioja, Argentina. **Ameghiniana**, v. 24, p. 89-94, 1987.

BARBONI, R.; DUTRA, T. L. New “flower” and leaves of bennettitales from southern Brazil and their implication in the age of the lower Mesozoic deposits. **Ameghiniana**, v. 50, p. 14-32, 2013.

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

BENTON, M. J.; JUUL, L.; STORRS, G. W.; GALTON, P. M. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of southwest England. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 77-108, 2000.

BENTON, M. J. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. **The Quarterly Review of Biology**, v. 58, p. 29-55, 1983.

BENTON, M. J.; FORTH, J.; LANGER, M. C. Models for the Rise of the Dinosaurs. **Current Biology**, v. 24, p. 87-95, 2014.

BITTENCOURT, J. S.; DA-ROSA, A. A. S.; SCHULTZ, C. Z.; LANGER, M. C. Dinosaur remains from the ‘Botucaraí Hill’ (Caturrita Formation), Late Triassic of south Brazil, and their stratigraphic context. **Historical Biology**, v. 25, p. 81-93, 2013.

BITTENCOURT, J. S.; LANGER, M. C. New information on the Sauropodomorph fauna of the Upper Triassic Caturrita Formation, South Brazil. In: 71ST MEETING OF THE SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 2011, LAS VEGAS. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 72. Program and Abstracts, 2011.

- BITTENCOURT, J. S.; LEAL, L. A.; LANGER, M. C.; AZEVEDO, S. A. K. An additional basal sauropodomorph specimen from the Upper Triassic Caturrita Formation, southern Brazil, with comments on the biogeography of plateosaurids. **Alcheringa**, v. 36, p. 269-278, 2012.
- BONAPARTE, J. F. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda) dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico superior de La Rioja, Argentina. **Ameghiniana**, v. 15, p. 327-332, 1978.
- BONAPARTE, J. F.; BREA, G.; SCHULTZ, C. L.; MARTINELLI, A. G. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. **Historical Biology**, v. 19, p. 73-82, 2007.
- BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. **National Science Museum monographs**, v. 15, p. 89-109, 1999.
- BRUSATTE, S. L.; O'CONNOR, J. K.; JARVIS, E. D. The Origin and Diversification of Birds. **Current Biology**, v. 25, p. 888-898, 2015.
- BRUSATTE, S. L.; NIEDZWIEDZKI, G.; BUTLER, R. J. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic. **Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences**, v. 278, p. 1107-1113, 2011.
- BUFFETAUT, E.; SUTEETHORN, V.; CUNY, G.; TONG, H.; LE LOEUFF, J.; KHANSUBHA, S.; JONGAUTCHARIYAKUL, S. The earliest known sauropod dinosaur. **Nature**, v. 407, p. 72-74, 2000.
- CABREIRA, S. F.; SCHULTZ, C. L.; BITTENCOURT, J. S.; SOARES, M. B.; FORTIER, D. C.; SILVA, L. R.; LANGER, M. C. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 98, p. 1035-1040, 2011.
- CARRANO, M. T. Body-size evolution in the Dinosauria. In: CARRANO, M. T.; GAUDIN, T. J.; BLOB, R. W.; WIBLE, J. R. (Eds.). **Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, p. 225-268, 2006.
- CASAMIQUELA, R. M. Un nuevo dinosaurio ornitischio Triásico (*Pisanosaurus mertii*; Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. **Ameghiniana**, v. 4, p. 47-64, 1967.
- CHATTERJEE S. A new theropod dinosaur from India with remarks on the Gondwana-Laurasia connection in the Late Triassic. **Geophysical Monograph**, v. 41, p. 183-189, 1987.
- CHATTERJEE, S. A new ornithischian dinosaur from the Triassic of North America. **Naturwissenschaften**, v. 71, p. 630-631, 1984.
- COLBERT, E. H. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, v. 2405, p. 1-39, 1970.

DA-ROSA, A. A. S.; LEAL, L. A.; BOELTER, R. A.; DAMBROS, C. S. Um novo Sauropodomorpha para o Triássico Superior do sul do Brasil. **Ciencia e Natura Edição Especial**, p. 31, 2006.

DZIK, J. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, p. 556-574, 2003.

EZCURRA, M. D. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, p. 371-425, 2010.

EZCURRA, M. D. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan and Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA. **Geodiversitas**, v. 28, p. 649-684, 2006.

EZCURRA, M. D. Comments on the taxonomic diversity and paleobiogeography of the earliest known dinosaur assemblages (late Carnian – earliest Norian). **Revista de Historia Natural, Nueva Serie**, v. 2, p. 49-71, 2012.

FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. **Historical Biology**, v. 19, p. 23-33, 2007.

GALTON, P. M.; UPCHURCH, P. Prosauropoda. In: WEISHAMPEL, D.B., DODSON, P., OSMÓLSKA, H. (Eds.). **The Dinosauria. 2nd ed.** University of California Press, Berkeley, p. 232-258, 2004.

GRADSTEIN, F.; OGG, J.; SCHMITZ, M.; OGG, G. **The Geological Time Scale 2012.** Elsevier, 2012, 1176 p.

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

HUENE, F. VON. Die fossile reptil-ordnung Saurischia, ihre entwicklung und geschichte. **Monographien zur Geologie und Paläontologie**, v. 4, p. 1-361, 1932.

IRMIS, R. B.; NESBITT, S. J.; PADIAN, K.; SMITH, N. D.; TURNER, A. H.; WOODY, D.; DOWNS, A. A Late Triassic dinosauriform assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. **Science**, v. 317, p. 358-361, 2007.

KAMMERER, C. F.; NESBITT, S. J.; SHUBIN, N. H. The first silesaurid dinosauriform from the Late Triassic of Morocco. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 57, p. 277-284, 2012.

KENT, D. V.; MALNIS, P. S.; COLOMBI, C. E.; ALCOBER, O. A.; MARTÍNEZ, R. N. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, p. 7958-7963, 2014.



- LANGER, M. C. The pelvic and hindlimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). **PaleoBios**, v. 23, p. 1-40, 2003.
- LANGER, M. C.; ABDALA, F.; RICHTER, M.; BENTON, M. J. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of Southern Brazil. **Acad Sci Paris Sci Terre et Planetnét**, v. 329, p. 511-517, 1999.
- LANGER, M. C.; BITTENCOURT, J. S.; SCHUTLZ, C. L. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. **Earth Environ Sci Trans R Soc Edinburgh**, v. 101, p. 301-332, 2011.
- LANGER, M. C.; RIBEIRO, A.M.; SCHULTZ, C.L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 41, p. 201-218, 2007.
- LANGER, M.C. The origins of Dinosauria: much ado about nothing. **Palaeontology**, v. 57, p. 469-478, 2014.
- LANGER, M. C.; EZCURRA, M. D.; BITTENCOURT, J. S.; NOVAS, F. E. The origin and early evolution of dinosaurs. **Biological Reviews**, v. 85, p. 55-110, 2010.
- LANGER, M. C.; FERIGOLO, J. The Late Triassic dinosauromorph *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. **Geological Society London Special Publications**, v. 379, p. 353-392, 2013.
- LANGER, M. C.; NESBITT, S. J.; BITTENCOURT, J. S.; IRMIS, R.B. Non-dinosaurian Dinosauromorpha. **Geological Society London Special Publications**, v. 379, p. 157-186, 2013.
- MARSH, O. C. Principal characters of American Jurassic dinosaurs V. **American Journal of Science**, v. 16, p. 411-416, 1881.
- MARSH. O. C. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. **American Journal of Science**, v. 50, p. 483-498, 1895.
- MARSICANO, C. A.; IRMIS, R. B.; MANCUSO, A. C.; MUNDIL, R.; CHEMALE, F. The precise temporal calibration of dinosaurs origins. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2015.
- MARSOLA, J. C. A.; DA-ROSA, A. A.; FRANÇA, M. A. G.; VARGAS-PEIXOTO, D.; NUNES, J. F.; BRUST, A. C.; LANGER, M. C. Novo registro de Dinosauromorpha no sítio "Cerro da Alemoa" (Formação Santa Maria, Neotriássico). In: XXIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2013, GRAMADO/RS. **Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, 2013, p. 246.
- MARTÍNEZ, R. N.; ALCOBER, O. A. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. **PLoS ONE**, 2009.

MARTÍNEZ, R. N.; APALDETTI, C.; ALCOBER, O. A.; COLOMBI, C. E.; SERENO, P. C.; FERNANDEZ, E.; SANTI MALNIS, P.; CORREA, G. A.; ABELIN, D. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, p. 10-30, 2013.

MARTÍNEZ, R. N.; APALDETTI, C.; CORREA, G.; COLOMBI, C. E.; FERNANDEZ, E.; MALNIS, P. S.; PRADEIRO, A.; ABELÍN, D.; BENEGAS, L. G.; CAMEO, A. A.; ALCOBER, O. A. A New Late Triassic Vertebrate Assemblage from Northwestern Argentina. **Ameghiniana**, v. 52, p. 379-390, 2015.

MARTINEZ, R. N.; SERENO, P. C.; ALCOBER, O. A.; COLOMBI, C. E.; RENNE, P. R.; MONTAÑEZ, I. P.; CURRIE, B. S. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. **Science**, v. 331, p. 206-210, 2011.

MCPHEE, B. W.; CHOINIÈRE, J. N.; YATES, A. M.; VIGLIETTI, P. A. A second species of *Eucnemesaurus* Van Hoepen, 1920 (Dinosauria, Sauropodomorpha): new information on the diversity and evolution of the sauropodomorph fauna of South Africa's lower Elliot Formation (latest Triassic). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, 2015a.

MCPHEE, B. W.; BONNAN, M. F.; YATES, A. M.; NEVELING, J.; CHOINIÈRE, J. N. A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary? **Scientific reports**, 2015b.

MILANI, E.J.; FRANÇA, A. B.; MEDEIROS, R. A. Roreitos geológicos. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, estado Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, p. 135-162, 2007.

MÜLLER, R. T.; DA-ROSA, A. A.; SILVA, L. R.; AIRES, A. S. S.; PACHECO, C. P.; PAVANATTO, A. E. B.; DIAS-DA-SILVA, S. Wachholz, a new exquisite dinosaur-bearing fossiliferous site from the Upper Triassic of southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 62, p. 120-128, 2015b.

MÜLLER, R. T.; LANGER, M. C.; CABREIRA, S. F., DIAS-DA-SILVA, S. The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil. **Historical Biology**, 2015a.

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

NESBITT, S. J.; EZCURRA, M. D. The early fossil record of dinosaurs in North America: A new neotheropod from the base of the Upper Triassic Dockum Group of Texas. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 60, p. 513-526, 2015.

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

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

NESBITT, S. J.; BARRETT, P. M.; WERNING, S.; SIDOR, C. A.; CHARIG, A. J.; The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. **Biological Letters**, 2012.

NIEDŹWIEDZKI, G.; BRUSATTE, S. L.; SULEJ, T.; BUTLER, R. J. Basal dinosauriform and theropod dinosaurs from the mid-late Norian (Late Triassic) of Poland: implications for Triassic dinosaur evolution and distribution. **Palaeontology**, v. 57, p. 1121-1142, 2014.

NOVAS, F. E. 1992. La evolución de los dinosaurios carnívoros. In: II CURSO DE PALEONTOLOGÍA EN CUENCA. AYUNTAMIENTO DE CUENCA, SPAIN, **Anais...** Ayuntamiento de Cuenca/Spain, 2012, p. 125-163.

NOVAS, F. E.; EZCURRA, M. D.; CHATTERJEE, S.; KUTTY, T. S.; New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 101, p. 333-349, 2011.

OTERO, A.; POL, D. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, p. 1138-1168, 2013.

OTERO, A.; KRUPANDAN, E.; POL, D.; CHINSAMY, A.; CHOINIERE, J. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 174, p. 589-634, 2015.

OWEN, R. Report on British fossil reptiles, Part II. **Reports of the British Association for the Advancement of Science**, p. 60-204, 1842.

PARRISH J. M. The origin of high browsing: the paleoecological significance of the sauropodomorph bauplan. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, p. 69, 1998.

PEECOOK, B. R.; SIDOR, C. A.; NESBITT, S. J.; SMITH, R. M. H.; STEYER, J. S.; KENNETH, A. D. A new silesaurid from the upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) demonstrates the rapid diversification of Silesauridae (Avemetatarsalia, Dinosauriformes). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, p. 1127-1137, 2013.

PEYRE DE FABRÈGUES, C.; ALLAIN, R.; BARRIEL, V. Root causes of phylogenetic incongruence observed within basal sauropodomorph interrelationships. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 175, p. 569-586, 2015.

POL, D; POWELL, J. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina. **Special Papers in Palaeontology**, v. 77, p. 223-243, 2007.

PRETTO, F. A., SCHULTZ, C. L., LANGER, M. C. Um novo dinossauriforme da base da sequência Santa Maria 2 (Cenozona de Hyperodapedon), Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul In: XXIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2013, GRAMADO/RS. **Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, 2013, p. 267.

RAATH, M.A. Earliest evidence of dinosaurs from central Gondwana. **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 39, p. 703-709, 1996.

REIG, O. A. La presencia de dinosaurios saurisquios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (Republica Argentina). **Ameghiniana**, v. 3, p. 3-20, 1963.

RILEY, H.; STUTCHBURY, S. A description of various fossil remains of three distinct saurian animals discovered in the autumn of 1834, in the Magnesian Conglomerate on Durdham Down, near Bristol. **Proceedings of the Geological Society of London**, v. 2, p. 397-399, 1836.

ROHN, R.; DUTRA, T. L.; CABRAL, M. V. B. Conchostráceos como evidência de níveis jurássicos na Formação Caturrita, Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brasil. **Geologia USP, Série Científica**, v. 14, 2014.

ROMER, A. S. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. **Breviora**, p. 378, v. 1-10, 1971.

ROWE, T.B.; SUES, H-D.; REISZ, R.R. Dispersal and diversity in the earliest North American sauropodomorph dinosaurs, with a description of a new taxon. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, p. 1044-1053, 2011.

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

SEELEY, H. G. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 43, p. 165-171, 1888.

SERENO, P. C. A rationale for phylogenetic definitions, with applications to the higher-level taxonomy of Dinosauria. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie: Abhandlungen**, v. 210, p. 41-83, 1998.

SERENO, P. C. Prosauropod monophyly and basal sauropodomorph phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 9, p 38, 1989.

SERENO, P. C.; WILSON, J. A.; WITMER, L. M.; WHITLOCK, J. A.; MAGA, A.; IDE, O.; ROWE, T. A. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. **PLoS ONE**, 2007.

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

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

SILVA, R. C.; BARBONI, R.; DUTRA, T.; GODOY, M. M.; BINOTTO, R. B. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 39, p. 16-23, 2012.

SMALL, B. 2009. A Late Triassic dinosauroform assemblage from the Eagle Basin (Chinle Formation), Colorado, U.S.A. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, p. 182, 2009.

SMITH, N. D.; POL, D. Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 52, p. 657-674, 2007.

SULLIVAN, R. M.; LUCAS, S. G. *Eucoelophysis baldwini*, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of Coelophysis. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, p. 81-90, 1999.

TORNIER, G. "Reptilia (Paläontologie)". **Handwörterbuch Naturwissenschaften**, v. 8, p. 337-376, 1913.

UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M. Phylogenetic and taxic perspectives on sauropod diversity. In: ROGERS, C.; WILSON, J. A. (Eds.). **The Sauropods: Evolution and Paleobiology**. University of California Press, Berkeley, p. 104-124, 2005.

UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M.; GALTON, P. M. A phylogenetic analysis of basal Sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. **Special Papers in Palaeontology**, v. 77, p. 57-90, 2007.

UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M.; DODSON, P. Sauropoda. In: WEISHAMPEL, D.B., DODSON, P., OSMÓLSKA, H. (Eds.). **The Dinosauria**. 2nd ed. University of California Press, Berkeley, p. 259-322, 2004.

VARGAS-PEIXOTO, D.; DA-ROSA, A. A. Sauropodomorph diversity of the Cerro da Alemoa Site (Upper Triassic, Rio Grande do Sul State, Brazil). In: 1ST BRAZILIAN DINOSAUR SYMPOSIUM, 2013, ITUIUTABA/MG. **Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia** 2013, p. 80.

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

YATES, A. M. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). **Special Papers in Palaeontology**, v. 77, p. 9-5, 2007a.

YATES, A. M. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton. **Historical Biology**, v. 19, p. 93-123, 2007b

YATES, A. M. *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism amongst sauropodomorph dinosaurs. **Postilla**, v. 230, p. 1-58, 2004.

YATES, A. M. Basal Sauropodomorpha: The “Prosauropods”. In: BRETT-SURMAN, M. K., HOLTZ, T. R.; FARLOW, J. O. N (Eds). **The Complete Dinosaur**, p. 425-444, 2012.

ZHANG, Y.; YANG, Z. A new complete osteology of prosauropod in Lufeng Basin, Yunnan China: *Jingshanosaurus*. **Kunming: Yunnan Publishing House of Science and Technology**. 1995.